

**O CONTROLE MNÊMICO COMO DETERMINANTE DOS
COMPORTAMENTOS TÍPICOS DA ESPÉCIE***

CÉSAR ADES

Departamento de Psicologia Experimental, Instituto de Psicologia,
Universidade de São Paulo.

RESUMO

Pesquisas recentes mostram que processos de memória desempenham um papel importante na organização de muitos comportamentos típicos da espécie, tornando necessárias abordagens que levem em conta, de maneira explícita, a capacidade dos organismos reterem e usarem a informação. O controle mnêmico, descrito neste artigo, é uma memória especializada, episódica, dependente-da-tarefa, cuja influência se integra à dos estímulos imediatos. Ele é seletivo (postula-se a existência de um mecanismo mnêmico seletivo), estruturado e sujeito a transformação, seja através de processos combinatórios, seja através de uma obtenção ulterior de informação. Uma abordagem comparativa ajudará a proporcionar maior compreensão acerca dos aspectos causais e adaptativos do controle mnêmico.

UNITERMOS: Memória, etologia, comportamento instintivo.

*Este artigo representa uma versão da palestra apresentada durante o VIII Encontro Anual de Etologia, Natal, Rio Grande do Norte, em setembro de 1990. Sua preparação contou com auxílio da FINEP e com uma bolsa do CNPq. Quero agradecer ao colega Fernando José Leite Ribeiro pela leitura crítica do trabalho.

ABSTRACT

Memory control as a determinant of species-typical behavior

There is now substantial evidence that memory processes play an important role in many species-typical behaviors. The need exists for approaches that more explicitly take into account the capacity for information storage and use. Memory control, as described in this article, is a specialized, episodic, task-dependent form of memory, the influence of which integrates itself with the influence of immediate stimuli. Memory control is selective (a **memory selective mechanism** is postulated), structured, and subject to transformations through combinatorial processes and through further storage of information. A comparative approach may enlarge our insight into the causal and adaptive aspects of such control.

KEY WORDS: Memory, ethology, instinctive behavior.

Uma vespa (*Sceliphron sp.*) um dia entrou pela janela do meu escritório no Departamento de Psicologia Experimental, na USP, sobrevoou a mesa, pousou na beira da prateleira, andou sobre os livros, e retomou seu vôo para fora. Pouco depois, eis que voltava com uma pelotinha esférica de barro que ela depositou no canto de uma pasta (onde eu guardo material de um trabalho sobre "As Paixões da Alma" de Descartes!). Em viagens sucessivas, foi dando forma de cilindro ao ninho de barro e, no fim da tarde, o fechou com um opérculo provisório. Deixei a janela entreaberta para que pudesse continuar seu trabalho no fim de semana, mas alguém que não sabia disso a trancou. A vespa foi vista, no sábado, aproximando-se repetidamente da vidraça. Na segunda-feira, reestabelecido o acesso, a vespa reapareceu, indo precisamente ao ninho que ela inspecionou, preencheu com aranhas capturadas e obturou após a oviposição.

O episódio é notável, não apenas pela coincidência de ter sido escolhida pela vespa a sala de um etólogo para a execução de suas atividades de cuidado à prole. Ilustra de modo claro a importância da memória no controle do comportamento instintivo. Não se pode dar conta do desempenho da vespa sem supor que tenha sido influenciado por processos de aquisição e manutenção de informação especial (posição do prédio do Instituto de Psicologia, posição de minha janela, da pasta relativa às "Paixões da Alma", etc.), ou seja, por processos de memória. Tinbergen, nos primórdios da Etologia, contribuiu com um exemplo belíssimo de controle mnêmico do comportamento, na vespa caçadora de abelhas, *Philantus*. Mas a caçadora de aranhas que pode,

CONTROLE MNÊMICO E COMPORTAMENTO

acidentalmente observar, nada fica a dever à outra.

Existem inúmeros exemplos de influência de memória sobre o comportamento de muitas espécies, e é de estranhar que o conceito de memória não tenha desempenhado um papel maior nas explicações clássicas do comportamento animal. Tanto a Etologia como a Psicologia Experimental o colocaram, por motivos diversos, na periferia de suas propostas teóricas.

Aos etólogos, a começar por Tinbergen com seus estudos de *Philantus*, não tinha escapado a plasticidade que se manifesta em certos comportamentos, mas a preocupação maior recaía sobre seqüências estereotipadas, os *erbkoordinationen* ou padrões fixos de resposta, unidades descritivas básicas. A programação endôgena da atividade era uma garantia de sua origem genética e uma base, muito importante no projeto etológico de inserir o estudo do comportamento num contexto comparativo e evolutivo. Aos padrões fixos, corresponderiam configurações específicas de estímulos, geralmente compostas de elementos poucos selecionados, os estímulos signos, com poder desencadeador pré-programado. A Etologia clássica supunha possível a transferência deste poder desencadeador para estímulos arbitrários, como, por exemplo, no caso da estampagem e localizava a capacidade de aprender na fase apetitiva do comportamento, distinta de uma fase consumatória, resistente a efeitos de experiência passada.

A Psicologia Experimental Animal, de inspiração comportamentista, especializada no estudo do condicionamento e de efeitos de experiência passada, resistia ao emprego de conceitos como "memória" ou de conceitos cognitivos em geral, por considerar que introduziam no discurso teórico uma instância ilegítima e causadora de confusão, um recurso ao mental para explicar o que a análise em termos de relação estímulo-resposta poderia explicar de maneira mais rigorosa. Esta prevenção, de natureza epistemológica, fez com que fossem negligenciados uma série de fenômenos, ligados ao funcionamento da memória, de base empírica inegável (Ades, 1987).

De acordo com esta linha de pensamento, por muito tempo dominante, não haveria aprendizagens mas **aprendizagem**, um conjunto de processos válidos para todos os animais, em todas as circunstâncias. A Psicologia Experimental Animal propunha um caminho direto, sem inferências e sem diferenciações, para a compreensão de como se ajusta o organismo às contingências ambientais.

C. ADES

Proponho aqui uma perspectiva diferente. Sugiro que a memória seja tomada como determinante essencial do comportamento animal. Dois aspectos da conservação e utilização de informação merecem ser ressaltadas: 1) os processos de memória não são exclusivos de uma determinada categoria de desempenhos, opostos, dicotomicamente, aos desempenhos estereotipados normalmente considerados como o cerne do instinto. Não representam um modo de funcionamento comportamental "superior", mais complexo, indicativo de uma novidade evolutiva, inserção do psicológico no seio da organização biológica pré-programada. Constituem simplesmente um modo alternativo de ajustamento às exigências do ambiente, capaz de integrar-se a formas mais automáticas de atuação. A seleção natural importa a eficiência do comportamento, quer esta eficiência dependa (principalmente) de prontidão genética, quer decorra de uma tomada prévia de informação, no livro variável das condições ambientais. No desempenho adaptativo podem mesclar-se ambas as fontes de controle, o que conta, por último, é a transformação efetuada na relação entre o organismo e sua circunstância.

2) Os processos de memória, tanto quanto os que gerenciam o automatismo e a estereotipia, especializam-se em função das condições em que são chamados a atuar. Existem memórias para isto e memórias para aquilo, modos mais rápidos ou mais árduos de aquisição da informação, momentos privilegiados para a execução de programas embutidos e automáticos, ou para a leitura e o registro da circunstância. Não é possível, no estágio atual da análise, saber o quanto esta especialização decorre de processos qualitativamente diversos de funcionamento do sistema nervoso, o quanto ela representa um estágio posterior, uma diferenciação de um ou poucos processos básicos, mas, de qualquer modo, tem de ser levada em conta, na descrição e análise dos episódios de aprendizagem.

A vespa que chega, carregada com uma parcela de barro, e localiza o ponto em que depositou e manipulou parcelas anteriores, prosseguindo então na construção do casulo, ilustra, pelo seu comportamento, a maneira pela qual se integram, a serviço da funcionalidade, automatismo e memória.

Apresento aqui uma reflexão sobre uma das formas que a memória pode assumir, quando se manifesta em comportamentos típicos da espécie. Consiste na influência protelada de uma experiência; no uso,

CONTROLE MNÊMICO E COMPORTAMENTO

em tempo t_2 , de forma discriminativa, de uma informação obtida em tempo t_1 . A este processo, denomino **controle mnêmico**, para diferenciá-lo do controle por estímulos imediatos, ou **controle sensorial**, e de outras maneiras pelas quais a memória influencia o comportamento. O controle mnêmico, mediante uma integração de informações temporalmente díspares, permite ao animal expandir a gama de indicações relevantes para a escolha comportamental.

O controle mnêmico constitui um processo autônomo, não redutível a uma forma de condicionamento, seja pavloviano, seja instrumental. Ocorre em condições próprias, sem que interfira algo que poderia ser entendido como um reforço, muitas vezes a partir de uma única exposição aos eventos relevantes. Talvez represente a **base** necessária para o surgimento dos modos associativos dos quais dependem os condicionamentos.

Características do controle mnêmico

O controle imediato e o controle mnêmico funcionam de maneira homogênea

Nos episódios comportamentais que a etologia analisa, o estímulo relevante, ou **estímulo-signo**, situa-se numa relação temporal imediata com a resposta que a ele se liga. Na corte, sempre citada, do peixe *Gasterosteus aculeatus*, o contato do focinho do macho com a região caudal da fêmea, já enfiada no ninho, libera a oviposição; um bastão, com o qual se toca na mesma região, basta para que o efeito ocorra. O estímulo-signo é esquemático, seus aspectos componentes talvez sejam, como sugere Gould (1986), "as dicas relativamente simples que conjuntos de células detectoras (feature-detector cells) visuais, acústicas e olfativas do SNC codificam" (p.164). Através de aprendizagem, as características elementares se organizariam, formando a base para o reconhecimento de objetos mais complexos, quiçá individuais.

Há controle mnêmico quando o efeito de um estímulo-signo ou de qualquer aspecto da situação com o qual o animal tenha entrado em contato se manifesta **depois de um intervalo de tempo**. O efeito retardado justifica pensar que se manteve, durante o intervalo, sob alguma forma, no sistema nervoso, uma **representação** dos eventos re-

C. ADES

levantes. A representação, fruto do contato do animal com uma determinada circunstância, não é, segundo a interpretação ingênua que costuma suscitar críticas, uma "cópia" dos estímulos, uma imagem interna (qual seria, neste caso, o observador da imagem?), mas uma modificação neural, uma mudança de estado capaz de influenciar o comportamento diante de novos estímulos.

Nesta perspectiva, controle imediato ou sensorial e controle mnêmico atuam, basicamente, da mesma maneira, sobre o comportamento. Quando influenciado pela memória, um animal não se vê de repente guiado por uma imagem, separada do resto de suas percepções, uma espécie de realidade fantasmagórica ou de mapa posto diante de sua consciência enquanto mapa. Estas metáforas só contribuem para confundir o raciocínio, na medida em que parecem levar à necessidade de se considerar o comportamento mnemicamente guiado como pertencente a um domínio causal diferente do domínio das reações à circunstância presente. Deixam o organismo, de acordo com uma velha crítica à proposta tolmaniana, "mergulhado em seu próprio pensamento". Na verdade, o indivíduo atua em função de uma e única realidade, em que se integram as informações captadas no momento às que são recuperadas e que provêm do passado. O indivíduo se comporta como se tivesse acesso direto aos eventos e objetos que não mais se encontram acessíveis aos sentidos. O como se marca o caráter de homogeneidade e integração dos determinantes do comportamento, num dado momento. Isso não significa que não haja especialização nos processos neurais subjacentes; faz sentido que, a serviço da retenção, estejam mobilizadas estruturas distintas das que atuam no registro direto. O que se apresenta fenomenologicamente unitário depende de processos modularizados.

Uma representação permanece latente enquanto o indivíduo não for defrontado com um sinal ou dica que propicia sua recuperação. A dica geralmente é parte de um estímulo complexo, anteriormente encontrado. Funciona então iniciando um processo de preenchimento, através do qual a estrutura de informação inicialmente registrada vai sendo recomposta, parcial ou globalmente. A dica pode não ser um fragmento do estímulo previamente experienciado, mas sim uma condição outra, diante da qual o indivíduo está programado a executar uma leitura de certos endereços de memória. Suponho que, dentro de um controle mnêmico especializado, haja condições que propiciam o registro e

CONTROLE MNÊMICO E COMPORTAMENTO

condições que eliciem a recuperação de informação.

O registro mnêmico é seletivo

Nem todos os aspectos perceptíveis do estímulo são levados em conta no desencadeamento de um padrão fixo de resposta ou, como diríamos de forma mais moderna e menos comprometida com a questão da "fixidez", no desencadeamento de um programa motor típico da espécie. Esta constatação levou Lorenz a supor que houvesse um mecanismo seletivo especial (o **mecanismo liberador inato**) encarregado de captar, da multiplicidade de segmentos informativos contidos na circunstância, apenas os segmentos relevantes.

Do mesmo modo, sugere-se que nem todas as experiências darão origem a representações ou traços duradouros. O organismo possui critérios próprios para atribuir pesos às informações codificadas — algumas não chegarão a afetá-lo, nem mesmo no momento de sua incidência; outras permanecerão disponíveis, pela vida inteira — e uma das tarefas da pesquisa etológica a respeito de memória será determinar a natureza e a organização destes critérios.

Proponho que seja considerada a existência de um **mecanismo mnêmico seletivo (MMS)**, dotado, do ponto de vista da seleção e manutenção em reserva das informações, de uma função análoga à que o mecanismo liberador inato desempenha em relação à seleção e uso no comportamento presente de estímulos ambientais.

Esta seletividade no registro e na utilização de informações também é ressaltada por Gould e Marler (1987). "O animal", escrevem, "está preparado, de forma inata, para reconhecer quando deve aprender, a que aspectos do ambiente prestar atenção, como armazenar a nova informação e como reportar-se a ela no futuro" (p.73). Estímulos-signos específicos, os **liberadores inatos de aprendizagem** (innate learning triggers, ou ILT) é que poriam em funcionamento o programa de registro e associação, no momento certo (em certas fases sensíveis, como a época em que filhotes de pássaros estão aptos a gravar o canto paterno), diante das circunstâncias certas (diante do canto da espécie, por exemplo).

A abelha, este invertebrado de incrível plasticidade, fornece um exemplo de com o registro de informações obedece a regras hierarquizadas de seletividade. Em sua atividade de procura de alimento,

C. ADES

dã prioridade ao cheiro, ã cor e ã forma, nesta ordem. Se uma operãria foi treinada a alimentar-se numa fonte triangular, azul e com aroma de menta, escolherã, na hora do teste, o estĩmulo que tiver o mesmo cheiro, mesmo que a forma e a cor discrepem marcadamente. Preferirã, assim, uma fonte circular, amarela, aromatizada com menta e outra triangular e azul, porẽm com cheiro de laranja. Em condições de constãncia de cheiro, a cor passa a funcionar como "figura" e, quando nem cheiro, nem cor, fornecem dicas discriminativas, sãõ aproveitados entãõ os estĩmulos geomẽtricos (Gould e Marler, 1987).

As propriedades do mecanismo mnẽmico seletivo podem ser investigadas, de maneira segura, pelo uso de situações/modelo, do mesmo modo como, com situações/modelo, consegue-se descrever as propriedades desencadeadoras dos estĩmulos signos. Variando-se sistematicamente a experiẽncia inicial, verifica-se, num teste de recuperaçãõ da informaçãõ, quais estĩmulos ou condições desempenharam um papel efetivo. No caso humano, sonda-se a memõria atravẽs de provas de reconhecimento ou de recordaçãõ, sendo, em ambos os casos, mobilizados processos simbõlicos, via verbalizaçãõ. No animal, obviamente, os indicadores de memõria nãõ serãõ desta natureza, nãõ esperamos que haja consciẽncia de que uma determinada informaçãõ pertence ao passado: **o animal nãõ se refere a uma lembrança, incorpora-a em seu comportamento dirigido.** Contentar-nos-emos, portanto, em captar indĩcios de memõria nas mudanças do desempenho que nãõ puderem ser atribuĩdas a estĩmulos imediatos.

O mecanismo mnẽmico seletivo ẽ um termo resumo que engloba as operações atravẽs das quais ẽ codificada a informaçãõ, na fase de registro. Embora interessante, a proposta de que a seletividade depende de liberadores inatos de aprendizagem (Marler, 1984) requer vãrias qualificações. De um lado, hã que aceitar a idẽia de que o processo seletivo ẽ passĩvel de mudança atravẽs da experiẽncia, como sãõ modificãveis os efeitos liberadores da estimulaçãõ imediata. Que, em muitos casos, o peso do componente prẽ-programado, "inato", seja grande, nãõ se discute, mas o esquema teõrico perderia em agilidade se restrito ao domĩnio do "inato", se alheio a uma possĩvel dinãmica ontogenẽtica.

Cabe, de outro lado, distinguir entre dois efeitos eventuais de um estĩmulo liberador de aprendizagem: 1) seu efeito extrĩnseco, isto ẽ, seu poder de facilitar a memorizaçãõ de estĩmulos outros, apre-

sentados em contigüidade temporal; 2) seu efeito intrínseco, ou seja, o quanto ele-próprio será mantido em registro. Baerends (1941) mostrou como *Ammophila*, uma vespa cavadora que constrói e aprovisiona vários ninhos, utiliza sua memória em momentos precisos, e deixa de utilizá-la em outros: este é um exemplo clássico de um efeito extrínseco, de como a memória pode ser "ligada" e "desligada" de acordo com uma programação funcional.

Tendo fechado provisoriamente um ninho — no qual botou um ovo sobre uma taturana paralisado — a vespa dedica-se ao ninho seguinte. Volta então ao primeiro, sem carga, numa visita que Baerends denomina **visita solitária**. Inspecciona o ninho: se eclodiu o ovo, trata então de buscar uma ou mais larvas suplementares, em **visitas de aprovisionamento**; se não eclodiu, deixa passar algum tempo antes de mais uma inspeção. A manipulação do conteúdo do ninho, antes de uma visita solitária, é notada pela vespa, que modifica seu comportamento: se a larva for substituída por uma taturana com um ovo, *Ammophila* deixa de aprovisionar o ninho, como teria feito se nada tivesse sido tocado; se o ovo for substituído por uma larva, é a mudança inversa do comportamento que ocorre. Manipulações efetuadas antes de uma visita de aprovisionamento, não têm efeito algum: *Ammophila* seria capaz, por exemplo, de continuar trazendo taturanas para um ninho vazio. A leitura do ambiente, pela qual é iniciado um processo de controle mnêmico, ocorre especificamente durante a visita solitária, não durante a de aprovisionamento.

O registro mnêmico possui estrutura

Uma representação mnêmica, como a percepção da qual se origina, compõe-se de várias partes, relacionadas umas às outras, formando estruturas mais ou menos complexas. Para *Philantus*, as pinhas dispostas em círculo além de talvez discriminadas numa base individual, integram-se em seu controle sobre o comportamento. A análise da contribuição de cada elemento representado sobre o comportamento e das interações entre elementos constitui uma das tarefas mais interessantes e mais difíceis da área.

Perto de Würzburg, na Alemanha, Bogdany (1978) treinou abelhas (*Apis mellifera carnica*) a procurarem uma fonte de açúcar situada a aproximadamente 400 metros da colméia. Os "sinais de aprendizagem", ou estímulos discriminativos, programados em combinações dife-

C. ADES

rentes, eram: cor, cheiro (lavanda, geraniol, etc.), e hora do dia. Bogdany descobriu que as abelhas usam uma informação composta a respeito da fonte: a orientação pelo cheiro era a mais precisa quando acompanhada por estímulos olfativos e temporais invariantes; caso fossem estes mudados, do treino para o teste, deteriorava o desempenho. Associações fortes formavam-se entre tempo e cor, e entre cor e cheiro, mas menos entre tempo e cheiro. Isso talvez reflita uma prontidão da abelha para ligar, entre si, estímulos que costumam suceder-se durante o trajeto de coleta. Haveria, segundo o autor, uma aprendizagem **gestáltica**, interessante na medida em que integra estímulos pertencendo a modalidades diferentes.

O **mapa cognitivo** é o termo geralmente usado para designar uma estrutura associativa complexa em que estão representados as posições relativas dos objetos que compõem o ambiente. Através de seu comportamento exploratório, feito de caminhos muitos e até certo ponto aleatórios, um animal acaba adquirindo uma representação ordenada dos conjuntos de características de um certo local. De posse desta estrutura, flexível (ver secção seguinte) e que parece ser mais do que uma coleção de representações de caminhos particulares, o animal consegue adotar o rumo correto para um alvo que ele não tem diante de si, mas que as dicas presentes, determinando como que um sistema de coordenadas, lhe permitem situar no espaço.

O registro mnêmico é passível de transformação

Uma desvantagem de interpretar-se a representação como "cópia" é pensá-la como entidade passiva e estável, conhecimento posto em estoque e de lá retirado quando necessário. Uma dada representação é passível de **transformação**, seja através de uma combinatória interna, seja através do aporte de novos elementos informativos.

A "transformabilidade" da representação é enfatizada por Gallistel (1989) que a entende como característica essencial e que critica acepções não-transformacionais. "O termo representação é comumente usado em psicologia e em neurociência no sentido de uma entidade mental ou neural... que se supõe simplesmente "represente" uma entidade não-neural. Este é um uso do termo que o empobrece ao máximo... Tal representação... funciona apenas como recurso verbal único. Implica haver apenas uma relação válida no sistema de representação, a relação de identidade ou relação de igualdade. O exemplo

CONTROLE MNÊMICO E COMPORTAMENTO

clássico é a representação dos atletas pelo número de suas camisas" (p.159).

Segundo Gallistel, somente haveria sentido em usar o conceito de representação se aceite o pressuposto de que "processos combinatórios no cérebro atuam sobre os resultados dos mapeamentos sensoriais/perceptuais de uma forma que espelhe processos e relações existentes no sistema mapeado" (p.159). Em outras palavras: o organismo seria capaz de manipular suas representações, de acordo com regras não-arbitrárias, capazes de levá-lo a prever ou reconstituir relações existentes no ambiente. Esta possibilidade de previsão ou reconstituição implica, evidentemente, na existência de um *isomorfismo* entre ambos os termos da relação de conhecimento: a transformação ocorrida no registro mnêmico espelha transformações possíveis dos eventos ambientais.

A natureza "combinatória" do uso da informação mnêmica deixa-se surpreender nos desempenhos espaciais dos animais. Os chimpanzés estudados por Menzel (1968) que, transportados de um local a outro, tinham a oportunidade de ver onde o experimentador escondia alimento, quando soltos, não deixavam de visitar todos os locais e de recuperar a maior parte dos itens. Não seguiam contudo, em sua busca, o trajeto empregado na visita inicial, mas um trajeto **simplificado**, em que a ordem de visita aos diversos locais era feita de maneira a tornar mínimo o trajeto global, em favor da economia de esforço. Há que imaginar-se que, entre a exposição e o teste de memória, a representação tenha sido alterada de acordo com uma regra otimizada, como a constatada em muitos animais quando compensam, no trajeto de volta, por "detours" ocorridos na ida.

Da transformação efetuada a partir do próprio registro mnêmico, como se fosse um cálculo ou uma combinatória visando simplificar e otimizar, distingue-se a transformação que decorre de novos aportes de informação ambiental. A representação pode atualizar-se, durante o intervalo de retenção, se aparecerem estímulos relevantes. Há uma dinâmica toda através da qual determinados registros são confirmados ou negados ou ampliados por novos registros, e a memória seria mais corretamente conceituada como um dispositivo de conhecimento que varia **pari passu** com as mudanças ambientais aos quais é exposto o animal.

O controle mnêmico como memória episódica, dependente-da-tarefa

Suscita hoje pouca objeção a idéia de que memória e aprendizagem desempenham papéis adaptativos, isto é, tornam o animal mais eficiente, em determinadas circunstâncias, e, provavelmente, contribuem para o seu sucesso reprodutivo.

Nos estudos sobre diversos sistemas comportamentais — defesa, comportamento agonístico e afiliativo, busca de alimento, etc. — não é difícil encontrar exemplos e demonstrações de atuação do controle mnêmico. No fim do verão e no outono, pássaros do gênero *Nucifraga* ("nutcrackers") recolhem uma quantidade enorme de sementes de pinho (de 22.000 a 33.000, por indivíduo, no caso de *N. columbiana* e 86.000 a 100.000, por indivíduo, no de *N. caryocatactes*) e as guardam em múltiplos esconderijos, no chão. Destas sementes alimentar-se-ão durante todo o inverno e delas farão o alimento dos filhotes, na primavera e no verão seguintes. Entre esconder e recuperar, correm meses, força é pensar (estudos tanto no campo como no laboratório corroboram a hipótese) que esteja envolvido um sistema de memória excepcionalmente preciso e persistente, cuja presença aumenta em muito a probabilidade de sobrevivência e reprodução dos pássaros (Kamil e Roitblat, 1985).

Qual a origem evolutiva do controle mnêmico? Gosto de alimentar a idéia, bastante especulativa, que a capacidade de reter informação ter-se-ia desenvolvido a **partir do próprio controle sensorial**. A semelhança no modo de aproveitamento da informação imediatamente captada e da informação retida constitui o principal argumento, assim como a existência de memórias sensoriais, que, fiéis à estrutura da percepção e tendo, ao mesmo tempo, o poder de mantê-la em vigência por um breve momento, parecem constituir **formas intermediárias**.

Esta perspectiva reduz a discrepância entre padrão estereotipado e comportamento guiado por informações de memória, e contrasta com a suposição, muito freqüente ainda, de que a capacidade de reter informação e de aprender seria uma aquisição filogenética posterior à do chamado instinto. O controle mnêmico permitiria ao organismo expandir a janela temporal de acesso às informações ambientais, possibilitando a captação de regularidades que um funcionamento em unidade temporal mais exígua impediria de descobrir. Nem sempre é

CONTROLE MNÊMICO E COMPORTAMENTO

vantajosa tal ampliação do escopo; entende-se que, em muitos casos, tenha havido permanência do modelo da resposta imediata a estímulos imediatos.

Adaptação implica em diferenciação. No caso da memória, como em outras características biológicas, as exigências e pressões da interação com ambientes específicos criam a oportunidade para o surgimento de formas alternativas e especializadas.

Seguindo Sherry e Schacter (1987), distinguirei dois sistemas de memória em atuação no comportamento animal: o sistema I (ou memória de como proceder), uma memória envolvida na aquisição de hábitos e de capacidades motoras, muitas vezes dependente de repetição e treino; e o sistema II (ou memória episódica), uma memória envolvida na retenção de eventos e situações específicas, muitas vezes formada num único contato com a circunstância relevante.

Sherry e Schacter supõem que a divergência entre os sistemas I e II tenha se originado de sua incompatibilidade funcional, isto é, dos requisitos irreconciliáveis das tarefas para as quais cada sistema é apropriado. O sistema I teria como objetivo a detecção e o registro de aspectos invariantes da experiência. Por exemplo, um rato que descasca sementes, torna-se cada vez mais rápido e eficiente na tarefa, provavelmente por ser, cada vez mais, controlado pelos aspectos essenciais, estáveis, da tarefa (tamanho e forma das sementes, efeito deste ou daquele modo de morder a casca, etc.). Tarefas como a localização de um esconderijo de sementes ou a esquiva do local particular onde houve encontro com um predador, ao contrário, exigem "um sistema capaz de armazenar e de, mais tarde, permitir acesso a uma grande quantidade de detalhes que caracterizam, de modo único, cada episódio. Um sistema especializado na preservação dos invariantes não seria particularmente eficiente, em tal situação" (p.448).

O controle mnêmico, que consiste, basicamente, no uso retardado de uma informação específica, entra na categoria das memórias episódicas ou de tipo II. É importante notar que seus limites temporais ajustam-se à duração da tarefa na qual é posto em uso. Trata-se de um controle dependente-da-tarefa, curto se a tarefa for curta, longo, se assim for o requisito. Em alguns casos, o término da vigência do controle mnêmico é determinado por um processo de interrupção, simétrico ao processo de iniciação (produzido via mecanismo

mnêmico seletivo).

A aranha de volta ao centro da teia: um caso de controle mnêmico reversível e de curta duração

Quando sai do centro de sua teia, em que permanece por quase todo o tempo, uma aranha de teia geométrica como *Argiope argentata* inicia um registro mnêmico cinestésico, a partir do feedback gerado pela sua própria locomoção. Este registro difere conforme ela esteja descendo, ou subindo na teia, ou seguindo uma trajetória horizontal e constitui uma informação muito relevante, na hora de voltar ao centro.

Nesta ocasião, a necessidade de rapidez no desempenho — o afastamento do centro pode representar perigo — faz com que a aranha se baseie num processo guiado pela memória, ao invés de procurar por marcos ambientais orientadores. Põe em ação uma dupla estratégia que somente a manipulação experimental permite dissociar: 1) usa a informação cinestésica simples para inverter a direção original de locomoção. Este "pisar nas próprias pegadas" também é usado por aranhas que, como *Cupiennius salei*, costumam caçar em superfícies planas; 2) usa uma informação gravitacional, quando possível: se subia, ao afastar-se do centro, desce no retorno; se descia, sobe. Se a trajetória de ida for irregular, compreendendo, por exemplo, dois segmentos em ângulo um com o outro, a aranha volta por um caminho reto, pondo em prática um princípio de compensação e de encurtamento de trajetórias que parece implicar na existência de transformação do traço mnêmico (Ades, 1989).

Importa notar que, uma vez a aranha novamente no centro, fica eliminada a influência do registro que lhe serviu de guia. Zerado o conteúdo de memória, a aranha se encontra pronta para um novo registro, se a oportunidade se apresentar. Este sistema cinestésico/gravitacional, marcado pela reversibilidade e pela curta duração, é típico da memória usada em desempenhos que se repetem em condições variáveis.

A volta do caracol ao local de hibernação: controle mnêmico de longa duração

Lind (1989) observou, na Dinamarca, populações de caracóis, *Helix pomatia*, de um ambiente de floresta. Os animais, que costumam hibernar debaixo de árvores, cavando um burquinho e se cobrindo de

CONTROLE MNÊMICO E COMPORTAMENTO

terra, mudam-se, na primavera e no verão, para clareiras próximas onde o alimento é farto e voltam no inverno seguinte para a floresta. Lind teve a paciência de seguir os mesmos animais, marcado, ao longo de vários anos e verificou que a maioria deles, pelo menos em áreas não muito distantes das clareiras, reencontrava precisamente seu local da hibernação para passar um novo inverno. Alguns dos que escolhiam um local distante retornavam ao local inicial de hibernação, um ou dois anos depois. Caracóis forçados a hibernar longe do local preferencial a ele se dirigiam no ano seguinte, a experiência de emergir num novo local não sendo suficiente, portanto, para estabelecer uma nova preferência.

É possível que tenha sido a "navegação" dos caracóis guiada por mapas olfativos do ambiente. A resistência temporal do traço espanta num animal destes (embora tenha sido mostrado, em laboratório, que a lesma *Achatina fulica* conserva um registro mnêmico do cheiro de uma planta determinada por um intervalo de até quatro meses, Croll e Chase, 1977) e o autor arrisca-se a afirmar que "não há nenhuma diferença essencial na duração e na complexidade da memória entre um gastrópode de vida longa e vários vertebrados" (p.233).

Princípios gerais para o comportamento animal

Percebo ter usado principalmente, ao longo desta exposição, exemplos tirados do comportamento de invertebrados, traindo talvez meu interesse por este campo (Ades, 1983). Acredito, contudo, que os processos mnêmicos não tenham apenas a ver com vespas, abelhas e aranhas, penso que **constituem processos básicos de todo comportamento animal**. O fato de ser possível demonstrar sua atuação no caso de animais julgados mais restritos do ponto de vista cognitivo e mais dominados pela estereotipia vem apoiar a idéia de que representam uma característica primordial, selecionada como são selecionados outros aspectos do comportamento, em função das pressões ambientais.

A colocação do controle mnêmico como processo básico poderá incentivar uma pesquisa comparativa, destinada a desvendar sua variabilidade e sua relação como modos de vida específicos em animais específicos. Também poderá levar à análise causal de seus mecanismos, e à postulação de princípios gerais, dentro de uma perspectiva em que a busca de regras de ampla aplicação não conflita com a busca

do ecologicamente relevante.

Referências

- Ades, C. (1983). Experiência passada e integração do comportamento em invertebrados. *Ciência e Cultura*, **35**:137-147.
- Ades, C. (1987). Por que memória? *Psicologia*, **13**:1-4.
- Ades, C. (1989). O que aprendem e de que se lembram as aranhas? In: Ades, C. (org.) *Etologia: de animais e de homens*. São Paulo, EDICON/EDUSP.
- Baerends, G.P. (1941). On the life-history of *Ammophila campestris* Jur. *Nederland Akademie van Wetenschappen (Proceedings)*, **44**:483-488.
- Bogdany, F.J. (1978). Linking of learning signals in honeybee orientation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **3**:323-336.
- Croll, R.P. e Chase, R. (1977). A long-term memory for food odors in the land snail, *Achatina fulica*. *Behavioral Biology*, **19**:261-268.
- Gallistel, C.R. (1989). Animal cognition: the representation of space, time and number. *Annual Review of Psychology*, **40**:155-189.
- Gould, J.L. (1986). The biology of learning. *Annual Review of Psychology*, **37**:163-192.
- Gould, J.L. e Marler, P. (1987). Learning by instinct. *Scientific American*.
- Kamil, A.C. e Roitblat, H.L. (1985). The ecology of foraging behavior: implications for animal learning and memory. *Annual Review of Psychology*, **36**:141-169.
- Lind, H. (1989). Homing to hibernating sites in *Helix pomatia* involving detailed long-term memory. *Ethology*, **81**:221-234.
- Marler, P. (1984). Song learning: innate species differences in the learning process. In: Marler, P. and Terrace, H. (org.) *The Biology of Learning*. Berlim, Springer-Verlag.
- Menzel, E.W. (1978). Cognitive mapping in chimpanzees. In: Hulse, S.H.; Fowler, H. e Honig, W. (org.) *Cognitive Processes in Animal Behavior*. New York, Lawrence Erlbaum Associates.
- Sherry, D.F. e Schacter, D.L. (1987). The evolution of multiple memory systems. *Psychological Review*, **94**:439-454.