UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO - USP
FFCLRP – DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

**Diferenças em resolução de problemas e inovação
comportamental de lagartos *Tropidurus torquatus*
(Squamata: Tropiduridae) residentes de
diferentes tipos de territórios**

ANDRÉ VIEIRA RODRIGUES

Dissertação apresentada à Faculdade de
Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão
Preto – USP, como parte das exigências
para obtenção do título de Mestre em
Ciências –Área: Biologia Comparada

Ribeirão Preto – SP

2015

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO - USP
FFCLRP – DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

**Diferenças em resolução de problemas e inovação
comportamental de lagartos *Tropidurus torquatus*
(Squamata: Tropiduridae) residentes de
diferentes tipos de territórios**

ANDRÉ VIEIRA RODRIGUES

ORIENTADORA: TIANA KOHSLDORF

Dissertação apresentada à Faculdade de
Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão
Preto – USP, como parte das exigências
para obtenção do título de Mestre em
Ciências –Área: Biologia Comparada

Ribeirão Preto – SP

2015

Autorizo a reprodução e divulgação total deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de estudo e pesquisa, desde que citada a fonte.

Catálogo da Publicação
Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto
Universidade de São Paulo

Rodrigues, André V.

Diferenças em resolução de problemas e inovação comportamental de lagartos *Tropidurus torquatus* (Squamata: Tropiduridae) residentes de diferentes tipos de territórios

Ribeirão Preto, 2015. VI+ 33p.

Dissertação (Mestrado) – Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo.

Orientador: Kohlsdorf, T.

1. Capacidade cognitiva 2. Aprendizado 3. Flexibilidade comportamental I.
Universidade de São Paulo. Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de
Ribeirão Preto. Departamento de Biologia

Diferenças em resolução de problemas e inovação comportamental de lagartos *Tropidurus torquatus* (Squamata: Tropiduridae) residentes de diferentes tipos de territórios.

Rodrigues, André V.

Dissertação apresentada à Faculdade de
Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da
Universidade de São Paulo para obtenção do
título de Mestre em Ciências –Área: Biologia
Comparada

Aprovado em:

Ribeirão Preto, _____, 2015.

Banca Examinadora

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a). Tiana Kohlsdorf
(Orientador)

Agradecimentos

A realização deste trabalho só foi possível graças ao incentivo e a colaboração de muitas pessoas, às quais sou profundamente grato.

À FAPESP e CAPES pelo apoio financeiro para a realização desta pesquisa.

Ao pessoal do LET pelas discussões dos dados, e ajuda para a confecção das partes intelectuais e filosóficas.

Aos professores Wilfried, Beth, Patrícia e Mich por ajudarem no início a desenvolver a parte experimental.

Ao Jorge, por me ajudar a desempacar em uma parte importante das conexões intelectuais.

Às pessoas que foram junto comigo em São Simão para coletar: Vanessa, Leandro, Renata, Toba, Sabiá, Ralph, Ricota, Charmander, Mamilo e Régua.

Ao restaurante Flamboyant e a sorveteria da praça de São Simão por sempre me receberem bem.

Ao Luis, proprietário de um terreno em São Simão, no qual coletei os lagartos machos MM2 e MM3, e as fêmeas FM2 e FM3.

À Tiana. Eu poderia dizer algo genérico como: pela orientação, etc. Porém foi algo além disso. Acho que principalmente por me oferecer uma oportunidade de realizar a pós-graduação em um momento que estava preste a desistir desse caminho. Com isso, acabei fazendo algo que gostei 100% e se pudesse voltar, creio que realizaria o mesmo trabalho novamente.

Aos meus pais, pelo suporte científico (meu pai), suporte emocional (minha mãe), e pela amizade e ensinamentos que me guiaram até o momento (os dois).

À Vanessa, que acabou virando minha esposa durante esse processo e por simplesmente todo o resto, desde me suportar nos piores momento, até compartilhar os melhores.

Para todos, os que lembrei e os que eu esqueci (sorry!!):

“Eu não conheço metade de vocês como gostaria; e gosto de menos da metade de vocês a metade que vocês merecem” Bilbo Baggins (Third Age 3001).

Resumo

Flexibilidade comportamental é a capacidade de ajustes comportamentais que permitem aos indivíduos responderem a um novo desafio ambiental podendo ser, ou pela modificação de suas respostas, ou por desenvolver novas estratégias diante de um novo estímulo. Esse novo comportamento pode ser alvo da seleção natural, apesar de não ser hereditário. O que é transferida para as próximas gerações, é a capacidade de ajustar o comportamento. Assim, é plausível assumir a existência de uma associação entre capacidades cognitivas e o desafio do ambiente. Neste contexto, espera-se que indivíduos territoriais exibam capacidades cognitivas associadas ao seu habitat específico. Estudos têm frequentemente focado em diferenças nas capacidades de resolução de problemas em animais de espécies e populações distintas. No entanto, o presente estudo compara capacidades de resolução de problemas de lagartos *Tropidurus torquatus* de uma mesma população que utilizam dois tipos de territórios, os quais diferem no grau de desafio: muros, ambientes desafiadores, e árvores, ambientes permissíveis. Essa espécie exibe um comportamento territorial em que machos dominantes e fêmeas associadas possuem uma fidelidade evidente aos seus territórios. Lagartos foram observados no campo para a caracterização do território e, posteriormente, realizaram testes de resolução de problemas no laboratório. Os resultados demonstraram que lagartos de ambientes desafiadores obtiveram um desempenho superior aos de ambientes permissíveis nos testes de resolução de problemas, e foram mais propensos em exibir uma inovação comportamental durante a resolução dos testes. As interpretações para esses resultados consistem em duas possíveis explicações. Lagartos de muros podem se beneficiar de capacidades cognitivas avançadas, pois a seleção natural teria agido na flexibilidade comportamental e selecionaria indivíduos que poderiam lidar com problemas de uma ambiente desafiador. Alternativamente, é possível que a maioria dos lagartos *Tropidurus torquatus* apresentem melhores capacidades de resolução de problema, porém esta característica estaria críptica, e apenas a interação entre o indivíduo e a vivência em ambientes desafiadores (muros) induziria o surgimento de melhores capacidades cognitivas. Os resultados desse estudo provavelmente indicam que diferenças nas capacidades de resolução de problemas e habilidades cognitivas entre indivíduos poderiam estar sob efeitos de regimes seletivos antes mesmo de ocorrer alguma segregação populacional.

Palavras-chaves: Capacidade cognitiva; Aprendizado; Flexibilidade comportamental; Desafio ambiental; Seleção natural

Abstract

Behavioral flexibility is the ability of behavioral adjustments that allow individuals to respond to a new environmental challenge by either modifying their responses or developing new strategies when facing novel stimuli. This new behavior may be target of natural selection, despite not being heritable. What is transferred to the next generation is the capacity to adjust behavior. Thus, it is plausible to assume the existence of an association between cognitive capabilities and environmental severity. In this context, it is expected that territorial individuals exhibit cognitive capabilities associated with their specific habitat. Studies have often been focused on differences of problem-solving capabilities in animals from different species and populations. Nevertheless, the present study compares problem-solving abilities of *Tropidurus torquatus* lizards from the same population that use two types of territories that differ in the level of harshness: house walls, a harsh environment, and trees, a mild environment. This species exhibits a territorial system where dominant males and associated females have an evident fidelity to their territories. Lizards were observed in the field for territory characterization and then performed problem-solving tests in the laboratory. The results show that lizards from harsh environments outperformed those from mild environments in the problem-solving tasks and were more likely to show a behavioral innovation when solving the task. Interpretations for these results resides on two possible explanations. Lizards from walls might benefit from enhanced cognitive capabilities because natural selection acted on behavioral flexibility and selected individuals that can deal with problems of a harsh environment. Alternatively, it is possible that the majority of *Tropidurus torquatus* lizards exhibit enhanced problem-solving capability, but this characteristic might be cryptic, and only the interaction between the individual and living in a harsh environment (walls) induces the emergence of enhanced cognitive capabilities. These findings probably indicate that differences in problem-solving and cognitive capabilities might be exposed to specific selective regimes even before population segregation occurs.

Key words: Cognitive capabilities; Learning; Behavioral flexibility; Environmental harshness; Natural selection

Índice

Introdução	1
Objetivo e Predição	5
Material e Métodos	6
Modelo de estudo	6
Manutenção dos Animais.....	8
Padronização da Quantidade de Alimento Oferecido por Indivíduo	8
Testes de Aprendizado e Resolução de Problemas.....	10
Quantificação do Índice de Aprendizado e Resolução de Problemas.....	13
Análise de dados	16
Resultados.....	18
Comparação dos valores reais com a população aleatória de dados: os lagartos T. torquatus aprendem?	18
Comparação entre Muro e Árvore: existe associação entre tipo de território e capacidade de resolver problemas?.....	19
Estratégia de Resolução de Problemas	20
Discussão	24
Conclusão	28
Referências Bibliográficas.....	30

Introdução

O aprendizado é definido como um conjunto de ajustes comportamentais baseados em experiências que persistem ao longo do tempo (Thompson, 1986; Alcock, 2009), sendo um mecanismo que pode afetar diretamente a sobrevivência dos animais. Este ajuste do comportamento, denominado também de flexibilidade ou plasticidade comportamental, consiste na habilidade de um indivíduo em alterar a resposta de comportamento a um estímulo conhecido ou em desenvolver uma nova resposta a uma nova experiência, uma capacidade com forte associação a altas capacidades cognitivas e habilidades para resolver problemas (Shettleworth, 1999; Reader & Laland, 2002; Leal & Powell, 2012). Dessa forma, o aprendizado e a flexibilidade comportamental permitem que animais com altas capacidades cognitivas lidem com maior facilidade com desafios vivenciados durante sua experiência de vida quando comparados com indivíduos de baixas capacidades cognitivas.

A facilidade de aprender e a flexibilidade comportamental diferem entre espécies e podem refletir os resultados de processos evolutivos sob pressões ecológicas específicas. Por exemplo, espécies especializadas em estocar alimento apresentam melhores resultados em testes que avaliam habilidades de localização espacial quando comparadas com outras espécies filogeneticamente próximas que não possuem comportamento similar (Olson *et al.*, 1995; Balda *et al.*, 1996; Kort *et al.*, 2006). Da mesma forma, algumas espécies que experimentam ambientes desafiadores e complexos apresentam maiores flexibilidades comportamentais, inferidas por testes de neofobia, de resolução de problemas e quantidade de inovações comportamentais, do que espécies filogeneticamente próximas que vivem em ambientes mais permissíveis (Martin, 2005; Sol *et al.*, 2005; Tebbich *et al.*, 2010). Além de variações intraespecíficas, a plasticidade comportamental e a habilidade para resolver problemas também podem variar entre indivíduos pertencentes a uma mesma espécie, por

exemplo, quando populações que residem ambientes com diferentes níveis de desafios são comparadas (Roth *et al.*, 2010; Kozlovsky *et al.*, 2015).

Diferentes ambientes podem ser avaliados quanto às demandas e desafios impostos aos organismos que os ocupam. Um ambiente pode ser considerado desafiador por representar menor disponibilidade de recursos alimentares, ou caracterizar uma situação de maior exposição a competidores e predadores (Reader, 2003; Roth *et al.*, 2010; Tebbich *et al.*, 2010; Kozlovsky *et al.*, 2015). Tais classificações, entretanto, raramente são absolutas, dado que um mesmo ambiente pode ser desafiador na disponibilidade de alimento, mas bastante permissível quanto à acessibilidade de nichos para termorregulação. Por esta razão, é necessário que a biologia da espécie seja considerada quando feita a avaliação do habitat (Huston, 1994; ver também Tews *et al.*, 2004). De qualquer forma, animais que ocupam ambientes mais desafiadores em uma quantidade maior de aspectos poderiam viver em situação sub-ótima quando comparados com outros que habitam ambientes mais permissíveis nesses mesmos parâmetros (Baldwin, 1986; para uma revisão mais atualizada, ver Sznajder *et al.*, 2012). Nesses ambientes desafiadores, é possível que alguns indivíduos apresentem maior plasticidade comportamental (capacidades cognitivas), conseguindo contornar os aspectos negativos do habitat (Baldwin, 1986; Sznajder *et al.*, 2012). Provavelmente tal plasticidade comportamental seria favorecida por seleção natural, de forma que a característica de maiores capacidades cognitivas estaria bem representada nas gerações subsequentes (Baldwin, 1986; Sznajder *et al.*, 2012). Em consequência desse processo evolutivo, seria estabelecida uma associação entre características ecológicas que determinam o quão desafiador determinado ambiente é e as capacidades cognitivas e habilidades para resolução de problemas dos animais que ocupam esses ambientes.

Associações entre características do ambiente e capacidades cognitivas foram estudadas até o momento com o foco principalmente em comparações entre espécies

filogeneticamente próximas (Martin, 2005; Sol *et al.*, 2005; Tebbich *et al.*, 2010), mas também existem uns poucos exemplos desse tipo de estudo realizado com comparações entre populações de uma mesma espécie (Roth *et al.*, 2010; Kozlovsky *et al.*, 2015). Espécies que apresentam comportamento territorial provavelmente possuem uma diversidade no tipo de habitat de seus territórios, e seria plausível propor a existência de diferentes habilidades cognitivas entre indivíduos residentes de diferentes tipos de territórios. A avaliação dessa hipótese é particularmente favorecida em estudos utilizando espécies territorialistas que apresentam populações compostas por indivíduos fiéis ao território adquirido durante sua história de vida, e pode contribuir consideravelmente para a identificação de fatores subjacentes à origem da variação na habilidade de resolver problemas dentro da espécie. Dentre os grupos que apresentam uma composição populacional com indivíduos fiéis aos respectivos territórios destaca-se Squamata, que possui diversas espécies de lagartos sociais (por exemplo representantes dos gêneros *Uta* e *Tropidurus*) nas quais é possível identificar uma estrutura de haréns na qual que os indivíduos protegem seu território de possíveis invasores (Rand, 1966; Rodrigues, 1987; Calsbeek *et al.*, 2002; Calsbeek & Sinervo, 2002; Wiederhecker *et al.*, 2002; Pinto *et al.*, 2005; Kohlsdorf *et al.* 2006). Especificamente no caso de lagartos *Tropidurus torquatus* (Wied, 1820), existem algumas populações nas quais observa-se claramente uma variação na distribuição de territórios ocupados: enquanto alguns lagartos ocupam territórios mais desafiadores sob a perspectiva de abrigos disponíveis contra predadores, abundância de alimento e disponibilidade de pistas visuais, como os muros de ambientes urbanos, outros indivíduos detêm territórios mais permissíveis quanto a esses quesitos, como árvores. Nesse contexto, é plausível supor que indivíduos que ocupam esses diferentes territórios provavelmente enfrentam desafios distintos durante sua história de vida ocupando cada um desses tipos de ambiente.

A presente dissertação utiliza lagartos da espécie *T. torquatus* para testar a hipótese de associação entre tipo de território ocupado e habilidade na resolução de problemas. Essa espécie representa um modelo particularmente interessante para a investigação de variações intrapopulacionais na capacidade de resolução de problemas por ocupar territórios que diferem consideravelmente quanto aos desafios impostos pela presença de refúgios contra predadores, abundância de alimento e disponibilidade de pistas visuais, ao mesmo tempo em que possui uma fidelidade clara entre o indivíduo e seu território (Rand, 1966; Rodrigues, 1987; Wiederhecker *et al.*, 2002; Pinto *et al.*, 2005; Kohlsdorf *et al.*, 2006;). Esta espécie tem ampla distribuição no território brasileiro e ocupa grande diversidade de ambientes, sendo facilmente encontrada em locais urbanizados (Rodrigues, 1988; Kohlsdorf *et al.*, 2006; Costa *et al.*, 2009). A investigação de diferenças na habilidade de resolução de problemas e capacidades cognitivas entre indivíduos de *T. torquatus* que ocupam territórios distintos quanto aos desafios impostos para escape de predador, orientação e obtenção de alimentos contribuirá significativamente para a compreensão da evolução de diferentes tratos cognitivos na presença de forças seletivas distintas segundo o desafio imposto pelo habitat ocupado.

Objetivo e Predição

O presente estudo investigou inicialmente se lagartos *Tropidurus torquatus* aprendem a lidar com uma tarefa de resolução de problemas, com o objetivo de verificar se essa espécie caracteriza um modelo confiável para estudos de flexibilidade comportamental e resolução de problemas. A partir dessa confirmação, investigou-se subsequentemente a existência de associações entre o tipo de território (caracterizado por um ambiente mais desafiador ou mais permissível nos aspectos ecológicos considerados) e as capacidades cognitivas e habilidades dos indivíduos na resolução de problemas. A inferência de associações entre tipo de habitat e capacidade cognitiva em lagartos *T. torquatus* permitiu o teste formal da seguinte predição:

“Lagartos que ocupam territórios mais desafiadores quanto à disponibilidade de refúgios contra predadores, abundância de alimentos e densidade de pistas visuais, como os muros de ambientes urbanos, exibem melhor desempenho em tarefas de resolução de problemas quando comparados com lagartos de ambientes permissíveis nos aspectos supracitados, como árvores dispostas nesses mesmos ambientes urbanos”

O racional subjacente a essa predição reside na expectativa de que indivíduos conseguem ocupar territórios mais desafiadores porque se beneficiam de habilidades cognitivas elevadas, apresentando conseqüentemente maior capacidade na resolução de problemas.

Material e Métodos

Modelo de estudo

Os lagartos da espécie *Tropidurus torquatus* utilizados no presente estudo foram coletados em uma população localizada no município de São Simão (estado de São Paulo), sob autorização do IBAMA (Licença número 33335-2). Antes da captura de cada indivíduo, seu território foi identificado e observado durante cinco a seis dias, para confirmação da residência do lagarto no local e avaliação das características do ambiente. O primeiro dia desse período inicial de observação foi dedicado à captura do indivíduo focal em cada território e sua marcação com esmalte no dorso, seguida de observação por uma hora adicional dos indivíduos no território avaliado. Os três a quatro dias subsequentes também foram dedicados a observações com duração de uma hora para avaliação das características do território, utilizadas para classificá-lo como ‘desafiador’ ou ‘permissível’ segundo a disponibilidade de refúgios, abundância de alimento (basicamente formigas) e densidade de pistas visuais. Finalmente, no último dia desse período de observação em campo os indivíduos marcados foram capturados por meio de laço e transportados para o Laboratório de Evolução de Tetrápoda (LET-USP), localizado na Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto (FFCLRP) da Universidade de São Paulo.

A avaliação das características do território considerou o tempo em que o lagarto passou em exposição ao sol termorregulando, o deslocamento necessário do indivíduo para se alimentar, a abundância de alimento (dada pela densidade de formigas), a facilidade de encontrar um refúgio e a complexidade estrutural do ambiente. Observamos que lagartos que ocupavam territórios em árvores ficavam mais tempo expostos termorregulando, haviam trilhas de formigas muito próximas aos animais, de forma que os indivíduos praticamente não

se deslocavam para se alimentar, e a captura desses indivíduos era consideravelmente mais difícil, pois facilmente encontravam refúgio próximo em seu território. Em contraste, os indivíduos de muro permaneciam menos tempo expostos, refugiando-se particularmente nos períodos de temperaturas mais altas (por volta de 12:00); esses animais precisavam deslocar-se ao longo de seus territórios para capturar alimento e eram indivíduos capturados com maior facilidade dada a escassez de refúgios. Com base nessas características, territórios de árvores foram classificados como ambientes permissíveis, enquanto que territórios de muros foram considerados ambientes desafiadores (**Figura 1**). No total, foram coletados 17 indivíduos adultos de *T. torquatus*, sendo oito (n=8) deles residentes em árvores, territórios considerados permissíveis, e nove (n=9) capturados em muros, classificados como territórios desafiadores.

Figura 1: Exemplos dos dois tipos de territórios estudados. A: Árvores como ambientes mais permissíveis. B: Muros como ambientes mais desafiadores.

Manutenção dos Animais

Os animais observados por cinco a seis dias foram coletados e transportados para o biotério do LET-USP, aonde foram mantidos em terrários individuais com água oferecida *ad libitum*. Os lagartos foram alimentados com baratas (*Nauphoeta cinerea*), somente durante os testes de aprendizado e resolução de problemas. Em cada terrário, uma lâmpada incandescente de 60W com ciclo claro:escuro de 12:12h disponibilizou um gradiente de temperatura para termorregulação. Os testes de aprendizado foram realizados no próprio terrário de cada indivíduo e foram monitorados por meio de *webcams* APTECH Starter 100 (conforme descrito na seção “Testes de Aprendizado e Resolução de Problemas”). Após o término de todos os testes, os animais foram mortos por sobredose anestésica de Tiopental (15ml/100g). Em seguida, os indivíduos foram fixados em formol (10%) e depositados em via úmida (etanol 70%) na Coleção Herpetológica de Ribeirão Preto (CHRP/USP). Todos os procedimentos foram aprovados pela Comissão de Ética no Uso de Animais em Pesquisa (CEUA-USP/RP Protocolo: 13.1.153.53.7).

Padronização da Quantidade de Alimento Oferecido por Indivíduo

Os resultados dos testes de resolução de problemas que utilizam alimento podem ser influenciados pela motivação do indivíduo experimental para captura de alimentos. Dessa forma, antes da realização dos testes de aprendizado e resolução de problemas foi realizado um experimento-piloto para determinar qual seria a quantidade de alimento ingerida por lagarto por dia que manteria os indivíduos igualmente motivados para captura do alimento nos testes de aprendizado. Nesse piloto, oito indivíduos de *T. torquatus* foram coletados em São

Simão (SP), pesados antes do início do teste, e divididos igualmente em dois terrários com as mesmas condições de água, aquecimento e iluminação descritas no item Manutenção dos Animais.

Após três dias de habituação, os indivíduos foram mantidos no laboratório por três semanas e alimentados utilizando diferentes intervalos de dias entre um evento e outro (variando de zero a três dias de jejum, aleatoriamente). Na manhã de cada evento de alimentação, as baratas (*Nauphoeta cinerea*) foram pesadas e em seguida colocadas nos terrários dos lagartos. No período da tarde, as baratas remanescentes (i.e. que não foram ingeridas) foram retiradas e pesadas novamente. Os lagartos foram pesados na segunda semana e após o último evento de alimentação. Com este experimento piloto foi possível inferir a média de baratas consumidas por indivíduo em cada episódio de alimentação. Essa média foi utilizada para definir a massa de baratas a ser ingerida em cada teste de aprendizado, por meio da razão entre a massa de alimento consumida e a massa de cada lagarto.

A razão da média da massa de barata consumida pela massa total dos lagartos de cada terrário (**Tabela 1** e **Tabela 2**, respectivamente) correspondeu a **5,59% $\pm$ 2,02** da massa dos lagartos. Com este resultado foi possível definir o tamanho de cada barata a ser consumida durante os experimentos de aprendizado.

Tabela 1: Massa de baratas em gramas consumidas por terrário ao longo dos dias de experimento.

	1º dia	2º dia	3º dia	4º dia	5º dia	6º dia	7º dia	8º dia	Média
	6,02	8,68	6,04	3,16	7,87	9,56	7,45	5,82	$6,83 \pm 1,87$
Terrário 2	14,82	7,98	10,13	7,41	7,97	9,85	10,57		$9,82 \pm 2,33$

Tabela 2: Variação da massa dos indivíduos em gramas durante as três pesagens e suas médias correspondentes aos dois terrários.

Terrário 1	1ª Pesagem	2ª Pesagem	3ª Pesagem	Massa Média
Lagarto 1	37,40	40,32	38,70	$38,81 \pm 1,46$
Lagarto 2	45,80	50,00	48,64	$48,15 \pm 2,14$
Lagarto 3	24,18	25,71	25,05	$24,98 \pm 0,77$
Lagarto 4	25,75	24,91	24,41	$25,02 \pm 0,68$
			Total	$136,96 \pm 2,79$
Terrário 2	1ª Pesagem	2ª Pesagem	3ª Pesagem	Massa Média
Lagarto 5	59,70	63,38	61,51	$61,53 \pm 1,84$
Lagarto 6	17,69	18,84	16,78	$17,77 \pm 1,03$
Lagarto 7	32,01	34,84	32,38	$33,08 \pm 1,54$
Lagarto 8	49,65	44,73	43,29	$45,89 \pm 3,33$
			Total	$158,27 \pm 4,24$

Testes de Aprendizado e Resolução de Problemas

Os testes de aprendizado e resolução de problemas ocorreram durante o horário de atividades dos lagartos (9 – 17h) e foram realizados utilizando um alimentador (**Figura 2**) composto por uma base de madeira com três caixas pequenas de vidro (câmaras): duas caixas fechadas em todas as laterais impossibilitavam o acesso à comida, enquanto a caixa com a porção frontal aberta permitia a captura da barata. O vidro foi escolhido como material para

construção das câmaras porque o material possibilita a visualização do alimento ao mesmo tempo em que impede o acesso do lagarto a este nas duas câmaras com a frente fechada. As caixas foram identificadas no fundo com papel contendo diferentes padrões visuais (**Figura 2**), cuja função era atuar como pistas visuais durante os testes. Os papéis (pistas visuais) colados na região posterior das câmaras indicavam ao lagarto qual câmara possuía a parte frontal aberta, na qual o alimento visualizado era também acessível.

Os testes foram filmados com a utilização de webcams APTECH Webcam Starter 100, e os dados registrados a partir da análise dos vídeos. Quando o alimentador não estava sendo utilizado, a base de madeira era colocada dentro da caixa de criação de baratas para que todo o alimentador ficasse com cheiro do alimento, impedindo assim a presença de pista olfativa durante os testes de resolução de problemas.

Figura 2: Modelo do alimentador utilizado nos testes de aprendizado e resolução de problemas com os diferentes padrões visuais. A caixa do meio é a única na qual o alimento é acessível, sendo apresentada ao lagarto com padrão visual distinto das caixas completamente fechadas, nas quais o alimento é inacessível.

Foram realizados oito testes de captura de alimento para cada indivíduo, com um intervalo constante de um dia entre um teste e outro. Para cada lagarto foi sorteado um dos padrões visuais (por exemplo, listras horizontais) e este colado na câmara aberta, enquanto as

câmaras fechadas eram marcadas com o padrão alternativo (seguindo o exemplo, listras verticais). A cada grupo experimental (lagartos com territórios de árvore ou de muro) foram atribuídos os dois padrões geométricos, de forma que 50% dos indivíduos em cada grupo seguisse uma pista e o restante seguisse outra, eliminando o possível viés de seguir um ou outro padrão visual. Após sorteio do padrão de pista visual para o indivíduo experimental em questão, uma barata foi então colocada dentro de cada câmara. Cada barata foi presa pelo abdômen ao piso de madeira do alimentador por meio de alfinete entomológico, garantindo continuidade no movimento das presas sem que elas escapassem das câmaras. O movimento das baratas é fundamental para a efetividade do teste porque durante o processo de captura os lagartos se orientam pelo movimento das presas. A ordem de posição das câmaras também foi sorteada, evitando que a câmara com a porção aberta fosse sempre posicionada no centro, por exemplo. As webcams foram então ativadas, e o alimentador colocado dentro do terrário do indivíduo. A partir dos vídeos, foi registrado o número de tentativas durante o teste até o lagarto capturar as baratas no alimentador, sendo a análise concluída no momento em que o lagarto conseguiu alimentar-se da barata posicionada na câmara aberta. Esse tipo de teste foi realizado três vezes por dia de experimento, de forma que cada lagarto acertava a câmara correta três vezes por dia. Alguns indivíduos realizaram apenas dois testes em alguns dias devido à duração estendida de alguns testes (três dias no máximo); estes testes foram de qualquer maneira aproveitados para as análises depois que seus dados foram ajustados, conforme detalhado na sessão “Medida de Aprendizado”.

Quantificação do Índice de Aprendizizado e Resolução de Problemas

A quantidade de tentativas que os lagartos realizaram durante os testes, registrada a partir da análise dos vídeos, foi utilizada para ajustar os dados para valores baseados na probabilidade do evento realizado pelo indivíduo. A cada teste diário feito pelos lagartos (totalizando oito testes), foi atribuída uma *Nota Diária*, calculada com base na probabilidade de acerto ($1/3$) e na probabilidade de erro ($2/3$) dos três testes de cada dia. Os valores de *Nota Diária* foram utilizados para ajustar uma curva de saturação (ver adiante) e, por fim, adquirir um valor único para representar a habilidade de resolução de problemas, a *Nota Máxima*. No caso de um lagarto que não erra no primeiro teste do dia, erra uma vez no segundo teste do dia, e erra duas vezes no terceiro teste do dia, por exemplo, sua *Nota Diária* corresponderá a **70**: a nota correspondente do primeiro teste do dia seria calculada como $1/3 \times 300 = 100$, a nota do segundo teste do dia corresponderia a $1/3 \times 2/3 \times 300 \sim 67$, e a terceira $1/3 \times 2/3^2 \times 300 \sim 44$. A *Nota Diária* foi calculada como a média das notas dos três testes do dia: $(100 + 67 + 44)/3 \sim 70$.

Em síntese, esse método de pontuação da *Nota Diária* seguiu a seguinte fórmula geral para cálculo da nota de cada teste:

$$\text{Nota}_z = 1/3 \times (2/3)^n \times 300$$

Sendo 300 uma constante para ajustar o valor de 0 a 100, z correspondente ao teste 1, 2 ou 3 do dia; e n ao número de erros do teste. A **Tabela 3** detalha como a pontuação varia conforme os erros se acumulam. A nota final do dia (*Nota Diária*) foi calculada a partir da média das notas no primeiro teste (Nota_1), segundo (Nota_2) e terceiro teste do dia (Nota_3).

A presente dissertação optou por utilizar esse sistema de nota, pois os valores das *Notas Diárias* permitem uma análise proporcional a probabilidade do evento de acertos e

erros dos lagartos, também, a variação diária dos valores das notas apresentam a variação do aprendizado dos indivíduos ao longo dos dias. Adicionalmente, não foi utilizado o período de latência para acertar a câmara correta, pois os lagartos *T. torquatus* se apresentavam estressados com a presença do experimentador e, provavelmente, os valores de latência representariam com maior precisão a ansiedade do que o aprendizado dos indivíduos.

Tabela 3: Notas respectivas à quantidade de erros.

Nota	Erros
100	0
67	1
44	2
30	3
20	4
13	5
9	6
6	7
4	8
3	9
2	10
1	11
1	12
1	13
0	14
0	15

Os testes de aprendizado de cada lagarto foram realizados por oito dias, de forma que a cada indivíduo foram atribuídas oito *Notas Diárias*, correspondentes a cada dia de teste. Com esses dados de *Notas Diárias*, uma curva de saturação foi ajustada (**Figura 3**) para cada

indivíduo, com o propósito de analisar o desempenho dos lagartos ao longo dos testes de aprendizado.

O ajuste da curva foi realizado com base na seguinte função:

$$F_t = a \times \left(1 - e^{\left(\frac{-3t}{T}\right)}\right)$$

A fórmula em questão permite estimar a *Nota Máxima* aproximada que o indivíduo conseguiu atingir (valor indicado por ***a*** na **Figura 3**), utilizando 95% do valor de saturação como intervalo de confiança, e o dia do teste em que isso ocorreu (*Dia de Saturação*; valor indicado por ***T*** na **Figura 3**).

Figura 3: Exemplo de ajuste da curva de saturação (em cinza contínuo) aos dados de desempenho dos testes de resolução de problema de um lagarto *T. torquatus*. O valor indicado por ***T*** representa o dia em que ocorreu a saturação dos valores de *Notas Diárias* (*Dia de Saturação*), e o valor ***a*** corresponde à nota de saturação (*Nota Máxima*).

Análise de dados

Todas as análises estatísticas dos resultados foram implementadas no programa R versão 3.0.2, combinada com RStudio versão 0.97.551. Os dados obtidos ao longo dos testes de resolução de problemas foram analisados em relação a um cenário hipotético no qual os lagartos não aprenderiam a resolver o problema oferecido (adquirir o alimento na câmara correta). Nesse cenário hipotético, assume-se que os indivíduos realizaram apenas escolhas aleatórias. Esse cenário hipotético para comparação com dados reais representa uma hipótese nula de ausência de aprendizado, e foi gerado a partir de simulações de dados similares às *Notas Diárias*, mas seguindo um padrão aleatório, o que permitiu comparação posterior com os dados reais obtidos. Para os dados de cada dia foram realizadas 100 análises de Teste-*t* de *student*, sendo registrada a quantidade de testes nos quais o valor de *P* foi estatisticamente significativo ($P < 0,05$).

A hipótese testada no presente trabalho prevê associações entre o tipo de território utilizado e a habilidade de resolução de problemas. Procurando testar se lagartos de muro (habitat desafiador) exibiram melhor desempenho na solução de problemas do que lagartos capturados nas árvores (habitat permissível), foi realizado inicialmente um ajuste da curva de saturação utilizando o programa QtiPlot (versão 0.9.9-rc14) e o método dos mínimos quadrados. Depois de adquiridos os valores de *Nota Máxima* (*a* na **Figura 3**) e *Dias de Saturação* (*T* na **Figura 3**), o efeito do tipo de território sobre essas variáveis foi testado por meio de Modelo Linear Generalizado, utilizando-se sexo como fator randômico na análise.

Durante o processo de análise dos vídeos, inesperadamente identificou-se que alguns lagartos alteravam sua estratégia durante os testes (conforme descrição detalhada no subitem ‘Estratégia de Resolução de Problemas’, na seção de Resultados), permitindo uma classificação visual da estratégia adotada como ‘Tentativa-Erro’ (T-E) ou ‘Observador’.

Procurando confirmar se uma classificação, segundo a estratégia de resolução de problemas, possuía suporte quantitativo, os dados de *Nota Máxima* e *Dia de Saturação* foram comparados entre os lagartos que apresentavam cada estratégia comportamental identificada nos vídeos por meio de Modelo Linear Generalizado. Após a confirmação de suporte quantitativo para a classificação de estratégias identificadas visualmente, foi realizado um teste chi-quadrado para testar associações entre essas estratégias e o tipo de território utilizado, considerando a frequência de indivíduos que apresentaram cada estratégia e o tipo de território habitado (muro ou árvore).

Resultados

Os resultados obtidos sugerem que lagartos que habitam ambientes desafiadores (muros) possuem maior capacidade de resolver problemas, demonstrando uma inovação de estratégia comportamental durante os experimentos, corroborando a predição do presente estudo. Os valores de Nota Máxima, Dia de Saturação, e descrições comportamentais durante os experimentos são detalhados na presente seção devidamente divididas em subitens.

Comparação dos valores reais com a população aleatória de dados: os lagartos *T. torquatus* aprendem?

Os resultados obtidos a partir das comparações entre os resultados das *Notas Diárias* durante os testes de aprendizado e resolução de problemas, e as distribuições de valores geradas com simulações aleatórias de dados demonstram que os *Tropidurus torquatus* testados efetivamente aprenderam a desempenhar a tarefa apresentada. Especificamente, valores de *Notas Diárias* no início do período de testes diferiram das simulações em apenas três de 100 testes realizados no primeiro dia e 12 de 100 testes estatísticos referentes ao segundo dia de teste. Essa diferença, entretanto, acentuou-se ao longo do período experimental, e no último dia se mostrou diferente e com valores superiores de *Nota Diária* em todas as 100 comparações realizadas (**Tabela 4**).

Tabela 4: Quantidade de Testes-T significativos ($P < 0,05$) entre os dados de Notas Diárias reais e as 100 simulações aleatórias.

Dia	Testes significativos
1	3
2	12
3	81
4	86
5	67
6	98
7	93
8	100

Comparação entre Muro e Árvore: existe associação entre tipo de território e capacidade de resolver problemas?

Lagartos residentes de muros exibiram desempenho melhor durante os testes de aprendizado e resolução de problemas. Tal resultado foi evidenciado pelas maiores *Notas Máximas* associadas a esses indivíduos, quando comparados com os lagartos capturados em territórios de árvore ($F_{1,14} = 9,381$; $P = 0,008$; **Figura 4**); o efeito do sexo não foi significativo ($F_{1,14} = 2,887$; $P = 0,111$).

Figura 4: Valores de *Nota Máxima* durante os testes de aprendizado e resolução de problemas de indivíduos de *Tropidurus torquatus* que habitam árvores e muros.

Estratégia de Resolução de Problemas

A inspeção visual dos vídeos registrados durante os testes permitiu a identificação de estratégias comportamentais para lidar com o alimentador, verificando-se inclusive que alguns indivíduos mudavam sua estratégia comportamental ao longo do período experimental. Uma estratégia para lidar com a situação-problema que se consolidou geralmente nos dias três ou quatro do período experimental caracterizava-se por um comportamento aparentemente mais calmo dos lagartos, com indivíduos escolhendo precisamente a câmara correta sem desviar-se com o movimento das presas nas demais câmaras durante sua participação no teste. Os indivíduos que apresentaram esse tipo de estratégia foram denominados ‘Observadores’. Em contraste, alguns indivíduos aparentemente não mudaram sua estratégia ao longo do período

experimental, e mantiveram um comportamento de tentativa e erro do primeiro ao último dia, sendo normalmente atraídos pelo movimento da presa independente desta estar na câmara correta. Esses indivíduos foram classificados como Tentativa-Erro (T-E). Essa classificação, inicialmente aplicada a partir da inspeção visual dos vídeos, foi corroborada pela comparação de *Notas Máximas* e *Dias de Saturação* entre lagartos classificados como Observadores e T-E. Indivíduos Observadores apresentaram *Notas Máximas* significativamente maiores do que T-E ($F_{1,14} = 20,485$; $P < 0,001$, **Figura 5**), confirmando o comportamento preciso que estes indivíduos apresentaram. Os *Dias de Saturação* dos lagartos Observadores também foram maiores do que indivíduos T-E ($F_{1,14} = 4,830$; $P = 0,045$; **Figura 6**), reforçando a observação dos vídeos de que Observadores apresentavam essa estratégia apenas alguns dias após o início dos testes.

A identificação dessa transição em alguns indivíduos do tipo de estratégia adotada na resolução de problemas permitiu identificar uma associação entre estratégia e tipo de território utilizado ($X^2 = 7,244$, $df = 1$, $P = 0,007$; **Tabela 5**). Especificamente, indivíduos que residiam em territórios de muro apresentaram maior frequência dessa mudança comportamental, sendo que sete dos nove indivíduos avaliados demonstraram a inovação comportamental característica dos Observadores. Dentre os indivíduos residentes em árvores, apenas um adotou a estratégia de Observador, enquanto o restante permaneceu T-E até o final do período experimental.

Figura 5: Valores de *Nota Máxima* durante os testes de aprendizado e resolução de problemas de indivíduos de *Tropidurus torquatus* Observadores e Tentativa-Erro.

Figura 6: Valores do *Dia de Saturação* durante os testes de aprendizado e resolução de problemas de indivíduos de *Tropidurus torquatus* Observadores e Tentativa-Erro.

Tabela 5: Valores observados (posição superior das células), esperados (posição inferior e em itálico) e totais (valores em negrito) de lagartos com diferentes estratégias comportamentais residentes de Muro e Árvore. Teste chi-quadrado; $X^2 = 7,244$, $df = 1$, **P=0,007**.

	Observadores		T-E
Muro	7	2	9
	<i>4,24</i>	<i>4,76</i>	
Árvore	1	7	8
	<i>3,76</i>	<i>4,24</i>	
	8	9	17

Discussão

O presente trabalho torna evidente que lagartos *T. torquatus* aprendem a solucionar o problema apresentado por meio do alimentador utilizado durante os testes. Tal resultado é percebido quando os dados dos indivíduos testados são comparados a uma simulação aleatória: nos primeiros dias a diferença entre as duas bases de dados é menor (3% e 12% no primeiro e segundo dia, respectivamente), mas aumenta consideravelmente com o passar dos dias de experimentação (93% e 100% no penúltimo e último dia, respectivamente). Essa capacidade de aprendizado difere entre lagartos que ocupam territórios distintos: os indivíduos que vivem em territórios mais desafiadores (muros) exibem melhor aprendizado e apresentam maior probabilidade de inovação comportamental. Esses resultados corroboram a predição elaborada inicialmente, a qual hipotetizava que o tipo de território utilizado refletiria diferenças no aprendizado e na capacidade de resolver problemas, sendo que indivíduos ocupando territórios com menor disponibilidade de refúgios e alimento e maior escassez de pistas visuais exibiriam desempenho superior e maior possibilidade de apresentar alguma inovação comportamental.

Estudos em aprendizado para resolução de problemas de vertebrados focam mais frequentemente em mamíferos e aves (para exemplos, ver: Krech *et al.*, 1962; Menzel *et al.*, 1985; Weir *et al.*, 2002; Hattori *et al.*, 2005; Dunbar & Shultz, 2007; Bird & Emery, 2009; Cole *et al.*, 2011; Cole & Quinn, 2012). Esse viés da literatura respalda-se na ideia de que aves e mamíferos têm aprendizado favorecido por possuírem uma flexibilidade comportamental maior do que outros táxons, uma vez que as espécies dessas linhagens exploram diversas fontes de alimento e habitats, e algumas possuem uma estrutura social complexa (Reader, 2003). Essa explicação pode elucidar a escassez de estudos existentes com relação à capacidade de aprendizado e flexibilidade comportamental nas demais linhagens.

Diante do exposto, pode-se afirmar que o presente trabalho é um dos poucos que demonstram capacidade de aprendizado para resolução de problemas em lagartos (mas ver Manrod *et al.*, 2008; Leal & Powell, 2012), resultado corroborado pela diferença crescente observada entre os dados dos experimentos e a distribuição gerada por simulações aleatórias. O presente estudo relata ainda um tipo de inovação comportamental que é associado ao tipo de território ocupado, e passa a ser exibido por lagartos *T. torquatus* provenientes de muros diante do novo desafio. É possível que a escassez de estudos acerca da resolução de problemas e inovação comportamental em Squamata reflita uma falta de adequação dos testes comportamentais à biologia desses animais.

No presente estudo foi demonstrado que lagartos *T. torquatus* diferem no desempenho exibido durante a resolução de problemas, o qual possui associação com o tipo de território que os indivíduos ocupam. Especificamente, lagartos residentes de territórios mais desafiadores (muros) apresentam melhor desempenho na resolução de problemas em comparação com os provenientes de territórios permissíveis (árvores). Uma explicação para esse resultado poderia ser que indivíduos de muro exibem maiores habilidades cognitivas e se beneficiam de ocupar um ambiente desafiador sob alguns aspectos, como disponibilidade de refúgios e abundância de alimentos (ver Dukas, 1998; Shettleworth, 1999, 2009; Wright *et al.*, 2010 para discussões acerca da relação entre cognição e desafio do ambiente). Habitats desafiadores apresentam mais desafios do que outros tipos de ambientes, porém indivíduos que possuem uma alta plasticidade comportamental (aprendizado), característica de uma alta capacidade cognitiva (Lefebvre *et al.*, 1997; Reader, 2003), conseguiriam sobreviver neste tipo de ambiente, apresentando um maior *fitness* do que animais com baixo aprendizado (Baldwin, 1986; Sznajder *et al.*, 2012). Sendo assim, o aprendizado (plasticidade) pode ser alvo direto de seleção natural (Baldwin, 1986; Sznajder *et al.*, 2012). Alguns trabalhos utilizam dessa explicação para justificar uma associação entre cognição e ambiente em

espécies filogeneticamente próximas que habitam ambientes com graus de desafios diferentes (Olson *et al.*, 1995; Balda *et al.*, 1996; Martin, 2005; Sol *et al.*, 2005; Tebbich *et al.*, 2010). Essa associação pode ocorrer até mesmo entre indivíduos de uma mesma espécie, comparando-se por exemplo populações que habitam ambientes com diferentes níveis de desafio (Roth *et al.*, 2010; Kozlovsky *et al.*, 2015). O presente estudo é inovador nesse sentido, por investigar associações entre capacidade cognitiva e ambiente dentro de uma única população de lagartos (*T. torquatus*), focando em indivíduos que ocupam territórios estruturalmente distintos, como muros e árvores, os quais diferem quanto à disponibilidade de refúgios, abundância de alimentos e complexidade. Nossos resultados sugerem uma associação semelhante à já descrita na literatura (Martin, 2005; Sol *et al.*, 2005; Tebbich *et al.*, 2010), mas apresenta duas explicações para as maiores capacidades cognitivas dos indivíduos capturados em muros. A primeira é semelhante aos trabalhos anteriormente citados (Olson *et al.*, 1995; Balda *et al.*, 1996; Martin, 2005; Sol *et al.*, 2005; Roth *et al.*, 2010; Tebbich *et al.*, 2010; Kozlovsky *et al.*, 2015): indivíduos de muros estariam em desvantagem por viverem em um território mais desafiador em relação aos aspectos supracitados quando comparados com indivíduos de árvores, porém alguns indivíduos conseguiriam lidar com os desafios de escassez de refúgios e alimentos, e ocupam esses territórios porque possuem maior plasticidade comportamental do que outros (Baldwin, 1986; Sznajder *et al.*, 2012). Ao sobreviver, esses indivíduos poderiam se reproduzir, transferindo essa característica de maior plasticidade comportamental para as gerações subsequentes (Baldwin, 1986; Sznajder *et al.*, 2012). A segunda explicação reconhece que a maioria dos lagartos dessa população poderia exibir grande plasticidade comportamental, mas a característica de maior capacidade cognitiva estaria críptica em quase toda a população (Curio, 1973). Nesse cenário, a interação dos lagartos com um ambiente mais desafiador (muro) induziria o estabelecimento da

característica antes críptica, e a diferença entre indivíduos de muro e árvore observada refletiria a experiência de vida desses indivíduos (Curio, 1973).

O presente estudo também traz um resultado inesperado, quando descreve a percepção de que alguns lagartos mudaram sua estratégia durante os dias de teste, uma transição claramente relacionada com o tipo de território utilizado, uma vez que a alteração foi predominante nos indivíduos provenientes de territórios mais desafiadores (muros). No início dos testes, todos os lagartos eram atraídos pelo movimento das presas, e escolhiam as câmaras de forma aleatória. Após esses primeiros dias, entretanto, alguns animais passavam a exibir um comportamento mais observador, enquanto outros utilizavam a estratégia denominada Tentativa-Erro, na qual continuavam priorizando câmaras com presas em movimento. Este tipo de estratégia por tentativa e erro é considerado basal e taxonomicamente bem generalizada em Metazoa (Mackintosh, 1974; West-Eberhard, 2003), portanto seria esperado que todos os lagartos apresentassem esse comportamento, diferindo, segundo o território utilizado, apenas no desempenho para resolução de problemas (valores de *Nota Máxima*). Alguns indivíduos, entretanto, alteraram sua estratégia durante a resolução dos testes, conforme mencionado anteriormente, diminuindo sua atenção ao movimento das presas e desempenhando um comportamento mais calmo e observador que sugeria atenção às pistas visuais oferecidas. Este comportamento pode ser considerado uma inovação por ser uma nova maneira de lidar com um problema (Reader, 2003), em contraste com o comportamento de Tentativa-Erro basal em várias linhagens animais (Mackintosh, 1974; West-Eberhard, 2003). Inovações comportamentais podem ser utilizadas para inferir uma maior plasticidade comportamental (Lefebvre *et al.*, 1997), e geralmente ocorrem em animais que possuem um maior sucesso na invasão de novos ambientes (Reader, 2003; Roth *et al.*, 2010). A inovação comportamental observada reforça, portanto, a relação entre capacidades cognitivas e características do território utilizado, conforme a predição inicial testada no presente estudo.

Conclusão

A presente dissertação pode ser finalizada com destaque para três principais conclusões. O primeiro resultado a ser ressaltado é que lagartos *T. torquatus* (e provavelmente outras espécies de lagartos) podem ser bons modelos para estudos de cognição e resolução de problemas, embora seja necessária uma adaptação dos testes às características biológicas desses animais. Conforme demonstrado, no geral todos os indivíduos melhoraram seu desempenho de resolução de problemas ao longo dos dias de teste, aprendendo a lidar mais eficientemente com a tarefa apresentada. O segundo ponto de destaque refere-se à associação ecológica das capacidades cognitivas: foi possível identificar diferenças no desempenho de resolução de problemas entre indivíduos que habitam territórios estruturalmente distintos (ambientes desafiadores de muros em contraste com ambientes mais permissíveis de árvores). Este resultado seria esperado, uma vez que indivíduos ocupando ambientes mais desafiadores o fazem por se beneficiar de maiores capacidades cognitivas, apresentando consequentemente melhores habilidades para resolução de problemas (Dukas, 1998; Shettleworth, 1999, 2009; Wright *et al.*, 2010). Finalmente, o terceiro ponto ressaltado refere-se ao relato de que lagartos provenientes de muros (habitats desafiadores) não apenas exibem melhor desempenho nos testes, mas também são mais propensos em alterar sua estratégia comportamental de resolução de problemas. Essas mudanças comportamentais são caracterizadas inovações comportamentais e têm associação direta com alta plasticidade comportamental, capacidade cognitiva e habilidade para resolução de problemas (Lefebvre *et al.*, 1997). A presença de inovações comportamentais está diretamente relacionada a animais que possuem maiores sucessos de colonização de novos habitats (Reader, 2003; Roth *et al.*, 2010), no caso de *T. torquatus* caracterizada pela invasão dos muros urbanos. Além de mostrar a associação entre capacidades cognitivas e ambiente em lagartos, a presente dissertação também demonstrou

que esta associação pode ocorrer dentro de uma mesma população e que, possivelmente, a plasticidade comportamental encontrada em *T. torquatus* pode ser alvo de seleção natural no processo de colonização de novos ambientes envolvendo regimes seletivos específicos.

Referências Bibliográficas

- Alcock, J. (2009).** *Animal Behavior*. Sinauer Associates Inc. 9ª edição.
- Balda, R. P., Kamil, A. C., & Bednekoff, P. A. (1996).** Predicting cognitive capacity from natural history. In *Current ornithology* (pp. 33-66). Springer US.
- Baldwin, J. M. (1896).** A new factor in evolution (Continued). *American naturalist*, 536-553.
- Bird, C. D., & Emery, N. J. (2009).** Insightful problem solving and creative tool modification by captive nontool-using rooks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(25), 10370-10375.
- Calsbeek, R., Alonzo, S. H., Zamudio, K., & Sinervo, B. (2002).** Sexual selection and alternative mating behaviours generate demographic stochasticity in small populations. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 269(1487), 157-164.
- Calsbeek, R., & Sinervo, B. (2002).** Uncoupling direct and indirect components of female choice in the wild. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(23), 14897-14902.
- Cole, E. F., Cram, D. L., & Quinn, J. L. (2011).** Individual variation in spontaneous problem-solving performance among wild great tits. *Animal Behaviour*, 81(2), 491-498.
- Cole, E. F., & Quinn, J. L. (2012).** Personality and problem-solving performance explain competitive ability in the wild. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1731), 1168-1175.
- Costa, H. C., Fernandes, V. D., Rodrigues, A. C., & Feio, R. N. (2009).** Lizards and Amphisbaenians, municipality of Viçosa, state of Minas Gerais, southeastern Brazil. *Check List*, 5(3), 732-745.
- Curio, E. (1973).** Towards a methodology of teleonomy. *Experientia*, 29(9), 1045-1058.

- Dukas, R. (1998).** *Cognitive ecology: the evolutionary ecology of information processing and decision making*. University of Chicago Press.
- Dunbar, R. I., & Shultz, S. (2007).** Evolution in the social brain. *science*, 317(5843), 1344-1347.
- Hattori, Y., Kuroshima, H., & Fujita, K. (2005).** Cooperative problem solving by tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*): spontaneous division of labor, communication, and reciprocal altruism. *Journal of Comparative Psychology*, 119(3), 335.
- Huston, M. A., & Huston, M. A. (1994).** *Biological diversity: the coexistence of species*. Cambridge University Press.
- Kohlsdorf T., Ribeiro J. M., Navas C. A. (2006).** *Territory quality and male dominance in Tropidurus torquatus (Squamata, Tropiduridae)*. *Phyllomedusa*, 5(2): 109-118.
- de Kort, S. R., & Clayton, N. S. (2006).** An evolutionary perspective on caching by corvids. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1585), 417-423.
- Kozlovsky, D. Y., Branch, C. L., & Pravosudov, V. V. (2015).** Problem-solving ability and response to novelty in mountain chickadees (*Poecile gambeli*) from different elevations. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1-9.
- Krech, D., Rosenzweig, M. R., & Bennett, E. L. (1962).** Relations between brain chemistry and problem-solving among rats raised in enriched and impoverished environments. *Journal of comparative and physiological psychology*, 55(5), 801.
- Leal, M., & Powell, B. J. (2012).** Behavioural flexibility and problem-solving in a tropical lizard. *Biology Letters*, 8(1), 28-30.
- Lefebvre, L., Whittle, P., Lascaris, E., & Finkelstein, A. (1997).** Feeding innovations and forebrain size in birds. *Animal Behaviour*, 53(3), 549-560.
- Manrod, J. D., Hartdegen, R., & Burghardt, G. M. (2008).** Rapid solving of a problem apparatus by juvenile black-throated monitor lizards (*Varanus albigularis* albigularis). *Animal cognition*, 11(2), 267-273.

- Martin, L. B. (2005).** A taste for novelty in invading house sparrows, *Passer domesticus*. *Behavioral Ecology*, 16(4), 702–707.
- Mackintosh, N. J. (1974).** *The psychology of animal learning*. Academic Press.
- Menzel, E. W., Savage-Rumbaugh, E. S., & Lawson, J. (1985).** Chimpanzee (*Pan troglodytes*) spatial problem solving with the use of mirrors and televised equivalents of mirrors. *Journal of Comparative Psychology*, 99(2), 211.
- Olson, D. J., Kamil, A. C., Balda, R. P., & Nims, P. J. (1995).** Performance of four-seed caching corvid species in operant tests of nonspatial and spatial memory. *Journal of Comparative Psychology*, 109(2), 173–181.
- Pinto, A. C., Wiederhecker, H. C., & Colli, G. R. (2005).** Sexual dimorphism in the Neotropical lizard, *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae). *Amphibia-Reptilia*, 26(2), 127-137.
- Rand, A. S. (1966).** Aspects of the ecology of the iguanid lizard, *Tropidurus torquatus*, at Belém, Pará *Smithsonian Miscellaneous Collection*, 115(2), 1-16.
- Reader, S. M., & Laland, K. N. (2002).** Social intelligence, innovation, and enhanced brain size in primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(7), 4436-4441.
- Reader, S. M. (2003).** Innovation and social learning: individual variation and brain evolution. *Animal biology*, 53(2), 147-158.
- Rodrigues, M. T. (1987).** Sistemática, ecologia e zoogeografia dos *Tropidurus* do grupo *torquatus* ao sul do Rio Amazonas (Sauria, Iguanidae). *Arquivos de Zoologia*, 31(3), 105-230.
- Rodrigues, M. T. (1988).** Distribution of lizards of the genus *Tropidurus* in Brazil (Sauria, Iguanidae). In *Proceedings of a Workshop on neotropical distribution patterns* (pp. 305-315). Acad. Bras. Cienc., Rio de Janeiro.
- Roth, T. C., LaDage, L. D., & Pravosudov, V. V. (2010).** Learning capabilities enhanced in harsh environments: a common garden approach. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 277(1697), 3187–93.

- Shettleworth, S. J. (1999).** *Cognition, evolution, and behavior*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Shettleworth, S. J. (2009).** The evolution of comparative cognition: is the snark still a boojum?. *Behavioural processes*, 80(3), 210-217.
- Sol, D., Duncan, R. P., Blackburn, T. M., Cassey, P., & Lefebvre, L. (2005).** Big brains, enhanced cognition, and response of birds to novel environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(15), 5460–5.
- Sznajder, B., Sabelis, M. W., & Egas, M. (2012).** How Adaptive Learning Affects Evolution: Reviewing Theory on the Baldwin Effect. *Evolutionary Biology*, 39(3), 301–310.
- Tebich, S., Sterelny, K., & Teschke, I. (2010).** The tale of the finch: adaptive radiation and behavioural flexibility. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 365(1543), 1099-1109.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M. C., Schwager, M., & Jeltsch, F. (2004).** Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of biogeography*, 31(1), 79-92.
- Thompson, R. F. (1986).** *The Neurobiology of Learning and Memory*. Science. 233: 941-947.
- Weir, A. A., Chappell, J., & Kacelnik, A. (2002).** Shaping of hooks in New Caledonian crows. *Science*, 297(5583), 981-981.
- West-Eberhard, M. J. (2003).** *Developmental plasticity and evolution*. Oxford University Press.
- Wiederhecker, H. C., Pinto, A. C., & Colli, G. R. (2002).** Reproductive ecology of *Tropidurus torquatus* (Squamata: Tropiduridae) in the highly seasonal Cerrado biome of central Brazil. *Journal of Herpetology*, 36(1), 82-91.
- Wright, T. F., Eberhard, J. R., Hobson, E. A., Avery, M. L., & Russello, M. A. (2010).** Behavioral flexibility and species invasions: the adaptive flexibility hypothesis. *Ethology Ecology & Evolution*, 22(4), 393-404.