



**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ETNOBIOLOGIA E CONSERVAÇÃO
DA NATUREZA**

TATIANI GONÇALVES ALBERT

**PODE O TIMBU *Didelphis albiventris* Lund (1840) (MARSUPIALIA;
DIDELPHIDAE), COM UMA ESTRUTURA CEREBRAL PRIMITIVA, RESOLVER
O TESTE DOS FIOS PARALELOS?**

Recife, 2019

TATIANI GONÇALVES ALBERT

**PODE O TIMBU *Didelphis albiventris* Lund (1840) (MARSUPIALIA; DIDELPHIDAE),
COM UMA ESTRUTURA CEREBRAL PRIMITIVA, RESOLVER O TESTE DOS
FIOS PARALELOS?**

Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Etnobiologia e Conservação da Natureza (PPGEtno) da Universidade Federal Rural de Pernambuco como parte dos requisitos necessários para obtenção do grau de Mestre em Etnobiologia e Conservação da Natureza.

Orientador: Prof. Dr. Antonio da Silva Souto

Co-orientador: Prof. Dra. Nicola Schiel

RECIFE, 2019

**PODE O TIMBU *Didelphis albiventris* Lund (1840) (MARSUPIALIA; DIDELPHIDAE),
COM UMA ESTRUTURA CEREBRAL PRIMITIVA, RESOLVER O TESTE DOS
FIOS PARALELOS?**

TATIANI GONÇALVES ALBERT

Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Etnobiologia e Conservação da Natureza (PPGEtno) da Universidade Federal Rural de Pernambuco como parte dos requisitos necessários para obtenção do grau de Mestre em Etnobiologia e Conservação da Natureza.

Dissertação apresentada e _____ em ____/____/____

Orientador:

Prof. Dr. Antonio da Silva Souto – UFPE

Co-orientador:



Prof.^a Dr.^a Nicola Schiel - UFRPE

Examinadores:



Prof.^a Dr.^a Christini Caselli

Prof. Dr. Martín Alejandro Montes

Dedicatória

Dedico este trabalho aos meus pais – Lindalva e Durval – e ao meu marido, Vítor Paiva, por acreditarem na minha capacidade e por estarem ao meu lado em todos os momentos. Os cuidados de vocês significaram a segurança e certeza de não estar sozinha nessa caminhada, apoiando-me nos momentos de dificuldades. Não conseguiria sem vocês. Obrigada!

AGRADECIMENTOS

Inicialmente, agradeço ao professor Orientador, Antonio Souto, e a coorientadora, Nicola Schiel, pela orientação, apoio e confiança dedicado à elaboração deste trabalho. Agradeço a Christini Caselli e a todos colegas de laboratório, que direta ou indiretamente, contribuíram para esse trabalho.

Agradeço especialmente aos meus pais – Lindalva e Durval Albert – pelo amor, incentivo, apoio incondicional e por todo o auxílio ao longo do mestrado, pois sem vocês não conseguiria chegar onde estou. Agradeço também ao meu marido, Vítor Paiva, com quem sempre pude contar nos momentos mais difíceis, sempre me auxiliando e cuidando de mim.

Aos meus grandes amigos Emmellyne Calado e Theo Wanderley, por terem sempre me ajudado em todos os momentos de dificuldade. Para finalizar, a todos que me cederam o espaço para a realização do trabalho, sendo muito importantes nesta longa jornada.

SUMÁRIO

Resumo	7
Abstract	8
1. Introdução	11
2. Revisão bibliográfica	13
2.1. Cognição Animal.....	13
2.1.1. Estrutura Cerebral Primitiva.....	14
2.1.2. Quociente de Encefalização (EQ).....	15
2.2. Tarefas meio-fim.....	16
2.3. Timbu (<i>Didelphis albiventris</i> lund, 1840)	17
3. Referências	20
4. Manuscrito O timbu é incapaz de compreender a tarefa dos fio-paralelo: um indicativo quanto a uma percepção limitada ou ausente do tipo meio-fim dos mamíferos primitivos?.....	25

Resumo

A cognição representa um mecanismo importante em termos de adaptabilidade de uma espécie. A organização estrutural primitiva do cérebro pode limitar a capacidade cognitiva de uma espécie e a capacidade de sintetizar as informações presentes no meio. Diante disso, visamos entender o quanto uma estrutura cerebral primitiva é importante para a compreensão das relações do tipo meio-fim nos mamíferos atuais, bem como nos ancestrais, utilizando o timbu (*Didelphis albiventris*) como modelo. Avaliamos experimentalmente a capacidade cognitiva através do teste padrão dos fios paralelos, o qual permite analisar a compreensão das relações do tipo meio-fim, ou seja, analisar se os indivíduos de uma determinada espécie são capazes de transformar uma intenção em um plano e, conseqüentemente, em uma ação. Esta pesquisa foi conduzida com 15 animais adultos e selvagens de ambos os sexos, realizadas em fragmentos de Mata Atlântica no nordeste do Brasil. Os testes ocorreram entre as 19:00 e 7:00 horas, com a utilização de dois tipos de aparatos com fios paralelos, nos quais um dos fios estava ligado a uma recompensa alimentar (um pedaço de banana). Foram registrados aproximadamente nove horas de filmagens com auxílio de câmeras *trap*. Todos os animais passaram um tempo aproximado de seis minutos explorando em busca da isca. As fêmeas passaram mais tempo e interagiram mais vezes com os aparatos. Nenhum animal foi capaz de realizar o teste, apesar da quantidade de interações com os aparatos e do tempo investido na obtenção da isca. Por conseguinte, diante de tais resultados, concluímos que, para os timbus, a estrutura cerebral primitiva não garante a resolução do teste dos fios paralelos, dessa forma, acreditamos que não haja a compreensão das relações do tipo meio-fim.

Palavras-chave: cognição, tarefas meio-fim, marsupiais, estrutura cerebral primitiva, ancestral, quociente de encefalização.

Abstract

The cognition represents an important mechanism in terms of adaptability of a species. The primitive structural organization of the brain can affect the cognitive capacity of a species and the ability to synthesize the information present in its environment. In light of this, we aim to understand how important is a primitive brain structure for the comprehension of the means-end relations in living and primitive mammals, using opossum (*Didelphis albiventris*) as a model. We experimentally evaluated the cognitive capacity through the standard parallel strings task, which allows us to analyze the comprehension of the means-end relations by the individuals of a species. This research was conducted with 15 adult wild animals of both genders, carried in fragments of Atlantic Forest in northeastern Brazil. Testing took place between 7:00 p.m. and 7:00 a.m., using two devices with parallel wires in which one of the wires was attached to a food reward (a banana piece). Approximately 9 hours were filmed utilizing trap cameras. All animals had an approximate time of six minutes exploring a way to catch/reach the bait. The females spent more time interacting with the apparatus and did so more often than males. All the animals were unable to perform the test, not being able to comprehend the means-end relations, regardless of the amount of interactions with the apparatus and the time invested in obtaining the bait. Therefore, considering the results, we concluded the primitive brain structure does not guarantee an understanding of means-end relations for mammals.

Key words: cognition, means-end tasks, marsupials, primitive brain structure, ancestors, encephalization quotient.

1. Introdução

Na natureza, os animais são comumente expostos a diferentes problemas ecológicos, como novas formas de obtenção de recursos, que precisam ser solucionados para garantir sua sobrevivência. Diante de tais necessidades, a cognição se refere a um dos possíveis meios pelos quais os indivíduos de uma determinada espécie obtêm, aferem, organizam e memorizam as informações do ambiente. Tal capacidade representa um mecanismo importante para o ajustamento das espécies a condições ambientais incomuns ou adversas (TOMASELLO; CALL, 1997; DUKAS, 1998; SHETTLEWORTH, 2010; MUNZ, 2017).

A capacidade cognitiva de uma espécie para a solução de problemas pode ser avaliada experimentalmente a partir da apresentação de novas tarefas para os animais possam tentar solucioná-las (KRASHENINNIKOVA; BRÄGER; WANKER, 2013). Um dos métodos mais utilizados em estudos de cognição envolve a resolução de tarefas meio-fim. Em tais tarefas se oferece uma conexão física entre o animal estudado e um objeto fora de alcance direto do indivíduo (OSTHAUS; LEA; SLATER, 2005; HALSEY; BEZERRA; SOUTO, 2006). Dessa forma, para se solucionar o problema, exige-se do animal a compreensão das relações meio-fim, uma vez que envolve o processo cognitivo de transformar a intenção em um plano e, conseqüentemente, em uma ação (HALSEY; BEZERRA; SOUTO, 2006).

Vários estudos sobre a cognição animal aplicaram o teste dos fios paralelos (e.g. PEPPERBERG, 2004; HALSEY; BEZERRA; SOUTO, 2006), o qual é geralmente composto por uma recompensa alimentar ligada à extremidade de um dos fios. Esse tipo de teste cognitivo é reconhecido como adequado para se investigar a percepção do tipo meio-fim (PEPPERBERG, 2004; HALSEY; BEZERRA; SOUTO, 2006). Além disso, foi inicialmente utilizado para a análise da cognição em primatas (e.g., Chimpanzés: FINCH, 1941; Gorilas: RIESEN et al., 1953; Saguis: HALSEY; BEZERRA; SOUTO, 2006) e, posteriormente, aplicado a outras espécies de animais (e.g., papagaios: PEPPERBERG, 2004; cães: OSTHAUS; LEA; SLATER, 2005; gatos: WHITT et al., 2009).

Na maioria das vezes, esses estudos buscaram associar determinadas características com o desempenho cognitivo, como: alto quociente de encefalização (EQ) (e.g. chimpanzés, EQ = 2,49: Finch, 1941; gorilas, EQ = 1,7: Riesen et al., 1953) (TIELEMAN, 2004; IRIE-SUGIMOTO et al., 2008; FINARELLI

& FLYNN, 2009; BODDY et al., 2012); estrutura cerebral no que se refere a quantidade, disposição e profundidade de fissuras e sulcos cerebrais (ELSTON et al., 2006; KAAS, 2000, 2013); presença do córtex pré-frontal (MILLER, 2000; EMERY & CLAYTON, 2005; GÜNTÜRKÜN & BUGNYAR, 2016). Especificamente a estrutura cerebral é de grande importância para o desenvolvimento de uma cognição mais aguçada, ou seja, espécies que possuem tal cérebro, com determinadas características, como presença de córtex pré-frontal, são tidas como de alta capacidade cognitiva (MILLER, 2000; EMERY & CLAYTON, 2005; GÜNTÜRKÜN & BUGNYAR, 2016). Dessa forma, a maioria dos estudos que envolvem as relações do tipo meio-fim geralmente utilizam espécies modelos com estruturas cerebrais complexas, como espécies que possuem maior número de fissuras e sulcos cerebrais (e.g., cães: OSTHAUS et al., 2005; gatos: WHITT, et al., 2009), ou córtex pré-frontal, como os encontrados nos primatas (MILLER, 2000).

No que se refere à estrutura cerebral primitiva, a qual consiste em possuir pouco neocórtex em proporção ao resto do cérebro e poucas áreas corticais, ainda há uma nítida lacuna se tal configuração suportaria a compreensão das relações do tipo meio-fim nessa classe. Poderemos não apenas compreender a cognição de mamíferos vivos, como também possibilitaria inferir como os primeiros mamíferos se sairiam cognitivamente em testes envolvendo as relações do tipo meio e fim e, com isso, verificar se eles conseguem transformar intenção em plano e conseqüentemente em ação (e.g., KAAS, 2011; DOOLEY et al., 2013). Dentre as espécies de mamíferos atuais, os marsupiais da família Didelphidae são os que possuem mais similaridades com os primeiros mamíferos, no que se refere a estrutura cerebral e corporal (KARLEN & KRUBITZER, 2007; KAAS, 2011; DOOLEY et al., 2013). Quanto aos ancestrais dos mamíferos, apresentavam cérebros relativamente pequenos, com áreas corticais reduzidas, bem como poucas fissurações e poucos sulcos cerebrais (KARLEN; KRUBITZER, 2007; KAAS, 2011). Neste contexto, um bom modelo para o presente estudo seria o timbu (*Didelphis albiventris*), por permitir a associação entre uma estrutura cerebral primitiva e a percepção do tipo meio-fim nos mamíferos. Este possui um cérebro com tamanho total e relativo reduzido (e.g. ROTH; DICKE (2005): Peso do cérebro: chimpanzés – 440 g; timbu – 7,6 g; Neurônios Corticais (milhões): chimpanzés – 6.220; timbus – 27), poucos neurônios e um número baixo de fissurações e sulcos,

aspectos considerados primitivos dentro da classe dos mamíferos (ULINSKI, 1971a; KRAUSE; SAUNDERS, 1994; BECK; POSPICHAL; KAAS, 1996; ROTH; DICKE, 2005; CHEUNG et al., 2010).

A espécie modelo é o timbu, tratando-se de um mamífero comum, com ampla distribuição na América do Sul, sendo encontrado no Brasil em diversos tipos de vegetação e também em áreas urbanas (CÁCERES; MONTEIRO-FILHO, 2001). Ele é considerado um animal de porte médio, com visão desenvolvida e adaptada à vida noturna, além de ter olfato e audição desenvolvidos, semelhantes aos de cães (FRIEDMAN; MARSHALL, 1965; MATHEUS et al., 1995; OLIVEIRA; SANTORI, 1999). Possui ainda uma área de vida fixa, pois o indivíduo utiliza sempre um mesmo espaço para suas atividades diárias (SANCHES et al., 2012). São considerados animais generalistas de habitats e usam da estratégia oportunista para a busca de alimentos, consumindo principalmente invertebrados e frutos (CACERES, 2002; VIEIRA; DE CAMARGO, 2012). Sabe-se que fêmeas, assim como as de outras espécies, requerem uma demanda mais significativa de energia e nutrientes (e.g. KEY & ROSS, 1999; SPEAKMAN, 2008). Conseqüentemente, buscam mais por alimento em decorrência dos altos custos energéticos durante a reprodução e amamentação, aumentando assim sua área de forrageamento (CÁCERES; MONTEIRO-FILHO, 1999; CACERES, 2002; CARLOS, 2003).

Os timbus têm sido objeto de diversos estudos, principalmente sobre os seus aspectos fisiológicos, anatômicos e ecológicos (e.g. reprodução: CERQUEIRA, 1984; ecologia populacional e reprodução: CÁCERES; MONTEIRO-FILHO, 2001; hábitos alimentares e dispersão de sementes: CÁCERES, 2002, CANTOR et al., 2010; características reprodutivas: COSTA-CRUZ; MARGARIDO, 2003; uso do espaço: ALMEIDA; TORQUETTI; TALAMONI, 2008; interações sociais: ASTÚA et al., 2015). Contudo, como já mencionado anteriormente, apesar de anos de pesquisa sobre os timbus, ainda não há estudos que abordem aspectos de sua capacidade cognitiva.

Com o intuito de preencher as lacunas, sobre como os mamíferos primitivos e a espécie modelo do presente estudo (*Didelphis albiventris*), respondem a testes cognitivos de meio fim, pretendemos inicialmente experienciar a hipótese de que espécies que possuem estrutura cerebral primitiva pode compreender as relações

do tipo meio-fim. Usando o *D. albiventris* como espécie modelo para tal experimento, esperamos que ele seja capaz de resolver o problema padrão dos fios paralelos. Nessa tarefa foram utilizados dois tipos de aparatos com intuito de abranger alguns aspectos ecológicos aos quais a espécie é confrontada, baseados em seus hábitos arbóreos e alimentares, a fim de verificar possíveis diferenças na resolução deles. Além disso, buscamos avaliar de forma secundária a hipótese de que as fêmeas são mais bem-sucedidas perante problemas cognitivos, pois elas tendem a investir mais energia na busca por alimento.

2. Revisão bibliográfica

2.1 Cognição Animal

A cognição é definida como o processamento de informações - que incluem percepção, aprendizagem, memória e tomada de decisão - pelo indivíduo de uma determinada espécie (SHETTLEWORTH, 2010; MUNZ, 2017). Assim, a cognição auxilia no ajustamento dos animais ao ambiente, permitindo que lidem de maneira mais fácil com as mudanças imprevisíveis impostas pelo meio. Algumas mudanças acabam por provocar características individuais que, por sua vez, podem vir a gerar possíveis alterações na morfologia, nos comportamentos e até na história evolutiva de uma determinada espécie (DUKAS, 1998; MUNZ, 2017).

Estudos cognitivos visam compreender como um determinado indivíduo consegue aplicar as informações obtidas pelo meio nas tomadas de decisões e nas suas representações práticas (OSTHAUS; LEA; SLATER, 2005; SHETTLEWORTH, 2010). Tal aplicação está incluída em um processamento mental no qual o animal busca informações de uma fonte direta como a memória ou *insights* (TOMASELLO; CALL, 1997; SHETTLEWORTH, 2010). A memória se expressa através do condicionamento instrumental ou transferência de conhecimento quando um indivíduo repete um determinado comportamento em que já foi recompensando de alguma forma no passado, ou não repete ou se afasta de algo, quando houve punição. Ademais, há também o *insight*, o qual ocorre quando um indivíduo resolve um problema utilizando uma avaliação mental da situação, sem precisar utilizar a técnica de tentativa e erro, sendo um indicativo de uma capacidade cognitiva desenvolvida (TOMASELLO; CALL, 1997; SHETTLEWORTH, 2010).

Os diferentes níveis cognitivos dos mamíferos indicam que a evolução cognitiva das espécies não segue uma escala linear alinhada à filogenia, tendo atuado de forma singular nas espécies (VAN HORIK; EMERY, 2011). Dessa forma, as capacidades cognitivas são consideradas como um conjunto de adaptações específicas, as quais respondem às pressões ambientais, estando relacionadas aos aspectos específicos de cada espécie, como hábitos sociais e flexibilidade comportamental (JERISON, 1985; VAN HORIK; EMERY, 2011).

2.1.1 Estrutura Cerebral Primitiva

A cognição é limitada pela organização estrutural do cérebro, que vai além do tamanho total e quantidade de neurônios (KAAS, 2000; ELSTON et al., 2006). Desse modo, as especializações e estruturas podem vir a afetar desde comportamentos básicos até o processamento de informações e a percepção do meio (KAAS, 2000; ELSTON et al., 2006). A estruturação cerebral pode variar entre as espécies gerando uma grande diversidade de conformações, que influenciam na captação, processamento e memorização de informações, as quais, por sua vez, afetam a capacidade cognitiva (SHETTLEWORTH, 2010; KAAS, 2013; MUNZ, 2017). Além disso, estruturas mais complexas podem significar diferentes respostas evolutivas e afetar o modo como as espécies respondem às condições ambientais nas quais estão inseridas (KAAS, 2000).

Nos mamíferos, assim como a evolução de forma geral, a configuração cortical seria o resultado de uma evolução em conjunto com o ambiente, esta pode acabar gerando comportamentos adaptados ao meio e respostas cognitivas adequadas às necessidades dos animais (JERISON, 1985; BARTON, 2010). Assume-se que, no processo evolutivo dessas espécies, o desenvolvimento cortical evolui de forma mais lenta uma vez atingido um grau satisfatório em resposta às pressões seletivas, como no caso da família Didelphidae (JERISON, 1985; KARLEN; KRUBITZER 2007). Dessa forma, parece claro que poderíamos utilizar espécies de mamíferos viventes e que possuíssem uma organização cerebral primitiva para obter uma melhor compreensão dos aspectos cognitivos de espécies ancestrais.

Dentre as espécies viventes, os marsupiais da família Didelphidae são os que possuem estruturas cerebrais mais semelhantes às dos mamíferos ancestrais (Figura 1), como uma menor quantidade de neurônios presentes no córtex, áreas corticais reduzidas, poucas fissurações e poucos sulcos (Figura 2) (ULINSKI, 1971; JERISON, 1985; KARLEN; KRUBITZER, 2007; HART; HART; PINTER-WOLLMAN, 2008; KAAS, 2011; DOOLEY et al., 2013). Dessa forma, os timbus possuem uma estrutura cerebral considerada simples, que reflete um estado mais ancestral na cadeia evolutiva quando comparado ao dos demais mamíferos (ULINSKI, 1971; KARLEN; KRUBITZER, 2007).

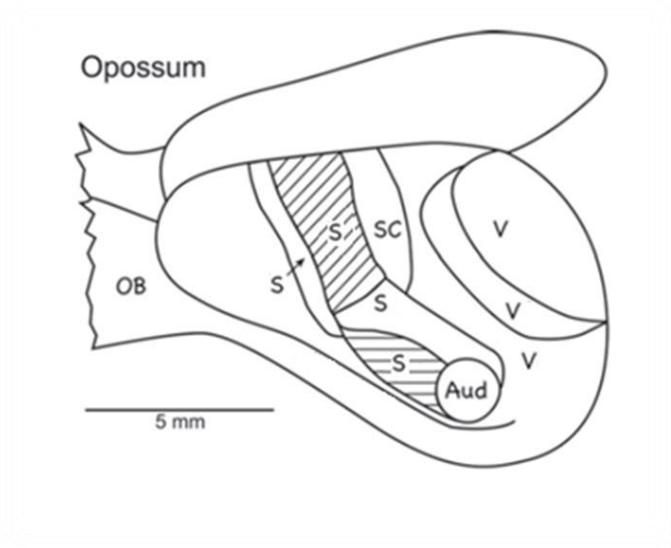


Figura 1 – Organização cortical da família Didelphidae mostrando a sua estrutura primitiva, que são similares com a dos animais ancestrais, como áreas corticais reduzidas, poucas fissurações e sulcos; S: córtex somatossensorial; V: córtex visual; CS: córtex visual da região temporal caudal; Aud: região auditiva; OB: Bulbo olfatório (ilustração baseada em KAAS, 2011).

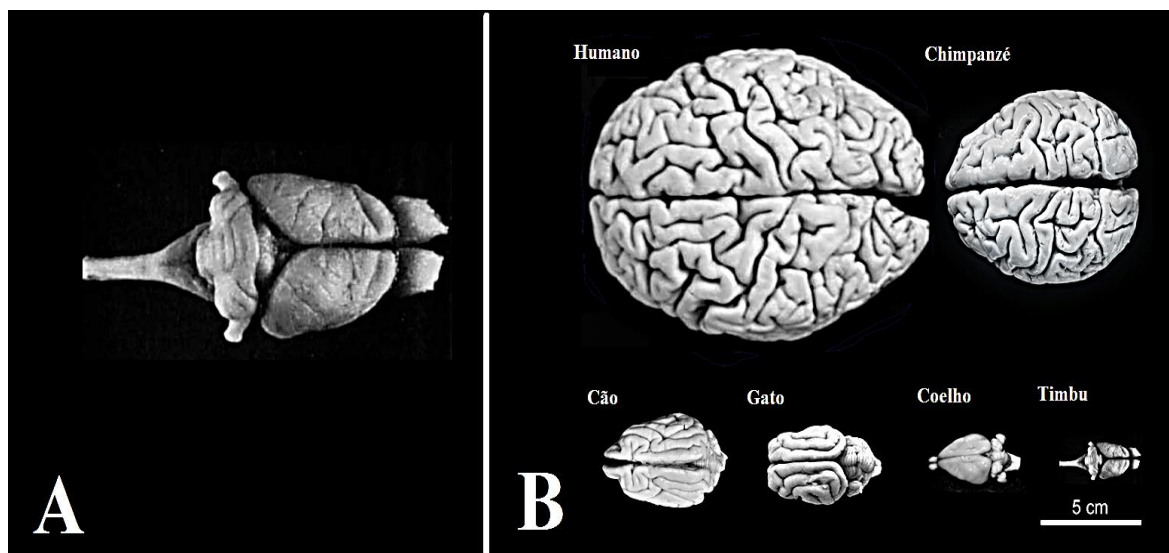


Figura 2 – A: Estrutura cerebral da família Didelphidae; B: Comparação dos tamanhos e estruturas cerebrais de diferentes espécies com o da família Didelphidae (ilustração baseada em ULINSKI, 1971).

2.1.2 Quociente de Encefalização (EQ)

A capacidade cognitiva ou a “inteligência” de uma determinada espécie pode estar relacionada com suas características físicas, como, por exemplo, traços anatômicos e fisiológicos (IRIE-SUGIMOTO et al., 2008). Considerando tais características, uma das mais importantes é a quantidade de massa cerebral em relação ao tamanho corporal, considerada por diversos autores como um dos principais fatores que afetam o desempenho cognitivo ou o “nível de inteligência” de um determinado animal (WILLIAMS, 2002; IRIE-SUGIMOTO et al., 2008). Assim, o tamanho do cérebro é um fator chave para a cognição, pois permite o aumento da eficácia do processamento de informações as quais, geralmente, são acompanhadas de episódios de *insights* (READER; MORAND-FERRON; FLYNN, 2016).

A importância de quantificar o volume cerebral em relação a alometria de massa corporal se tornou um método eficaz na avaliação do nível de inteligência de um animal (WILLIAMS, 2002; FINARELLI; GOSWAMI, 2009). Esta relação foi nomeada como quociente de encefalização (EQ), que é aceito pela maioria dos autores como uma maneira mais adequada para determinar a capacidade cognitiva das espécies de vertebrados (WILLIAMS, 2002; FINARELLI; GOSWAMI, 2009).

O EQ é calculado pelo $EQ = E_a / E_e$, que se refere ao tamanho do cérebro de uma determinada espécie (E_a) sobre o tamanho médio de uma espécie de um determinado táxon (E_e) (ROTH; DICKE, 2005). Assim, o EQ é dado em quantas vezes o cérebro é maior do que o esperado; considerando a *Felis catus* como o “padrão” de referência para esse cálculo (E_e), por exemplo, teremos um EQ de 7,4 para os seres humanos, ou seja, o cérebro humano é aproximadamente 7 vezes maior que o esperado (ROTH; DICKE, 2005; FINARELLI; GOSWAMI, 2009). Dessa forma, foram feitos cálculos para avaliar o EQ de várias espécies, uma delas é a da família Didelphidae – família a que a espécie modelo do presente estudo pertence (*D. albiventris*) –, a qual possui EQ = 0,20, ou seja, é 0,20 vezes menor que o esperado, em relação ao tamanho do cérebro do gato. Esse valor é considerado baixo quando comparado a alguns animais placentários, como elefantes (2,30), chimpanzés (2,49) e seres humanos (7,4) (ROTH; DICKE, 2005; IRIE-SUGIMOTO et al., 2008).

2.2 Tarefas meio-fim

Existem diversas formas de se avaliar a capacidade cognitiva de um organismo; uma delas é por intermédio da resolução de tarefas meio-fim (OSTHAUS; LEA; SLATER, 2005). A compreensão pelos indivíduos das relações meio-fim é de grande importância, pois torna possível transformar a intenção em um plano e, conseqüentemente, em uma ação, possibilitando, assim, a resolução de tais problemas (HALSEY; BEZERRA; SOUTO, 2006). Para que sejam bem-sucedidas, tais tarefas devem ser adaptadas para espécie alvo, levando em consideração a ecologia do animal, e devem ser percebidas diretamente pelo animal, sem que ele tenha experiências anteriores em tarefas semelhantes (WHITT et al., 2009).

As tarefas do tipo meio-fim geralmente consistem em uma recompensa alimentar ligada a um problema em cadeia (HALSEY; BEZERRA; SOUTO, 2006). Elas foram introduzidos por Köhler em 1925, que realizou tarefas que consistam em ligar o indivíduo e o objeto de interesse por meio de uma conexão física (OSTHAUS; LEA; SLATER, 2005).

Há inúmeras variações dessa problemática, sendo a tarefa dos fios paralelos um tipo de teste padrão para análises cognitivas de meio-fim (e.g. MAUSER; KRALIK; BOTTO-MAHAN, 1999; HALSEY; BEZERRA; SOUTO, 2006). Esse teste consiste em dois fios prendendo um alimento a um deles e, quando o fio iscado for puxado, a comida fica ao alcance do indivíduo (e.g. HALSEY; BEZERRA; SOUTO, 2006).

Pesquisas utilizando a tarefa dos fios paralelos vêm sendo aplicadas há décadas (OSTHAUS; LEA; SLATER, 2005, HALSEY; BEZERRA; SOUTO, 2006). Inicialmente, tais testes se deram com primatas do velho mundo, como dito anteriormente (HARLOW; SETTLAGE, 1934). Dentre eles, os mais bem-sucedidos são os chimpanzés os quais, além de resolver os problemas, mostraram-se capazes de melhorar sua performance com a prática (FINCH, 1941). Gorilas também apresentaram resultados comparáveis aos dos chimpanzés, mostrando-se mais habilidosos nesse tipo de tarefa quando comparado às outras espécies estudadas (RIESEN et al., 1953). Outras espécies de macacos, como saguis, mostraram-se capazes de resolver e se aperfeiçoar na tarefa dos fios paralelos, apresentando bons resultados e revelando uma alta capacidade cognitiva (HALSEY; BEZERRA; SOUTO, 2006).

Algumas experiências colocaram vários tipos de organismos em teste, como cães, papagaios e guaxinins (e.g., papagaios: PEPPERBERG, 2004; cães: OSTHAUS; LEA; SLATER, 2005; guaxinins: WELKER; SEIDENSTEIN, 1959). Os cães mostraram-se incapazes de compreender e realizar os testes de meio-fim, exceto quando houve algum tipo de interferência humana (OSTHAUS; LEA; SLATER, 2005). É possível que isso tenha sido ocasionado pela domesticação e cooperação com os seres humanos, que fez com que perdessem a capacidade de resolver problemas cognitivos sozinhos (OSTHAUS; LEA; SLATER, 2005). Pepperberg (2004) testou papagaios africanos e constatou que essa espécie era apenas capaz de resolver os testes quando não treinada, provando que a interferência humana nem sempre é algo benéfico para os testes cognitivos. Michels (1961) constatou que os guaxinins poderiam resolver tal teste com sucesso, apresentando também melhoria do desempenho com a prática (BYRNE; CHAMBERLAIN, 2011).

Apesar de tais resultados provarem a grande importância do teste padrão dos fios-paralelos e dos estudos da capacidade cognitiva, existe uma clara lacuna a respeito de outras espécies de mamíferos, incluindo marsupiais da família Didelphidae e de como sua estrutura cortical primitiva suporta as relações do tipo meio-fim (HALSEY; BEZERRA; SOUTO, 2006).

2.3 Timbu (*Didelphis albiventris* Lund, 1840)

Os timbus (*Didelphis albiventris* Lund, 1840) são uma espécie de marsupial didelfídeo neotropical, com o tamanho médio de aproximadamente 76 cm e cauda comprida (preênsil), com o peso médio entre de 1000 e 1500 g (VIEIRA; DE CAMARGO, 2012). A sua coloração corporal é composta por uma base de pelos esbranquiçados, com uma porção apical enegrecida, conectada a uma mancha mais escura localizada no topo da cabeça (mancha coronária) (VIEIRA; DE CAMARGO, 2012). A cauda não apresenta pelos, sendo pigmentada até aproximadamente a metade e despigmentada na porção terminal, o que exibe uma clara divisão entre as duas partes (VIEIRA; DE CAMARGO, 2012).

Possuem ampla distribuição na América do Sul, ocorrendo em todas as regiões do Brasil, exceto na Amazônia (VIEIRA; DE CAMARGO, 2012). Ocupam vários tipos de vegetação, desde florestas até formações abertas, que abrangem

toda a Caatinga, Cerrado, Pampa e Mata Atlântica (figura 3) (CÁCERES, 2002; VIEIRA; DE CAMARGO, 2012).

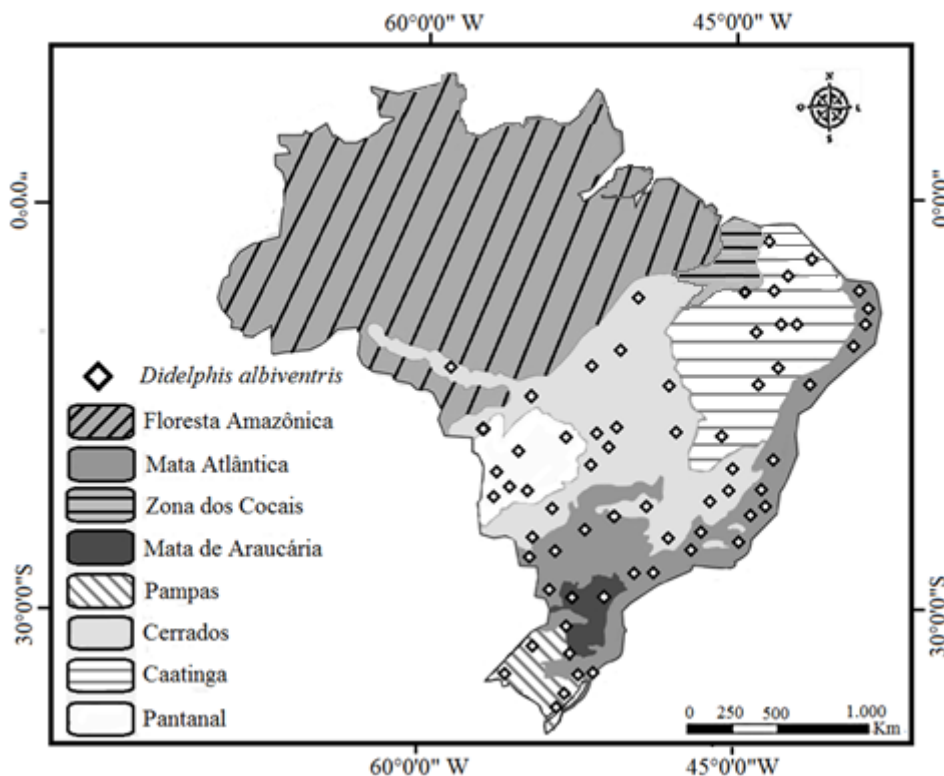


Figura 3 – Distribuição dos timbus no Brasil e os tipos de vegetação onde ocorrem (ilustração baseada em CAMARGO, 2012).

Essa espécie possui uma visão adaptada para vida noturna, correspondentes ao seu hábitos, e bem desenvolvida, semelhantemente à dos eutherios (MATHEUS et al., 1995; OLIVEIRA; SANTORI, 1999). Eles são comumente onívoros, consumindo principalmente frutas, mas também invertebrados e vertebrados (CÁCERES, 2002; VIEIRA; DE CAMARGO, 2012). Possuem estratégia oportunista para obtenção de alimentos, a qual permite uma grande variação em sua dieta, de acordo com disponibilidade do meio. Os timbus são principalmente terrestres, mas utilizam também as árvores para locomoção e construção de ninhos (VIEIRA; DE CAMARGO, 2012). Eles são considerados generalistas em termos de habitats e tolerantes a ambientes alterados; são, ainda, uma espécie oportunista e comumente encontrada em áreas urbanas (CÁCERES, 2002; SANCHES et al., 2012; VIEIRA; DE CAMARGO, 2012).

Os timbus são marsupiais pelo seu desenvolvimento intrauterino reduzido, resultando no nascimento imaturo das crias, as quais ficam aderidas às mamas

até completarem o seu desenvolvimento (MCMENAMIN; KRAUSE, 1993). Os filhotes nascem com comprimento médio de 10 a 12 mm e se desenvolvem completamente aos 75 dias de idade (MCMENAMIN; KRAUSE, 1993; COSTA-CRUZ; MARGARIDO, 2003). Nascem completamente dependentes da amamentação, a qual consiste na sua única fonte de alimento e, por conta disso, impõe um alto custo energético à fêmea, o que acaba por exigir-lhe uma busca mais forte de alimentos (COUTINHO et al., 1994).

Os filhotes de timbu, no final da fase de lactação, soltam-se voluntariamente dos mamilos maternos, permanecendo agarrados às costas da mãe. Depois são deixados em segurança em uma toca, onde são alimentados por cerca de um mês. Quando se tornam adultos e chegam a ter cerca de 1000 g, tornam-se independentes e passam a consumir outros tipos de alimentos (COSTA-CRUZ; MARGARIDO, 2003).

Eles exibem uma área de vida fixa, utilizando sempre um mesmo espaço para suas atividades diárias - como procura de alimentos, descanso e reprodução (SANCHES et al., 2012). O tamanho desse espaço depende diretamente do comprimento do animal, sexo, idade, sazonalidade e disponibilidade de recursos (ALMEIDA; TORQUETTI; TALAMONI, 2008; CANTOR et al., 2010). A espécie apresenta interações sociais que vão além do acasalamento e cuidados parentais, como, por exemplo, associações entre machos e fêmeas para construção do ninho (ASTÚA et al., 2015).

Referências bibliográficas

ALMEIDA, A. J. De; TORQUETTI, C. G.; TALAMONI, S. a. Use of space by neotropical marsupial *Didelphis albiventris* (Didelphimorphia: Didelphidae) in an urban forest fragment. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 25, n. 1976, p. 214–219, 2008. Disponível em: <http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0101-81752008000200008&lng=en&nrm=iso&tlng=en>.

ASTÚA, D. et al. First evidence of gregarious denning in opossums (Didelphimorphia, Didelphidae), with notes on their social behaviour. **Biology Letters**, v. 11, n. 6, p. 20150307, 2015. Disponível em: <<http://rsbl.royalsocietypublishing.org/lookup/doi/10.1098/rsbl.2015.0307>>.

BARTON, R. A. Mosaic evolution of brain structure in mammals. **Evolution of Nervous Systems**, v. 3, n. 1997, p. 97–102, 2010.

BECK, P. D.; POSPICHAL, M. W.; KAAS, J. H. Topography, architecture, and connections of somatosensory cortex in opossums: Evidence for five somatosensory areas. **Journal of Comparative Neurology**, v. 366, n. 1, p. 109–133, 1996.

BYRNE, M. E.; CHAMBERLAIN, M. J. Seasonal Space Use and Habitat Selection of Adult Raccoons (*Procyon lotor*) in a Louisiana Bottomland Hardwood Forest. **The American Midland Naturalist**, v. 166, n. 2, p. 426–434, 2011. Disponível em: <<http://www.bioone.org/doi/abs/10.1674/0003-0031-166.2.426>>.

CÁCERES, N. C.; MONTEIRO-FILHO, E. L. a. **Tamanho corporal em populações naturais de *Didelphis* (Mammalia: Marsupialia) do Sul do Brasil** *Revista Brasileira de Biologia*, 1999. .

CÁCERES, N. C.; MONTEIRO-FILHO, E. L. A. Food Habits, Home Range and Activity of *Didelphis aurita* (Mammalia, Marsupialia) in a Forest Fragment of Southern Brazil. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 36, n. 2, p. 85–92, 2001. Disponível em: <<http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1076/snfe.36.2.85.2138>>.

CANTOR, M. et al. Potential seed dispersal by *Didelphis albiventris* (Marsupialia, Didelphidae) in highly disturbed environment. **Biota Neotropica**, v. 10, n. 2, p. 0–0, 2010.

CARLOS, N. by Use of the space by the opossum. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 20, n. 2, p. 315–322, 2003.

CERQUEIRA, R. Reproduction de *Didelphis albiventris* dans le nord-est du Brésil (Polyprotodontia, Didelphidae). **Mammalia**, v. 48, n. 1, p. 95–104, 1984.

CHEUNG, A. F. P. et al. The subventricular zone is the developmental milestone of a 6-layered neocortex: Comparisons in metatherian and eutherian mammals. **Cerebral Cortex**, v. 20, n. 5, p. 1071–1081, 2010.

COSTA-CRUZ, A. C.; MARGARIDO, T. C. C. Características reprodutivas de *Didelphis albiventris* Lund, 1840 (Mammalia-Marsupialia) na região metropolitana de Curitiba, Paraná, Brasil. **Arq. ciên. vet. zool. UNIPAR**, v. 6, n. 2, p. 119–126, 2003.

COUTINHO, H. B. et al. Immunocytochemical study of the ontogeny of Peyer's patches in the Brazilian marsupial *Didelphis albiventris*. **J Anat**, v. 185 (Pt 2, n. 7472, p. 347–354, 1994. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/7961141>>.

CACERES, N. C. Food Habits and Seed Dispersal by the White-Eared Opossum, *Didelphis albiventris*, in Southern Brazil. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 37, n. 2, p. 97–104, 2002. Disponível em: <<http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1076/snfe.37.2.97.8582>>.

DOOLEY, J. C. et al. A connection to the past: *Monodelphis domestica* provides insight into the organization and connectivity of the brains of early mammals. **Journal of Comparative Neurology**, v. 521, n. 17, p. 3877–3897, 2013.

DUKAS, R. **Cognitive ecology : the evolutionary ecology of information processing and decision making**. [s.l.] The University of Chicago Press, 1998.

ELSTON, G. N. et al. Specializations of the granular prefrontal cortex of primates: Implications for cognitive processing. **Anatomical Record - Part A Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology**, v. 288, n. 1, p. 26–35, 2006.

FINARELLI, J. A.; GOSWAMI, A. The evolution of orbit orientation and encephalization in the Carnivora (Mammalia). **Journal of Anatomy**, v. 214, n. 5, p. 671–678, 2009.

FINCH, G. The solution of patterned string problems by chimpanzees. **Journal of Comparative Psychology**, v. 32, n. 1, p. 83–90, 1941. Disponível em: <<http://booksandjournals.brillonline.com/content/journals/10.1163/156853977x00081>>.

FRIEDMAN, H.; MARSHALL, D. A. Position reversal training in the Virginia opossum: evidence for the acquisition of a learning set. **The Quarterly journal of experimental psychology**, v. 17, n. 3, p. 250–254, 1965. Disponível em: <<http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/17470216508416439>>.

HALSEY, L. G.; BEZERRA, B. M.; SOUTO, A. S. Can wild common marmosets (*Callithrix jacchus*) solve the parallel strings task? **Animal Cognition**, v. 9, n. 3, p. 229–233, 2006.

HARLOW, H. F.; SETTLAGE, P. H. Comparative behavior of primates. VII. Capacity of monkeys to solve patterned string tests. **Journal of Comparative Psychology**, v. 18, n. 3, p. 423–435, 1934.

HART, B. L.; HART, L. A.; PINTER-WOLLMAN, N. Large brains and cognition: Where do elephants fit in? **Neuroscience and Biobehavioral Reviews**, v. 32, n. 1, p. 86–98, 2008.

IRIE-SUGIMOTO, N. et al. Evidence of means-end behavior in Asian elephants (*Elephas maximus*). **Animal Cognition**, v. 11, n. 2, p. 359–365, 2008.

JERISON, H. J. Animal intelligence as encephalization. **Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences**, v. 308, n. 1135, p. 21–35, 1985.

KAAS, J. H. Why is brain size so important: Design problems and solutions as neocortex gets bigger or smaller. **Brain and Mind**, v. 1, n. 1, p. 7–23, 2000.

Disponível em:

<<http://dx.doi.org/10.1023/A:1010028405318%5Cnhttp://www.springerlink.com/content/x71124h6g6622g80/>>.

KAAS, J. H. Reconstructing the areal organization of the neocortex of the first mammals. **Brain, Behavior and Evolution**, v. 78, n. 1, p. 7–21, 2011.

KAAS, J. H. The Evolution of Brains from Early Mammals to Humans. **Wiley Interdiscip Rev Cogn Sci.**, v. 34, n. 1, p. 27–35, 2013. Disponível em:

<http://libproxy.usc.edu/login?url=http://search.proquest.com/docview/620260693?accountid=14749%5Cnhttp://zb5lh7ed7a.search.serialssolutions.com/?ctx_ver=Z39.88-2004&ctx_enc=info:ofi/enc:UTF-8&rft_id=info:sid/ProQ:psycinfo&rft_val_fmt=info:ofi/fmt:kev:mtx:>.

KARLEN, S. J.; KRUBITZER, L. The functional and anatomical organization of marsupial neocortex: Evidence for parallel evolution across mammals. **Progress in Neurobiology**, v. 82, n. 3, p. 122–141, 2007.

KRASHENINNIKOVA, A.; BRÄGER, S.; WANKER, R. Means-end comprehension in four parrot species: Explained by social complexity. **Animal Cognition**, v. 16, n. 5, p. 755–764, 2013.

KRAUSE, W. J.; SAUNDERS, N. R. Brain growth and neocortical development in the Opossum. **Annals of Anatomy**, v. 176, n. 5, p. 395–407, 1994. Disponível em: <[http://dx.doi.org/10.1016/S0940-9602\(11\)80464-4](http://dx.doi.org/10.1016/S0940-9602(11)80464-4)>.

MATHEUS, S. M. et al. Anatomical study of the opossum (*Didelphis albiventris*) extraocular muscles. **Journal of Anatomy**, v. 186, n. Pt 2, p. 423–427, 1995.

MAUSER, M. D.; KRALIK, J.; BOTTO-MAHAN, C. Problem solving and functional design features: Experiments on cotton-top tamarins, *Saguinus oedipus oedipus*. **Animal Behaviour**, v. 57, n. 3, p. 565–582, 1999. Disponível em: <<http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0003347298910326>>.

MCMENAMIN, P. G.; KRAUSE, W. J. Development of the eye in the North American opossum (*Didelphis virginiana*). **Journal of anatomy**, v. 183, p. 343–358, 1993.

MILLER, E. K. The prefrontal cortex and cognitive control. **Nature Reviews Neuroscience**, v. 1, n. 1, p. 59–65, 2000. Disponível em:

<<http://www.nature.com/doi/10.1038/35036228%5Cnpapers3://publication/doi/10.1038/35036228>>.

MUNZ, E. D. **Psychotherapie in der Psychiatrie**. [s.l.] Harvard University Press, 2017. v. 36

OLIVEIRA, M. E.; SANTORI, R. T. Studies on Neotropical Fauna and Environment Predatory Behavior of the Opossum *Didelphis albiventris* on the Pitviper *Bothrops jararaca*. **Stud Neotrop Fauna & Environm**, v. 34, n. September 2012, p. 72–75, 1999.

OSTHAUS, B.; LEA, S. E. G.; SLATER, A. M. Dogs (*Canis lupus familiaris*) fail to show understanding of means-end connections in a string-pulling task. **Animal Cognition**, v. 8, n. 1, p. 37–47, 2005.

PEPPERBERG, I. M. “Insightful” string-pulling in Grey parrots (*Psittacus erithacus*) is affected by vocal competence. **Animal Cognition**, v. 7, n. 4, p. 263–266, 2004.

READER, S. M.; MORAND-FERRON, J.; FLYNN, E. Animal and human innovation: novel problems and novel solutions. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 371, n. 1690, p. 20150182, 2016. Disponível em: <<http://rstb.royalsocietypublishing.org/lookup/doi/10.1098/rstb.2015.0182>>.

RIESEN, A. H. et al. Solutions of patterned string problems by young gorillas. **Journal of Comparative and Physiological Psychology**, v. 46, n. 1, p. 19–22, 1953.

ROTH, G.; DICKE, U. Evolution of the brain and intelligence. **Trends in Cognitive Sciences**, v. 9, n. 5, p. 250–257, 2005.

SANCHES, V. Q. A. et al. Home-range and space use by *Didelphis albiventris* (Lund 1840) (Marsupialia, Didelphidae) in Mutum Island, Paraná river, Brazil. **Biota Neotropica**, v. 12, n. 4, p. 50–55, 2012. Disponível em: <http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1676-06032012000400004&lng=en&tlng=en>.

SHETTLEWORTH, S. **Cognition, Evolution and Behavior**. 2nd ed. ed. [s.l.] Oxford University Pres, 2010.

TOMASELLO, M.; CALL, J. **Primate cognition**. [s.l.] Oxford University Pres, 1997.

ULINSKI, P. S. External morphology of pouch young opossum brains: A profile of opossum neurogenesis. **Journal of Comparative Neurology**, v. 142, n. 1, p. 33–58, 1971a.

ULINSKI, P. S. External morphology of pouch young opossum brains: A profile of opossum neurogenesis. **Journal of Comparative Neurology**, v. 142, n. 1, p. 33–58, 1971b.

VIEIRA, E. M.; DE CAMARGO, N. F. Uso do espaço vertical por marsupiais brasileiros. **Os Marsupiais do Brasil**, n. July, p. 348–366, 2012.

WELKER, W. I.; SEIDENSTEIN, S. Somatic sensory representation in the cerebral cortex of the racoon (*Procyon lotor*). **Journal of Comparative Neurology**, v. 111, n. 3, p. 469–501, 1959.

WILLIAMS, M. F. Primate encephalization and intelligence. **Medical Hypotheses**, v. 58, n. 4, p. 284–290, 2002.

WROE, S.; MILNE, N. Convergence and remarkably consistent constraint in the evolution of carnivore skull shape. **Evolution**, v. 61, n. 5, p. 1251–1260, 2007.

Manuscrito submetido à revista *Animal Cognition*, que possui fator de impacto 2.207.

O timbu não é capaz de compreender a tarefa dos fio-paralelo: um indicativo de uma capacidade limitada do tipo meio-fim dos mamíferos ancestrais?

Tatiani G. Albert¹ Nicola Schiel¹ Antonio Souto^{2*}

¹ Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, Brasil

² Departamento de Zoologia, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Brasil

*Autor de correspondência

Antonio Souto ORCID 0000-0003-1692-1958

Departamento de Zoologia

Universidade Federal de Pernambuco

Avenida Professor Moraes Rego, 1235

50670-901 Cidade Universitária, Recife, PE

Brasil

E-mail: asouto.labet@gmail.com

Telephone: +55 81 991426394

Agradecimento Agradecemos ao Santuário Ecológico de Pipa e do Refúgio Ecológico Charles Darwin para autorizar a coleta de dados em suas propriedades. Para Dr. Christini Caselli pelo apoio na análise estatística. A pesquisa foi financiada pela FACEPE (Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia de Pernambuco) concessão IBPG-0.993-2,04/15 premiados para Tatiani Albert.

Resumo

O presente estudo teve como objetivo compreender melhor a importância da estrutura cerebral para a cognição nos mamíferos selvagens, investigando o timbu (*Didelphis albiventris*), que tem uma estrutura cerebral considerada primitiva e similar a encontrada nos primeiros mamíferos. O estudo experimental foi conduzido em 15 animais selvagens de ambos os sexos (dez fêmeas e cinco machos), em fragmentos de Mata Atlântica no nordeste do Brasil. Os testes foram realizados das 19:00 às 7:00 horas, com a utilização de dois tipos de aparatos com fios paralelos, nos quais um dos fios estava ligado a uma recompensa alimentar (um pedaço de banana). Foram analisado um total de 505 vídeos, registrados através de câmeras *trap*. As fêmeas passaram mais tempo e interagiram mais vezes com os aparatos. Apesar das quantidades de interações e o tempo investido na obtenção da isca, os timbus foram incapazes de realizar o teste, mostrando que não compreenderam de forma espontânea a relação meio-fim do teste dos fios paralelos. Dessa forma, os resultados com tal espécie sugerem que uma estrutura cerebral primitiva não garante a resolução do teste dos fios paralelos, mostrando que, possivelmente, não haja a compreensão da relação meio-fim nessa espécie de mamífero. Sugere também que os primeiros mamíferos teriam uma capacidade cognitiva limitada, quando comparados com um número de espécies viventes atuais.

Palavras-chave: cognição, tarefas meio-fim, marsupiais, estrutura cerebral, primitivos.

Introdução

Geralmente, os estudos sobre cognição em mamíferos têm procurado associar os seus resultados a determinadas características, como a complexidade da rede neural (Duncan and Owen 2000; Giedd 2003; Whishaw 2003; Tapp 2004; Crews and Boettiger 2009), presença do córtex pré-frontal (Miller 2000; Emery and Clayton 2005), o quociente de encefalização (EQ), o qual consiste na relação entre o volume cerebral e a alometria de massa corporal (Irie-Sugimoto et al. 2008; Boddy et al. 2012), e a estrutura cerebral no que se refere à quantidade, disposição e profundidade de fissuras e sulcos cerebrais (Kaas 2013; Ko 2015). Tais características influenciariam as funções executivas, como compreensão, planejamento e percepção, fatores importantes na resolução de problemas cognitivos nos mamíferos (Vauclair 1996; Miller 2000; Elston et al. 2006; Shettleworth 2010).

Um dos métodos mais aplicados para se avaliar experimentalmente a cognição nos animais é o teste padrão dos fios (e.g., Pepperberg 2004; Halsey et al. 2006; Krasheninnikova 2013). Este trata de uma tarefa que envolve a relação do tipo meio-fim composta por uma recompensa alimentar ligada à extremidade de um dos fios, isso nos permite compreender se uma determinada espécie consegue transformar uma intenção em plano e, conseqüentemente, em uma ação. Além disso, nos permitir identificar o processo pelo qual o animal obtém a informação, se por meio de tentativa e erro ou episódios de *insight* (Tomasello and Call 1997; Osthaus et al. 2005; Halsey et al. 2006; Shettleworth 2010). O teste dos fios tem sido aplicado para a análise cognitiva de diversos modelos animais (e.g. papagaios: Pepperberg 2004; guaxinins: Michels 1961; cães: Osthaus et al. 2005; gatos: Whitt et al. 2009; saguis comuns: Halsey et al. 2006; gorilas: Riesen et al. 1953; chimpanzés: Finch 1941).

É interessante notar que nos estudos com testes dos fios paralelos (relação do tipo meio-fim) têm-se usado apenas espécies de mamíferos com um cérebro mais desenvolvido,

seja pela presença de um córtex pré-frontal, encontrado em primatas (Miller 2000), seja pela presença clara de fissuras e sulcos cerebrais, como visto em todas as espécies estudadas, até o momento (e.g. guaxinins: Michels 1961; gatos: Whitt et al. 2009). Contudo, quando lidamos com mamíferos que possuem uma estrutura cerebral primitiva, ainda permanece sem resposta se uma estrutura assim seria um fator crucial para a compreensão das relações do tipo meio-fim. Além de preencher uma importante lacuna sobre a cognição de mamíferos vivos, investigações desse tipo também possibilitariam uma oportunidade de se inferir como os primeiros mamíferos lidavam cognitivamente em situações que envolviam as relações do tipo meio e fim, como novas formas de obtenção de recurso (e.g. Kaas 2011; Dooley et al. 2013). De fato, os ancestrais dos mamíferos possuíam cérebros relativamente pequenos, com áreas corticais reduzidas, bem como poucas fissurações e poucos sulcos cerebrais (Karlen and Krubitzer 2007; Kaas 2011).

Dentre os animais vivos, os marsupiais da família Didelphidae são os que apresentam maiores similaridades com os primeiros mamíferos, como a presença de pouco neocórtex em proporção ao resto do cérebro e poucas áreas corticais (Karlen and Krubitzer 2007; Kaas 2011; Dooley et al. 2013). Neste contexto, uma espécie que pode ser um bom modelo para se investigar uma associação entre uma estrutura cerebral primitiva e a percepção do tipo meio-fim nos mamíferos é o timbu (*Didelphis albiventris*). Este possui um cérebro com tamanho total e relativo reduzido (coeficiente de encefalização igual a 0.2, valor nitidamente mais baixo que o de outros mamíferos: guaxinins = 1.2, gorilas = 1.7, chimpanzés = 2.5, humanos = 7.4 (Roth and Dicke 2005; Wroe and Milne 2007), poucos neurônios e um número baixo de fissurações e sulcos, aspectos considerados primitivos dentro da classe dos mamíferos (Ulinski 1971; Krause and Saunders 1994; Beck et al. 1996; Roth and Dicke 2005; Cheung et al. 2010). Especificamente quanto ao número de neurônios no córtex, como no caso do timbu, uma menor quantidade poderia afetar as transmissões de

informações, reduzindo a capacidade cognitiva de uma espécie (Jerison 1985; Hart et al. 2008).

Assim como em outras espécies, a configuração cortical podem vir gerar alguns comportamentos adaptados ao meio e respostas cognitivas adequadas às necessidades dos animais (Jerison 1985; Barton 2010). Assume-se, ainda, que no processo evolutivo das espécies de mamíferos, o desenvolvimento cortical se tornaria mais lento uma vez atingido um grau satisfatório para responder às pressões seletivas (Jerison 1985), como no caso da família Didelphidae (Jerison 1985; Karlen and Krubitzer 2007). Dessa forma, poderíamos utilizar uma espécie vivente de mamífero, desde que possuísse uma organização cerebral primitiva, para obter uma melhor compreensão dos aspectos cognitivos de espécies ancestrais.

Os timbus são mamíferos marsupiais terrestres que exibem um comportamento territorial (Sanches et al. 2012; Vieira and de Camargo 2012) e possuem memória espacial aguçada (James and Turner 1963). Essa espécie é considerada de médio porte (comprimento total médio: ~76 cm) e apresenta hábitos noturnos, com visão desenvolvida e adaptada à vida noturna (Oliveira and Santori 1999; Vieira and de Camargo 2012). Quanto às interações sociais, esses animais possuem associações básicas como, por exemplo, vínculos entre machos e fêmeas para construção do ninho e entre as fêmeas e suas proles, que compartilham o ninho até após o desmame (Astúa et al. 2015). As fêmeas podem dar à luz a mais de sete filhotes por ninhada (Almeida et al. 2008), de duas a três vezes por ano (Tyndale-Biscoe and Mackenzie 1976). Tal aspecto, presumivelmente, requer um aporte alto de energia e nutrientes por parte das fêmeas (e.g. Key and Ross 1999; Speakman 2008), em decorrência dos altos custos fisiológicos durante a reprodução e amamentação, que pode vir a gerar possíveis diferenças em teste que envolvam recompensas alimentares (Cáceres and Monteiro-Filho 1999; Cáceres and Monteiro-Filho 2001; Cáceres 2002).

Dessa forma, usando o timbu como modelo, buscamos testar se um mamífero com uma estrutura cerebral primitiva possuiria a capacidade de perceber relações do tipo meio-fim. Para tanto, optamos em desenvolver um estudo experimental com animais selvagens, em campo, através do problema padrão dos fios paralelos. Além disso, investigaremos possíveis diferenças na participação e resolução do teste entre machos e fêmeas. Acreditamos que, em decorrência dos elevados custos energéticos durante a reprodução e amamentação, as fêmeas sejam mais responsivas e, portanto, mais bem-sucedidas do que os machos. Esperamos que o presente estudo preencha uma importante lacuna no campo da cognição animal e, ao fazer uso de um mamífero selvagem com características primitivas, nos auxilie a compreender melhor a capacidade cognitiva dos primeiros mamíferos.

Métodos

Áreas de estudo

O estudo foi realizado nos municípios de Tibau do Sul (estado do Rio Grande do Norte, Fig. 1a), Camaragibe, Gravatá, Igarassu e Recife (estado de Pernambuco, Fig. 1b), no Nordeste do Brasil. Todas as áreas de estudo apresentavam uma vegetação semelhante, composta de Mata Atlântica, exceto Gravatá, cuja vegetação é composta de brejo de altitude (Rodal et al. 2005). Usando como base um home-range ~2 ha por indivíduo (Sanches et al. 2012), locais onde ocorreram os experimentos foram selecionadas de forma a evitar a justaposição de área/indivíduo.

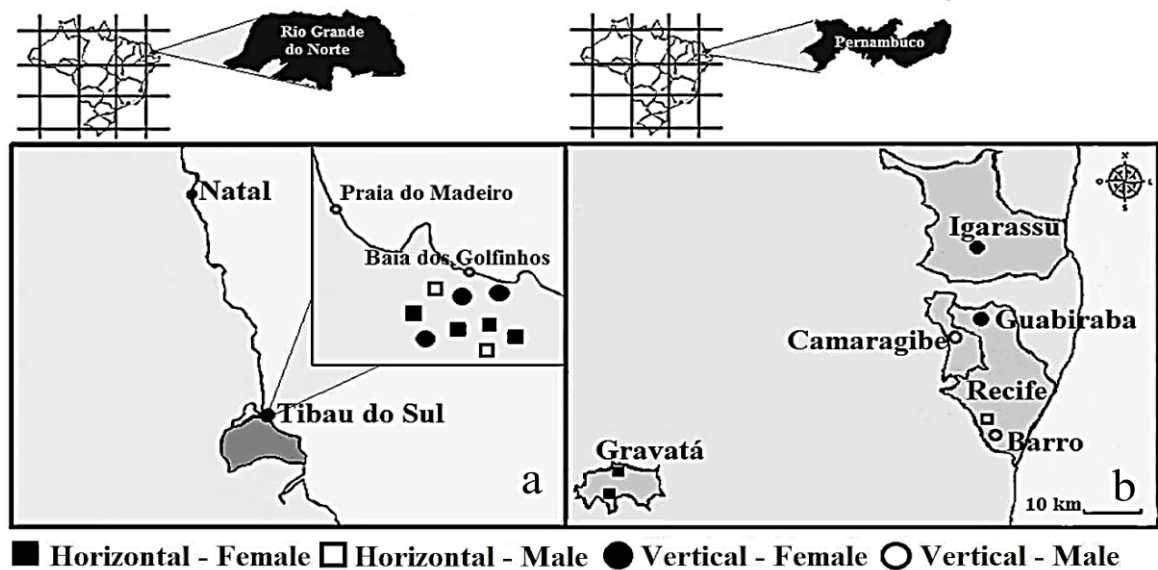


Fig. 1 Mapa indicando os tipos de aparatos e gênero nas áreas de coleta: **a** município de Tibau do Sul (RN); **b** municípios de Camaragibe, Gravata, Igarassu e Recife (PE).

Animais

Ao longo do estudo, 15 indivíduos adultos de timbus interagiram com os aparatos, sendo 10 fêmeas e cinco machos. Todos os animais viviam em liberdade e eram experimentalmente ingênuos. A identificação dos timbus se deu através de características físicas (e.g. sexo, padrões de tonalidade da pelagem, marcas no corpo, tamanho total dos indivíduos e padrões de tonalidade da cauda; e.g. Halsey et al. 2006) (Fig. 2c; d; e). Para se assegurar que se tratava sempre do mesmo indivíduo por área, tal procedimento de identificação foi realizado em todos os vídeos. Cada área apresentou apenas um único indivíduo. Dentre os 15 timbus adultos que interagiram com os aparatos, oito indivíduos visitaram o aparato do tipo horizontal e sete o vertical (Fig. 2a; b).

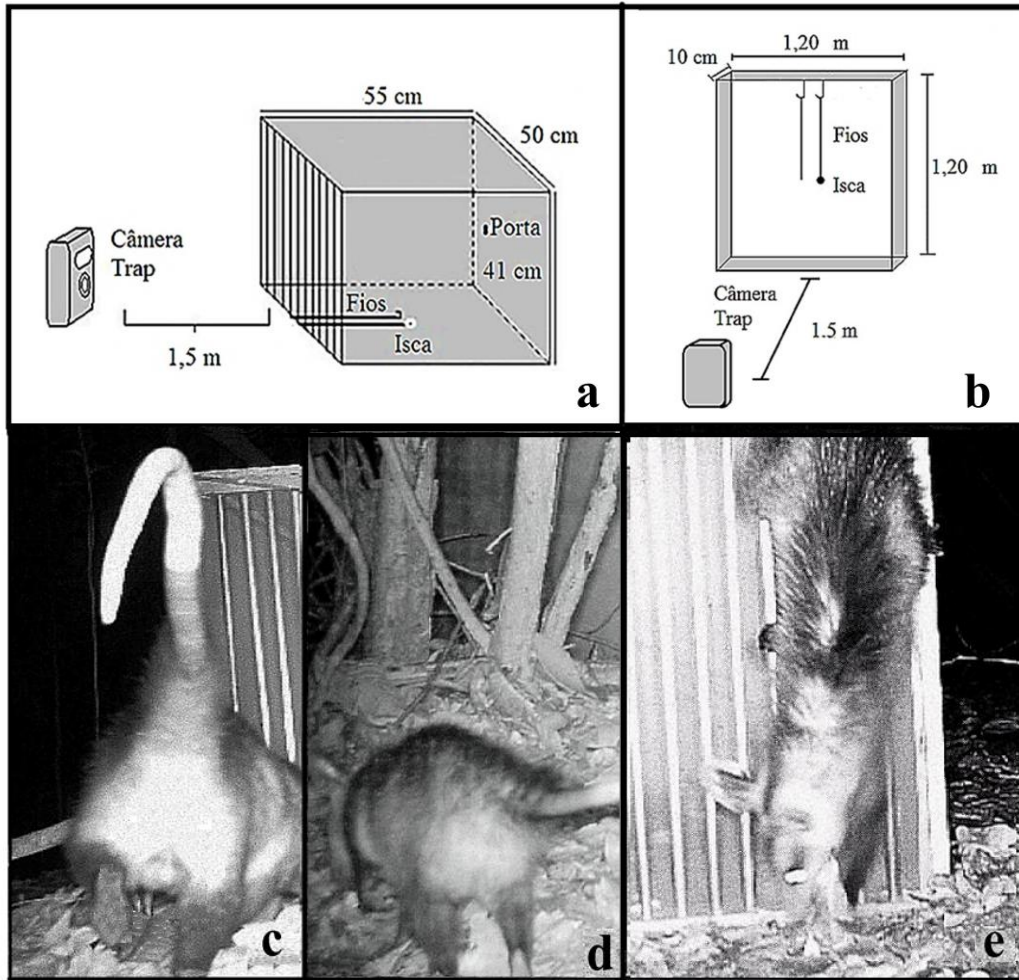


Fig. 2a Aparato experimental do teste dos fios-paralelos, do tipo horizontal, com fios posicionados na horizontal (ilustração baseada em Halsey et al. 2006); **b** Aparato experimental do teste dos fios suspensos, com cordas posicionadas na vertical; **c** Identificação de macho; **d** Identificação de fêmea; **e** Identificação através de marcas naturais

Aparato e desenho experimental

A fim de incluir alguns dos aspectos ecológicos ligados ao forrageio da espécie, como a postura corporal durante o forrageio (acesso horizontal e vertical) (e.g. Cáceres 2002; Sanches et al. 2012; Vieira and de Camargo 2012) optou-se por incluir, além da posição horizontal comumente usada no teste de fios paralelos, a opção de fios na posição vertical

(Fig. 2a, b). Tal disposição visou simular algumas das condições encontradas no hábitat natural do timbu, levando em consideração seus hábitos arbóreos e alimentares em que, algumas vezes, um indivíduo puxa um galho descendente a fim de acessar o alimento (e.g. Cáceres 2002; Sanches et al. 2012; Vieira and de Camargo 2012). Para tanto, foram desenvolvidos dois tipos de aparatos experimentais. Cada indivíduo participou em apenas um dos aparatos.

O aparato com os fios dispostos na posição horizontal foi adaptado de estudos prévios realizados com outras espécies (e.g. chimpanzés: Finch 1941; gorilas: Riesen et al. 1953; cães: Osthaus et al. 2005; saguis comum: Halsey et al. 2006; gatos: Witt et al. 2009). Este consistiu em uma caixa de madeira (55 cm de largura \times 50 cm espessura \times 41 cm de altura) com barras metálicas verticalmente dispostas com espaçamento de 2 cm entre si situadas apenas na parte frontal do aparato (Fig. 2a). Na parte posterior havia uma pequena porta de acesso para o interior do aparato. Dois fios-paralelos (espessura: 3,5 mm cada) com 17 cm de comprimento cada e espaçamento de 4 cm entre eles foram afixados na base de duas das barras metálicas em direção ao interior da caixa. Na extremidade dos fios se afixou um pequeno gancho. Em um destes se encontrava o recurso. Oito indivíduos interagiram nesse tipo de aparato.

O aparato com os fios verticais consistiu em uma moldura de madeira (1,20 cm de largura \times 10 cm espessura \times 1,20 cm de altura), com dois ganchos fixados na parte superior (de onde partiam os fios verticais) e dois ganchos na parte inferior (para fixação do recurso) (Fig. 2b). Os fios tinham um comprimento de 40 cm e se encontravam a 10 cm de distância entre si. Além disso, o recurso se encontrava a 80 cm de distância do solo a fim de se impedir o acesso direto do animal ao recurso. Dessa forma, os animais teriam que subir na moldura e puxar a corda correta para terem acesso ao recurso. Foram testados sete indivíduos de timbus nesse tipo de aparato.

A escolha do recurso considerou os hábitos alimentares do gênero *Didelphis* (e.g. Sandidge 1953; Cáceres 2002; Vieira and de Camargo 2012) e foi testada e confirmada a partir de um experimento piloto. Dessa forma, foram ofertados para os animais pedaços de frutas maçã ou banana (um recurso por vez em dias alternados, 6 repetições). Os animais mostraram preferência pela banana, preferindo-a 100% das vezes e ignorando as maçãs.

Durante a fase experimental as iscas de banana foram sempre cortadas em tamanhos iguais (4 cm). O recurso era provisionado apenas uma vez no início do experimento.

Coleta de dados

Os experimentos foram conduzidos entre julho de 2015 e setembro de 2017. A fim de selecionar o local adequado para o posicionamento do aparato, houve um período de reconhecimento para cada área. O reconhecimento envolvia, ao longo de 5 horas por dia, em dois dias, uma busca ativa por ninhos e/ou rastros dos animais. Após a escolha do local mais adequado, houve uma fase de habituação dos animais aos aparatos. Nessa fase, cada aparato era colocado de forma individual em cada território, onde foram verificados a presença de um único timbu, através da localização de ninhos ou rastros, e deixado lá por 48 horas ininterruptas, ou seja, a habituação ocorreu para cada indivíduo/área com apenas um único tipo de aparato.

Levando-se em consideração o hábito noturno dos animais (Rademaker and Cerqueira 2006; Vieira and de Camargo 2012), os experimentos foram montados e deixados disponíveis durante à noite (a partir das 19h) até as primeiras horas da manhã (7h).

Os aparatos foram sempre posicionados no chão e, com o intuito de atrair o animal ao aparato e explorar o local, colocava-se um pequeno pedaço de banana na frente do aparato. Todas as sessões foram gravadas por uma armadilha fotográfica com capacidade de gravação de vídeos (Moultrie M880, EBSCO Industries, Inc.). Esta foi instalada a 1.5 m

de distância do aparato, em um ângulo de 30°, posicionada de modo a gravar qualquer movimentação do animal durante o teste. O circuito da câmera foi programado para registrar vídeos com 1 min. de duração, com intervalo de 3 seg. entre as filmagens.

A coleta de dados sistemática ocorreu com uma frequência total de 15 a 20 dias/mês, dependendo do sucesso amostral em cada área. Após cinco dias, no mínimo, de participação de um determinado animal, a coleta na área era encerrada, sendo a média máxima de 10 dias de participação por indivíduo. Ao total foram realizadas 840 horas de coletas, sendo o esforço amostral de 67 sessões para os 15 indivíduos de *Didelphis albiventris* estudados. Foram analisados 505 vídeos, totalizando 8 horas e 41 minutos de filmagens, sendo filmados em média 10 vídeos por noite (cada vídeo com uma duração de 1 minuto).

Análises dos vídeos

Nas análises dos vídeos foram registradas as seguintes informações: (i) sexo do indivíduo; (ii) tempo de exploração do aparato (contabilizado em minutos) – tempo total em que o indivíduo se aproximou (até ≥ 30 cm do aparato) e interagiu de forma direta com o aparato (i.e. se encostou nele as patas, corpo, cauda ou focinho), independentemente de haver ou não contato com algum dos fios. O tempo de exploração foi determinado a partir dos registros de data e horários feitos pela armadilha fotográfica; (iii) quantidade de acertos – através da frequência de sucessos e fracassos por indivíduo, os quais se considerou como sucesso, quando o animal puxou a corda iscada, e fracasso, quando o animal puxa a corda não iscada; (iv) investida remota – quando o animal se aproxima do aparato, porém não entra em contato com ele (até ≥ 30 cm do aparato); (v) investida próxima sem manuseio – quando o animal se aproxima do aparato e entra em contato com ele, porém não toca em nenhum dos fios; (vi) investida próxima com manuseio – quando o animal se aproxima do aparato, entra em contato com ele e toca algum dos fios.

Análise estatística

Não houve resolução dos testes por nenhum dos animais e, dessa forma, não houve nem erros nem acerto. Foram calculados a média e o desvio padrão de ambos os sexos para cada aparato, para as seguintes variáveis: (i) tempo de exploração do aparato, (ii) investida remota, (iii) investida próxima sem manuseio e (iv) investida próxima com manuseio. Através destas mesmas variáveis comparou-se o desempenho entre machos e fêmeas com o teste de Mann-Whitney. Consideramos o nível de significância de $p \leq 0,05$ (bilateral) para todos os testes aplicados. Para o teste U de Mann-Whitney foi usado o programa BioEstat versão 5.3 (Ayres et al. 2007).

Resultados

Todos os 15 animais (dez fêmeas e cinco machos) interagiram com os aparatos a fim de acessar a isca, sendo feitas uma média 8 ‘investidas próximas sem manuseio’ para as fêmeas (DP = 3.43) e uma média de 2,8 para os machos (DP = 1.30) (Tabela 1). Registramos apenas uma ‘investida próxima com manuseio’. Dessa forma, nenhum dos indivíduos foi capaz de participar da tarefa e não obtiveram sucesso nos dois aparatos, ou seja, não ocorreu o manuseio dos fios e, portanto, não houve tentativas de resolução do problema. Quanto ao ‘tempo de exploração do aparato’, os indivíduos passaram uma média de 9 minutos em ‘investidas próximas sem manuseio’ para as fêmeas (DP = 5.12) e uma média de 3,5 minutos para os machos (DP = 2.47) (Tabela 1).

Tabela 1 Números e quantificações dos testes para ambos os aparatos para cada localidade e sexo

Aparato	Sexo	Local	Tempo total exploração	Investida remota	Investida próxima sem manuseio	Investida próxima com manuseio	Sucesso
Horizontal	Fêmea	TS	7'38"	1	14	0	0
Horizontal	Macho	TS	2'14"	1	4	0	0
Horizontal	Fêmea	TS	10'30"	3	12	0	0
Horizontal	Macho	TS	5'	1	4	0	0
Horizontal	Macho	ALD	7'14"	2	3	0	0
Horizontal	Fêmea	RB	6'30"	1	6	0	0
Horizontal	Fêmea	GR	15'45"	3	6	0	0
Horizontal	Macho*	RB	2'	1	2	0	0
Vertical	Fêmea	RB	8'33"	15	5	0	0
Vertical	Fêmea	RCD	10'24"	5	9	0	0
Vertical	Fêmea	FZ	5'28"	5	8	0	0
Vertical	Fêmea	TS	9'01"	11	10	0	0
Vertical	Fêmea	TS	6'10"	6	6	1	0
Vertical	Fêmea*	TS	1'	0	2	0	0
Vertical	Macho*	RB	1'30"	0	1	0	0

*Indivíduos que desapareceram. TS: Tibau do Sul; ALD: Aldeia; RB: Recife, bairro do Barro; GR: Gravatá; RCD: Reserva Charles Darwin; FZ: Fazenda.

Em ambos os aparatos, houve ocorrência tanto de ‘investidas remotas’ quanto ‘investidas próximas sem manuseio’, além de passarem um tempo médio de 7 minutos (tempo de exploração do aparato) explorando uma forma de alcançar/conseguir a isca (tempo máximo = 15 minutos e 45 segundos; DP = 0.58). Especificamente em relação ao aparato do tipo horizontal, houve uma média de sete ‘investidas próximas sem manuseio’ (DP = 4.23) e uma investida remota. Além disso, nove animais (quatro machos e cinco fêmeas) passaram um tempo médio de oito minutos (DP = 5.98) explorando o local. Quanto ao aparato do tipo vertical, houve uma média de seis ‘investidas próxima sem manuseio’ (DP = 3.43) e seis ‘investidas remotas’ (desvio padrão = 5.47). Quanto ao ‘tempo de exploração do aparato’, sete animais (um macho e seis fêmeas) o mesmo foi de uma média

de seis minutos (desvio padrão = 3,65). Em relação ao efeito do sexo, tanto machos quanto fêmeas realizaram ‘investidas remotas’, sendo um resultado quase significativo ($U = 14$, $N_F = 10$, $N_M = 5$, $p < 0,0576$) (Fig. 3a). Em contraste, as fêmeas (N_F) realizaram mais ‘investidas próximas sem manuseio’ quando comparados aos machos (N_M), através da comparação direta entre machos e fêmeas ($U = 3,5$, $N_F = 10$, $N_M = 5$, $p < 0,0085$) (Fig. 3b). As fêmeas também passaram significativamente mais tempo explorando os aparatos do que os machos ($U = 8$, $N_F = 10$, $N_M = 5$, $p < 0,0373$) (Fig. 4).

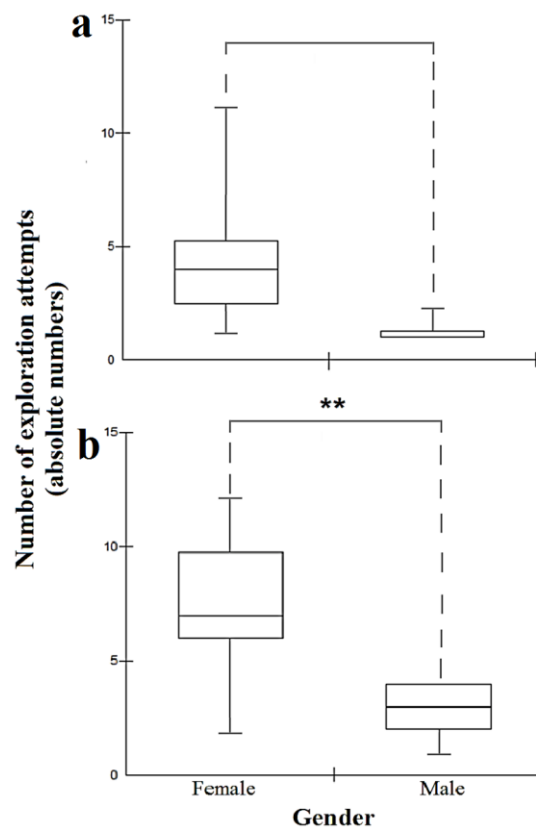


Fig. 3 Número de tentativas de exploração entre fêmeas e machos: **a** ‘investida remota’; **b** ‘investida próxima sem manuseio’. A média e o desvio padrão são representados por linhas horizontais longas e curtas, respectivamente (Mann Whitney; **: $p < 0,01$)

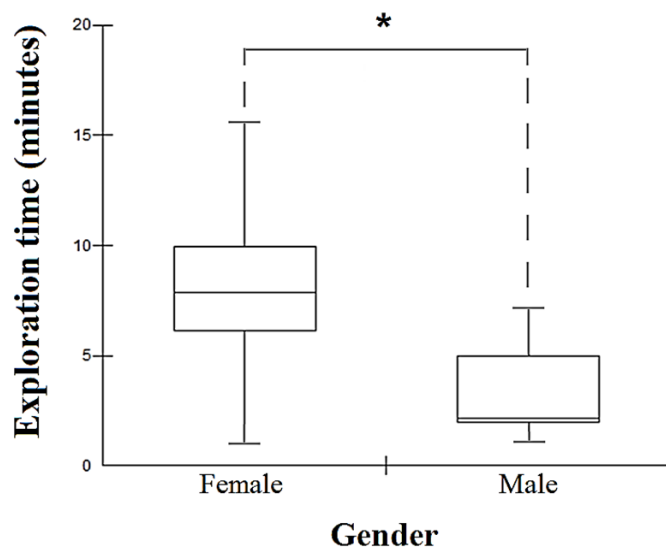


Fig. 4 Tempo de exploração do aparato entre fêmeas e machos. A média e o desvio padrão são representados por linhas horizontais longas e curtas, respectivamente (Mann Whitney; *: $p < 0,05$)

Discussão

Em nosso estudo, os timbus selvagens falharam em perceber espontaneamente a ligação entre os fios e o recurso alimentar (relação meio-fim), em ambas as condições (fios verticais e horizontais). Esse resultado é pior do que o obtido com alguns outros mamíferos já testados. Saguis comuns selvagens, por exemplo, não apenas perceberam o teste como conseguiram resolvê-lo satisfatoriamente de forma espontânea (Halsey et al. 2006). A incapacidade dos timbus em perceber o problema padrão dos fios e, por conseguinte, solucioná-lo, sugere que uma estrutura cerebral primitiva em mamíferos seria um fator limitante para a compreensão espontânea da relação meio-fim, inerente à conexão física fornecida pelo fio (Pepperberg 2004).

Por causa da incapacidade de ao menos interagir com os fios, indica uma possível falta de percepção das relações do tipo meio fim e falta de compreensão da relação entre o

fio e a obtenção do recurso, os timbus apenas tentaram acessar o alimento de forma direta (o que não foi possível, devido ao arranjo experimental). Uma fêmea, no Santuário Ecológico de Pipa (SEP) chegou mais próximo de acessar a isca de forma direta (fêmea número 2, aparato do tipo vertical), utilizando-se da cauda como apoio para descer até aproximadamente a metade do fio (vídeo adicional fornecido no Recurso Online 1). Porém, como em outros indivíduos, não houve o ato de puxar a corda para obter o alimento.

Uma vez que nenhum timbu resolveu o teste dos fios, após repetidas vezes para cada indivíduo, independentemente do sexo, não existiu a possibilidade de se investigar se machos e fêmeas difeririam cognitivamente em relação ao teste aplicado. Porém, as fêmeas apresentaram um número maior de investidas próximas, sem manuseio, e passaram mais tempo explorando, buscando encontrar uma maneira de acessar diretamente o alimento em ambas as versões do aparato. Esses resultados indicam que, embora esses animais estejam desprovidos de um cérebro adequado para a resolução do problema dos fios, a motivação parece ser bem maior por parte das fêmeas, como esperado, por causa dos maiores gastos energéticos nesse gênero (e.g. Coutinho et al. 1994; Cáceres and Monteiro-Filho 1999; Cáceres and Monteiro-Filho 2001; Cáceres 2002).

A estrutura cerebral da família Didelphidae teria se mantido estável, com poucas variações durante a sua evolução (Jerison 1985; Kaas 2013). Ainda, tal estrutura apresentaria similaridades com aquela dos primeiros mamíferos (Kaas 2011; Dooley et al. 2013). Dessa forma, os resultados sugerem que os representantes ancestrais também não compreenderiam as relações do tipo meio-fim, através dos testes dos fios paralelos. Presumivelmente, a não resolução dos aparatos indicam uma possível ausência da percepção das relações do tipo meio-fim seria resultante de uma estrutura cerebral mais complexa, a qual estaria mais relacionada ao aumento da superfície cortical e à quantidade de neurônios (Jerison 1985; Kaas 2000, 2011; Hart et al. 2008; van Horik and Emery 2011).

Assim, algumas habilidades cognitivas teriam surgido apenas mais tarde como adaptações específicas para lidar com diferentes pressões ambientais e sociais (a hipótese do amortecedor cognitivo e a hipótese da inteligência social, respectivamente; Ashton et al., 2018). De fato, fatores não-exclusivos, como alta capacidade de forrageamento, que ocorrem em várias espécies de primatas e aves existentes (por exemplo, Péron et al. 2012; Moraes et al. 2014; Szimpl et al. 2018), nunca foram observados em timbus.

Embora os timbus fossem incapazes de entender as relações de meios e fins através do teste usado, isso não excluiria o fato de que existem outros níveis possíveis de cognição, como os espaciais. Assim, levando em conta que os timbus estudados retornavam ao local do teste repetidamente, haveria uma memorização do local onde o recurso estava, uma característica relatada em estudos anteriores com esses animais (por exemplo, James e Turner 1963; Mauricio et al 2010). Da mesma forma, os primeiros mamíferos também seriam capazes de memorizar locais de recursos, uma estratégia evolutiva básica que aumenta a sobrevivência e é compartilhada por várias espécies de invertebrados a vertebrados (Shettleworth 2010).

O presente estudo aponta para a relevância de uma estrutura cerebral mais complexa para a compreensão da relação meio-fim em animais silvestres. Ressaltamos a importância dos resultados, os quais indicam os timbus como um bom modelo para testar a atividade cognitiva de mamíferos que possuem uma estrutura cerebral primitiva, um caminho aconselhável para entender melhor a evolução cognitiva nesse grupo. Além disso, são animais de relativamente fácil localização em seus ambientes naturais e não demonstraram medo dos dispositivos experimentais utilizados na presente pesquisa. Finalmente, como visto em estudos anteriores sobre cognição de primatas silvestres (por exemplo, Sanz e Morgan 2000), as armadilhas fotográficas foram de suma importância para o estudo do timbu em seu habitat.

Contribuições dos autores TA coletou os dados e escreveu o artigo. NS escreveu o artigo.

AS concebeu e projetou o estudo e escreveu o artigo.

Conformidade com padrões éticos

Conflito de interesses Não há conflitos de interesse. O manuscrito não foi publicado anteriormente e não está sob consideração para publicação em outro lugar.

Bem-estar animal O estudo está de acordo com as normas e leis brasileiras e foi aprovado pelo Comitê de Ética no Uso de Animais (CEUA) da Universidade Federal Rural de Pernambuco (CEUA nº 113/2016).

Referências

ALMEIDA, A. J. De; TORQUETTI, C. G.; TALAMONI, S. a. Use of space by neotropical marsupial *Didelphis albiventris* (Didelphimorphia: Didelphidae) in an urban forest fragment. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 25, n. 1976, p. 214–219, 2008. Disponível em: <http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0101-81752008000200008&lng=en&nrm=iso&tlng=en>.

ASTÚA, D. et al. First evidence of gregarious denning in opossums (Didelphimorphia, Didelphidae), with notes on their social behaviour. **Biology Letters**, v. 11, n. 6, p. 20150307, 2015. Disponível em: <<http://rsbl.royalsocietypublishing.org/lookup/doi/10.1098/rsbl.2015.0307>>.

BARTON, R. A. Mosaic evolution of brain structure in mammals. **Evolution of Nervous Systems**, v. 3, n. 1997, p. 97–102, 2010.

BECK, P. D.; POSPICHAL, M. W.; KAAS, J. H. Topography, architecture, and connections of somatosensory cortex in opossums: Evidence for five somatosensory areas. **Journal of Comparative Neurology**, v. 366, n. 1, p. 109–133, 1996.

BYRNE, M. E.; CHAMBERLAIN, M. J. Seasonal Space Use and Habitat Selection of Adult Raccoons (*Procyon lotor*) in a Louisiana Bottomland Hardwood Forest. **The American Midland Naturalist**, v. 166, n. 2, p. 426–434, 2011. Disponível em: <<http://www.bioone.org/doi/abs/10.1674/0003-0031-166.2.426>>.

CÁCERES, N. C.; MONTEIRO-FILHO, E. L. a. **Tamanho corporal em populações naturais de *Didelphis* (Mammalia: Marsupialia) do Sul do Brasil** *Revista Brasileira de Biologia*, 1999. .

- CÁCERES, N. C.; MONTEIRO-FILHO, E. L. A. Food Habits, Home Range and Activity of *Didelphis aurita* (Mammalia, Marsupialia) in a Forest Fragment of Southern Brazil. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 36, n. 2, p. 85–92, 2001. Disponível em: <<http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1076/snfe.36.2.85.2138>>.
- CACERES, N. C. Food Habits and Seed Dispersal by the White-Eared Opossum, *Didelphis albiventris*, in Southern Brazil. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 37, n. 2, p. 97–104, 2002. Disponível em: <<http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1076/snfe.37.2.97.8582>>.
- CANTOR, M. et al. Potential seed dispersal by *Didelphis albiventris* (Marsupialia, Didelphidae) in highly disturbed environment. **Biota Neotropica**, v. 10, n. 2, p. 0–0, 2010.
- CARLOS, N. by Use of the space b y the opossum. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 20, n. 2, p. 315–322, 2003.
- CERQUEIRA, R. Reproduction de *Didelphis albiventris* dans le nord-est du Brésil (Polyprotodontia, Didelphidae). **Mammalia**, v. 48, n. 1, p. 95–104, 1984.
- CHEUNG, A. F. P. et al. The subventricular zone is the developmental milestone of a 6-layered neocortex: Comparisons in metatherian and eutherian mammals. **Cerebral Cortex**, v. 20, n. 5, p. 1071–1081, 2010.
- COSTA-CRUZ, A. C.; MARGARIDO, T. C. C. Características reprodutivas de *Didelphis albiventris* Lund, 1840 (Mammalia-Marsupialia) na região metropolitana de Curitiba, Paraná, Brasil. **Arq. ciên. vet. zool. UNIPAR**, v. 6, n. 2, p. 119–126, 2003.
- COUTINHO, H. B. et al. Immunocytochemical study of the ontogeny of Peyer's patches in the Brazilian marsupial *Didelphis albiventris*. **J Anat**, v. 185 (Pt 2, n. 7472, p. 347–354, 1994. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/7961141>>.
- DOOLEY, J. C. et al. A connection to the past: *Monodelphis domestica* provides insight into the organization and connectivity of the brains of early mammals. **Journal of Comparative Neurology**, v. 521, n. 17, p. 3877–3897, 2013.
- DUKAS, R. **Cognitive ecology : the evolutionary ecology of information processing and decision making**. [s.l.] The University of Chicago Press, 1998.
- ELSTON, G. N. et al. Specializations of the granular prefrontal cortex of primates: Implications for cognitive processing. **Anatomical Record - Part A Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology**, v. 288, n. 1, p. 26–35, 2006.
- FINARELLI, J. A.; GOSWAMI, A. The evolution of orbit orientation and encephalization in the Carnivora (Mammalia). **Journal of Anatomy**, v. 214, n. 5, p. 671–678, 2009.
- FINCH, G. The solution of patterned string problems by chimpanzees. **Journal of Comparative Psychology**, v. 32, n. 1, p. 83–90, 1941. Disponível em: <<http://booksandjournals.brillonline.com/content/journals/10.1163/156853977x00081>>.
- FRIEDMAN, H.; MARSHALL, D. A. Position reversal training in the Virginia opossum: evidence for the acquisition of a learning set. **The Quarterly journal of experimental psychology**, v. 17, n. 3, p. 250–254, 1965. Disponível em: <<http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/17470216508416439>>.

- HALSEY, L. G.; BEZERRA, B. M.; SOUTO, A. S. Can wild common marmosets (*Callithrix jacchus*) solve the parallel strings task? **Animal Cognition**, v. 9, n. 3, p. 229–233, 2006.
- HARLOW, H. F.; SETTLAGE, P. H. Comparative behavior of primates. VII. Capacity of monkeys to solve patterned string tests. **Journal of Comparative Psychology**, v. 18, n. 3, p. 423–435, 1934.
- HART, B. L.; HART, L. A.; PINTER-WOLLMAN, N. Large brains and cognition: Where do elephants fit in? **Neuroscience and Biobehavioral Reviews**, v. 32, n. 1, p. 86–98, 2008.
- IRIE-SUGIMOTO, N. et al. Evidence of means-end behavior in Asian elephants (*Elephas maximus*). **Animal Cognition**, v. 11, n. 2, p. 359–365, 2008.
- JERISON, H. J. Animal intelligence as encephalization. **Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences**, v. 308, n. 1135, p. 21–35, 1985.
- KAAS, J. H. Why is brain size so important: Design problems and solutions as neocortex gets bigger or smaller. **Brain and Mind**, v. 1, n. 1, p. 7–23, 2000. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1023/A:1010028405318%5Cnhttp://www.springerlink.com/content/x71124h6g6622g80/>>.
- KAAS, J. H. Reconstructing the areal organization of the neocortex of the first mammals. **Brain, Behavior and Evolution**, v. 78, n. 1, p. 7–21, 2011.
- KAAS, J. H. The Evolution of Brains from Early Mammals to Humans. **Wiley Interdiscip Rev Cogn Sci.**, v. 34, n. 1, p. 27–35, 2013. Disponível em: <http://libproxy.usc.edu/login?url=http://search.proquest.com/docview/620260693?accountid=14749%5Cnhttp://zb5lh7ed7a.search.serialssolutions.com/?ctx_ver=Z39.88-2004&ctx_enc=info:ofi/enc:UTF-8&rft_id=info:sid/ProQ:psycinfo&rft_val_fmt=info:ofi/fmt:kev:mtx:>>.
- KARLEN, S. J.; KRUBITZER, L. The functional and anatomical organization of marsupial neocortex: Evidence for parallel evolution across mammals. **Progress in Neurobiology**, v. 82, n. 3, p. 122–141, 2007.
- KRASHENINNIKOVA, A.; BRÄGER, S.; WANKER, R. Means-end comprehension in four parrot species: Explained by social complexity. **Animal Cognition**, v. 16, n. 5, p. 755–764, 2013.
- KRAUSE, W. J.; SAUNDERS, N. R. Brain growth and neocortical development in the Opossum. **Annals of Anatomy**, v. 176, n. 5, p. 395–407, 1994. Disponível em: <[http://dx.doi.org/10.1016/S0940-9602\(11\)80464-4](http://dx.doi.org/10.1016/S0940-9602(11)80464-4)>.
- MATHEUS, S. M. et al. Anatomical study of the opossum (*Didelphis albiventris*) extraocular muscles. **Journal of Anatomy**, v. 186, n. Pt 2, p. 423–427, 1995.
- MAUSER, M. D.; KRALIK, J.; BOTTO-MAHAN, C. Problem solving and functional design features: Experiments on cotton-top tamarins, *Saguinus oedipus oedipus*. **Animal Behaviour**, v. 57, n. 3, p. 565–582, 1999. Disponível em: <<http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0003347298910326>>.
- MCMENAMIN, P. G.; KRAUSE, W. J. Development of the eye in the North American opossum (*Didelphis virginiana*). **Journal of anatomy**, v. 183, p. 343–358, 1993.

- MILLER, E. K. The prefrontal cortex and cognitive control. **Nature Reviews Neuroscience**, v. 1, n. 1, p. 59–65, 2000. Disponível em: <<http://www.nature.com/doi/10.1038/35036228>>.
- MUNZ, E. D. **Psychotherapie in der Psychiatrie**. [s.l.] Harvard University Press, 2017. v. 36
- OLIVEIRA, M. E.; SANTORI, R. T. Studies on Neotropical Fauna and Environment Predatory Behavior of the Opossum *Didelphis albiventris* on the Pitviper *Bothrops jararaca*. **Stud Neotrop Fauna & Environm**, v. 34, n. September 2012, p. 72–75, 1999.
- OSTHAUS, B.; LEA, S. E. G.; SLATER, A. M. Dogs (*Canis lupus familiaris*) fail to show understanding of means-end connections in a string-pulling task. **Animal Cognition**, v. 8, n. 1, p. 37–47, 2005.
- PEPPERBERG, I. M. “Insightful” string-pulling in Grey parrots (*Psittacus erithacus*) is affected by vocal competence. **Animal Cognition**, v. 7, n. 4, p. 263–266, 2004.
- READER, S. M.; MORAND-FERRON, J.; FLYNN, E. Animal and human innovation: novel problems and novel solutions. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 371, n. 1690, p. 20150182, 2016. Disponível em: <<http://rstb.royalsocietypublishing.org/lookup/doi/10.1098/rstb.2015.0182>>.
- RIESEN, A. H. et al. Solutions of patterned string problems by young gorillas. **Journal of Comparative and Physiological Psychology**, v. 46, n. 1, p. 19–22, 1953.
- ROTH, G.; DICKE, U. Evolution of the brain and intelligence. **Trends in Cognitive Sciences**, v. 9, n. 5, p. 250–257, 2005.
- SANCHES, V. Q. A. et al. Home-range and space use by *Didelphis albiventris* (Lund 1840) (Marsupialia, Didelphidae) in Mutum Island, Paraná river, Brazil. **Biota Neotropica**, v. 12, n. 4, p. 50–55, 2012. Disponível em: <http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1676-06032012000400004&lng=en&tlng=en>.
- SHETTLEWORTH, S. **Cognition, Evolution and Behavior**. 2nd ed. ed. [s.l.] Oxford University Press, 2010.
- TOMASELLO, M.; CALL, J. **Primate cognition**. [s.l.] Oxford University Press, 1997.
- ULINSKI, P. S. External morphology of pouch young opossum brains: A profile of opossum neurogenesis. **Journal of Comparative Neurology**, v. 142, n. 1, p. 33–58, 1971a.
- ULINSKI, P. S. External morphology of pouch young opossum brains: A profile of opossum neurogenesis. **Journal of Comparative Neurology**, v. 142, n. 1, p. 33–58, 1971b.
- VIEIRA, E. M.; DE CAMARGO, N. F. Uso do espaço vertical por marsupiais brasileiros. **Os Marsupiais do Brasil**, n. July, p. 348–366, 2012.
- WELKER, W. I.; SEIDENSTEIN, S. Somatic sensory representation in the cerebral cortex of the racoon (*Procyon lotor*). **Journal of Comparative Neurology**, v. 111, n. 3, p. 469–501, 1959.

WILLIAMS, M. F. Primate encephalization and intelligence. **Medical Hypotheses**, v. 58, n. 4, p. 284–290, 2002.

WROE, S.; MILNE, N. Convergence and remarkably consistent constraint in the evolution of carnivore skull shape. **Evolution**, v. 61, n. 5, p. 1251–1260, 2007.