UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

INSTITUTO DE PSICOLOGIA

Programa de Pós-Graduação em Neurociências e Comportamento

VANESSA PENNA GONÇALVES

Evolução da memória em aranhas do grupo Orbiculariae

São Paulo

2011

VANESSA PENNA-GONÇALVES

Evolução da memória em aranhas do grupo Orbiculariae

(versão original)

Dissertação apresentada ao Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo para obtenção do título de Mestre em Neurociências e Comportamento

Orientador: Prof. Dr. Hilton Ferreira Japyassú

Co-orientador: Prof. Dr. César Ades

São Paulo

2011

AUTORIZO A REPRODUÇÃO E DIVULGAÇÃO TOTAL OU PARCIAL DESTE TRABALHO, POR QUALQUER MEIO CONVENCIONAL OU ELETRÔNICO, PARA FINS DE ESTUDO E PESQUISA, DESDE QUE CITADA A FONTE.

Catalogação na publicação

Biblioteca Dante Moreira Leite

Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo

Penna-Gonçalves, Vanessa.

Evolução da memória em aranhas do grupo *Orbiculariae* / Vanessa Penna-Gonçalves; orientador Hilton Ferreira Japyassú. -- São Paulo, 2011.

95 f.

Dissertação (Mestrado – Programa de Pós-Graduação em Psicologia. Área de Concentração: Neurociência e Comportamento) – Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo.

1. Aracnídeos 2. Comportamento predatório (animal) 3. Teias 4. Memória Animal 5. Evolução (etologia animal) I. Título.

QL758

Nome: Penna-Gonçalves, Vanessa

Título: Evolução da memória em aranhas do grupo Orbiculariae

Dissertação apresentada ao Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo para obtenção do título de Mestre em Neurociências e comportamento

Aprovado em:

Banca Examinadora

Prof. Dr. Hilton Ferreira Japyassú **Universidade Federal da Bahia – UFBA**

Julgamento: _____ **Assinatura: _____**

Prof. Dr. Gilberto Xavier **Universidade de São Paulo – USP**

Julgamento: _____ **Assinatura: _____**

Prof. Dr. Pedro Leite Ribeiro **Universidade de São Paulo – USP**

Julgamento: _____ **Assinatura: _____**

Suplente: _____ **Instituição: _____**

Julgamento: _____ **Assinatura: _____**

Suplente: _____ **Instituição: _____**

Julgamento: _____ **Assinatura:_____**

Aos meus pais Vera e Sílvio e a minha irmã Karina, com amor e gratidão.

AGRADECIMENTOS

Devo meus sinceros agradecimentos a todos que contribuíram para a realização deste trabalho, e também aos que fizeram parte da minha vida ao longo desses três anos.

Ao meu pai Silvio, minha mãe Vera e minha irmã Karina pelo apoio, dedicação e compreensão. Agradeço também aos meus familiares, principalmente à minha avó, por todo apoio.

Ao meu orientador Hilton Ferreira Japyassú por toda orientação, dedicação, ensinamento e amizade.

Ao meu co-orientador César Ades pela oportunidade, ensinamento, dedicação e apoio financeiro para a coleta de campo no Uruguai.

Ao Professor Gilberto Xavier pelo ensinamento nas disciplinas e participação na banca examinadora.

Ao Professor Pedro Ribeiro pela participação na banca examinadora.

Á Carmen Viera pela hospitalidade no Uruguai, pelo ensinamento e amizade; Ao Miguel Simó pela hospitalidade, ensinamento e morfoespeciação da *Badumna*; Á Fátima Dias pelo auxílio nas coletas; Ao pessoal da Faculdad de la República e do Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable do Uruguai por conceder o espaço e os equipamentos.

Aos meus amigos de Laboratório de Artrópodes, Camila Huffenbaecher, Danilo Guarda, Marco Gandhi, Tati Kawamoto e Carol Garcia por todo companheirismo, ensinamento e colaboração.

Á Camila Huffenbaecher, ao Marco Gandhi e ao Rodrigo Castellari, pelo auxílio na correção do texto.

Ao Danilo Guarda, pela companhia nas coletas, no laboratório e pelas fotos.

Ao Rafael Indicatti e Flavio Yamamoto pelas fotos e coleta das *Latrodectus curacavienses;* ao Igor Csauskas pelo auxílio nas coletas e morfoespecificação das aranhas; e ao Francês por todo auxílio na análise estatística.

À Irene Knysak por ceder espaço no Laboratório de Artrópodes do Instituto Butantan, pelo apoio após o incêndio, amizade e oportunidade de trabalho.

Ao Antônio Brescovit pela morfoespecificação das aranhas e conselhos.

Á Denise Candido, Priscila, Matilde e Andria pelo apoio e amizade.

Aos amigos do Laboratório de Artrópodes: Jaú, João, Paulo, Samuel, Kelly, Carol, Tulipas, Cláudio, Lina, Daniele, Pãozinho e Cristina; amigos do Laboratório de Herpetologia Paulo, Rodrigo e Laura.

Ao Biotério do Laboratório de Artrópodes pelo fornecimento de grilo. E aos colegas de trabalho Alexandre, Daniel, Juliano, Rosana, Eliana, Dirce, Helena, Regiane e Luisa pela companhia.

À Beatriz, Tatiane e Reginaldo pelo auxílio na literatura Behaviorista.

Á Viviane, Muriel, Ariane, Fernando e Eduardo pela amizade.

Ao André Frazão Helene pela participação e conselhos na banca examinadora da qualificação.

Á Idalina e Clarice, secretárias do Departamento do NEC, pelo apoio e instruções ao longo de desse período.

Aos professores Fernando Ribeiro, Gilberto Xavier, Vera Bussab, Ema Otta, Glauco Machado, Gerson Tomanari, Paula Debert e Pedro Gnaspini pelo ensinamento nas disciplinas e atenção concedida.

Às minhas queridas aranhas pela inspiração, colaboração e ensinamento.

Ao CNPq pela concessão da bolsa de mestrado e apoio financeiro para a realização desta pesquisa.

“Nada em Biologia faz sentido, exceto á Luz da Evolução”

T. Dobzhansky

RESUMO

Penna-Gonçalves, V. Evolução da memória em aranhas do grupo Orbiculariae. 2011, 95f. Dissertação (Mestrado) - Programa de Pós-Graduação em Neurociências e Comportamento, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2011.

A memória é considerada por muitos pesquisadores como um dos produtos mais fascinantes da evolução biológica, justamente por proporcionar aos animais a vantagem adaptativa de se utilizar de uma experiência prévia para a solução de problemas necessários para a sobrevivência. Os animais se utilizam de processos mnemônicos durante o forrageamento, a seleção de parceiros sexuais, seleção de habitat e a preferência alimentar. As aranhas são um modelo interessante em estudos de memória e há evidências do uso de experiências passadas na otimização do forrageio: a teia permite que as aranhas capturem e armazenem mais de um item alimentar. Há carência na literatura de estudos comparativos evolutivos da memória, o que dificulta identificar as possíveis pressões seletivas. O primeiro objetivo deste trabalho foi fazer um estudo comparativo de aspectos da memória predatória em aranhas do grupo Orbiculariae. Este grupo é monofilético e tem como principal sinapomorfia a construção de teia orbicular. Porém, ao longo da evolução, o padrão de teia foi se modificando desde uma estrutura plana até uma tridimensional. Tais modificações podem ter gerado diferenças comportamentais e no sistema de memória dessas aranhas. Por este motivo, o outro objetivo, foi traçar a evolução da memória dentro do grupo. Delinearam-se três grupos de estudo com sete espécies. Na condição natural, observou-se a captura de duas presas sucessivas. Na condição experimental I, ofereceu-se uma primeira presa (p1) à aranha e, em seguida, ofereceu-se uma segunda (p2); durante o deslocamento da aranha até p2, retirou-se p1 da teia. Na condição II, ao invés de se oferecer p2, a aranha foi atraída à periferia (simulando a queda de p2). No deslocamento da aranha até a fonte de vibração removeu-se p1. O indício de memória é observado quando, na supressão da presa, a aranha executa um comportamento denominado Busca. Neste, a aranha executa sacudidas/detecções dos fios no centro/refúgio da teia. A busca por p1 roubada foi observada em todas as espécies estudadas, exceto em *Z. geniculata* no grupo I. A presença de p2 parece interferir na expressão da memória de p1; deixar p2 na teia enquanto busca por p1, aumenta as chances de p2 também ser roubada por ação dos cleptoparasitas. *Zosis* apresenta algumas peculiaridades, entre elas a ausência de veneno. Dessa forma, o tempo gasto durante a imobilização de p2 parece ser suficiente

para causar o esquecimento de p1. Todas as espécies buscaram por p1 quando não houve oferta de p2, inclusive *Zosis*. O tempo de busca, na condição I, diminui da base de Araneoidea até as famílias mais derivadas. No grupo II, há uma aparente inversão do sinal filogenético e o tempo de busca aumenta na família mais derivada. A estrutura da teia tridimensional parece ser mais complexa e, por este motivo, exigiria um sistema de navegação espacial também mais complexo quando comparado às aranhas orbitelas. A construção da teia parece ter sido crucial para a captura e armazenamento de presas excedentes, e tal comportamento, juntamente com a diversificação das teias, favoreceu a variação e evolução da memória na Ordem Araneae.

Palavras-chave: Aracnídeos, Comportamento Predatório (animal), Teias, Memória animal, Evolução (etologia animal).

ABSTRACT

Penna-Gonçalves, V. Evolution of memory in Orbiculariae spiders. 2011, 95f. Dissertação (Mestrado) - Programa de Pós-Graduação em Neurociências e Comportamento, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2011.

Memory is one of the most fascinating products of biological evolution, because it endows animals with the adaptive use a prior experiences to solve survival problems. Animals use mnemonic processes during foraging, selection of sexual partners, habitat selection, and feeding preference. Spiders are an interesting model for studies of memory, and there is evidence of their using of past experiences in optimizing foraging: the web allows the spiders to capture and store more than one food item. In literature, there are few comparative studies, and no one about the evolution of memory, making it difficult to identify the possible selective pressures on memory. The first objective here was to make a comparative study on the aspects of predatory memory in spiders of the group Orbiculariae. This group is monophyletic and its main synapomorphy is building an orbicular web. However, during evolution, the web pattern changed from a flat to a three-dimensional structure. Such changes may have caused differences in behavior and memory. For that reason, another goal was to trace the evolution of memory within the group. We used three experimental groups with seven species each. In natural conditions, there was an observation of the capture of two successive preys. In the experimental condition I, a first prey (p1) was offered to the spider and, subsequently, another prey (p2) was offered; during the locomotion of the spider towards p2, p1 was removed from the web. In condition II, instead of offering p2, the spider was attracted to the periphery (simulating the fall of p2). As the spider moved towards the source of vibration, p1 was removed. The evidence of memory is observed when, in the suppression of the prey, the spider performs a behavior called search behavior: the spider runs plucking on threads in the web hub/retreat. The search for stolen p1 was observed in all species studied, except for *Zosis geniculata* in group I. The presence of p2 appears to interfere with the expression of p1 memory, and also leaving p2 on the web while searching for p1, increases the chances of having p2 stolen by the action of kleptoparasites. *Zosis* presents some peculiarities, including the absence of poison glands, leading to a prolonged immobilization of p2, in a time lag that could then be sufficient forget p1. All species sought by p1 when there was no offer of p2, including *Zosis*. The search time, in condition I, decreases from the base of Araneoidea until the

most derived families. In group II, there is an apparent reversal of the phylogenetic signal and the search time increases in the most derived family. The three-dimensional structure of the derived webs seems to be more complex and, therefore, it would require a spatial navigation system also more complex if compared to the flat orbweb. The construction of the web seems to have been crucial for prey capture and storage of surpluses, and such behavior, along with the diversification of the webs, favored the variation and evolution of memory in the Order Araneae.

Keywords: Arachnida, Predatory Behavior (animal), Webs, Animal memory, Evolution (animal ethology).

SUMÁRIO

SEÇÃO I – Introdução Geral **01**

1.1 Memória em Insetos..... 05

1.2 Memória em Aranhas.....07

1.3 Comportamento como fonte de informação filogenética.....13

1.4 Objetivos.....16

SEÇÃO II – Metodologia Geral **21**

2.1 Sujeitos experimentais.....21

2.2 Local de coleta e observação.....23

2.3 Manutenção das aranhas em laboratório.....24

2.4 Presas oferecidas.....24

2.5 Registro das categorias comportamentais.....24

SEÇÃO III – Análise comparativa da caça de presas sucessivas **27**

3.1 Procedimento.....29

3.1.1 Análise Estatística.....29

3.1.2 Análise Filogenética.....29

3.2 Resultados.....31

3.2.1 Repertório comportamental.....31

3.2.2 Família Uloboridae – *Zosis geniculata*.....31

3.2.3 Família Araneidae – *Metazygia gregalis*.....33

3.2.4 Família Tetragnathidae – *Leucauge sp*.....34

3.2.5 Família Linyphiidae – *Dubiaranea sp*. 34

3.2.6 Família Theridiidae – *Latrodectus geometricus*.....35

– *Parasteatoda tepidariorum*.....36

3.2.7 Família Desidae – *Badumna longinqua*.....36

3.2.8 Observações Gerais da Sequencia Predatória.....37

3.2.9 Análise Comparativa.....38

3.2.10 Análise filogenética.....39

3.3 Discussão.....42

3.3.1 Tempo de enrolamento da primeira presa (p1) e da segunda presa (p2).....42

3.3.2 Armazenamento das presas.....43

3.3.3 Presa ingerida primeiro.....45

SEÇÃO IV– Memória de captura da primeira presa (p1) com a captura da segunda presa 47

4.1 Procedimento.....49

4.2 Resultados.....50

4.2.1 Repertório comportamental.....50

4.2.2 Família Uloboridae – *Zosis geniculata*.....50

4.2.3 Família Araneidae – *Metazygia gregalis*.....50

4.2.4 Família Tetragnathidae – *Leucauge sp*.....51

4.2.5 Família Linyphiidae – *Dubiaranea sp*.....51

4.2.6 Família Theridiidae – *Latrodectus geometricus*.....52

– *Parasteatoda tepidariorum*.....52

4.2.7 Família Desidae – *Badumna longinqua*.....53

4.2.8 Observações Gerais da Sequencia Predatória.....53

4.2.9 Análise Comparativa.....54

4.2.10 Análise filogenética.....56

4.3 Discussão.....58

4.3.1 Categorias utilizadas durante a busca.....58

4.3.2 Homologia.....59

4.3.3 Memória operacional.....60

4.3.4 Araneoidea.....61

SEÇÃO V – Memória da captura da primeira presa 63

5.1 Procedimento.....66

5.2 Resultados.....67

5.2.1 Repertório comportamental.....67

5.2.2 Família Uloboridae – *Zosis geniculata*.....67

5.2.3 Família Araneidae – *Metazygia gregalis*.....67

5.2.4 Família Tetragnathidae – *Leucauge sp*.....68

5.2.5 Família Linyphiidae – *Dubiaranea sp*.....68

5.2.6 Família Theridiidae – *Latrodectus geometricus*.....69

– *Parasteatoda tepidariorum*.....69

5.2.7 Família Desidae – *Badumna longinqua*.....70

5.2.8 Observações Gerais da Sequência Predatória.....70

5.2.9 Análise Comparativa.....71

5.2.10 Análise filogenética.....73

5.3 Discussão.....75

5.3.1 Categorias utilizadas durante a busca.....75

5.3.2 Tempo de busca.....76

5.3.3 Memória Filogenética.....79

5.3.4 Evolução da memória.....79

CONCLUSÕES.....82

REFERÊNCIAS.....85

APÊNDICES.....94

Apêndice A – Matriz dos caracteres discretos.....94

Apêndice B – Valores do Tempo de busca.....95

SEÇÃO I

Introdução Geral

A memória é considerada por muitos pesquisadores como um dos produtos mais fascinantes da evolução biológica, justamente por proporcionar aos animais a vantagem adaptativa de se utilizar de uma experiência prévia para a solução de problemas necessários para a sobrevivência. Segundo Helene e Xavier (2007), apesar de vivermos em um ambiente imprevisível, principalmente em seus aspectos bióticos, experiências passadas nos permitem gerar previsões (probabilísticas) sobre eventos ambientais; com isso, podemos identificar regularidades passadas e assim antecipar e otimizar nossos comportamentos.

A memória é a capacidade de armazenar, reter e recuperar informações resultantes de uma experiência (SHETTLEWORTH, 1998 p. 233). O primeiro processo mnemônico é a **aquisição**, que consiste na "entrada" da informação para os sistemas neurais ligados à memória. Durante a aquisição ocorre uma **seleção**, que prioriza alguns aspectos mais relevantes e estes são armazenados por algum tempo. Esse é o processo de **retenção,** e a informação fica disponível para ser recuperada. Com o passar do tempo, a informação pode desaparecer, processo chamado de **esquecimento** ou pode sofrer um processo chamado **consolidação**, que é a formação da rede neural - a memória (LENT, 2004 p. 590-593). A memória é formada através de atividade eletrofisiológica dos neurônios gerada por atividade espontânea, estímulos ambientais e respostas motoras que desencadeiam processos que alteram a conectividade das células nervosas – sinapses (HELENE; XAVIER, 2007). A aprendizagem e memória estão relacionadas principalmente às sinapses químicas que modulam a comunicação entre os neurônios pré e pós-sinápticos. Durante um treinamento ou mesmo em eventos únicos, essas redes neurais vão sendo consolidadas (as conexões são fortalecidas ou modificadas) formando os diferentes tipos de memórias (KANDEL; SCHWARTZ; JESSELL, 2001 p. 531-553).

A essa capacidade de alterar a força de sinapses preexistentes ou formar novas sinapses dá-se o nome de plasticidade. A plasticidade do sistema nervoso pode levar à formação de alguns tipos de memória. Os três tipos mais comuns de memória são: **memória de curta duração**, quando desencadeia uma modificação nas células pré e

pós-sinápticas dos neurônios responsáveis pela transmissão sináptica, levando à consolidação das redes de neurônios que são mantidas por até algumas horas; a **memória de longa duração**, quando envolve a remodelação de sinapses existentes ou a formação de novas sinapses, consolidando fortemente as redes neuronais; e a **memória operacional** que se refere ao arquivamento temporário de uma informação que é utilizada durante o desempenho de uma tarefa (BADDELEY, 1996; XAVIER, 1993; XAVIER, 1998; HELENE; XAVIER, 2003; 2007).

A memória operacional em animais é definida como uma memória para treinamentos ou eventos específicos, enquanto a memória de referência é direcionada para características que são mais estáveis no ambiente. Por exemplo, em experimentos típicos dos Analistas do Comportamento, quando um animal aprende que a comida pode ser obtida pressionando a barra (na caixa de Skinner) ou aprende a escolher entre estímulos de cores que foram apresentados a ele na última etapa, essa informação sobre o que acontece em um experimento é parte da memória de referência. Já informações do tipo “neste momento não há oferta de alimento” ou “o último estímulo apresentado foi o quadrado vermelho” é parte da memória operacional. Em outras palavras, entender o funcionamento do experimento é guiado pela memória de referência e entender sob quais contingências ele está sendo submetido em determinado experimento é guiado pela memória operacional.

A memória operacional e de referência podem estar relacionadas aos aspectos espaciais do comportamento, neste caso fala-se em memória espacial. Através da memória espacial são conservadas informações relativas à localização do organismo no espaço e, possivelmente, informações a respeito do seu ambiente em geral (BEST; WHITE; MINAS, 2001). A memória espacial é responsável pela formação das representações permitem ao animal localizar lugares relevantes de seu espaço, como o refúgio, locais especiais para o forrageamento, etc. (EICHENBAUM, 1999; BEST; WHITE; MINAS, 2001). Através da organização de representações parciais do espaço, os animais criam mapas cognitivos que funcionam como referência para o seu deslocamento dirigido (SOUZA, 1995; CROSS; JACKSON, 2006).

A memória espacial é muitas vezes estudada, em ratos de laboratório, colocando-os em um tanque no qual está um líquido opaco. A tarefa dos animais é localizar, nadando, a partir de dicas visuais externas que podem ser marcas nas paredes

do tanque, uma plataforma submersa. Ratos conseguem localizar a plataforma cada vez mais rapidamente, no decorrer das tentativas, através de uma aprendizagem dos marcos ambientais, e se atrapalham, levando mais tempo, quando as dicas são suprimidas. Ratos submetidos à lesão no hipocampo levam mais tempo para localizar a plataforma, o que indica o papel desta estrutura nesta tarefa de memória (RAMOS, 2000). Nesse experimento, entra em jogo a memória operacional (melhora no desempenho), memória de referência (contingência na qual o animal é submetido) e memória espacial (localizar plataforma).

Memória e aprendizagem muitas vezes são tomadas como áreas diferentes de pesquisa. São processos que funcionam dentro de um sistema: para que haja aprendizado, o animal necessita reter a informação, isto é, construir representações de memória que levam formas mais ou menos permanentes de mudança do desempenho aprendido (SHETTLEWORTH, 1998; XAVIER, 1993).

Os psicólogos da linha da Análise Experimental do Comportamento consideram relevantes, para a compreensão da mudança de desempenho, descrever ou programar as contingências ambientais de reforço, sem considerar necessários conceitos como o de memória (CATANIA, 1999). Outra análise dos resultados de experimentos como os de equivalência de estímulos (SIDMAN, 1994) ou de delayed-matching-to-sample (CUMMING; BERRYMAN, 1965), indicam, contudo, a utilidade do conceito de memória no planejamento e na discussão do resultado dos experimentos. Nestes experimentos o animal deve responder a estímulos apresentados em uma tela. No caso de experimentos de discriminação condicional como o matching ou igualação, com pombos, estímulos de cor (ou forma) são apresentados em uma tela e, depois de um intervalo, dois estímulos, um igual ao apresentado anteriormente, o outro diferente são novamente apresentados. O animal é reforçado quando responde ao estímulo igual. Nesse tipo de experimento entra em jogo a memória operacional (cor ou forma do primeiro estímulo) e a memória de referência (relativa ao tipo de contingência envolvido e entendimento da regra imposta). Em experimentos como o do labirinto de 8 braços, com ratos, exige-se do animal o uso da memória operacional: o animal tem de buscar por mais comida em braços diferentes dos já visitados, uma informação que precisa ser renovada a cada entrada num dos braços do labirinto.

Para os neurocientistas, lesões em áreas específicas do córtex (como o hipocampo) em ratos, podem resultar em um déficit no aprendizado e o animal acaba levando mais tempo para realizar a tarefa do labirinto, permitindo neste caso, especular qual área ou módulo do córtex é responsável pela memória operacional (XAVIER, 1993).

Os processos de memória não são passíveis de estudo apenas em condições de laboratório. Eles fazem parte das estratégias através das quais os animais se orientam e conseguem adaptar-se aos seus habitats naturais. Há, aqui, um ponto muito interessante de convergência entre a abordagem experimental, de laboratório e a tentativa de compreensão do comportamento naturalístico dos animais. Na passagem para o estudo etológico, percebe-se que os mecanismos de memória estão, por assim dizer, modulados ou limitados por contingências que têm a ver com o modo de vida dos animais e com o seu ambiente típico. Raposas, observadas por Tinbergen, escondiam ovos de gaivotas debaixo da areia, vindo buscá-los mais tarde, sem dúvida valendo-se de representações de memória (ADES, 1993). Corvídeos demonstram também feitos impressionantes de armazenamento de uma grande quantidade de grãos, com recuperação precisa muito mais tarde (SHERRY, 1985). Numa revisão sobre o assunto, Ades (1993) ressalta a importância de uma abordagem que leve em conta, ao mesmo tempo e de forma integrada, os mecanismos gerais envolvidos e a especialização de seu uso, dentro das estratégias típicas-da-espécie.

As diferenças no uso da memória, de uma espécie para outra, de acordo com o nicho ecológico, sugerem fortemente que os processos de memória, como outras características do organismo e de seu comportamento, estejam sujeitas a pressões seletivas e, representem também como outras características, adaptações ao ambiente (SHETTLEWORTH, 1998). Não há como entender a plasticidade do comportamento, no dia-a-dia do ambiente natural, sem levar em conta os parâmetros que modulam os mecanismos gerais envolvidos. Aves que armazenam quantidades enormes de grãos só os recuperam porque possuem capacidades comportamentais e neurais apropriadas. Krebs et al. (1989) demonstram que o hipocampo das espécies armazenadoras é maior que o das não-armazenadoras, o que leva a crer que haja uma especialização das áreas envolvidas com determinado tipo de memória. Revisões recentes escritas por Sherry e Hoshooley (2010) demonstram que, em aves armazenadoras, não somente o hipocampo tem a ver com a atividade típica-da-espécie de armazenar e recuperar, como varia em

tamanho e em recrutamento de neurônios de acordo com a estação e com a demanda de armazenamento.

Outro estudo que demonstra haver diferenças interespecíficas em aspectos da memória foi realizado com lagartos por Huey e Pianka (1981). Eles compararam lagartos de deserto que caçam por emboscada (senta-espera) com os que caçam ativamente. Perceberam que aqueles que caçam ativamente têm um cérebro maior e uma memória e capacidade de aprender melhor que os sedentários. É possível que essa maior capacidade cognitiva resulte da maior interação com o ambiente, isso porque neste mesmo trabalho também foi demonstrado que aqueles que caçam ativamente capturam mais tipos de presas e enfrentam mais riscos, pois a taxa de encontro com predadores é maior.

1.1 Memória em Insetos

Assim com nos demais animais, o estudo da memória em artrópodes é realizado, principalmente, nos aspectos que envolvem o forrageamento. As abelhas, por exemplo, viajam a longas distâncias da colméia em busca de alimento e sempre encontram o caminho de volta. Acredita-se que as abelhas se utilizem de memórias de curto, médio ou longo prazo, além de dicas ambientais de diversos tipos, tais como campo magnético da Terra e posição do Sol (GIL; DE MARCO; MENZEL, 2007). Além disso, no retorno à colméia são capazes de realizar "danças" que sinalizam o local correto da fonte de alimento, indicando principalmente à distância e a posição em relação ao Sol. Através da dança as abelhas conseguem transferir informações para outras forrageadoras - fruto de uma experiência -, para outras forrageadoras, ensinando-as a localizar a fonte alimentar de interesse (Karl von Frisch[1] 1967 apud MENZEL; MÜLLER, 1996; RILEY et al., 2005).

Grüter e Farina (2009) criticam ser a visualização dança a única responsável pela transferência de informação para as forrageadoras. Para eles, ao executar a dança, haveria liberação de pistas olfativas que seriam as responsáveis por fazer com que as forrageadoras recordassem de uma fonte alimentar já visitada por elas. Isso estaria diretamente relacionado às suas experiências. Para eles, este fato poderia explicar

[2] von Frisch K. 1967. The Dance Language and Orientation of Bees. Cambridge, MA: Harvard Univ. Press.

porque algumas forrageadoras assistem a poucas exibições e já saem atrás da fonte, enquanto outras ficam assistindo e não forrageiam.

Craig (1994) estudou em abelhas a capacidade de aprender a reconhecer teias de aranhas e assim desviarem-se delas. A curva de aprendizado varia conforme a visibilidade da teia, devido ao contraste entre a teia e o substrato e ao espectro da luz refletida pela seda. Com a experiência adquirida, quando são interceptadas e conseguem escapar, as abelhas se tornam mais eficientes no reconhecimento.

Punzo (2005) estudou o aprendizado em vespas caçadoras de aranhas, e percebeu que quanto maior o número de encontro entre elas, menor o tempo requerido para avaliar a qualidade da presa e, portanto, tempo para capturá-la.

Collett, Grahan e Harris (2007) demonstraram que as formigas retêm, em um sistema de integração de informação, dicas visuais referentes à rota que devem seguir até chegar à fonte alimentar e bem cômoda rota de retorno à colônia. Mesmo quando são retiradas de onde estão e são devolvidas em outro local não familiar, mas próxima e que compartilha as dicas ambientais, são capazes de retornar ao ninho. Esse sistema de integração permite que a formiga utilize informações advindas do ambiente e de sua experiência naquele ambiente.

As formigas, quando encontram uma fonte alimentar, geralmente retornam para o ninho pelo mesmo caminho. Ribeiro et al. (2009) estudaram o comportamento de forrageio das formigas e criaram um aparato metodológico no qual, para chegar à fonte de alimento e depois retornar para o ninho, as formigas não podiam utilizar o mesmo caminho. Denominado de caminho de mão-única, e desenhado de forma a criar um problema para as formigas, já que as possíveis informações como pista química e visual foram eliminadas, os pesquisadores descobriram que elas são capazes de solucionar o problema proposto e retornar por outra via para o ninho, com a comida. Outra discussão acerca dessa resolução de problemas é sobre o uso de feromônios. Os autores observaram que não era só a presença dos feromônios que indicava às forrageadoras o caminho unidirecional que deveriam percorrer, porque quando o experimento era realizado na ausência de luz, as formigas perdiam muito tempo pra localizar o caminho que levava ao ninho. Se os feromônios fossem uma dica importante, as formigas não necessitariam da luz, e sim da dica do feromônio. Esta pesquisa também corrobora a

hipótese de que há uso de dicas visuais no forrageio das formigas, e de que há o uso conjunto de multisistemas durante o forrageamento.

Não estamos, neste trabalho, interessados em analisar de forma experimental a memória animal, mas, sim, em considerá-la como uma característica biológica, verificando o modo diferente como entra em rotinas comportamentais, em diversas espécies, e tentando entender a sua possível evolução, através do estudo comparativo. Usamos aranhas como objeto de estudo, de um lado por causa do interesse que temos pelo animal, de outro porque as aranhas representam um grupo taxonômico muito grande, cujas relações sistemáticas e filogenéticas estão bastante exploradas pela relativa facilidade com a qual podem seus comportamentos típicos ser observados, mesmo no laboratório.

1.2 Memória em Aranhas

As aranhas são um grupo extremamente diversificado e estão distribuídas por todos os ambientes da Terra com exceção do ar e dos oceanos (Foelix, 1996). São conhecidas aproximadamente 42 mil espécies (PLATNICK, 2011) que são carnívoras, embora algumas da família Salticidae consumam também itens vegetais (MEEHAN et al., 2009). Podem caçar ativamente ou por emboscada (senta-espera). As do tipo senta-espera, em sua maioria, são construtoras de armadilhas de seda.

Comparadas aos outros artrópodes, as aranhas têm um sistema nervoso central (SNC) altamente condensado, isso porque ao invés de um cordão de gânglio nervoso interconectado (cordão nervoso ventral) que se estende pelo corpo, as aranhas têm apenas dois gânglios compactados: um supra e outro subesofágico, ambos localizados no prossoma (cefalotórax). O gânglio supraesofágico refere-se ao cérebro propriamente dito e ao gânglio queliceral. O subesofágico controla os apêndices e a cauda eqüina. O SNC das aranhas tem de 30.000 a 100.000 neurônios aproximadamente. As da família Ctenidae e Salticidae são as que possuem o maior número (FOELIX, 1996 p. 98). Essa maior quantidade de neurônio pode ter sido selecionada ao longo da evolução devido ao comportamento de caça ativa que essas aranhas executam. Assim, como citado anteriormente com lagartos por Huey e Pianka (1981), é possível que uma maior interação com o ambiente selecione sistemas mais complexos que geram respostas comportamentais também mais complexas.

As aranhas se utilizam de processos de aprendizagem e memória quando caçam, constroem teias, selecionam habitats, reagem a sinais de perigo, escolhem parceiros ou interagem entre si. Tais fatores, essenciais para a sobrevivência, são facilitados pela capacidade de aprender e de memorizar (PUNZO, 2004). Segundo Ades (1989), as aranhas utilizam informações anteriormente adquiridas, integrando-as às informações que colhem no contexto presente para se comportarem. Dessa forma, aprendizagem e memória são em aranhas, como em outros animais, parte de uma estratégia geral de adaptação (ADES, 1989).

Estudos dessa natureza com aranhas começaram a ser realizados no final do século XIX. O grande pesquisador que deu início foi o Dahl[2] em 1885 (ADES, 1991). A partir daí, outros pesquisadores deram continuidade ao estudo, principalmente, com aranhas do gênero *Argiope*. Atualmente, pesquisadores que se destacam nessa área são: César Ades, que durante toda sua formação acadêmica tem se dedicado ao estudo do comportamento e da memória, utilizando como modelo a aranha – *Argiope argentata*; Fred Punzo, que fez uma revisão sobre aprendizagem em aranhas e seus trabalhos seguem, principalmente, a área de aprendizagem em filhotes e a influência de odores no estabelecimento de estampagem na preferência de presas; Barth, que realizou estudos sobre orientação espacial e investigou mecanismos sensoriais nas aranhas; Robert Jackson, que tem realizado extensas pesquisas com aranhas saltícidas quanto à acuidade visual e aprendizagem; e Bill Eberhard, que tem pesquisado o comportamento predatório de forma comparativa entre as espécies e, recentemente, estudado a capacidade cognitiva de pequenas aranhas.

A habituação foi estudada por Szlep (1964) em *Uloborus* sp. e *Araneus* sp., colocando sobre alguns fios da teia um diapasão com vibração de 256 ou 512 rotação por minuto (rpm). As aranhas reagiam como se uma presa tivesse caído sobre a teia, e elas se utilizavam de uma categoria chamada detecta ou sacudida para tentar localizar a presa. Com a repetição, a sequência de caça se interrompia logo no início, até o momento em que a aranha se habituava e não respondia mais. Ao mudar o local de vibração, a aranha habituada voltava a reagir até novamente habituar-se. Quando a

[2] Dahl, F. (1885). Versuch einer Darstellung der psychischen Vorgange in den Spinnen. Vischr. Wiss. Phil., 9, 84-103, 162-190.

estimulação era suspensa por um período de tempo e novamente era utilizada, a aranha voltava a responder. Ades (1989) também observou habituação com *Argiope argentata*.

Bays (1962) estudou a aprendizagem associativa em *Araneus diadematus* quanto à experiência com dois tipos de presas: (1) moscas mergulhadas em solução com açúcar e (2) moscas em solução de quinino (amarga). Inicialmente, ele permitiu que as aranhas associassem a presa doce a uma vibração de 262 rpm e a mosca amarga a uma vibração de 523 rpm. No começo as aranhas capturavam tanto moscas doces quanto amargas, porém no decorrer do experimento passaram a responder apenas à mosca doce, desprezando e eliminando a mosca amarga. Em um segundo experimento, Bays inverteu o estímulo vibratório e rapidamente as aranhas inverteram a predileção, respondendo novamente à mosca doce, associada então à rotação de 523 rpm. Bays então substituiu as moscas por uma conta de vidro (sem nenhum sabor adicional) e as aranhas continuaram a responder, enrolando a conta associada à vibração da mosca doce, e descartando quando associada à vibração da mosca amarga.

Preferências por presas também podem estar relacionadas às experiências prévias adquiridas ainda nas primeiras caças, em um processo conhecido como estampagem. Punzo e Kukoyi (1997) estudaram adultos das famílias Lycosidae e Oxyopidae, que caçam ativamente, e perceberam que aquelas retiradas do ambiente natural e submetidas à teste de escolha de preferência, demonstraram preferência por presas com as quais coabitam, diferente de aranhas criadas em laboratório que não demonstraram nenhuma preferência por presas. Segundo os autores, estes resultados indicam que essas aranhas não possuem um comportamento inato que as capacitam a responder aos odores emanados de presas específicas, e sim que elas aprendem a associar (ou é fruto de uma estampagem olfatória) a pista química a partir do contato com a presa ou com a substância química deixada pela presa no substrato. Guarda (2010) estudou a estampagem em *Peucetia rubrolineata* (uma espécie de aranha errante da família Oxyopidae). Neste estudo, ele ofereceu dois tipos de presas (grilo e mosca) para aranhas recém-nascidas sob duas condições experimentais: uma faminta e outra bem alimentada. Os resultados mostram que aranhas famintas são estampadas pela primeira presa em que tiveram contato e as aranhas bem alimentadas não são estampadas, mas demonstram preferência por mosca. A partir desses resultados, eles acreditam que sob condição de fome, as aranhas têm maior vantagem quando caçam aquela presa com qual tiveram o primeiro contato e, portanto, já construíram o

repertório de caça. Esse argumento vai de acordo com a premissa da estampagem na qual uma escolha é estipulada nos primeiros dias de vida e de forma rápida (LORENZ, 1970). Já a preferência por mosca pelas aranhas bem alimentadas, pode ter sido fruto da experiência que a aranha teve com ambas as presas e isso a permitiu discriminar entre as duas e, dessa forma, optar por aquele que deve ter resultado em um melhor balanço energético.

Apesar dos trabalhos supracitados indicarem que a preferência por presas ocorre através de uma experiência prévia, Jackson e Wilcox (1998) e Jackson e Li (2004) têm defendido que a preferência em algumas espécies pode ser pré-determinada geneticamente.

As aranhas da família Salticidae também se destacam das demais aranhas por possuírem uma grande acuidade visual. Cross e Jackson (2006) demonstraram que elas são capazes de formar uma representação da presa e reconhecê-las mesmo em um substrato desfavorável. Além disso, quando colocadas sobre uma superfície elevada onde conseguem enxergar um piso inferior que contém uma presa, ao serem colocadas no mesmo plano da presa, elas conseguem alcançá-las através do caminho mais curto, sugerindo que as salticidas são capazes de calcular caminhos mais eficientes. Essas aranhas parecem utilizar-se de um mecanismo de atenção (search-image) que as permite, além de reconhecer as presas no ambiente, selecionar as preferidas por elas. É o caso da *Portia* sp. (Salticidae) que se alimenta indiretamente de sangue humano, através da captura de pernilongos. Essa aranha é capaz de selecionar os pernilongos e reconhecer as fêmeas que se alimentaram recentemente (RICHMAN; JACKSON, 1992).

O comportamento de construção da teia orbicular, tradicionalmente considerado como estereotipado e instintivo, também sofre influência da experiência (LEVI, 1978; EBERHARD, 1982). Quando aranhas só recebem alimento na parte inferior da teia orbicular, com o decorrer do tempo, passam a construir teias mais assimétricas, com a parte inferior maior em relação à parte superior (Heiling e Herberstein, 1999). Ades (1989) demonstrou a flexibilidade e adaptabilidade do programa de construção de teia oferecendo a aranhas *A. argentata* suportes retangulares: as aranhas adaptavam suas teias, ampliando-as na dimensão horizontal ou na vertical, sem perda de funcionalidade. Que a aprendizagem pode entrar na construção foi demonstrado por Ades, Cunha e

Tiedemann (1993) que registraram o comportamento de *A. argentata* colocadas em suportes horizontais. Na natureza, a dimensão vertical é praticamente sempre escolhida pelas aranhas e elas têm dificuldade em tecer na horizontal

> [...] Ao forçar a aranha *A. argentata* a construir a teia em um plano horizontal, na ausência de fios de uma construção anterior, o comportamento de construção se desorganiza totalmente e a aranha põe os fios como que ao acaso. Ao longo de sua permanência no suporte horizontal e à medida que vai construindo e reconstruindo, a aranha passa a elaborar estruturas parciais – raios que convergem, algumas espiras – e finalmente consegue produzir uma teia inteira, estruturada, funcional. Esse efeito do treino se transfere para uma próxima oportunidade: se colocada, passado certo tempo, novamente na condição de suporte horizontal, a aranha demora menos para alcançar o estágio da teia inteira e estruturada, um resultado que sugere ter havido aprendizagem e retenção de uma estratégia motora modificada, adaptada a um contexto especial [...].

Outros fatores, como tamanho e tipo de presa, assim como diferentes condições abióticas (amarras das teias, umidade e temperatura) e condições bióticas (ontogenia, saciedade, quantidade de seda na fiandeira) também podem influenciar no tamanho, estrutura e assimetria da teia (EBERHARD, 1988; LE GUELTE, 1969; ADES, 1989; KAWAMOTO; JAPYASSÚ, 2008; EBERHARD; BARRANTES; MADRIGAL-BRENES, 2008).

Ades (1989, 1991) estudou o multisistema de orientação da A*rgiope argentata* sobre a teia. Em uma primeira exploração, eliminou o fio guia (ou fio de caminhada) e a informação tátil que a aranha possuía em relação à estrutura da teia orbicular (dois fios raios consecutivos convergem ao centro). Sob essas condições, a aranha ainda era capaz de caçar e retornar ao centro. Para Ades (1989), a aranha deve registrar durante a ida e a volta, dicas cinestésicas – decorrentes de seu próprio deslocamento – e se basear nesses registros para retornar ao centro. As dicas cinestésicas provêm da informação que os órgãos liriformes (pequenas fendas que abrigam receptores especializados em detectar mudanças de pressão e distorções mecânicas) fornecem à aranha (FOELIX, 1996). A importância do uso desses órgãos ficou evidente quando Seyfarth e Barth (1971) cauterizaram esses órgãos em *Cupiennius salei* (Ctenidae – caçadora ativa). Eles

notaram um déficit no comportamento predatório dessas aranhas, que apresentaram um desempenho menor na recuperação de presas. Quando intacto, as aranhas recuperam suas presas através de um caminho reto.

Ades (1989) acredita que *A. argentata* aproveite um feedback dos órgãos liriformes na sua orientação espacial. Ele destaca a importância de dicas indicadoras da posição da aranha em relação à gravidade que talvez se originem dos mesmos receptores sensoriais (conhece-se pouco os mecanismos sensoriais em que se baseia a percepção da posição em relação ao campo gravitacional, em aranhas). Para testar a hipótese das dicas gravitacionais, Ades (1989) submeteu aranhas de teia a sessões em que, depois de os animais terem-se deslocado e terem alcançado a presa, a teia era submetida a uma rotação (45, 90, 135 e 180 graus) dentro de seu próprio plano. Esta manipulação experimental mudava a posição do centro, relativamente ao campo gravitacional. Se houvesse memória espacial baseada em indicadores de gravidade, as aranhas deveriam usar o caminho de volta indicado pela informação gravitacional obtida durante a ida ao inseto, ou seja, deveriam subir, depois de ter descido até a presa, mesmo que assim levadas a se afastar do centro. Os resultados confirmaram a hipótese, mostrando uma persistência da orientação determinada pelos indicadores de gravidade armazenados durante a ida ao inseto. Quanto maior a rotação da teia (maior a mudança do campo de dicas gravitacionais), maior a perturbação da orientação e maior o tempo para alcançar o centro.

Conclui-se destes experimentos que *A. argentata* e provavelmente as aranhas em geral utilizam estratégias múltiplas, na maioria das vezes integradas umas às outras de forma redundante, para orientar-se no espaço. Dicas sensoriais imediatas às vezes resolvem a questão espacial; uma representação mnêmica é muitas vezes essencial.

Ades (1991), inspirado em trabalhos pioneiros do aracnólogo alemão Peters, propôs um modelo experimental, o modelo das caças sucessivas, para investigar a participação de processos de memória durante o comportamento predatório de A. argentata. O modelo parte de uma descrição das estratégias que a aranha usa quando dois insetos entram, quase simultaneamente, no sistema de captação da teia. De maneira simplificada: se, logo depois da captura e do transporte ao centro de uma primeira presa, uma segunda presa percutir na teia e se prender nos fios viscosos, a aranha muitas vezes deixa a primeira presa fixada ao centro e se dirige para a segunda que ela imobiliza e

enrola, armazenando-a no local de captura, voltando para o centro a fim de ingerir a primeira. Ades mostrou que o armazenamento da segunda presa era controlado, não por estímulos provenientes da primeira, fixada ao centro (a retirada desta não afetava o desempenho), mas da memória de elementos do comportamento da primeira captura. Além disso, descreveu a mudança comportamental interessante que ocorre quando a primeira presa é eliminada da teia, enquanto a aranha armazena a segunda. Diante da ausência desta primeira presa, a aranha de volta ao centro, depois de um período de pausa, emite comportamentos de busca, que envolvem sacudidas (ou detecções) no centro da teia, rotações do corpo e locomoções em direção à periferia. A busca é maior em termos de tempo quando se "rouba" uma presa maior (RODRIGUES; GAMBOA, 2000), e ela é sensível, na forma, ao local de onde foi "roubada" a presa (do centro, da periferia) (FERNANDES, 2007).

1.3 Comportamento como fonte de informação filogenética

Informação filogenética é a base para a compreensão dos atributos biológicos de um modo geral, e o comportamento não é uma exceção. Estudos filogenéticos têm como principal objetivo estabelecer as relações de parentesco entre as espécies ancestrais e descendentes (AMORIM, 2002). Seguindo os princípios da escola Cladista, em que as classificações biológicas devem refletir as relações de parentesco entre os grupos, os estudos filogenéticos baseavam-se principalmente, em caracteres morfológicos. O uso do comportamento como caráter informativo foi discutido por Lorenz em 1958. Neste trabalho, Lorenz cita o pesquisador Charles Whitman, que no início do século XX estudou o comportamento de Columbídeos (pombos), e o pesquisador Oskar Heinroth, que ao mesmo tempo e de forma independente, estudou o comportamento dos Anatídeos (patos). Segundo Lorenz, ambos os pesquisadores "[...] adquiriram um conhecimento incomparável quanto aos detalhes tanto da morfologia quanto do comportamento, e chegaram, independentemente, a uma importante descoberta: o comportamento, assim como a forma e a estrutura corpórea, apresenta traços homólogos [...]".

Vollrath e Selden (2007) defendem o uso do comportamento em estudos de evolução e argumentam que é o comportamento e não a morfologia que direciona a evolução. Para eles, as adaptações morfológicas resultam dos ajustes comportamentais que os animais realizam.

Uma crítica frequentemente dirigida à proposta de usar caracteres comportamentais para o estabelecimento de distâncias filogenéticas é a de que o comportamento é flexível e plástico e retrata principalmente acidentes ontogenéticos. Para Atz (1970), por exemplo, os atos comportamentais são muito transitórios e variáveis e se ajustam muito facilmente ao ambiente, o que poderia dificultar a aplicação dos critérios de homologia aos caracteres comportamentais (comportamentos homólogos são definidos como comportamentos similares que tiveram origem em um mesmo ancestral) (WENZEL, 1992).

Visando esclarecer e estabelecer o uso do comportamento também como um caráter para ser usado como ferramenta em estudos filogenéticos, Wenzel (1992) sugeriu que os critérios de Remane[3], (1952 apud WENZEL, 1992) para determinação de homologia em estruturas morfológicas, fossem adaptados aos caracteres comportamentais.

O critério de **posição** na morfologia refere-se à relação física entre as partes de um organismo (de PINNA, 1997). Já o comportamento refere-se à posição de certo comportamento relacionado à sequência de outro comportamento. Por exemplo, a construção de teias orbiculares que segue uma série de etapas estereotipadas e que são executadas na mesma ordem do processo de tecelagem, pode ser interpretada como homólogo (EBERHARD, 1982).

Quanto ao critério de **similaridade de forma e função**, a homologia em caracteres morfológicos se dá quando as estruturas apresentam similaridades em vários níveis de observação, como estruturas internas, histológicas, embriológicas, entre outras. Em comportamento, execuções similares de um comportamento entre distintas espécies e com uma mesma função pode determinar uma homologia, como por exemplo, o comportamento de coçar (LORENZ, 1958).

O terceiro e último critério é o de **conexão por intermediários**, que se refere as estruturas que são diferentes em distintos organismos, mas que podem ser conectados por uma série de estados intermediários que podem ser amostrados em outros animais. È um dos critérios mais difíceis de propor, porque a forma intermediária pode não

[3] Remane, A. 1952. Die Grundlagen des Natürlichen systems der Vergleichender Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig: Greest und Portig K.G

existir. No comportamento, segundo Stuart e Hunter (1998), as estruturas finais, que são estruturas como ninho de vespas, casulos de insetos e teias de aranhas, podem ser considerados homólogos tanto no que se refere à execução do comportamento para resultar no produto final, quanto apenas na morfologia da estrutura final. Huffenbaecher (2009) estudaram as estruturas finais – teias – de aranhas caranguejeiras e geraram árvores filogenéticas melhor resolvidas em comparação às propostas através de caracteres morfológicos.

Para se determinar um caráter comportamental é necessário um conhecimento do comportamento e do organismo com o qual se esta estudando. Dessa forma, evita-se utilizar como caráter comportamentos pouco observados, ou que estejam sob pressão de diversas variáveis. Isso quando o estudo esta voltado para comportamentos mais plásticos como o comportamento predatório, por exemplo. Já os comportamentos estereotipados por serem mais estáveis a interferências externas são menos questionados.

Quando estudos baseados em caracteres morfológicos são comparados aos que utilizam caracteres comportamentais, espera-se que os caracteres comportamentais apresentem maiores níveis de homoplasias (surgimento independente) em relação aos morfológicos. Provavelmente, porque o comportamento pode ser mais ajustável do que a morfologia. De Queiroz e Wimberger (1993) compararam os níveis de homoplasia para ambos os tipos de caracteres e não encontraram diferenças significativas entre as médias do índice de consistência. Os índices de consistência medem o número de eventos homoplásicos de um determinado caráter ou para um determinado cladograma (AMORIM, 2002). Esse resultado demonstra que os caracteres comportamentais são tão confiáveis quanto os morfológicos.

Noll, em 2002, utilizou o comportamento e as características de estruturas finais resultantes de comportamento para estabelecer as relações de parentesco entre 23 espécies de abelhas (Apidae). A filogenia proposta por ele a partir do comportamento é uma das mais utilizadas na área.

Dentre as aranhas o primeiro trabalho realizado foi feito por Coddington (1986), um dos taxonomistas e sistematas mais importante da área, que estabeleceu a origem monofilética do grupo Orbiculariae através do comportamento de construção da teia orbicular. Além deste, outros trabalhos na aracnologia (GRISWOLD et al., 1998, 1999;

KURTNER; CODDINGTON; HORMIGA, 2008; HUFFENBAECHER, 2009) têm utilizado caracteres comportamentais junto com caracteres morfológicos para determinar relação de parentesco.

1.4 Objetivos

Alguns autores denominam o comportamento típico da espécie ou comportamento estereotipado como "memória filogenética" (HELENE; XAVIER, 2007), "memória da espécie" (FUSTER, 2006) ou ainda "memória instintiva" (ADES, 1991). Todas essas nomenclaturas correspondem a redes neurais que são formadas ao longo da evolução e permitem que os organismos executem comportamentos sem uma experiência prévia. Edwards e Jackson (1994) estudaram as aranhas da família Salticidae e têm demonstrado que elas executam um comportamento aversivo típico da espécie no primeiro contato com formigas. É possível que por serem as formigas presas/predadores que podem causar fortes injúrias às aranhas, ao longo da evolução este comportamento tenha sido fortemente selecionado.

Há, por outro lado, comportamentos que evidenciam efeitos de experiência. Aranhas orbitelas, por exemplo, formam uma representação das presas que elas capturam e as buscam quando suprimidas (ADES, 1991; RODRIGUEZ; GAMBOA, 2000; FERNANDES, 2007).

Mas é importante escapar da aparente simplicidade da dicotomia inato/aprendido, a própria aprendizagem e aquisição de memória são processos que decorrem de seleção natural. São estratégias que permitem (como os caracteres mais estereotipados e instintivos) a adaptação a ambientes determinados. Na busca de homologias comportamentais, os caracteres estereotipados são geralmente usados, porque se considera que sejam mais confiáveis e que retratam estruturas neurais com forte componente genético.

O comportamento é a expressão de processos planejados e decodificados pelo sistema nervoso que refletem no ambiente (HOGAN, 1994; SHETTLEWORTH, 1998 p.33). Estes processos são expressos desde uma simples resposta reflexa até processos de volição mais complexos. Estudar as capacidades e a memória de um animal só é possível através do comportamento (SHETTLEWORTH, 2010 p.35-37). Sendo assim, é possível utilizar a resposta comportamental como um indício de que um animal se

utiliza de processos mnemônicos para executar uma dada tarefa. Utilizar este indício como ferramenta para estudos filogenéticos pode indicar como a memória ou os mecanismos que envolvem a retenção da informação foram selecionados ao longo da evolução.

A proposta desta pesquisa nasce justamente de se considerar a memória, tomada a partir dos comportamentos que compõem as caças sucessivas, enquanto caráter capaz de exibir adaptações a ambientes específicos e de ter sido modelado, ao longo da evolução, juntamente com outros caracteres adaptativos. Não há medida direta da memória, ela é sempre inferida a partir dos comportamentos que ela afeta, a possibilidade de seguir concreta e precisamente os comportamentos de caça, armazenamento e busca garantem à presente pesquisa o rigor necessário.

Até o momento foi demonstrado que a memória é um item basal no reino animal e é utilizada em diversos contextos no decorrer da vida. Mas são poucos os estudos comparativos a respeito de uma possível evolução de mecanismos de memória. Os estudos feitos com aves e mamíferos, relacionando, por exemplo, o tamanho do hipocampo às capacidades armazenadoras ou cognitivas postas em uso, se restringem muitas vezes à comparação de duas espécies. As aranhas, como já mencionamos, são um modelo interessante de estudo de memória para empreender um estudo comparativo amplo. Através dos estudos comparativos é que se identificam diferenças entre táxons e é possível fazer conjecturas a respeito das pressões seletivas atuantes (SHETTLEWORTH, 2010 p.5-6). O modelo das caças sucessivas é suficientemente simples e associado a categorias comportamentais objetivas para viabilizar a obtenção de informações confiáveis.

Optou-se por estudar um grupo de aranhas que compartilham a característica de serem construtoras de teia orbicular – grupo Orbiculariae (GRISWOLD et al. 1999; Figura 01 e 02). Porém, nem todas as famílias pertencentes a esse grupo constroem teias orbiculares, isso porque, ao longo da evolução, as teias foram se diferenciando e hoje dentro deste mesmo grupo podem-se identificar três principais tipos de armadilhas de seda. A comparação do comportamento predatório propriamente dito implica em levar em conta o ambiente imediato em que é desempenhado, ou seja, as teias das aranhas consideradas. A caça, o armazenamento, a busca das presas são, em parte, adaptações às próprias teias típicas-da-espécie.

O presente trabalho possui dois objetivos principais:

1- Um estudo comparativo de aspectos da memória predatória em aranhas construtoras de teias, pertencentes ao grupo Orbiculariae. A idéia foi submeter cada uma das espécies da amostra a um procedimento padronizado, permitindo o conhecimento de como cada espécie efetua a captura de suas presas e gerando, com esses dados, uma coletânea que permitiu uma comparação de maior amplitude.

2- A partir dos dados comparativos, o segundo objetivo foi pontuar as variações dentro do grupo que sugerissem efeitos filogenéticos para, a partir desses dados, fazer um levantamento das possíveis pressões seletivas sofridas ao longo da filogênese do grupo quanto à memória predatória.

A dissertação foi dividida em quatro outras seções:

Na SEÇÃO II, foi descrita a metodologia geral que foi empregada em todas as manipulações experimentais, incluindo informações a respeito dos táxons estudados e das análises comparativas e filogenéticas.

Na SEÇÃO III, foi feita uma Análise Comparativa da caça de presas consecutivas em uma condição normal da teia (sem manipulações experimentais). Por este motivo, esta condição normal, foi delineada para ser considerada a condição controle, quando houve a necessidade de se comparar os diferentes comportamentos observados nas manipulações experimentais realizadas nas seções seguintes.

Na SEÇÃO IV, denominada “Memória de captura da primeira presa com a captura da segunda presa”, o comportamento das aranhas frente ao roubo da primeira presa em um contexto de captura de uma segunda presa foi discutido e comparado entre as espécies estudadas. Também se especulou sobre as possíveis pressões seletivas sofridas pelas espécies estudadas ao longo da evolução.

Na SEÇÃO V, denominada “Memória de captura da primeira presa”, foi descrito o comportamento das aranhas frente ao roubo da única presa capturada por elas. Nesta seção, discute-se a evolução dos padrões de teia e os aspectos evolutivos da memória nas aranhas.

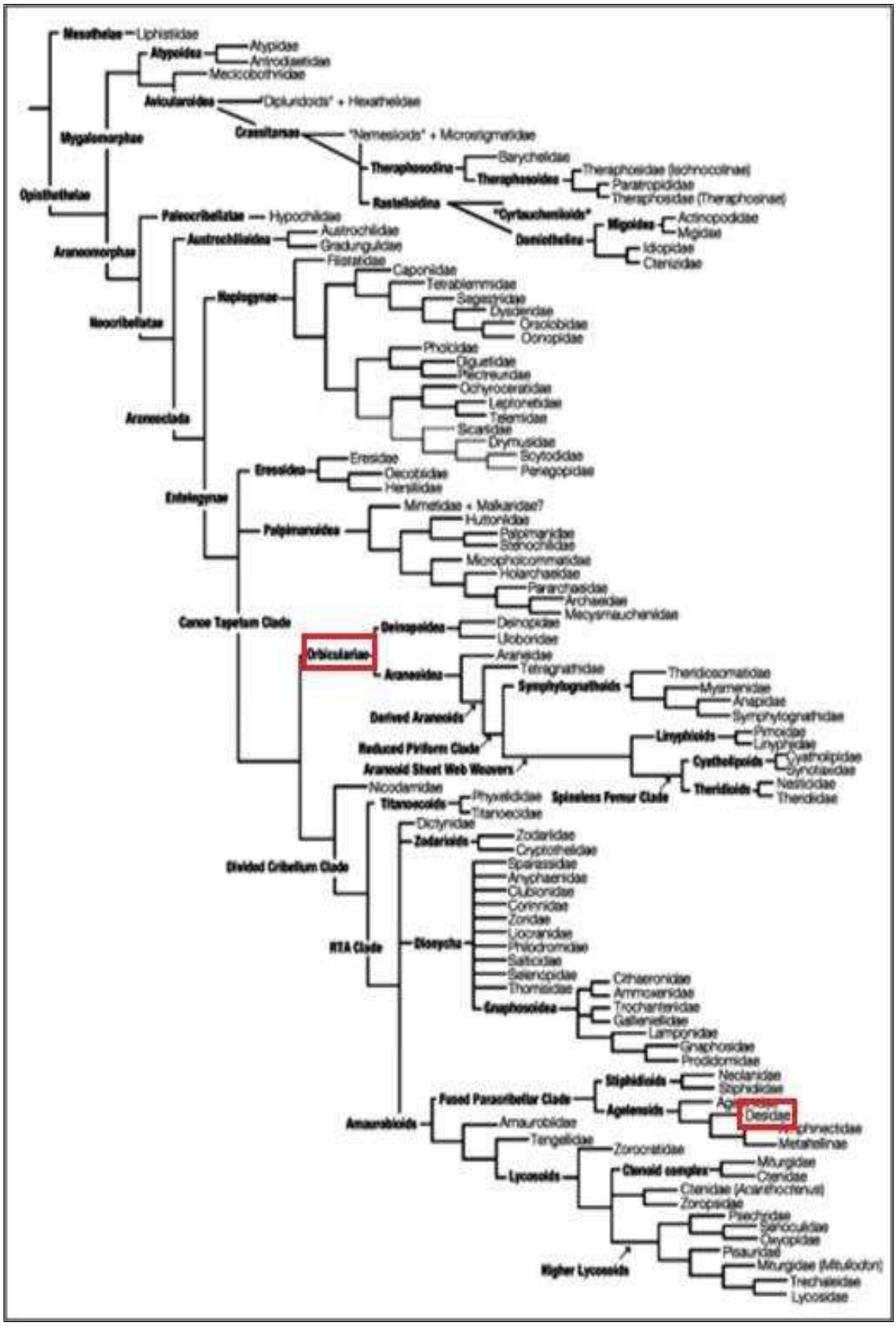

Figura 01 – Filogenia da Ordem Araneae (CODDINGTON, 2005).

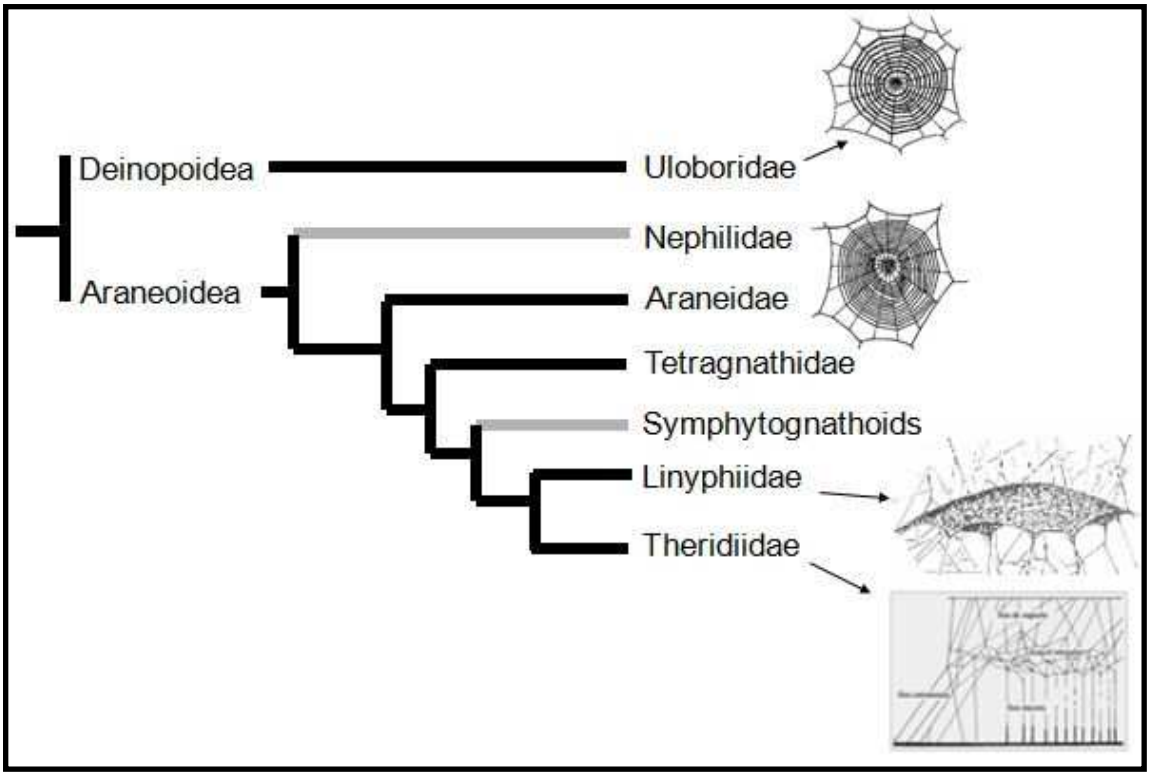

Figura 02 – Filogenia do Grupo Orbiculariae (GRISWOLD, et al. 1999; simplificada). Os ramos em cinza representam as famílias que ainda não foram estudadas neste trabalho.

SEÇÃO II

Metodologia Geral

Nesta seção será apresentada a metodologia padrão empregada no presente trabalho para a realização da condição Controle e das duas condições experimentais que serão apresentadas nas seções seguintes.

2.1 Sujeitos experimentais

Foram estudadas aranhas fêmeas pertencentes ao grupo Orbiculariae representado pelas superfamílias Deinopoidea e Araneoidea. Dentro de Deinopoidea, estudou-se a Família **Uloboridae**, representada por *Zosis geniculata* (Olivier 1789). Em Araneoidea, estudou-se as Famílias **Araneidae**, representada por *Micratena nigrichelis* Strand 1908, *Metazygia gregalis* (O.P.-Cambrigde, 1889), *Araneus venatrix* (C. L. Koch, 1838))*e Parawixia audax* (Blackwall 1863), **Linyphiidae** representada por *Dubiaranae* sp. Mello-Leitão 1943, **Tetragnathidae** representada por *Leucauge* sp1 White 1841 e **Theridiidae** representada por *Latrodectus geometricus* C. L. Koch 1841, *L. curacaviensis* (Müller 1776) *e Parasteatoda tepidariorum* (C. L. Koch 1841).

Como grupo externo, estudou-se a Família **Desidae** representada pela espécie *Badumna longinqua* (L. Koch, 1867). Originária da Austrália e *B. longinqua* é encontrada atualmente apenas no Uruguai, Japão, Nova Zelândia e Estados Unidos (Platnick, 2011). Esta espécie foi escolhida porque pertence ao clado RTA, grupo-irmão de Orbiculariae (ver GRISWOLD et al., 1999; BLACKLEDGE et al., 2009).

As espécies que foram amostradas (Figura 03) e consideradas nas análises juntamente com as informações relacionadas ao tipo de teia que constroem e o local onde foram realizadas a observações se encontram na tabela 01. O número amostral de cada espécie, por condição experimental, se encontra na tabela 02.

Foi realizada uma condição de observação natural da captura de duas presas sucessivas e duas condições de manipulações experimentais. Sendo a observação natural, considerada uma condição controle para a comparação com as duas manipulações propriamente ditas. Em cada condição foram amostrados 10 indivíduos de cada espécie do grupo Orbiculariae (07 espécies), totalizando 30 indivíduos por espécie.

Além das espécies amostradas, outras três foram observadas, mas não foram consideradas nas análises. São elas: *M. nigrichelis* (n= 06 para a Condição I, n=03 Condição II e n=06 Condição natural), *P. audax* (n=03 para cada uma das condições descritas), *A. venatrix* (n=02 para a Condição I, n=02 Condição II e n=05 Condição natural) e *L. curacaviensis* (n=01 para a Condição I, n=03 Condição II e n=01 Condição natural). As duas primeiras espécies pertencem à família Araneidae e a terceira à família Theridiidae.

Figura 03- Espécies amostradas: a- *Z. geniculata* (Fonte: D. Guarda); b- *M. gregalis* (bugguide.net); c- *Leucauge* sp.(northrup.org); d- *Dubiaranea* sp.; e- *P. tepidariorum*; f- *L.geometricus*; g- *B. longinqua* (F. Yamamoto).

Tabela 1 – Espécies amostradas, local de estudo e tipo de teia.

Família	Espécie	Local de estudo	Tipo de teia
Desidae*	*Badumna longinqua*	Campo (Uruguai)	Lençol cribelado
Uloboridae	*Zosis geniculata*	Laboratório	Orbicular cribelada
Araneidae	*Metazygia gregalis*	Campo	Orbicular
Tetragnathidae	*Leucauge sp.*	Campo	Orbicular
Linyphiidae	*Dubiaranea sp.*	Laboratório	Lençol
Theridiidae	*Latrodectus geometricus* *Parasteatoda tepidariorum*	Laboratório	Lençol tridimensional

(*) – grupo externo.

Tabela 2 – Número amostral de cada espécie por condição experimental.

Espécie	Condição I	Condição II	Condição Natural
Badumna longinqua	**04**	**09**	**10**
Zosis geniculata	**10**	**10**	**10**
Metazygia gregalis	**10**	**10**	**10**
Leucauge sp.	**10**	**10**	**10**
Dubiaranea sp.	**10**	**10**	**10**
Latrodectus geometricus	**10**	**10**	**10**
Parasteatoda tepidariorum	**10**	**10**	**10**

2.2 Local de coleta e observação

As observações foram realizadas tanto em campo quanto em laboratório, e as coletas ocorreram entre os meses de março de 2008 e março de 2010. Não foi possível observar todas as espécies em laboratório porque algumas, para construir teias, precisam de um espaço maior do que a caixa experimental pode oferecer. Todas as observações de campo e coleta das espécies pertencentes ao grupo Orbiculariae ocorreram no Estado de São Paulo. As áreas de estudo foram: Parque Ecológico do Guarapiranga (São Paulo), Horto Oswaldo Cruz (Instituto Butantan), Reserva da Cidade Universitária "Armando de Salles Oliveira" (CUASO – Universidade de São Paulo), Reserva Morro Grande em Caucaia do Alto (Cotia) e Estrada Parque (Itu). Após as observações espécimes testemunho foram coletados, identificados pelo Dr. Antônio D. Brescovit e depositados na coleção do Laboratório de Artrópodes do Instituto Butantan.

A observação de *B. longinqua* ocorreu em campo, no Parque Rivera e no Zoológico da cidade de Montevidéu, no Uruguai de 27 de Setembro a 17 de Outubro de 2009. Após as observações, todos os espécimes foram coletados e identificados pelo Dr. Miguel Simó (Facultad de Ciencias da Universidad de La República).

Foram estipulados dois critérios para a seleção de teia: bom estado de conservação (sem furos) e sem ter vestígio de presas consumidas. Além disso, a aranha não podia estar se alimentando.

2.3 Manutenção das aranhas em laboratório

A espécie *Z. geniculata*, construtora de teia orbicular, foi mantida em laboratório, em caixas de acrílico (30x30x10cm) com tampa de vidro. *Dubiaraneae* sp., construtora de teia em lençol, foi mantida em caixa de acrílico (15x15x15cm) e *L. geometricus*, *L. curacaviensis* e *P. tepidariorum*, construtoras de teia em lençol tridimensional, também foram mantidas em caixas de acrílico (25x25x25cm). O tamanho das caixas foi selecionado de acordo com o tipo de teia de cada aranha.

Os espécimes em campo foram acondicionados nas respectivas caixas supracitadas com água e com dua *Drosophila* sp. (para induzir a construção da teia). Os experimentos foram realizados entre 05 e 07 dias, após a coleta em campo, exceto para *Dubiaranea* sp., cujo intervalo foi de 03 a 05 dias, pois essa espécie acaba destruindo a teia e/ou morrendo após o quinto dia em cativeiro (observação pessoal).

2.4 Presas oferecidas

Para a realização dos experimentos foi oferecido *Gryllus* sp. (Orthoptera) criados no Biotério do Laboratório de Artrópodes. Os exemplares oferecidos foram selecionados de acordo com o tamanho (comprimento) semelhante ao corpo da aranha (cefalotórax e abdome). Para a observação de *B. longinqua*, os grilos foram adquiridos no Biotério do Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable (IIBCE).

O tamanho relativo do grilo foi um meio de controlar uma possível variação no comportamento de captura das aranhas.

2.5 Registro das categorias comportamentais

No laboratório, as capturas foram registradas através de uma câmera Canon XL1S Mini-DV e no campo, através de um gravador de áudio. Os registros das categorias da sequência predatória foram analisados no programa Windows Movie Maker. O fluxograma[4], referente às unidades do comportamento de caça, foi construído no programa Cmap tools (versão 5.03).

[4] Não foi possível plotar a frequência relativa das categorias no fluxograma, devido à perda dos registros brutos em decorrência do Incêndio no prédio do Laboratório de Artrópodes do Instituto Butantan.

As categorias foram identificadas de acordo com a descrição do repertório predatório realizada por alguns pesquisadores (ROBINSON, 1969; ROBINSON; OLAZARRI, 1971; ADES, 1991; GARCIA; JAPYASSSÚ, 2005; PENNA-GONÇALVES; GARCIA; JAPYASSÚ, 2008). A descrição clássica na literatura proposta por Robinson e Olazarri (1971) com *Argiope argentata* destaca as principais categorias. Abaixo estão listadas as categorias propostas por Robinson e Olazarri (1971) e as descritas posteriormente por outros pesquisadores.

1. Localização da presa por Sacudidas ou Detecção: as presas aderidas à teia se debatem produzindo vibrações que são transmitidas por meio dos raios até o centro da teia, ou até o refúgio. Para localizar a presa, a aranha tensiona o raio flexionando suas pernas I e II. No caso de estarem no refúgio, as aranhas mantêm tensionados os fios que conectam o refúgio ao centro da teia. O tensionamento do fio permite que a aranha discrimine os tipos de presas ou diferentes estados de atividade da mesma (ROBINSON; OLAZARRI, 1971).

2. Aproximação (deslocamento até a presa) ou pesca: depois de localizar a presa, a aranha desloca-se em sua direção. No caso de teias que possuem refúgio, a aranha desloca-se até o centro e de lá até a presa. Além da aproximação, nessa mesma etapa da sequência predatória algumas aranhas podem realizar a categoria pesca, que ocorre quando a aranha puxa a presa aderida ao raio (teia orbitela) ou ao fio âncora (teias em lençol tridimensional) até si, alternando as pernas I e II (PENNA-GONÇALVES; GARCIA; JAPYASSÚ, 2008). Ao se aproximar da presa a aranha pode tocá-la antes da imobilização ou pode imobilizá-la sem haver contato.

3. Imobilização da presa: a imobilização da presa ocorre através da mordida, preferencialmente na região cefálica, ou por enrolamento com fios de seda. A realização da sequência mordida-enrolamento ou enrolamento-mordida vai depender do tipo de presa (ROBINSON, 1969).

4. Transporte da presa e ingestão: a aranha pode ingerir a presa no próprio local de captura, ou pode transportá-la para o centro ou refúgio. Transportar a presa e retornar ao centro ou refúgio é o comportamento mais observado, e pode ter como função otimizar a captura de presas consecutivas, já que permanecer o maior tempo possível no centro da teia permite à aranha ter um maior controle sobre ela

(ROBINSON, 1975). O transporte pode ser feito através das quelíceras ou das fiandeiras.

Foram produzidos três fluxogramas por espécie, um para a condição Natural (descrito na seção III) e outros dois para cada condição experimental (seções IV e V). Fez-se uma análise comparativa descritiva dos repertórios comportamentais de todas as espécies.

SEÇÃO III

Análise Comparativa da caça de presas sucessivas

As aranhas vivem sob estresse alimentar (WISE, 1993) e, segundo Riechert e Luczak (1982), elas evoluíram em condições de privação alimentar. Conseguir alimento para suprir o crescimento e a reprodução deve ter sido possível apenas a partir da evolução de características comportamentais e morfológicas que permitissem às aranhas aumentar a capacidade de capturar presas e reduzir o gasto energético (VIERA et al., 2007 p.45). Para Riechert e Luczak (1982), um fator atuante na redução do gasto energético foi a estratégia do "senta-e-espera", em que as aranhas permanecem estáticas em um local à espera de presas móveis. Para predadores que se utilizam dessa estratégia, um aumento na capacidade de detectar e subjugar presas deve ter sido possível com o uso de fios de seda e da construção de armadilhas.

A construção de teia permitiu que a aranha capturasse mais de um item alimentar e estocasse o alimento excedente. Armazenar um item alimentar deve ter surgido a partir de um sistema de memória que permitisse que a aranha recuperasse esse alimento (ADES, 1991).

A sequência predatória de presas sucessivas foi descrita por Ades (1991) a partir da observação de *A. argentata* (teia orbicular): a aranha captura a primeira presa na periferia da teia e a transporta para o centro. Quando se oferece uma segunda, a aranha imediatamente solta a primeira, fixando-a no centro. A imobilização ocorre de forma semelhante à da primeira presa, porém a aranha armazena a segunda presa no local de captura (periferia da teia). A aranha então retorna ao centro e recupera imediatamente a primeira presa. Em alguns casos, quando a aranha não faz o contato imediato com a presa, ela busca pela presa realizando o tensionamento dos fios (sacudidas dos fios através da flexão das pernas I e II) e também gira pela teia até que haja contato com o fio de suspensão. Após a ingestão da primeira presa, a aranha realiza eventuais movimentos de limpeza das pernas e palpos e depois, finalmente, executa movimentos de orientação e sacudidas breves, se deslocando até a presa armazenada na periferia. Para Ades, o armazenamento é um aspecto essencial na caça da segunda presa.

Um fato curioso observado na descrição de Ades (1991) é que, quando ocorre captura consecutiva de várias presas, a aranha sempre retorna para a primeira presa

(centro) após armazenar as demais presas na periferia. Além disso, a duração da imobilização (enrolamento/mordida) das outras presas é menor do que a da primeira. Para Ades (1991), o armazenamento da segunda presa na periferia permite inferir que a aranha retém na memória a informação de ter uma presa armazenada no centro e, por isso, deixa a segunda presa na periferia.

O armazenamento da segunda presa na periferia da teia parece ser um indicativo de que as aranhas fazem uso de processos mnemônicos durante a captura, por também diminuir o tempo empregado na imobilização da segunda presa. Já as aranhas que constroem teias em lençol geralmente armazenam e transportam todas as presas capturadas para o refúgio (BARRANTES; EBERHARD, 2007).

A diversidade na forma como as aranhas capturam e armazenam as presas pode ter gerado diferenças também na forma como as aranhas lidam com as informações retidas na memória. O objetivo deste trabalho foi descrever o comportamento predatório das aranhas do grupo Orbiculariae frente à captura de presas sucessivas e reconstruir a história filogenética dentro do grupo de interesse, visando fazer um levantamento das possíveis forças seletivas atuantes para a formação de memória das presas capturadas.

3.1 Procedimento

Foi oferecida uma primeira presa (chamada no decorrer deste trabalho de p1) na periferia da teia da aranha. Após a captura e o transporte dessa presa para o centro ou refúgio da teia, esperou-se um intervalo de 3 a 5 minutos e ofereceu-se uma segunda presa (p2).

Observou-se o comportamento da aranha frente à captura das duas presas e algumas informações quantitativas e qualitativas foram registradas (ver abaixo).

3.1.1 Análise Estatística

Quanto às informações quantitativas, mediu-se o tempo de enrolamento da primeira e da segunda presa. **Enrolamento** é o comportamento que a aranha executa para imobilizar a presa, e pode ser realizado na periferia da teia ou após o transporte da presa, no centro ou no refúgio (ROBINSON; OLAZARRI, 1971). Apenas o tempo de enrolamento – quantificado em segundos – executado na periferia da teia foi considerado na comparação. A fim de verificar se o tempo de enrolamento é um indicativo de memória e se há diferença significativa entre o tempo de enrolamento de p1 e p2, uma Análise Comparativa intraespecífica foi feita através do teste estatístico de Wilcoxon no programa Bioestat 3.0 de Ayres et al. (2003). A comparação interespecífica foi realizada através do teste não-paramétrico ANOVA Kruskal-Wallis no programa Statística 9.0 da StatSoft. Inc (2010).

3.1.2 Análise Filogenética

No decorrer da descrição da sequência predatória, as informações qualitativas referentes ao armazenamento da segunda presa e à presa recuperada no retorno ao centro/refúgio (p1 ou p2) foram coletadas e organizadas em uma matriz de dados (apêndice A). Essas informações foram utilizadas como caracteres comportamentais. Através de uma análise filogenética, reconstruiu-se a história evolutiva desses caracteres sobre a filogenia do grupo Orbiculariae. Para isso, fez-se a otimização desses caracteres sobre a filogenia do grupo proposta por Griswold et al. (1999) através do princípio de parcimônia (menor número de passos na árvore) no programa Mesquite 2.0 (MADDISON; MADDISON, 2007). Os estados dos caracteres comportamentais utilizados na análise filogenética se encontram na tabela 03.

Para comparar e identificar as diferenças entre o repertório do comportamento predatório de cada espécie foi construída uma representação gráfica em forma de fluxograma do repertório predatório (através do programa Cmap tools, versão 5.03, disponível em http://cmap.ihmc.us).

Tabela 03 – Lista de caracteres discretos e o estado de cada um.

Caracteres	Estados
Armazenamento da segunda presa (p2)	0. ausente
	1. periferia
	2. centro/refúgio
Presa recuperada no retorno ao centro/refúgio	0. Primeira presa (p1)
	1. Segunda presa (p2)

3.2 Resultados

3.2.1 Repertório comportamental

Abaixo estão descritas as categorias comportamentais presentes no repertório de caça das aranhas estudadas.

3.2.2 Família Uloboridae – *Zosis geniculata*

Zosis geniculata constrói teia orbicular cribelada[5] no plano horizontal. Esta família não possui glândula de veneno (FOELIX, 1996) e a imobilização ocorre através do enrolamento (WENG; BARRANTES; EBERHARD, 2006; BARRANTES; EBERHARD, 2007). Após capturar uma presa e transportá-la para o centro, a aranha volta a enrolar a presa por um longo tempo (aproximadamente 1,5 horas), para então liberar fluidos sobre a presa. O transporte é feito através dos palpos.

A observação do comportamento predatório permitiu a descrição de dois tipos de captura nesta espécie. O primeiro (Figura 04) é o mais comum e as aranhas não armazenam a p1 no centro da teia para capturar p2. Ao invés disso, elas imobilizam a p2 na periferia enquanto carregam a p1 nos palpos (Figura 05a).

O segundo tipo (Figura 06), em que há o armazenamento de p1 no centro, só ocorreu quando a segunda presa foi oferecida no momento em que a aranha posiciona a perna IV para o início do enrolamento de p1 no centro da teia. Quando a aranha armazena p1 no centro ela captura a segunda presa e a transporta também para o centro da teia (Figura 05b). No centro, a aranha toca p1, faz balanço, enrola p2 e inicia a ingestão de p2. O balanço é uma categoria que foi observada apenas em *Z. geniculata* e é um movimento que a aranha executa lentamente (cada balanço dura cerca 8 segundos), tensionando os fios do centro da teia com todos os quatro pares de pernas para cima e para baixo, e girando. A aranha pode ocasionalmente interromper o enrolamento de p2 para tocar em p1. Apenas este segundo tipo foi considerado válido para as comparações.

[5] A teia cribelada, recebe essa nomenclatura porque é construída por uma aranha que possui a fiandeira modificada, chamada de cribelo. Tal estrutura produz um fio seco (Opell, 1999). Já as aranhas ecribeladas, por sua vez, tecem fios viscosos (Foelix, 1996; Griswold, 1998).

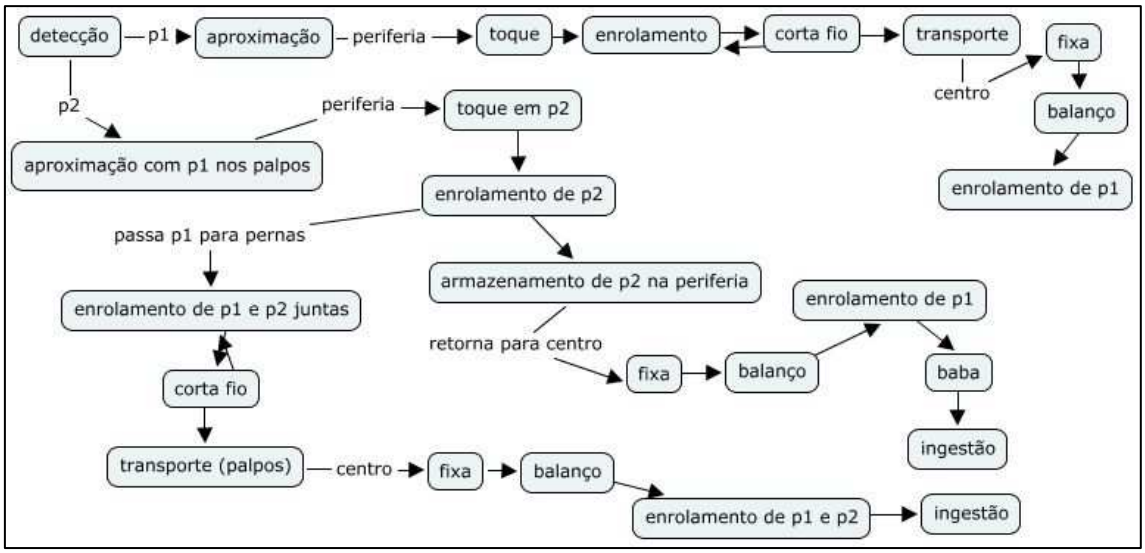

Figura 04: Fluxograma de *Z. geniculata* – condição de não-armazenamento de p1 no centro da teia.

Figura 05: Plasticidade de *Z. geniculata*; a. Imobilização de p2 com p1 nos palpos; b. armazenamento de p1 e transporte de p2 para o centro da teia.

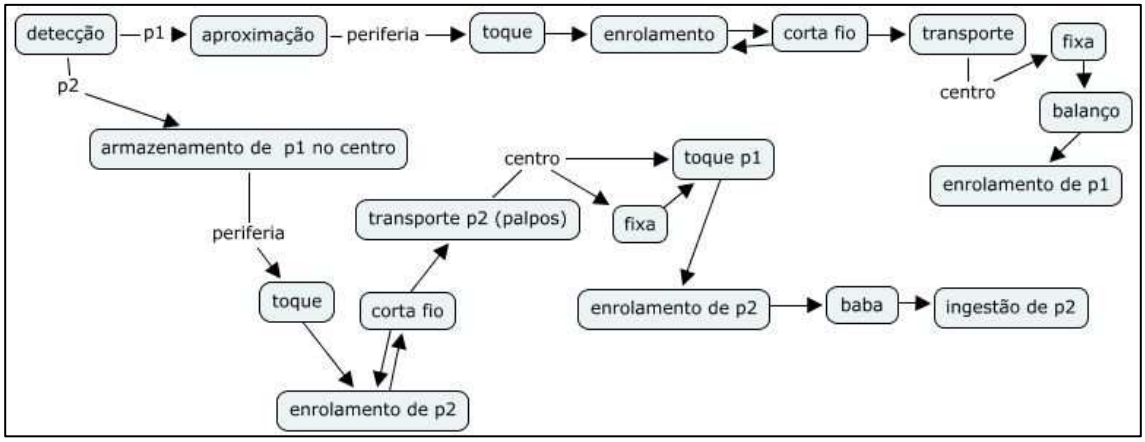

Figura 06: Fluxograma de *Z. geniculata* – condição de captura de duas presas sucessivas.

3.2.3 Família Araneidae – *Metazygia gregalis*

Diferentemente de *Z.geniculata*, os araneídeos constroem as teias orbiculares no plano vertical. Além disso, *M. gregalis* sempre armazena p1 no centro da teia para capturar p2. Na oferta de p2, ela armazena essa segunda presa na periferia da teia e retorna para o centro onde recupera p1 e inicia a digestão (Figura 07). O transporte mais frequente observado nessa espécie foi através das fiandeiras. Porém, também foi observado transporte pelas quelíceras.

Além dessa espécie, também foram observadas as espécies *Parawixia audax* (n=03), *Micratena nigrichelis* (n=06) *e Araneus venatrix* (n=05). O comportamento dessas espécies é muito semelhante ao de *M. gregalis* e as categorias empregadas na captura são as mesmas.

A captura de *P.audax* não diferiu da de *M. gregalis*. Já a captura de *M. nigrichelis* se mostrou um pouco diferente, isso porque a imobilização da presa ocorreu através de mordida longa seguida de enrolamento. *Araneus venatrix*, por sua vez, constrói uma teia com refúgio que na natureza é construído dentro de uma folha. O refúgio é interligado à teia por meio de um fio que sai do centro da teia e a aranha mantém este fio tensionado dentro do refúgio através da perna I. A primeira presa capturada por ela foi transportada para o refúgio e a segunda ficou armazenada na periferia da teia.

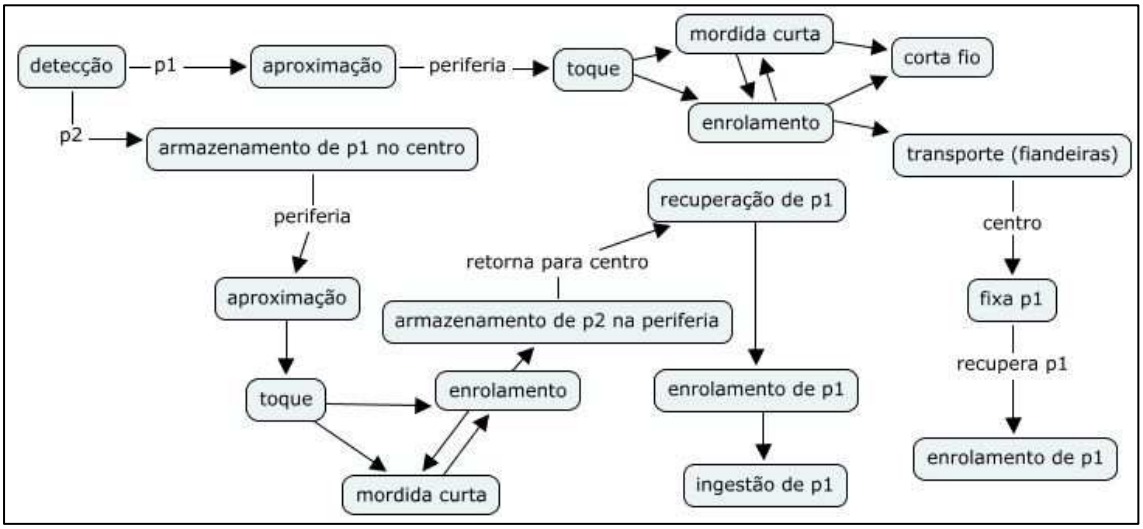

Figura 07: Fluxograma de *M. gregalis* – condição de captura de duas presas sucessivas.

3.2.4 Família Tetragnathidae – *Leucauge sp.*

Leucauge sp. constrói sua teia orbicular no plano horizontal. A sequência predatória desta espécie (Figura 08) é muito semelhante à de *M. gregalis* (Figura 07) e o armazenamento de p2 também ocorre na periferia.

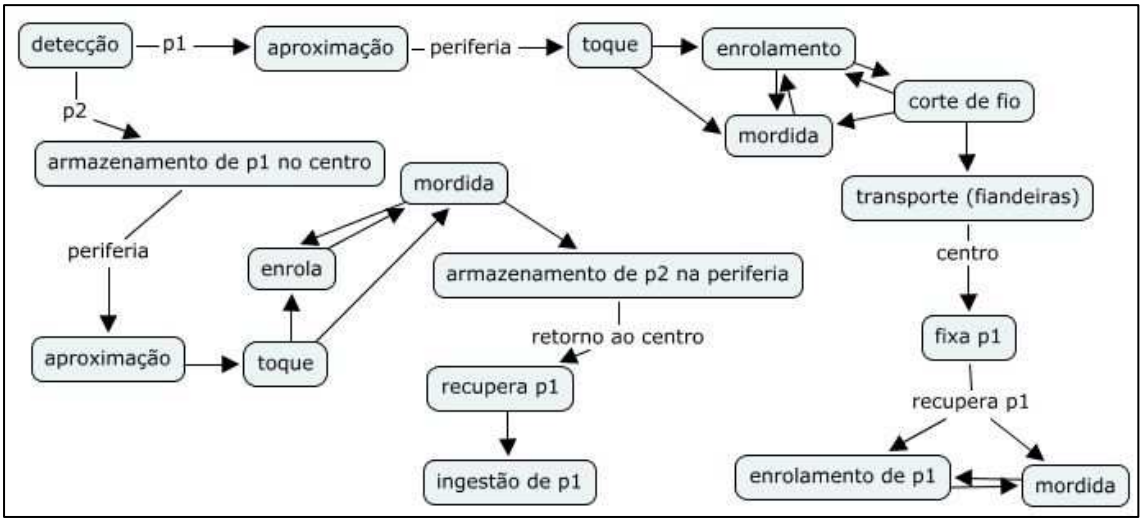

Figura 08: Fluxograma de *Leucauge* sp. – condição de captura de duas presas sucessivas.

3.2.5 Família Linyphiidae – *Dubiaranea sp*.

Dubiaranea sp. constrói uma teia em forma de lençol horizontal. A teia não possui uma região central ou de refúgio demarcada como ocorre nas demais famílias, porém, a aranha fica em uma região mais próxima do "centro" do lençol e foi essa a região considerada como sendo o centro da teia para a descrição do comportamento predatório (seguindo o método adotado por RODRIGUEZ; GAMBOA, 2000).

A imobilização (Figura 09) ocorreu sempre através de mordida e a aranha pode ou não enrolar a presa na periferia. Justamente pelo fato do ataque à presa ser feito através da mordida, apenas o tempo que a aranha emprega na mordida foi considerado como sendo o tempo de imobilização. Diferente das duas outras espécies citadas, p2 não ficou armazenada na periferia da teia e foi transportada para o "centro", junto de p1. O transporte só ocorreu através das quelíceras. No retorno ao centro da teia, o toque na primeira presa só foi observado em 30% das observações. Em 90% das observações, p2 foi a primeira presa ingerida.

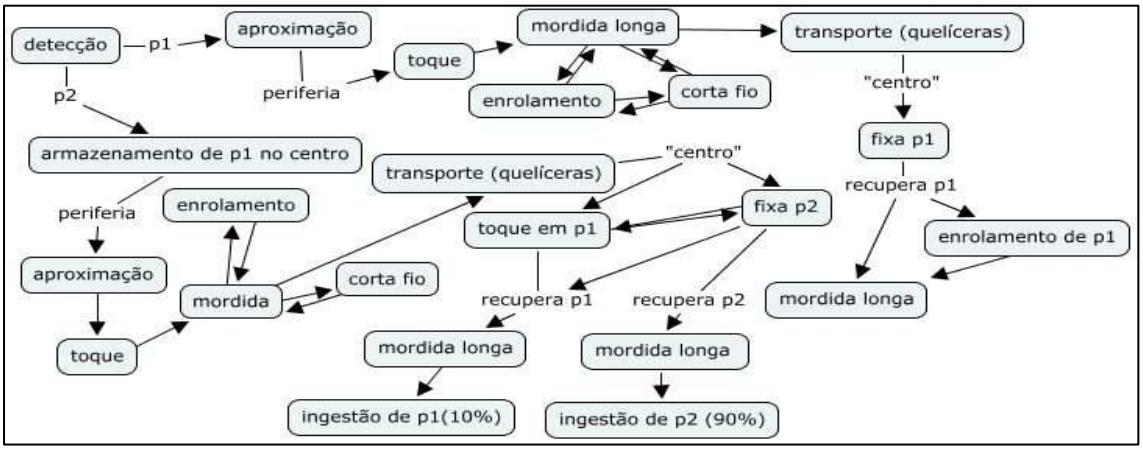

Figura 09: Fluxograma de *Dubiaranea* sp. – condição de captura de duas presas sucessivas.

3.2.6 Família Theridiidae

- *Latrodectus geometricus*

Latrodectus geometricus constrói uma teia em forma de lençol tridimensional com sapatas adesivas. Na teia há uma região, na parte superior, demarcada como sendo o refúgio, no qual a aranha realiza a alimentação e também deposita a ooteca. Semelhante a *Dubiaranea* sp., esta espécie transportou p2 para o refúgio (Figura 10). No retorno ao refúgio com a p2, foi observado que a aranha sempre tocou p1. Em 80% das observações, a p2 foi a primeira presa ingerida.

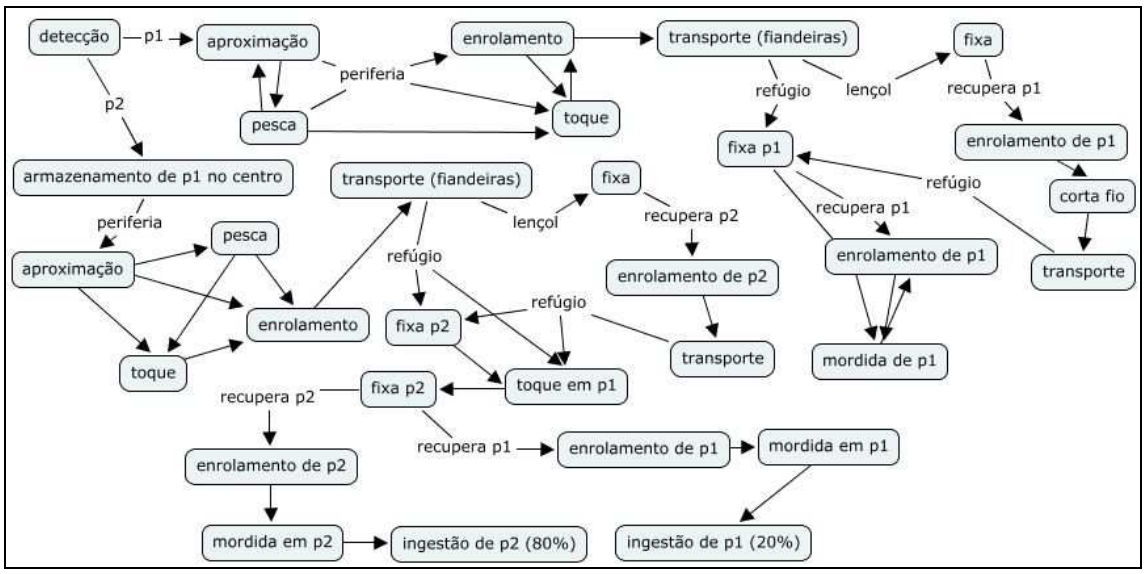

Figura 10: Fluxograma *L. geometricus* – condição de captura de duas presas sucessivas.

- Parasteatoda tepidariorum

Esta espécie também constrói teia em lençol tridimensional e, diferente de *L. geometricus*, o refúgio é construído no centro do lençol. Porém, a única diferença observada no comportamento entre as duas espécies foi que em *L. geometricus* a alimentação também pode ser feita no lençol ao invés do refúgio, e isso não ocorreu com *P. tepidariorum* cuja alimentação foi restrita ao refúgio (Figura 11). Nesta espécie, não parece haver preferência quanto a qual presa a aranha ingere primeiro: foi observada a ocorrência de 50% para cada uma.

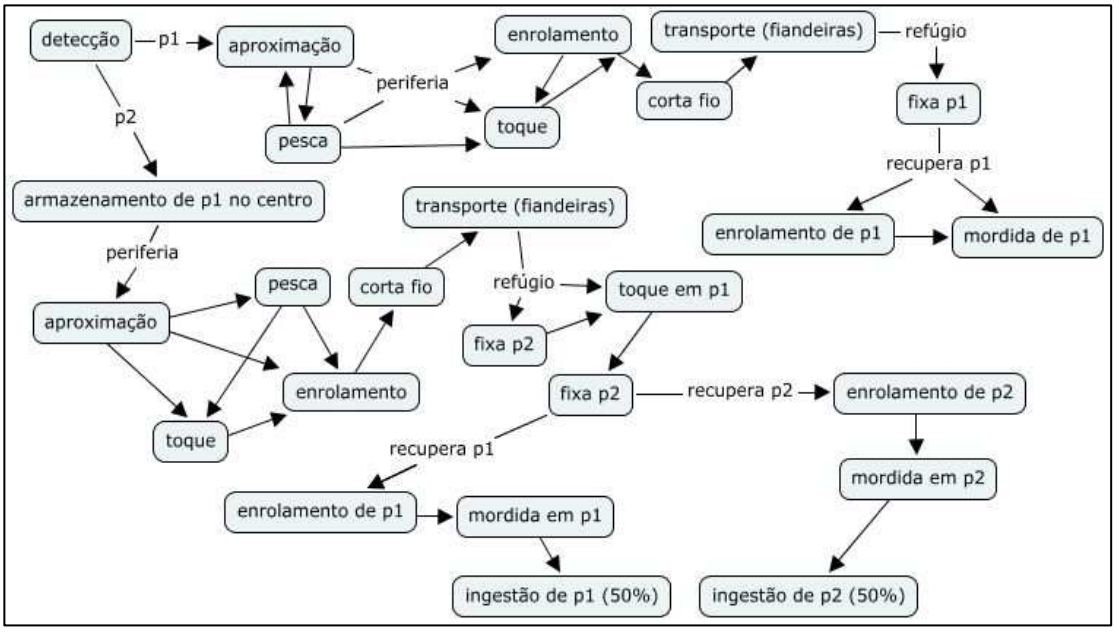

Figura 11: Fluxograma de *P. tepidariorum* – condição de captura de duas presas sucessivas.

3.2.7 Família Desidae – *Badumna longinqua*

Badumna longinqua pertence ao clado RTA, grupo-irmão de Orbiculariae, e constrói uma teia em lençol que pode ser bidimensional ou tridimensional – a primeira teia construída pela aranha tem um plano bidimensional e, pelo fato de essas aranhas não reciclarem a teia como ocorre com os araneídeos, no decorrer do tempo, novos fios são adicionados à teia e, dessa forma, a teia adquire um aspecto tridimensional (observação pessoal).

Esta espécie é cribelada e, por isso, a teia apresenta um aspecto denso e algodoado, assim como em *Z. geniculata*. A imobilização da presa ocorreu através da mordida e foi muito rápida quando comparada às outras espécies estudadas – a aranha se desloca do refúgio para a periferia da teia, toca na presa, morde e, em seguida, a

“arranca” da periferia, segurando-a pelas quelíceras e transportando-a para o refúgio (Figura 12). Pelo fato da imobilização na periferia ocorrer de forma rápida, o tempo não foi contabilizado. No refúgio, a aranha pode iniciar a digestão diretamente ou enrolar a presa antes de comê-la. O enrolamento é muito diferente quando comparado ao das outras espécies estudadas neste trabalho, porque a aranha não usa a perna IV para envolver a presa em seda, como ocorre com as aranhas de teias suspensas no ar. Esta aranha gira o corpo em volta da presa fixando fios nas extremidades da presa (PENNA-GONÇALVES *in prep.*). Esse tipo de enrolamento ainda não foi descrito para nenhuma outra espécie.

De forma semelhante às aranhas construtoras de lençol, *B. longinqua* transporta p2 para o refúgio da teia e toca p1 sempre que retorna ao refúgio. Assim como observado em *P. tepidariorum*, não houve preferência na ingestão das presas e a ocorrência foi de 50% para p1 e p2.

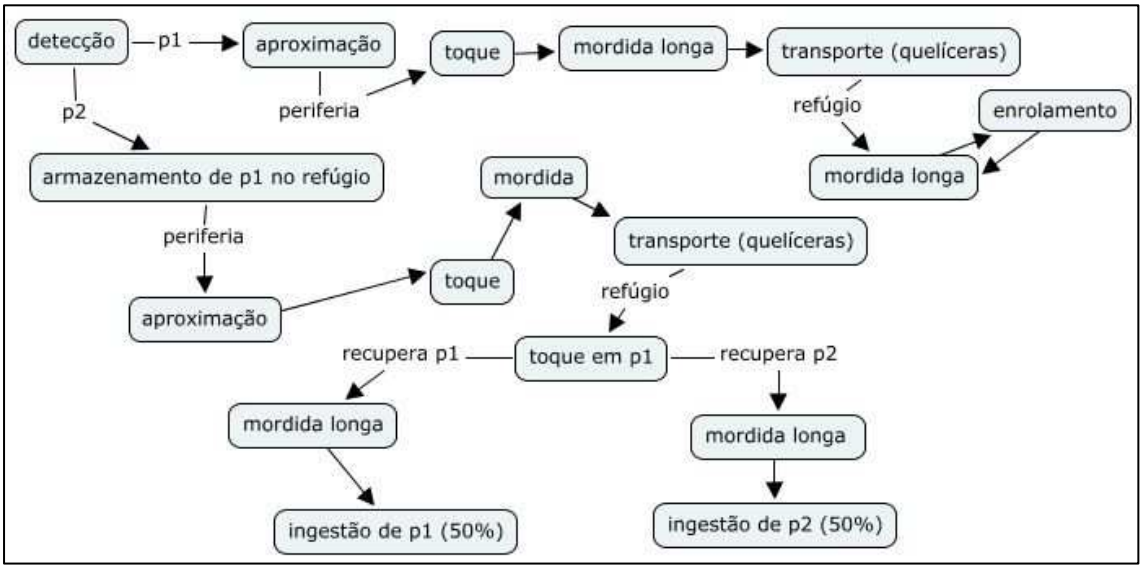

Figura 12: Fluxograma de *B. longinqua* – condição controle.

3.2.8 Observações Gerais da Sequência Predatória

A partir dos fluxogramas acima nota-se que entre as orbitelas (aranhas construtoras de teia orbicular) apenas *Z.geniculata* não armazenou p2 na periferia da teia. Além disso, também é a única que não utiliza a categoria mordida para imobilizar as presas entre as orbitelas.

Todas as aranhas construtoras de teia em lençol transportaram p1 e p2 para o refúgio, porém, a ordem de ingestão das presas variou.

Um registro interessante obtido durante a coleta em campo refere-se à presença dos cleptoparasitas (aranhas que se especializaram em roubar presas de outras aranhas - Whitehouse, 1988; Silveira e Japyassú, 2009) nas teias de *M. nigrichelis* (n=03), *P. audax* (n=04) ou *Leucauge* sp.(n=03). Observou-se que quando os cleptoparasitas estão no fio de quadro das teias, essas aranhas, ao invés de armazenarem p2 na periferia da teia como normalmente o fazem, transportam a p2 para o centro da teia e a fixa próximo ou no mesmo fio de p1.

3.2.9 Análise Comparativa

A fim de verificar se o tempo de enrolamento de p1 e p2 intraespecífico é diferente, realizou-se o teste t (Wilcoxon). O teste estatístico mostrou que não há diferença significativa entre os tempos (Figura 13).

O tempo de enrolamento difere significativamente entre as espécies (p1: Kruskal-Wallis H= 26.58870, p< 0,0001; p2: H= 31.70510 p<0,0001). A espécie que empregou menos tempo no enrolamento (somatória do tempo de enrolamento de p1 e p2) foi *M. gregalis* (média 25 ± 13 segundos) e a que enrolou mais foi *Z. geniculata* (232 ± 203 segundos).

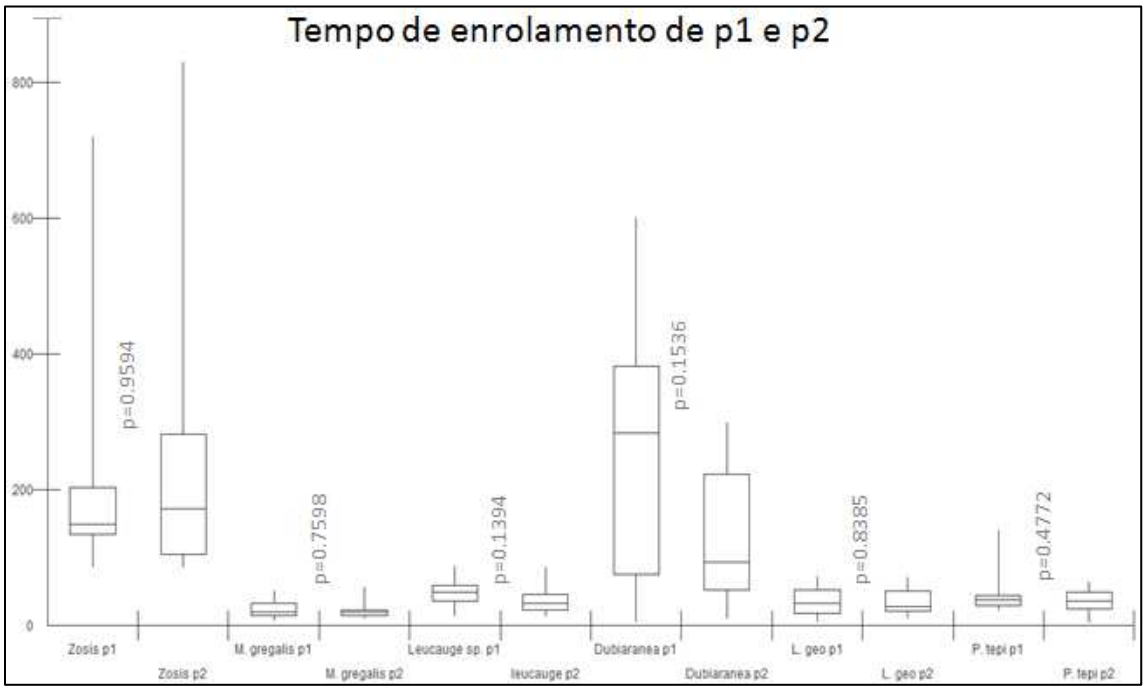

Figura 13: Boxplot do tempo de enrolamento de p1 e p2. A linha horizontal dentro de retângulo indica a mediana e o retângulo o desvio padrão.

3.2.10 Análise filogenética

A partir das observações e estruturação dos fluxogramas foi possível delimitar dois caracteres comportamentais: (1) Armazenamento da segunda presa (p2) (Figura 14a e b) e (2) Presa recuperada no retorno ao centro/refúgio (Figura 15).

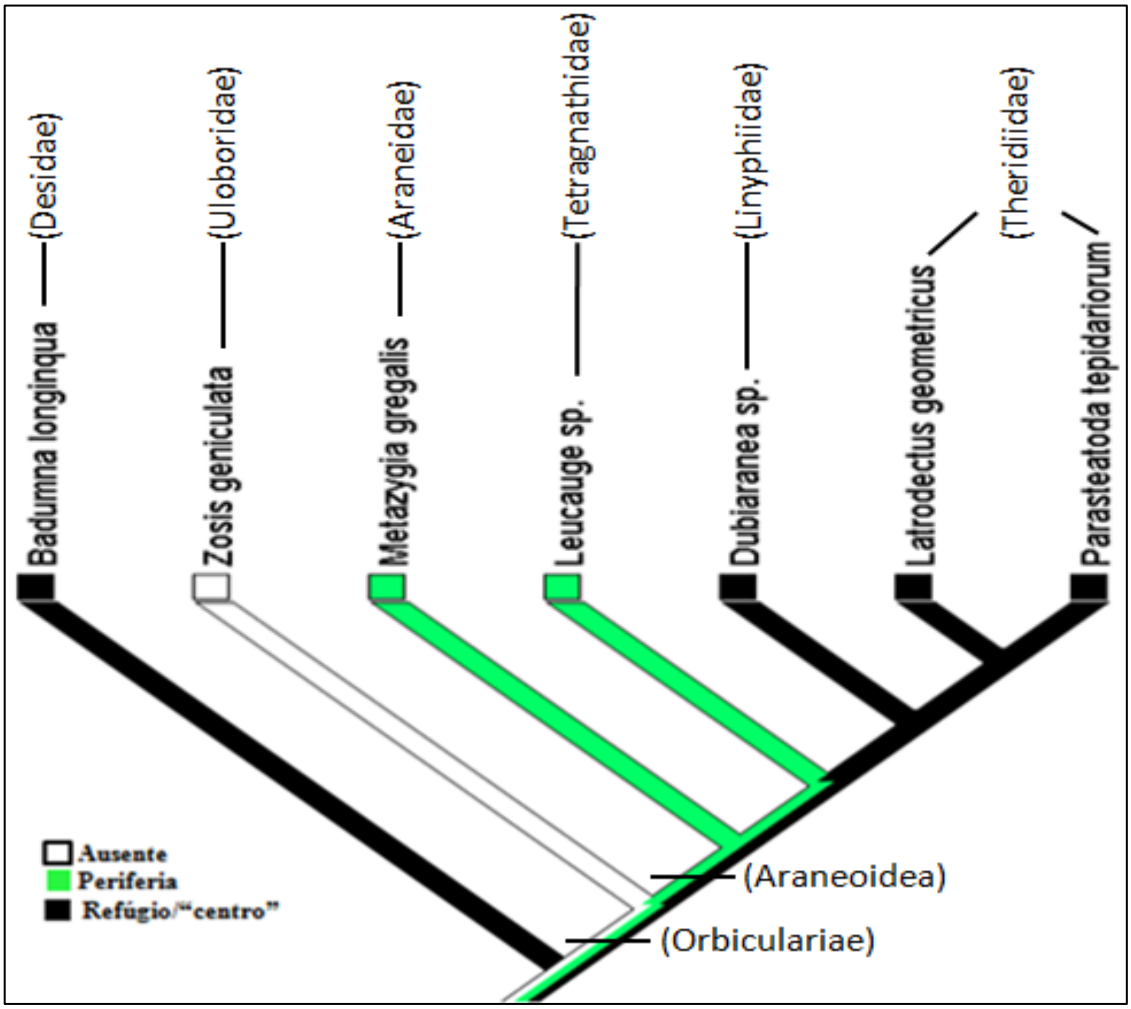

Figura 14a: Cladograma do grupo Orbiculariae + Desidae: Otimização do caráter Armazenamento da segunda presa (p2).

As espécies construtoras de teia em lençol transportaram e armazenaram a segunda presa no refúgio da teia, diferente das orbitelas exceto (*Z. geniculata*) que deixaram p2 na periferia da teia.

Zosis geniculata transportou a segunda presa para o centro da teia e não fixou ou armazenou p2 no centro. Assim que retornou da periferia executou os balanços segurando p2 nos palpos e enrolou p2, iniciando sua ingestão. A Figura 14 mostra a distribuição dos estados do caráter ao longo da filogenia e, dessa forma, nota-se que

uma ambiguidade na base do grupo Orbiculariae não permite identificar em qual ramo apareceu um estado ou outro.

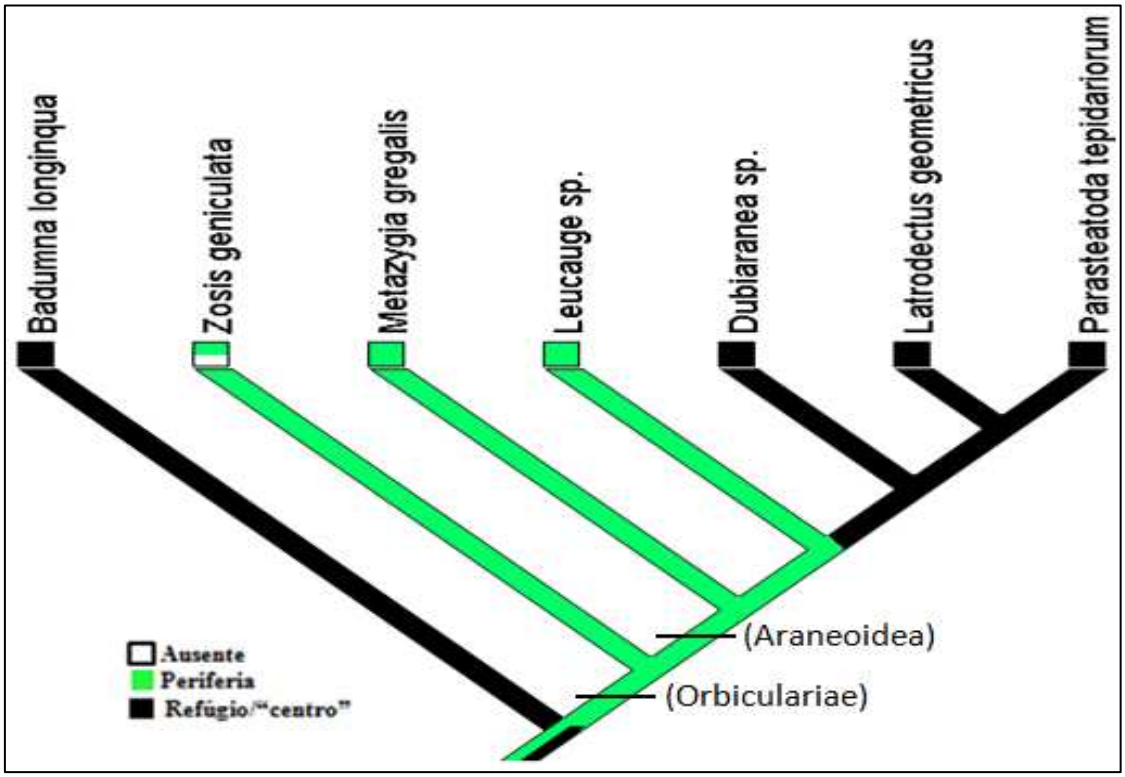

Figura 14b: Cladograma do grupo Orbiculariae + Desidae: Otimização do caráter Armazenamento da segunda presa (p2).

Porém, na otimização em que se considera o comportamento natural de *Zosis* (Figura 14b e figura 04 – condição de não-armazenamento de p1 no centro da teia), a base de Orbiculariae se mostra resolvida, tendo como ancestral o comportamento de armazenamento de p2 na periferia.

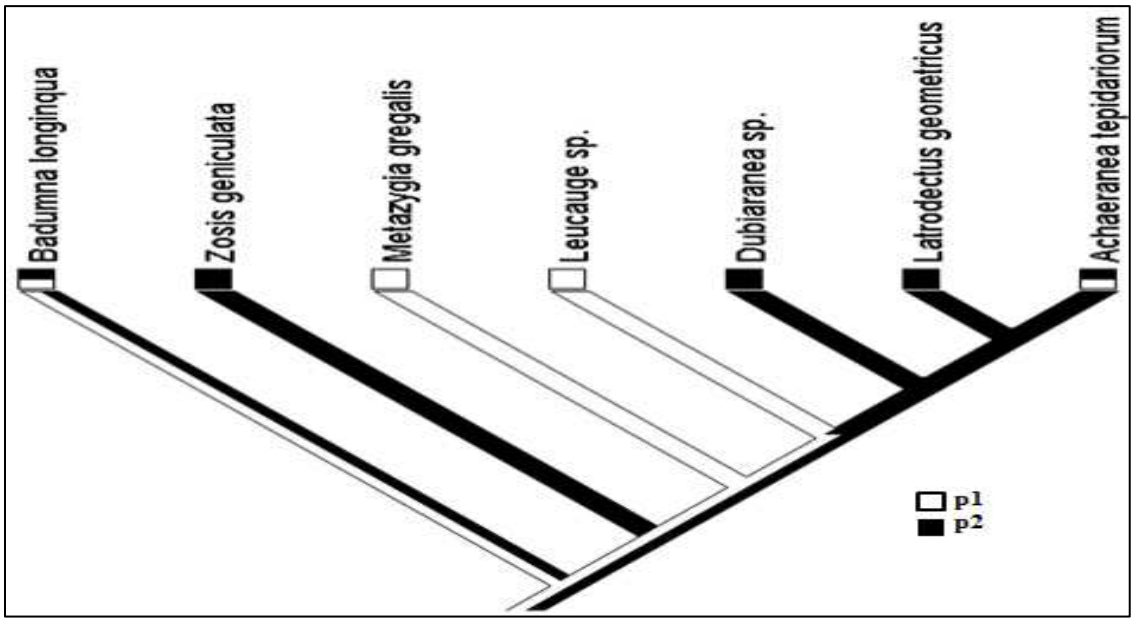

Figura 15: Cladograma do grupo Orbiculariae – Otimização do caráter Presa recuperada no retorno ao centro/refúgio.

As espécies construtoras de teia em lençol, além de transportarem a p2 para o refúgio, também comem esta presa primeiro. Porém, antes de iniciar a ingestão, ao retornarem para o centro com a p2, elas tocam p1 e podem até mesmo armazenar p2, recuperar e manipular p1 e depois recuperar p2 para comê-la primeiramente. As orbitelas (com exceção de *Z. geniculata*), por deixarem p2 armazenada na periferia da teia e retornarem para o centro, recuperam p1 e a comem. A distribuição dos estados do caráter na Figura 15 identificou uma ambiguidade na base de Orbiculariae e, dessa forma, não é possível saber em qual dos ramos surgiu a ingestão da primeira ou segunda presa. Entretanto, é possível observar que o transporte de p2 para o centro/refúgio favoreceu a ingestão dessa segunda presa ao longo da evolução.

3.3 Discussão

3.3.1 Tempo de enrolamento da primeira (p1) e da segunda presa (p2)

Segundo Ades (1991), o menor tempo de enrolamento da segunda presa em relação à primeiro seria um indício de que a aranha tem memória de p1. Isso se deve ao fato de que o enrolamento mais rápido de p2 permitiria a aranha retornar mais rapidamente para o centro. Os resultados do presente trabalho não demonstram esse mesmo padrão de observação obtido por Ades (1991) com *A. argentata* e, portanto, para as espécies estudadas não há diferença significativa entre o tempo de enrolamento de p1 e p2. Há sim uma diferença significativa entre as espécies, no que se refere ao tempo de enrolamento da primeira ($p<0.0001$) e da segunda presa ($p<0,0001$).

O enrolamento é um tipo de imobilização na qual a aranha envolve a presa com seda durante o ataque. Segundo Robinson, Mirick e Turner (1969), o enrolamento tem como função permitir que a aranha capture e armazene suas presas de forma mais rápida, assim a aranha fica livre para capturar outras presas. Além disso, segundo os autores, presas que são atacadas por mordidas são mais facilmente perdidas quando outras presas são oferecidas. No decorrer da coleta de dados desse trabalho, observou-se duas espécies (*Dubiaranea* sp. e *B. longinqua*) que perderam a primeira presa quando a capturaram através de mordida.

Segundo Robinson e Robinson (1975) algumas aranhas (duas espécies de *Argiope*) são capazes de discriminar entre diferentes presas, sem terem tido experiência prévia. Dessa forma, elas atacam no primeiro contato por enrolamento um tipo de presa (exemplo: Orthoptera) e por mordida outro tipo (exemplo: Diptera). Presas perigosas que podem causar injuria à aranha, como formigas e vespas, são atacadas por enrolamento.

O tempo de enrolamento pode variar também com o tamanho da presa que a aranha captura. Presas muito pequenas são capturadas diretamente através de mordidas e transportadas pelas quelíceras (ROBINSON; ROBINSON, 1975). No presente trabalho, as presas oferecidas eram da mesma espécie e também do mesmo tamanho da aranha; dessa forma, se fosse observada uma diferença no tempo de enrolamento, possivelmente poderia ser a presença de p1, no centro da teia, um fator importante que poderia causar a interferência no tempo de enrolamento. Além disso, o tempo similar no

enrolamento de p1 e p2 pode ser desencadeado por um sistema gerenciador, que controla a quantidade de seda que a aranha gasta durante o enrolamento, conforme a avaliação que ela faz em determinado contexto. Ou ainda, a aranha pode reconhecer outros fatores como a presença de cleptoparasitas ou abundância de presas próximas à teia, que poderiam interferir no tempo de enrolamento.

A vantagem em empregar um maior tempo no enrolamento de p2 talvez seja para garantir a imobilidade desta presa e evitar que ela fique se mexendo e gerando vibrações na teia, o que poderia atrapalhar a ingestão da primeira presa ou até mesmo a detecção de novas já que a aranha poderia responder a vibração soltando a p1 e ficando em posição de alerta na teia até se habituar a situação. A desvantagem é que, ficando mais tempo na periferia da teia, a aranha ficaria vulnerável à ação dos cleptoparasitas que eventualmente poderiam roubar a presa armazenada no centro/refúgio.

Aranhas que são cleptoparasitadas podem sofrer perda de peso e ter um maior gasto energético com a recolocação de teia em outros lugares, como observado com *Nephila* sp. por Grostal e Walter (1997). A vibração que uma presa "mal enrolada" geraria na teia poderia também interferir na percepção da aranha quando algum cleptoparasita invadisse sua teia.

3.3.2 Armazenamento das presas

Armazenar alimento é componente importante da estratégia adaptativa de muitos animais (VANDER WALL, 1990) e é mais amplamente estudado em mamíferos e aves. Insetos que armazenam alimento normalmente o fazem para alimentar as larvas em um ninho, mas formigas e abelhas podem armazenar alimento para o próprio consumo (VANDER WALL, 1990). Uma das sinapormofias de Araneae é a produção de seda (FOELIX, 1996), o que permite que as aranhas construam armadilhas. As aranhas constroem teias e armazenam suas presas e, diferentemente dos demais animais, elas estocam seu alimento no ambiente construído por elas – a teia –, o que possivelmente facilita a recuperação. Aranhas que constroem teias permanentes, como as do gênero *Nephila*, podem armazenar a presa por dias, diferindo das do gênero *Argiope*, que reconstroem as teias diariamente e, portanto, não armazenam presas além desse período (CRESPIGNY; HERBERSTEIN; ELGAR 2001).

O armazenamento da primeira presa capturada pela aranha geralmente só ocorre quando uma segunda presa cai na teia, isso porque na oferta de apenas uma presa, a aranha, após capturá-la, geralmente inicia sua digestão ou realiza uma autolimpeza antes (ADES, 1991).

O armazenamento de p1 no centro/refúgio da teia se mostrou um comportamento comum entre as aranhas estudadas, exceto em *Z. geniculata* na condição natural. Talvez capturar p2 transportando p1 nos pedipalpos seja uma estratégia para reduzir o risco de ter essa primeira presa roubada por ação de um cleptoparasita. Porém, não foi observado e também não há relato de cleptoparasitas na teia de *Z. geniculata*, mas há em outros cribelados, como em *B. longinqua* (HENAUT, 2000).

A teia de *Z. geniculata*, por ser cribelada, é mais custosa para a aranha quando comparada às construtoras de teia ecribelada e, consequentemente, a captura de presas pode envolver um maior custo (OPELL 1997; KAWAMOTO; JAPYASSÚ, 2008). Dessa forma, pode ser vantajoso se utilizar de mecanismos que minimizem a chance de ter a presa roubada. Transportar p1 para a captura de p2 envolve um custo energético devido ao peso da presa, porém armazenar esta presa no centro para capturar a p2 envolve um custo na formação de redes neurais relacionadas à presa armazenada, que auxiliam a aranha na recuperação dessa presa. Talvez, pelo fato de Uloboridae não possuir veneno (FOELIX, 1996), transportar p1 pode ser um mecanismo de evitar que a presa consiga escapar da teia, já que esta poderia se debater por mais tempo.

Raras vezes *Z. geniculata* armazena p1 no centro e captura p2. O fato de ela transportar p2 para o centro ao invés de armazená-la na periferia poderia ser um indicativo de que *Z. geniculata* não retém na memória a informação de p1. Na otimização desse caráter – armazenamento da segunda presa (Figura 14a) –, todas as outras aranhas orbitelas estudadas armazenaram p2 na periferia. Enrolar e posteriormente armazenar as presas são um comportamento homólogo no grupo e, segundo Barrantes e Eberhard (2007), o enrolamento surgiu a partir do enovelamento da ooteca, que é comum a todas as aranhas. Dessa forma, considerando que na base de Orbiculariae (Figura 14b) ocorre o armazenamento de p2 na periferia, então o comportamento de armazenar presas no refúgio deve ser o estado plesiomórfico, visto que aranhas mais basais ao grupo Orbiculariae fazem isso. Armazenar p2 na periferia, por sua vez, deve ser uma autapomorfia que surgiu com o surgimento da teia orbicular.

Posteriormente, pode ter ocorrido uma reversão na base das famílias construtoras de teia em lençol (Linyphiidae e Theridiidae) para o armazenamento no refúgio.

A diferença no comportamento de armazenar as presas pode ser explicada pela diferença na estrutura da teia. Dentro do grupo de interesse, são feitas três separações quanto à guilda (nicho ocupado pelas aranhas, Uetz et al., 1999): (1) construtoras de teia orbicular (Uloboridae, Araneidae, Tetragnathidae), (2) construtoras de teia em lençol composto por malha plana e irregular (Linyphiidae) e (3) construtoras de teia em lençol irregular tridimensional (Theridiidae). Para Blackledge, Coddington e Gillespie (2003), a diferenciação entre as aranhas construtoras de teia em duas dimensões (agrupamentos 1 e 2) e as de três dimensões (agrupamento 3) pode ter ocorrido graças ao aparecimento das vespas (Sphecidae) especialistas em predar aranhas. Segundo eles, as vespas são as maiores caçadoras de aranhas, sendo as aranhas de teia orbicular suas presas preferidas. As aranhas construtoras de teia 2-D, ao longo da evolução, passaram a construir teias mais irregulares, alterando a área total com a formação de áreas mais densas, como o refúgio, levando a diferenciação e especiação das aranhas construtoras de teia 3-D (BENJAMIM; ZSCHOKKE, 2003). Essa diferenciação teria coincidido com o surgimento das primeiras vespas especialistas em predar aranhas de teia.

Apesar da construção da teia 2-D e 3-D seguirem ainda o mesmo processo de construção nas etapas iniciais (EBERHARD; BARRANTES; MADRIGAL-BRENES, 2008), o comportamento predatório sofreu algumas modificações, sendo uma delas o armazenamento de p2 no refúgio (possível processo de reversão). O fato dos therídiideos capturarem p2 e a transportar e armazenar no refúgio não exclui o indício de memória de p1. Isto seria o produto de uma modificação no comportamento de construção da teia e, possivelmente, no registro mnemônico que a aranha forma do seu contexto geral – a teia.

3.3.3 Presa ingerida primeiro

As aranhas de lençol tendem a comer a segunda presa primeiro. As orbitelas, com exceção de *Z. geniculata*, iniciam a digestão de p1 primeiro porque, antes de chegar a fazer uma escolha entre p1 e p2, elas armazenam p2 na periferia e retornam para o centro e recuperam a p1 armazenada. Em algumas observações no campo em que houve transporte de p2 para o centro da teia, as aranhas orbitelas recuperam p1 e enrolam p1 e p2 juntas.

Quando as aranhas transportam p2 para o centro/refúgio junto de p1, a aranha pode escolher qual das duas presas pode ingerir primeiro. É possível que as aranhas optem por p2 primeiro porque é a presa mais recente, e também p1 já não deve oferecer risco de fugir ou de injúria devido ao maior tempo de ação do veneno. Caso optasse por comer p1 primeiro, a aranha poderia ter a ingestão de p1 interrompida por causa da motilidade de p2 recém capturada. Isso é o que parece acontecer com *Z. geniculata* que, dada a perda da glândula de veneno, emprega muito tempo no enrolamento de suas presas (WENG; BARRANTES; EBERHARD, 2006), porém esse maior tempo no enrolamento é feito no centro da teia quando a aranha retorna da periferia após capturar a presa. Como no delineamento dessa condição natural, a p2 é oferecida antes de a aranha finalizar o enrolamento de p1 no centro, o que acontece é que *Z. geniculata* acaba interrompendo algumas vezes o enrolamento de p2 devido a algum movimento que p1 gera, por ainda não estar totalmente imobilizada. Isso parece incomodar a aranha, já que este não é o comportamento mais usual dessa espécie.

Armazenar presas excedentes na periferia parece ser um indicativo de que as aranhas armazenam na memória informações acerca das presas que capturam, porém não foi observada uma redução no tempo de enrolamento da segunda presa. Tais comportamentos não parecem indicar suficientemente se uma aranha faz ou não uso de memória na captura de suas presas. Porém, no decorrer da descrição do comportamento predatório frente à captura de duas presas, foi demonstrado que todas as aranhas tocam na primeira presa quando retornam ao centro/refúgio. Dessa forma, surge a questão: como essas aranhas se comportariam quando a primeira presa é retirada da teia? A próxima seção aborda esta questão.

SEÇÃO IV

Memória de captura da primeira presa com a captura da segunda presa

Na seção anterior demonstrou-se que as aranhas orbitelas retêm na memória informações acerca das presas que elas capturam. Isso porque as orbitelas (exceto *Z. geniculata*) armazenam as presas excedentes na periferia da teia. Tal armazenamento não acontece com as aranhas construtoras de teia em lençol, o que levanta suspeitas sobre sua capacidade de reter na memória traços da primeira presa.

Ades (1991) demonstrou que quando *Argiope* captura uma presa e esta é retirada da teia, a aranha busca por ela. A busca caracteriza-se pelo deslocamento da aranha sobre a teia realizando sacudidas e tensionamentos dos fios. Este comportamento finaliza quando a aranha encontra a presa roubada. Estas categorias são vistas também quando a ooteca é retirada da teia (observação pessoal) e sob efeito de cleptoparasitas (VOLLRATH, 1979; RYPSTRA, 1981).

Rodriguez e Gamboa (2000) estudaram a memória de captura em três famílias: Araneidae (*Argiope argentata*), Linyphiidae (*Neriene peltata*) e Nephilidae (*Nephila clavipes*). Este trabalho teve como objetivo estudar a existência de memória nessas espécies e também a expressão dessa memória quando as aranhas capturam presas de tamanhos diferentes (pequenas e grandes). O experimento consistiu em oferecer uma presa pequena e uma grande para diferentes espécimes. Após 05 minutos de alimentação, a aranha era perturbada com um diapasão que tocava o dorso do seu abdômen até ela se retrair para o canto da teia. A presa era removida da teia e observava-se o comportamento da aranha. A busca pela presa roubada ocorreu em todas as três espécies e as aranhas buscaram mais tempo as presas grandes, sugerindo que além de reter na memória a informação de ter capturado uma presa, as aranhas podem fazer uma representação do tamanho das presas que elas capturam.

É possível que as aranhas sejam capazes de discriminar também o local de armazenamento de suas presas. Fernandes (2008) demonstraram que espécimes de *A. argentata* que armazenam uma primeira presa no centro da teia e depois uma segunda na periferia, quando submetidos à manipulação experimental de ter essa segunda presa roubada de sua teia buscam por p2 após ingerir p1. Em uma segunda manipulação experimental, a aranha captura uma primeira presa e a ingere completamente. Após o

término dessa primeira presa, uma segunda é oferecida e a aranha a captura e a transporta para o centro. A aranha, então, é atraída para a periferia e durante esse deslocamento a presa é roubada. A aranha busca por essa presa suprimida, porém os pesquisadores observaram que a busca pela presa roubada da periferia é diferente da busca pela presa roubada no centro da teia. Na condição central, a aranha tamborila os palpos e na condição periférica ela executa sacudidas (detecções) com as pernas I. Um fator interessante que deve ser ressaltado nesse trabalho é que a busca não ocorreu em todas as observações, ou seja, foi observada em apenas 14% nas condições periféricas realizadas e 30% na central.

A partir desses dados, é possível questionar se a captura de uma segunda presa pode suplantar também a memória de p1. Isso porque como foi descrito no capítulo anterior *Z. geniculata* não armazena p2 na periferia da teia, que é um comportamento comum nas outras aranhas orbitelas.

Os estudos têm mostrado que as aranhas buscam por suas presas roubadas (ADES, 1989; 1991; RODRIGUES; GAMBOA, 2000; FERNANDES, 2007). Porém, até o momento esses trabalhos foram realizados, em sua maioria, com as aranhas construtoras de teia orbicular que quando capturam mais de uma presa, armazenam essas presas excedentes na periferia da teia. Este comportamento é um indicativo de que as aranhas realmente têm memória (ADES, 1991). Por outro lado, as aranhas construtoras de teia em lençol, frente à captura de duas presas, não apresentam esse mesmo indício, porém quando retornam ao refúgio, após a captura de p2, sempre tocam em p1. Tocar p1 pode ser desencadeado por um mecanismo de memória, e a aranha deveria fazê-lo para averiguar se a presa continua no local onde ela a deixou, ou pode ocorrer acidentalmente. Se esta primeira presa fosse suprimida e as aranhas buscassem por ela, isso indicaria que essas aranhas apesar de não armazenarem p2 na periferia da teia reteriam na memória informações sobre p1.

O objetivo desta seção foi verificar se as aranhas orbitelas e construtoras de teia em lençol buscam pela primeira presa roubada quando uma segunda presa é oferecida. Além disso, na ocorrência de busca pela primeira presa, o objetivo específico deste trabalho foi comparar, entre as diferentes famílias, o comportamento executado durante a busca, bem como o tempo desta. A partir desse conjunto de dados analisou-se a evolução da memória dentro do grupo Orbiculariae.

4.1 Procedimento

Foi realizado um procedimento semelhante ao da seção II, ou seja, ofereceu-se uma primeira presa (p1) à aranha e aguardou-se o tempo de imobilização e um intervalo de 3 a 5 minutos. Uma segunda presa (p2) do mesmo tamanho de p1, foi oferecida na sequência, porém no início da imobilização dessa presa, p1 foi retirada da teia. A presa foi retirada com o auxílio de um cortador de isopor modificado (Figura 16).

Figura16: Cortador de isopor modificado.

Após a remoção, observou-se o comportamento da aranha no retorno ao centro/refúgio. Mediu-se o tempo de enrolamento de p1 e p2, o tempo de pausa (intervalo entre o retorno ao centro e início da busca) e o tempo de busca, em segundos.

Fez-se uma representação gráfica do repertório do comportamento predatório e uma análise comparativa dos tempos de enrolamento de p1 e p2, do tempo de pausa e de busca. Para comparar o tempo de enrolamento de p1 com o de p2, em cada espécie, utilizou-se o teste de Wilcoxon através do Programa Bioestat 3.0 de Ayres et al. (2003). Para a comparação interespecífica foi realizado o teste não-paramétrico Kruskal-Wallis no programa Statística 9.0 da StatSoft. Inc (2010). O teste *a posteriori* de Dunn foi realizado quando os resultados mostraram diferença significativa (*alfa=0.05*) entre as espécies.

Uma análise filogenética, a fim de estudar a evolução da memória expressa no tempo de busca (caráter contínuo), foi feita sobre a filogenia do grupo (GRISWOLD et al., 1999), pelo princípio de parcimônia, através do programa Mesquite 2.0 (MADDISON; MADDISON, 2007).

4.2 Resultados

4.2.1 Repertório comportamental

4.2.2 Família Uloboridae – *Zosis geniculata*

Na seção anterior Controle descreveu-se o comportamento predatório de *Z. geniculata* frente a captura de duas presas e a sua peculiaridade em não armazenar p2 na periferia da teia quando armazena p1 no centro. No presente experimento, após retornar para centro transportando p2, *Z. geniculata* executou o balanço e, ao terminar, passou a presa para as pernas IV e reiniciou o enrolamento no centro da teia (Figura 17). *Zosis geniculata* não buscou por p1 roubada. E mesmo após ingerir a p2 por completo e desprezar o resto da presa, ela apenas executou alguns balanços e ficou em posição de repouso (n=05 observações livres).

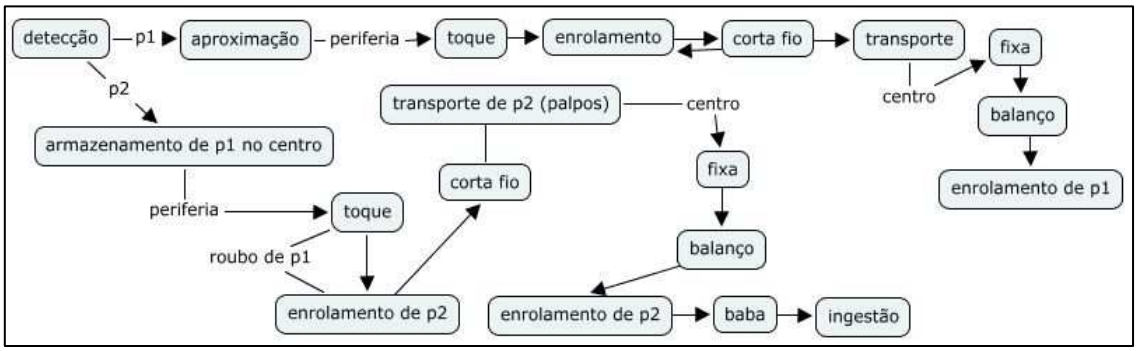

Figura 17: Fluxograma de *Z. geniculata* – condição I.

4.2.3 Família Araneidae – *Metazygia gregalis*

Após armazenar p2 na periferia da teia, a aranha retornou para o centro, fixou a presa, realizou uma pausa e iniciou a busca (Figura 18). A busca foi caracterizada pela execução de sacudidas dos fios (detecção) e giros no centro da teia.

Além da detecção e dos giros, também se observou a categoria sondagem rotatória. A sondagem rotatória ocorre através dos movimentos rotativos do primeiro par de pernas estendido (WHITEHOUSE, 1986), mas também já foi descrito o uso do segundo par (SILVEIRA, 2009). A rotação de ambas as pernas (perna I) pode ocorrer de forma simultânea ou alternada, além disso, o ritmo e a frequência também pode variar (SILVEIRA, 2009).

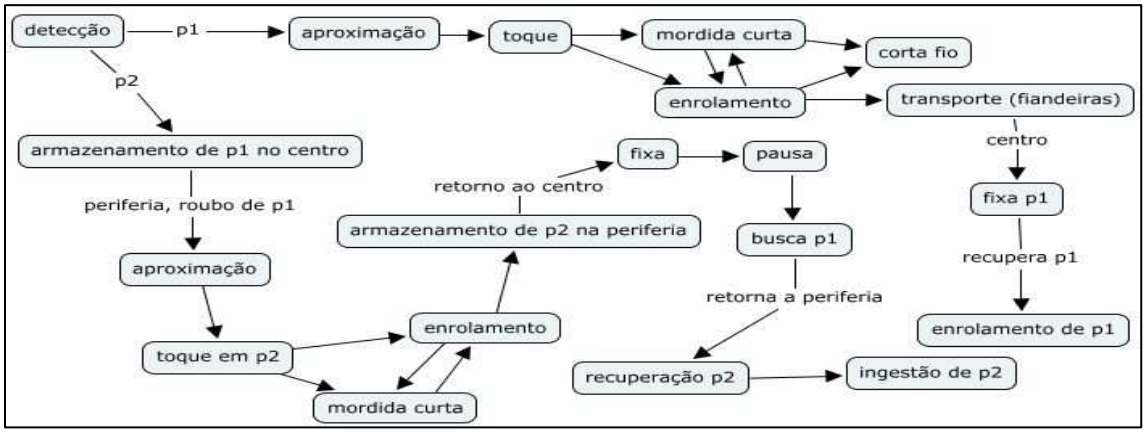

Figura 18: Fluxograma de *M. gregalis* – condição I.

4.2.4 **Família Tetragnathidae – *Leucauge sp.***

Como a *M. gregalis*, esta espécie após armazenar p2 na periferia e retornar para o centro da teia, faz uma pausa e inicia a busca também realizando sacudidas/detecções e giros no centro da teia (Figura 19). Também foi observada a execução de sondagem rotatória em alguns indivíduos. A busca foi intercalada, em algumas observações, com o deslocamento da aranha até a periferia onde p2 ficou armazenada. Neste deslocamento também observado em *M. gregalis*, a aranha apenas tocou em p2 e retornou para o centro.

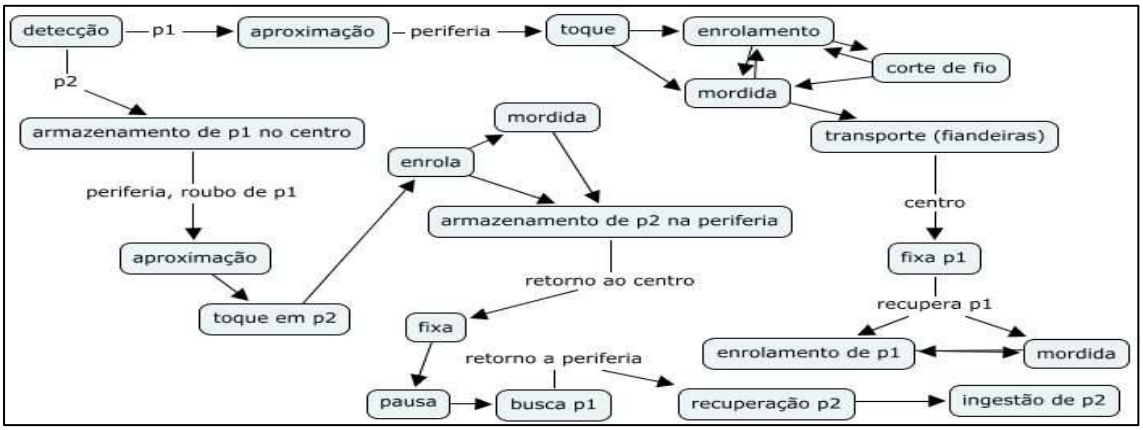

Figura 19: Fluxograma de *Leucauge* sp. – condição I.

4.2.5 Família Linyphiidae – *Dubiaranea* sp.

Esta espécie é construtora de teia em lençol, e como descrito na seção anterior ela não armazena p2 na periferia da teia. No presente experimento, retorno ao centro, após capturar p2 (e transportá-la consigo), a aranha fixou p2 à teia e fez uma pausa (em 40% das observações), e iniciou a busca por p1. Algumas aranhas iniciaram a busca por p1 sem fazer a pausa (Figura 20). Na busca, a aranha apenas faz detecções e giros no

centro, podendo também intercalar com alguns toques em p2. A sondagem rotatória foi observada em alguns indivíduos.

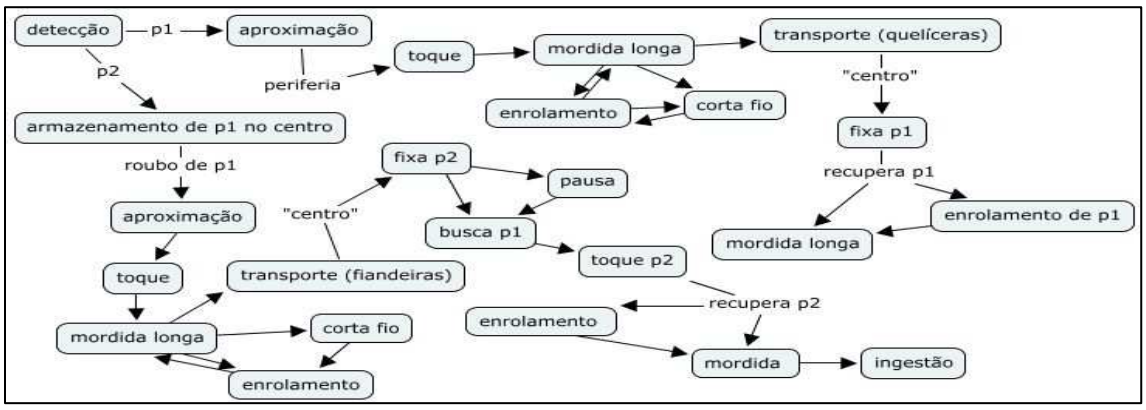

Figura 20: Fluxograma de *Dubiaranea* sp. – condição I.

4.2.6 Família Theridiidae

- Latrodectus geometricus

Esta espécie também transporta p2 para o refúgio. No refúgio, ela fixou p2 e fez uma pausa (em 50% das observações) ou iniciou a busca imediatamente (Figura 21). Na busca, a aranha se desloca no refúgio fazendo detecções e giros, podendo também intercalar com alguns toques em p2.

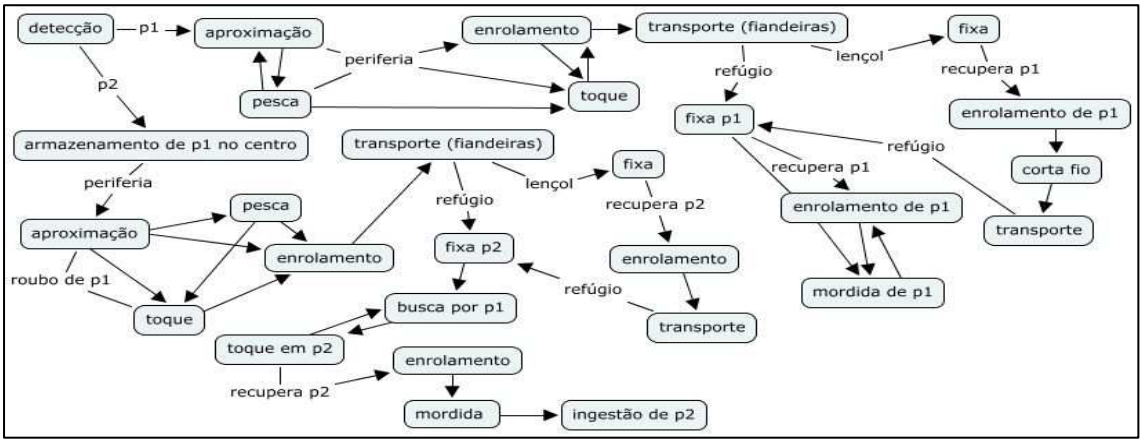

Figura 21: Fluxograma de *L. geometricus* – condição I.

- Parasteatoda tepidariorum

Com comportamento muito semelhante ao de *L. geometricus*, esta espécie fixou p2 após o retorno ao centro e fez uma pausa (em 30% das observações) ou iniciou a busca (Figura 22). A busca caracterizou-se por detecções, giros e deslocamento no

refúgio da teia, sendo intercalada também com toques em p2. A sondagem rotatória foi observada em apenas alguns indivíduos tanto nesta espécie quanto em *L. geometricus*.

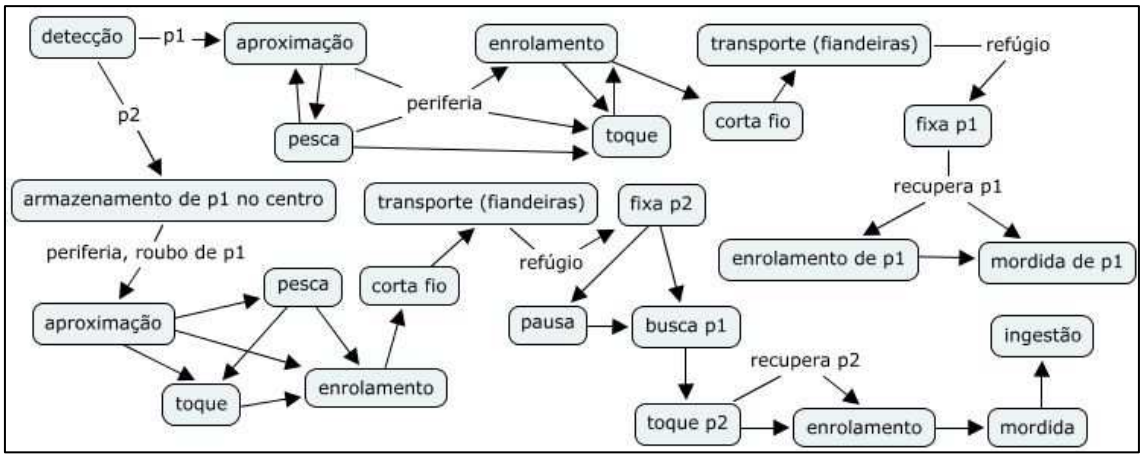

Figura 22: Fluxograma de *P. tepidariorum* – condição I.

4.2.7 Família Desidae – *Badumna longinqua*

Nesta condição experimental foram observados apenas 04 indivíduos. Após capturar p2 e transportá-la para o refúgio, a aranha soltou a p2 na teia, podendo ter fixado fios ou não, e iniciou a busca sem fazer pausa (Figura 23). A busca caracterizou-se pelo deslocamento da aranha no refúgio com detecções e giros.

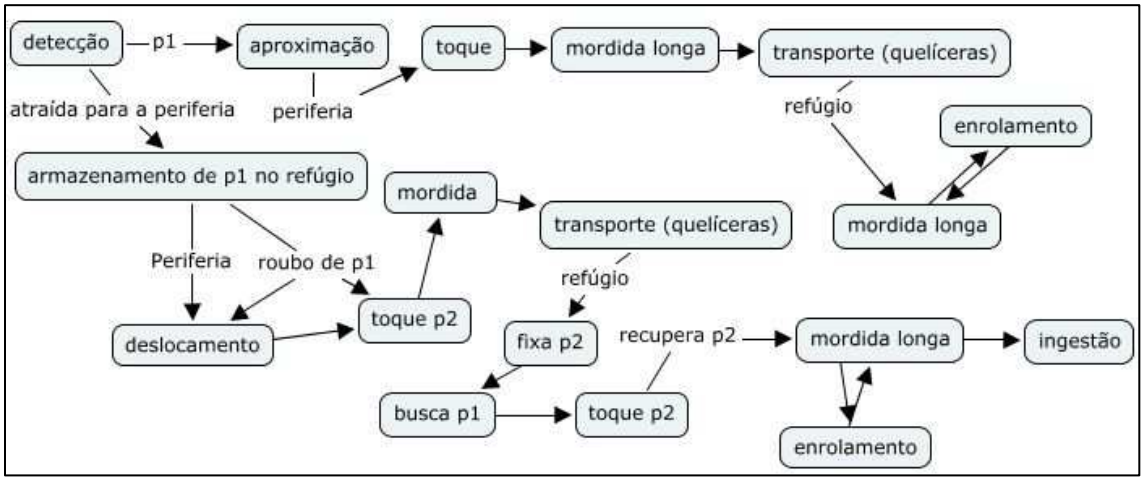

Figura 23: Fluxograma de *B. longinqua* – condição I.

4.2.8 Observações gerais das Sequências predatórias

A busca foi observada em todas as espécies estudadas (exceto em *Z. geniculata*), e caracterizou-se pela execução da categoria detecta (sacudida). A partir das detecções, outros estados dessa categoria foram observados durante a busca (Figura 24). As aranhas orbitelas com fio viscoso realizaram giros e as aranhas de lençol se deslocaram

pelo refúgio. A categoria sondagem rotatória não foi observada em todos os surtos de busca, porém foi observada em todas as espécies, exceto *B. longinqua*.

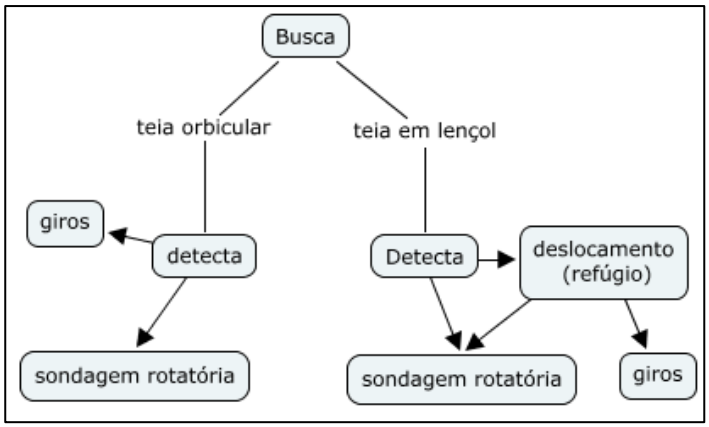

Figura 24: Estados alternativos do comportamento de busca.

4.2.9 Análise Comparativa

Não há diferença significativa entre o tempo de enrolamento da primeira e da segunda presa em nenhuma das espécies estudadas (Figura 25). Há diferença significativa entre as espécies tanto no tempo de enrolamento de p1 (H=34.554, $p<0.0001$) quanto no tempo de enrolamento de p2 (H=23.747, $p<0.0001$).

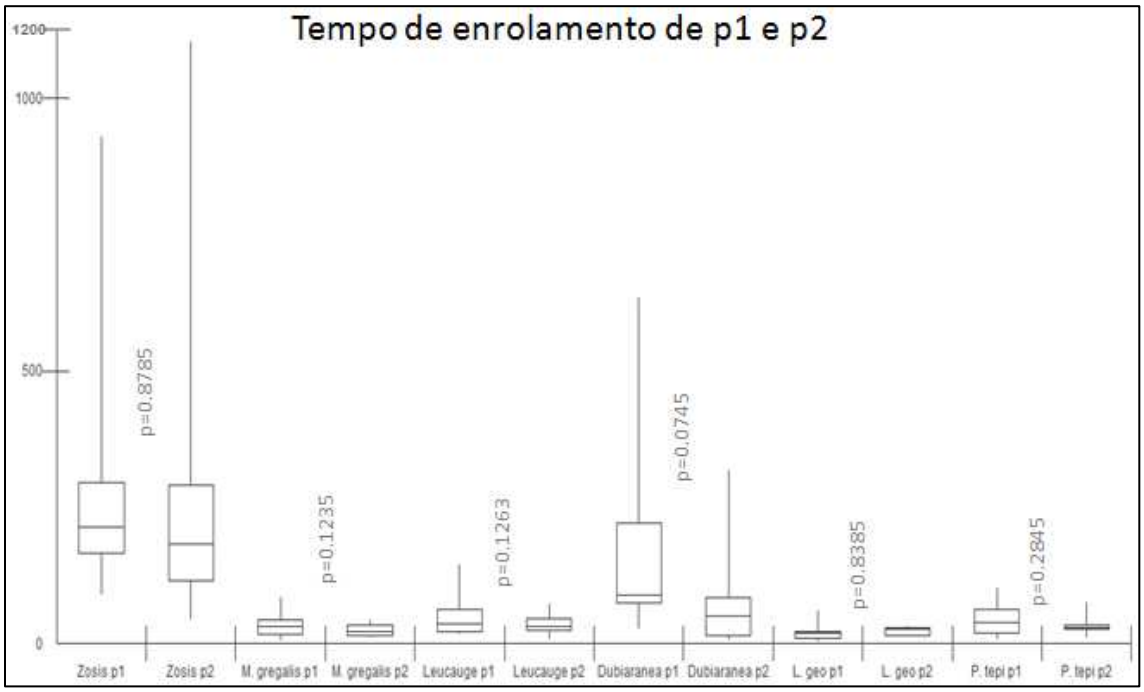

Figura 25: Boxplot do tempo de enrolamento de p1 e p2. A linha horizontal dentro de retângulo indica a mediana e o retângulo o desvio padrão.

O tempo em pausa se mostrou bastante variado tanto de cada espécie, não havendo diferença significativa de sua duração entre as espécies estudadas (Kruskal-Wallis H=4.2710, p=0.3706; Figura 26). As espécies *Z. geniculata* e *B. longinqua* não estão na figura porque não realizaram a pausa como as demais espécies.

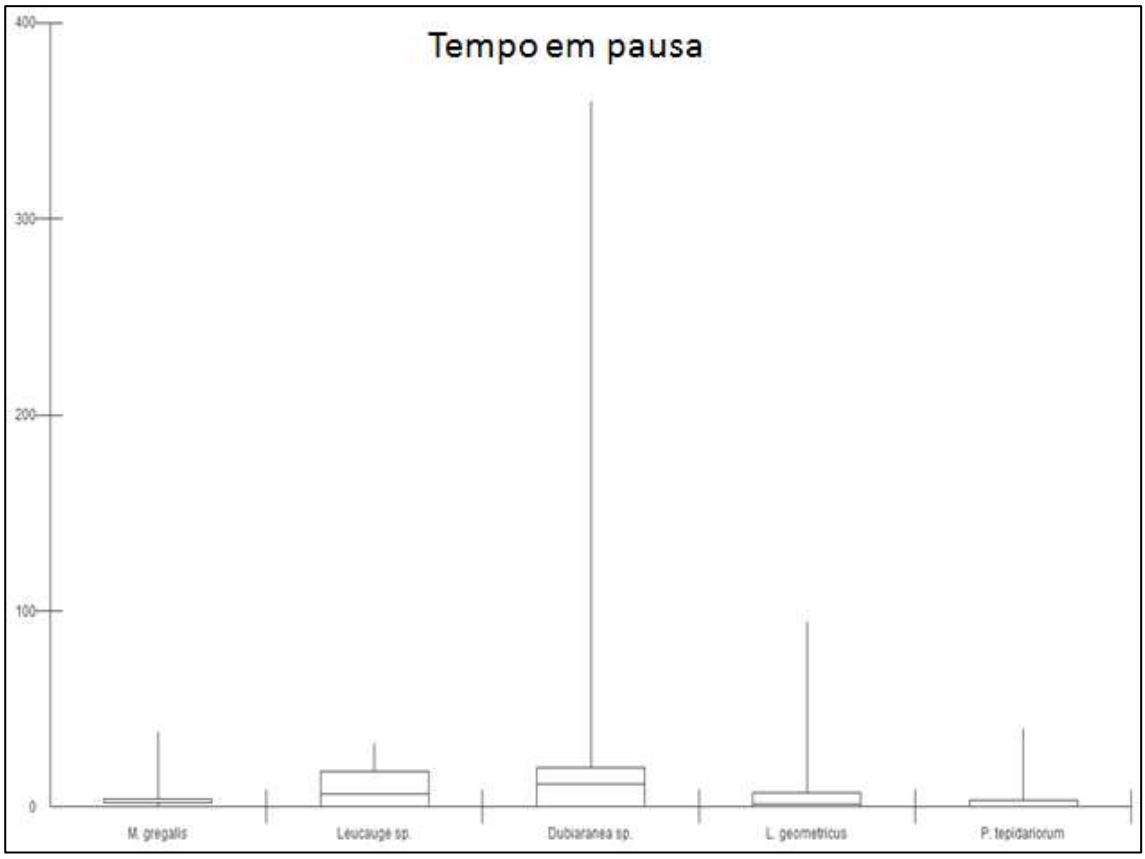

Figura 26: Boxplot do tempo de pausa. A linha horizontal dentro de retângulo indica a mediana e o retângulo o desvio padrão.

Há diferença significativa entre as espécies no que se refere ao tempo de busca (Kruskal-Wallis H=21.2606 $p<0.0007$; Figura 27). O teste *a posteriori* de Dunn mostrou diferença entre *M. gregalis* e *Dubiaranea* sp. ($p<0.0038$) e entre *M. gregalis* e *P. tepidariorum* ($p<0.0028$). *Zosis geniculata* não foi analisada pelo fato de não realizar busca. A espécie que empregou mais tempo na busca foi *M.* gregalis (70±20 segundos) e as que buscaram menos tempo foram *Dubiaranea* sp.(20.5±10.7s) e *P. tepidariorum* (20±11.3s). O tempo de busca de cada indivíduo se encontra no apêndice B.

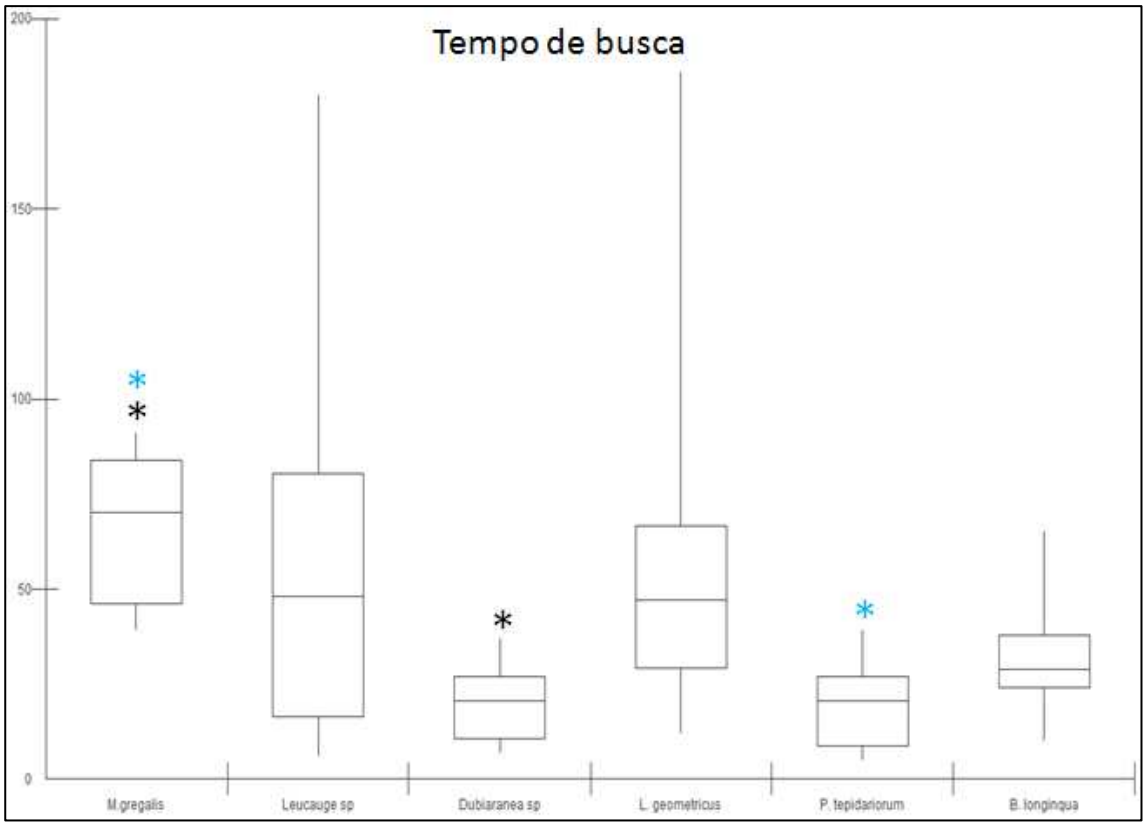

Figura 27: Boxplot do tempo de busca. A linha horizontal dentro de retângulo indica a mediana e o retângulo o desvio padrão. Os asteriscos mostram entre quais espécies há diferença significativa.

4.2.10 Análise Filogenética

Apenas *Z. geniculata* não buscou por p1 roubada na oferta de p2 (Figura 28). A reconstrução filogenética da ocorrência de busca nas espécies estudadas sugere que *Z. geniculata* perdeu esse caráter. A reconstrução dos valores referentes ao tempo de busca (caráter contínuo, Figura 29) na filogenia do grupo Orbiculariae mostra que há uma diminuição do tempo da base de Araneidae, representada neste trabalho pela espécie *M. gregalis* até a base da família mais derivada Theridiidae (representada pelas espécies *L. geometricus* e *P. tepidariorum*), passando por Tetragnathidae (representada por *Dubiaranea* sp.). A diminuição ocorre dentro da superfamília Araneoidea. Com base nesse cladograma, nota-se também que as aranhas orbitelas de fio viscoso buscam mais tempo por p1 roubada do que as aranhas de teia em lençol.

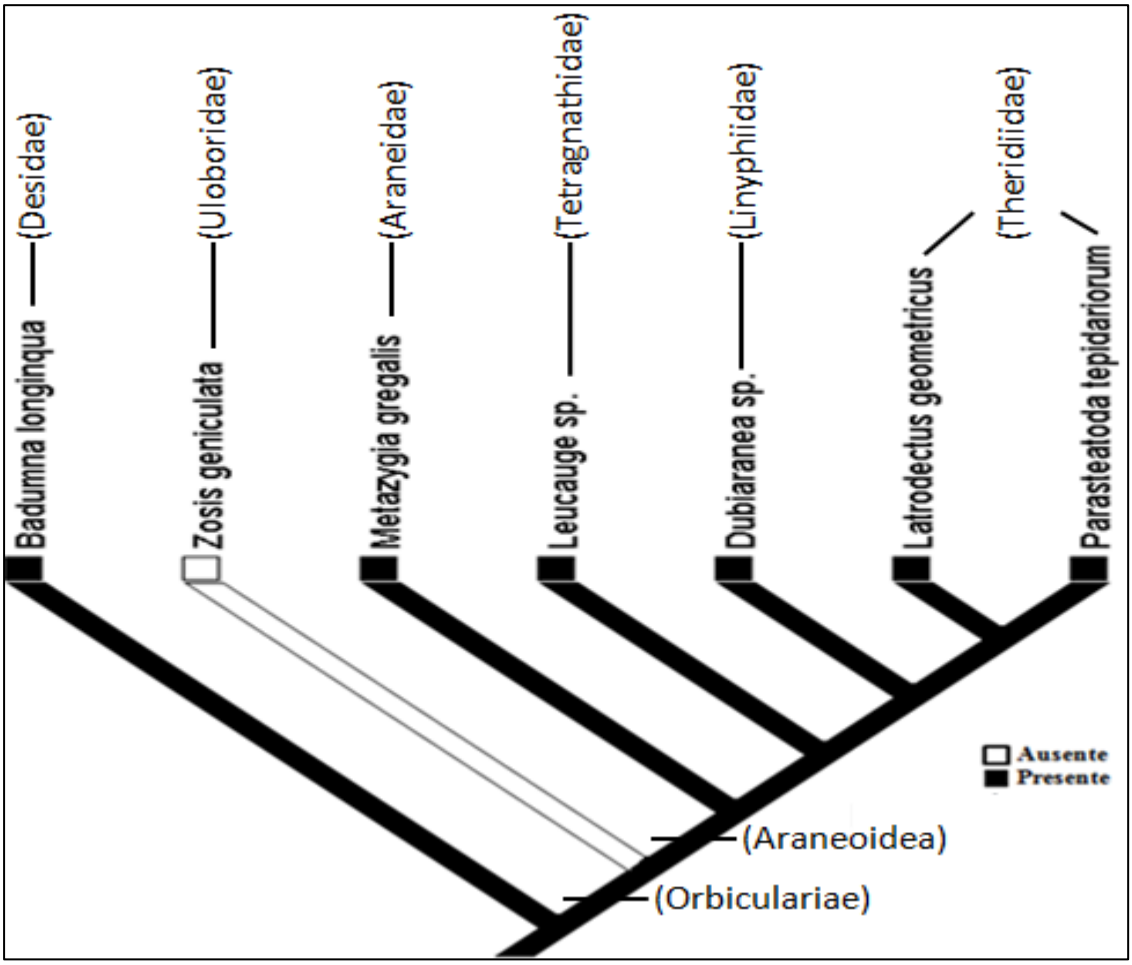

Figura 28: Cladograma do Grupo Orbiculariae – Otimização da ocorrência de busca.

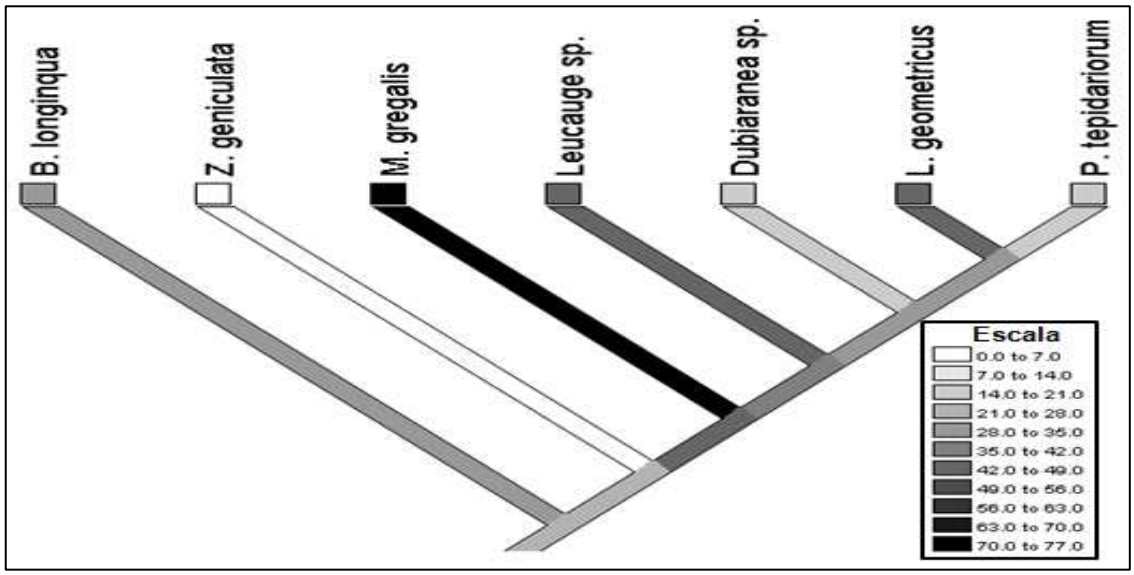

Figura 29: Cladograma do grupo Orbiculariae – Otimização do tempo de busca.

4.3 Discussão

4.3.1 Categorias utilizadas durante a busca

A busca por p1 roubada após a oferta de uma segunda presa foi observada em todas as espécies, exceto em *Z. geniculata*. A busca, nas demais orbitelas, caracterizou-se pela execução da categoria de detecta e ocasionalmente por giros. Nas aranhas de lençol a busca foi caracterizada por detecções e ocasionalmente por deslocamentos e giros. A detecção caracteriza-se pelo tensionamento dos fios com a região do tarso das pernas anteriores (ROBINSON, 1969). No giro, a aranha se movimenta ao redor do centro ou refúgio da teia podendo girar até 360 graus. Enquanto gira na teia, a aranha realiza o detecta. O mesmo ocorre durante o deslocamento.

As categorias observadas neste trabalho como estando associadas à categoria busca também foram descritas em outros trabalhos (ADES, 1989,1991; RODRIGUEZ; GAMBOA, 2000; FERNADES, 2007), porém a categoria sondagem rotatória, observada em apenas alguns episódios de busca e executada por todas as espécies que buscaram, não tinha sido descrita na literatura, no contexto de busca, até o momento.

Na sondagem rotatória as aranhas movimentam as pernas anteriores, principalmente a perna I. Esta categoria foi inicialmente descrita no comportamento predatório das aranhas cleptoparasitas, principalmente as da subfamília Argyrodinae (WHITEHOUSE, 1986), e parece estar relacionada a um comportamento investigativo para localizar fios e captar as vibrações da teia hospedeira (SILVEIRA, 2008). No contexto da busca esta categoria também parece estar associada a um comportamento investigativo, relacionado à localização do fio de suspensão no qual a presa armazenada fica em contato com a teia. A sondagem aparece seguida do detecta em aranhas orbitelas e de lençol, porém nestas últimas essa categoria também ocorre durante o deslocamento da aranha no refúgio. Em *B. longinqua* a sondagem rotatória não foi observada, provavelmente porque a aranha, ao enrolar a presa, não a suspende na teia com apenas um fio (semelhante a um pêndulo), como fazem as demais espécies. Ao invés disso, ela enrola a presa atando-a diretamente sobre lençol. Dessa forma, a sondagem parece estar associada ao comportamento que a aranha executa de armazenar a presa, deixando-a pendurada.

4.3.2 Homologia

A busca poderia ser considerada uma homologia? Para que tal hipótese seja sugerida, é necessário se ater aos critérios de homologia (WENZEL, 1992), possivelmente ela descende de um ancestral comum sendo, portanto, homóloga no grupo Orbiculariae. O critério de **posição** refere-se à ordem dentro da qual uma sequência comportamental é executada – a busca ocorre, em todas as espécies, após o retorno da aranha ao centro/refúgio.

O critério de similaridade de **forma** refere-se à coreografia do comportamento, ou seja, aos movimentos executados no espaço e no tempo, ao desenho da ação – na busca, todas as aranhas se utilizam principalmente da categoria detecta ou sacudida, que consiste no tensionamento dos fios da teia através do flexionando das pernas I e II. A possível **função** do comportamento de busca, que ocorre após o roubo de uma presa capturada, deve ser a de tentar recuperar a presa. Para isso a aranha busca por essa presa, percorrendo o ambiente no qual sua presa foi anteriormente guardada, para ser consumida em um momento futuro. Esse mesmo argumento pode ser considerado como um critério de similaridade especial de motivação. Dado então que o comportamento de busca atende a tais critérios, podemos sugerir homologia deste comportamento em todas as espécies em que ocorre. Um teste desta hipótese de homologia é a coerência dentro de uma filogenia (de PINNA, 1991). Dado que esta categoria passa por este teste, na medida em que se pode detectar um ancestral comum a todas as execuções atuais de busca (figura 28), pode-se finalmente afirmar a existência de homologia.

Sendo a busca homóloga dentro do grupo estudado, o fato de *Z. geniculata* não ter buscado por p1 roubada indica que esta espécie perdeu esse caráter (comportamento), ao longo da evolução, já que o ancestral expressa a busca pela presa roubada. Porém, *Z. geniculata* busca por p1 roubada quando ela não captura uma segunda presa (Seção IV deste trabalho). Desta forma não se pode dizer que a busca foi perdida nesta espécie, e sim que a busca não foi expressa nesta condição.

A busca pode não ter sido expressa em *Z. geniculata*, neste contexto, devido à captura da segunda presa. Z*osis geniculata* imobiliza suas presas através do enrolamento e, por não ter veneno, gasta um maior tempo nesta imobilização (WENG; BARRANTES; EBERHARD, 2006). O tempo que *Z. geniculata* emprega no enrolamento chega a ser seis vezes maior que o tempo que as demais orbitelas

empregam para executar o mesmo comportamento. É provável que este elevado tempo de imobilização da segunda presa seja suficiente para suprimir a memória de p1 em *Z. geniculata* (ver abaixo).

4.3.3 Memória operacional

A ocorrência de memória neste contexto predatório permite inferir que a memória empregada é a operacional (ADES, 1991; FERNANDES 2007; SHETTLEWORTH, 2010 p.237). Isso porque a busca se assemelha à realização de uma tarefa em curso. Durante a execução de uma tarefa, o animal deve reter na memória, até a conclusão da tarefa, informações que ele extrai (HONIG, 1978; XAVIER, 1993; SANTOS, 1999; CAMPOS; SAITO, 1999). Quando a aranha captura uma presa, ela retém na memória a informação de ter capturado e armazenado esta presa. A memória operacional permite que a aranha recupere o item alimentar estocado. Quando a aranha retorna ao local onde armazenou a presa e a presa não é localizada, é a memória que elicia o comportamento de busca. O mesmo ocorre com as aves, principalmente da família Paridae, que estocam sementes e também se utilizam da memória operacional espacial para recuperar os itens alimentares. Aves, assim como os ratos no labirinto aquático de Morris, se utilizam de informações espacialmente distribuídas para recuperar as sementes no primeiro caso, ou alcançar uma plataforma submersa no segundo (CLAYTON; KREBS, 1995; KREBS et al., 1989).

Outra característica da memória operacional é o tempo de manutenção da informação. O tempo de manutenção da informação na memória operacional depende da relevância (por exemplo, presas maiores que são memorizadas por mais tempo) e não necessariamente da passagem do tempo (XAVIER, 1993, OLTON; BECKER; HANDELMAN[6], 1979, apud CAMPOS E SAITO, 1999). Porém, estudos mostram que o aumento no intervalo de retenção, ou o atraso na apresentação dos estímulos de escolha diminui, a porcentagem dos acertos (WRIGTH, 1972; OLSON et al.1995). Tais trabalhos dão força à interpretação do presente trabalho de que *Z. geniculata* apresenta memória, e que apenas não expressa o comportamento de busca em função do elevado intervalo de retenção que seria necessário para a manifestação de sua memória. *Zosis geniculata* emprega um tempo muito elevado no enrolamento de p2, tempo este que

[6] Olton, D.S.; Becker, J.T e Handlemann, G.E. 1979. Hippocampus, space and memory. Behavioral and Brain Sciences, 2:313-365.

pode ser suficiente para a suplantação da memória de p1. Um resultado semelhante Fernandes (2007) que observaram que apenas 14% das aranhas submetidas a um experimento de roubo da segunda presa, capturada e armazenada na periferia da teia, buscaram por essa presa roubada. Neste caso o tempo gasto na ingestão de p1 pode ter sido suficiente para suplantar a memória de p2 e ter causado o esquecimento dessa presa, o que explicaria o fato de as aranhas não terem buscado a segunda presa.

4.3.4 Araneoidea

As aranhas orbitelas ecribeladas e as construtoras de teia em lençol pertencem à superfamília Araneoidea. As primeiras armazenam p2 na periferia da teia, e este comportamento por si só é um indicativo de que a aranha tem uma memória referente à p1 (ADES, 1991). As aranhas de lençol, por sua vez, transportam para o refúgio da teia todas as presas que elas capturam. Porém, quando a p1 é retirada da teia a aranha busca por essa presa, mesmo após capturar p2. Independente do tipo de teia, os resultados sugerem que as aranhas possuem um sistema de processamento de informação que as permite otimizar seu comportamento. Comparando esses dois grupos principais de construtoras de teias, é possível observar diferenças quanto à execução da busca (descrita no início da discussão) e quanto ao tempo que as aranhas empregam nessa busca. As orbitelas de fio viscoso buscam significativamente por mais tempo quando comparadas as aranhas de lençol. Esse maior tempo pode estar relacionado com o local onde as aranhas armazenam a segunda presa. Isso porque como as orbitelas armazenam p2 fora do centro, a presença de p2 parece não interferir na busca como ocorre com as aranhas de teia, que sempre tocam em p2 durante a busca.

A diminuição do tempo de busca da base de Araneoidea até a base de Theridiidae na reconstrução filogenética sugere que, ao longo da evolução, as espécies foram reduzindo o tempo gasto na busca por uma presa roubada quando uma segunda é oferecida. Reduzir a busca nesse contexto parece ser vantajoso, principalmente quando a aranha sofre uma pressão com a presença de cleptoparasitas. Isso porque para buscar por p1 a aranha precisa armazenar p2 e, dessa forma, os cleptoparasitas poderiam roubar também essa segunda presa.

A presença de cleptoparasitas na teia também parece interferir no comportamento da aranha. Isso porque no decorrer da coleta de dados no campo, foi possível observar que as espécies *P. audax*, *M. nigrichelis* e *Leucauge* sp. transportaram

a p2 para o centro da teia quando os cleptoparasitas estavam em suas teias. Este comportamento é comum em *Nephila* sp. (Nephilidae) que são aranhas construtoras de teias orbiculares relativamente grandes, mas diferentemente dos araneídeos, as teias são permanentes. Estas aranhas não armazenam as presas excedentes na periferia da teia, ao invés disso sempre as transportam para o centro da teia (CRESPIGNY; HERBERSTEIN; ELGAR, 2001; ROBINSON; MIRICK; TURNER, 1969). Os cleptoparasitas são frequentemente encontrados nas teias de *Nephila* (ROBINSON; MIRICK; TURNER, 1969; AGNARSSON, 2003) e é possível que a relação cleptoparasita/hospedeira tenha selecionado o comportamento descrito.

As diferentes estruturas da teia e o local onde as aranhas armazenam as presas excedentes parecem ter uma influência sobre o tempo que elas empregam na busca por p1 roubada. Talvez com a captura de apenas uma presa e a posterior retirada dessa presa da teia seja possível observar um comportamento que expresse a memória com menos interferências e, dessa forma, será possível reconstruir a história evolutiva da memória nessas aranhas. A próxima seção abordará essa suposição.

SEÇÃO V

Memória de captura da primeira presa

Segundo Vollrath e Selden (2007), uma das principais funções e utilização da seda era para a proteção do corpo do animal contra dessecação e radiação, assim como dos ovos e dos filhotes. Kaston (1964) sugere que as Archearaneads (aranhas pertencentes ao grupo ancestral de Araneae) eram predadas por vertebrados e tinham hábito fossorial. Para escapar dos predadores elas se escondiam em buracos e acredita-se que por serem também predadas por vespas, as aranhas passaram a usar a seda para tampar os buracos, impedindo o acesso ao refúgio. Essa estrutura, mantida até hoje em algumas aranhas migalomorfas (algumas conhecidas como caranguejeiras), é chamada de trap-door. Esta proteção sobre o refúgio pode ter adquirido outra função: a captura de presas. Isso porque, quando a aranha saia para caçar, acredita-se que fios guia eram utilizados para orientar a aranha do refúgio à parte externa, podendo então estes fios externos, ao acaso, ter retido presas cursoriais.

Coyle (1986) levantou a hipótese de que as tiras de sedas, construídas ao redor do buraco inicialmente para orientação e, posteriormente, cooptadas para a detecção de presas, teriam originado os lençóis de captura, estrutura construída por várias espécies de migalomorfas. Porém, Huffenbaecher (2008) através do estudo da evolução dos padrões de teia em migalomorfas refutaram tal hipótese, demonstrando que as tiras de seda não estão correlacionadas com o lençol de captura. Apesar da teia das migalomorfas aparentemente ter uma função de detecção e não de captura, ao longo da evolução do grupo a malha de seda se diversificou e originou as diversas armadilhas observadas atualmente.

As aranhas araneomorfas (grupo-irmão de mygalomorphae) são as mais abundantes e apresentam uma maior diversidade de tipos de teia. As araneomorfas mais basais constroem lençois de seda sob rochas e barrancos (SHEAR, 1969). As aranhas haplóginas (grupo-irmão das enteléginas) podem construir refúgios de seda inseridos em cavidades com poucos fios radiais saindo da borda (Segestridae, FOELIX, 1996), lençol emaranhado (Sicariidae, KNIGHT; VOLLRATH, 2002) ou até mesmo lençol com fios âncora e sapata adesiva (Pholcidae, JAPYASSÚ; MACAGNAN, 2004). Entre as enteléginas com cribelo dividido, a maioria das teias tem o formato de lençol:

Agelenidae constrói um lençol com um refúgio tubular (FOELIX, 1996; BARRANTES; EBERHARD, 2007); Desidae (*B. longinqua*) constrói um lençol a partir de folhas em árvores que pode ser do tipo bidimensional e aéreo, ou pode ser um lençol bi e tridimensional aderido ao tronco de *Eucaliptus* sp. (PENNA-GONÇALVES *et al*., *in prep.*).

A teia orbicular provavelmente surgiu a partir de um lençol no ancestral do grupo Orbiculariae, uma aranha cribelada (VIERA et al., 2007; EBERHARD, 1990). O cribelo é um conjunto de fiandeiras modificadas que produz um fio seco (OPELL, 1999). Esse fio seco com aspecto algodoado confere uma menor extensibilidade quando comparado ao fio viscoso produzido pelas aranhas da superfamília Araneoidea do grupo Orbiculariae (KÖLHER; VOLLRATH, 1995). O aspecto do fio pode ocasionar diferenças no comportamento predatório (PENNA-GONÇALVES; GARCIA; JAPYASSÚ, 2008). O grupo Orbiculariae, como foi citado anteriormente, tem como principal sinapormofia a construção da teia orbicular, porém, ao longo da evolução, o padrão orbicular sofreu modificações e hoje se observa uma grande diversidade de teias (Figura 02 – seção I).

As aranhas evoluíram em condições de privação alimentar (RIECHERT; LUCZAK, 1982). Se de fato o armazenamento de alimento, surgiu em "resposta à escassez temporária de alimento ou déficit causado por duas variáveis: disponibilidade de comida e demanda energética" (VANDER WALL, 1990, p.43), nas aranhas o processo de captura de mais de um item alimentar, e consequentemente o armazenamento do excedente, parece ter sido adaptativo.

Como demonstrado na seção anterior, as aranhas armazenam na memória informações referentes às presas que elas capturam. Isso porque, quando a presa armazenada na teia é removida, as aranhas buscam por essa presa realizando sacudidaes (detecções) e deslocamentos. Porém, a representação mnemônica da primeira presa em *Z. geniculata* parece sofrer uma supressão quando a aranha captura uma segunda presa. Essa diferença na expressão da memória pode ser um indicativo de que o processamento da informação no sistema nervoso das aranhas deve ter sofrido pressões seletivas diferenciadas.

O objetivo dessa seção experimental foi comparar o comportamento de busca, sem a interferência de uma segunda presa e verificar se as modificações nas teias ao longo da evolução resultaram em diferenças no comportamento de busca.

5.1 Procedimento

Foi oferecida uma primeira presa (p1) à aranha e após a imobilização dela e um intervalo de 3 a 5 minutos, foi gerada uma vibração para atrair a aranha à periferia da teia, simulando a queda de uma segunda presa. A vibração foi gerada com o auxílio de uma pinça anatômica metálica de 12 cm. No deslocamento da aranha até a direção da vibração, foi realizado o roubo de p1 (mesmo método da seção anterior).

Nas teias orbitelas verticais, a vibração foi gerada em um raio em um ponto médio entre o centro da teia e a última espira da região inferior da teia. Nas teias horizontais, a vibração foi gerada na direção na qual a aranha estava posicionada antes do início do experimento. Na teia de lençol da *Dubiaranea* sp., a vibração também foi gerada de acordo com a posição da aranha na teia. Na teia de lençol tridimensional, a vibração foi gerada em um fio âncora da região mais próxima da abertura da caixa. Na teia de lençol de *B. longinqua*, a vibração foi gerada na parte inferior da teia e perpendicular ao refúgio (semelhante ao procedimento da teia orbicular vertical).

Nesta condição experimental, observou-se o comportamento da aranha no retorno ao centro e mediu-se o tempo de enrolamento de p1, tempo de pausa e tempo de busca em segundos.

Fez-se uma representação gráfica do repertório do comportamento predatório e uma análise comparativa do tempo de pausa e de busca. Comparou-se o tempo de pausa e de busca com os tempos obtidos na manipulação experimental apresentada na seção anterior. Para isso, utilizou-se o teste não-paramétrico ANOVA Kruskal-Wallis no programa Statística versão 9 da StatSoft. Inc (2010). O teste *a posteriori* de Dunn foi realizado quando os resultados mostraram diferença significativa (*alfa=0.05*) entre as espécies. A análise filogenética do tempo de busca foi feita através do princípio de parcimônia no programa Mesquite 2.0 (MADDISON; MADDISON, 2007).

5.2 Resultados

5.2.1 Repertório comportamental

5.2.2 Família Uloboridae – *Zosis geniculata*

Z. geniculata, após retornar para o centro da teia depois de ter sido atraída para a periferia da teia, fez um balanço (média 33.5±22.8 segundos), uma pausa (90% das observações) e iniciou a busca (Figura 30). A busca caracterizou-se pelo tensionamento dos fios através de balanços longos (tensionamento do fio com os quatro pares de pernas), sacudidas (detecções), trancos (brusco chacoalho da teia através do tensionamento do fio com os dois pares anteriores de pernas) e giros lentos de até 360°.

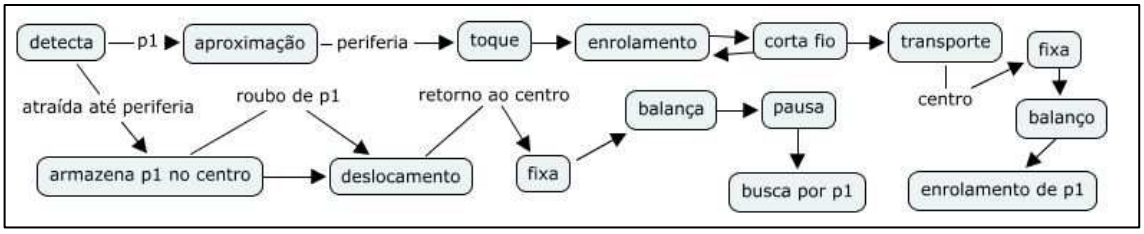

Figura 30: Fluxograma de *Z. geniculata* – condição II.

5.2.3 Família Araneidae – *Metazygia gregalis*

Diferente de *Z. geniculata*, após retornar para o centro, *M. gregalis* fez uma pausa e iniciou a busca (Figura 31). A busca caracterizou-se pela realização de detecções e giros no centro, sendo mais acentuada na região inferior da teia. Foi observada em alguns indivíduos a realização de sondagem rotatória e, eventualmente, se observou o deslocamento até o fio de quadro.

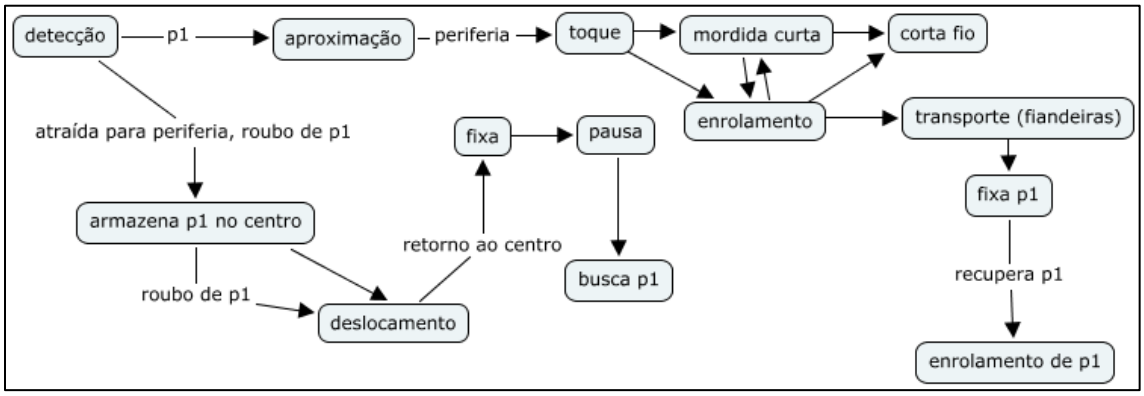

Figura 31: Fluxograma de *M. gregalis* – condição II.

5.2.4 Família Tetragnathidae – *Leucauge sp.*

Após retornar para o centro da teia, *Leucauge* sp., semelhante a *M. gregalis*, fez uma pausa (90% das observações) e iniciou a busca realizando detecções e giros na teia (Figura 32). Eventualmente, observou-se um deslocamento até o fio de quadro e a sondagem rotatória.

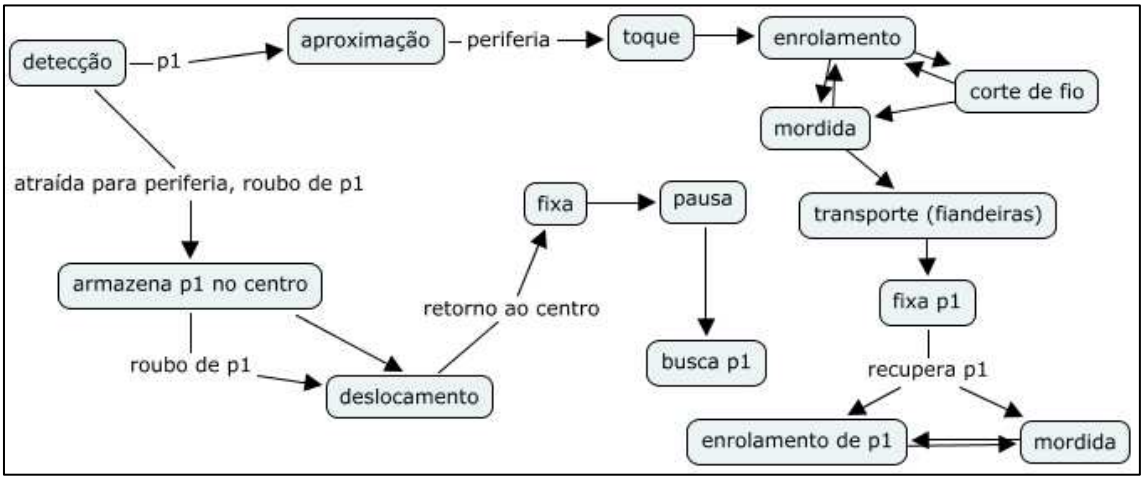

Figura 32: Fluxograma de *Leucauge* sp. – condição II.

5.2.5 Família Linyphiidae – *Dubiaranea* sp.

Após retornar ao refúgio da teia, *Dubiaranea* sp. fez uma pausa (60% das observações) e iniciou a busca (Figura 33). A busca caracterizou-se pelo deslocamento da aranha por todo o lençol, realizando detecções e giros. Em alguns indivíduos observou-se a sondagem rotatória.

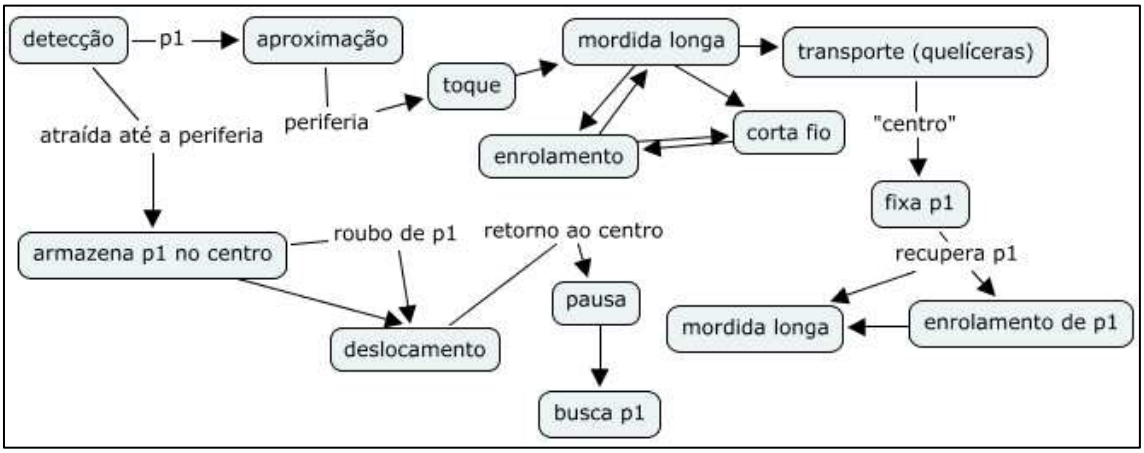

Figura 33: Fluxograma de *Dubiaranea* sp. – condição II.

5.2.6 Família Theridiidae

- *Latrodectus geometricus*

Após retornar ao refúgio da teia, *L. geometricus* fez uma pausa e iniciou a busca (Figura 34). A busca caracterizou-se pelo deslocamento da aranha por todo o lençol da teia, executando detecções. Diferente da busca descrita na seção IV (Memória de captura da primeira presa (p1) com oferta de p2), aqui a aranha executou a busca se deslocando por todo o lençol e não ficando restrita ao refúgio. Além disso, foi observado que alguns indivíduos se deslocaram até o fio âncora da teia e realizaram detecções no substrato da caixa experimental, tateando a base do fio. Também se observou a execução da sondagem rotatória em alguns indivíduos.

Foram observados também três exemplares de *L. curacaviensis*, que constroem uma teia em lençol semelhante à de *L. geometricus*, porém não constroem o refúgio. A busca nesta espécie também se mostrou muito semelhante, mas caracterizou-se pela realização de detecções no substrato. Uma delas até soltou o fio âncora e se deslocou livremente no substrato, tateando-o.

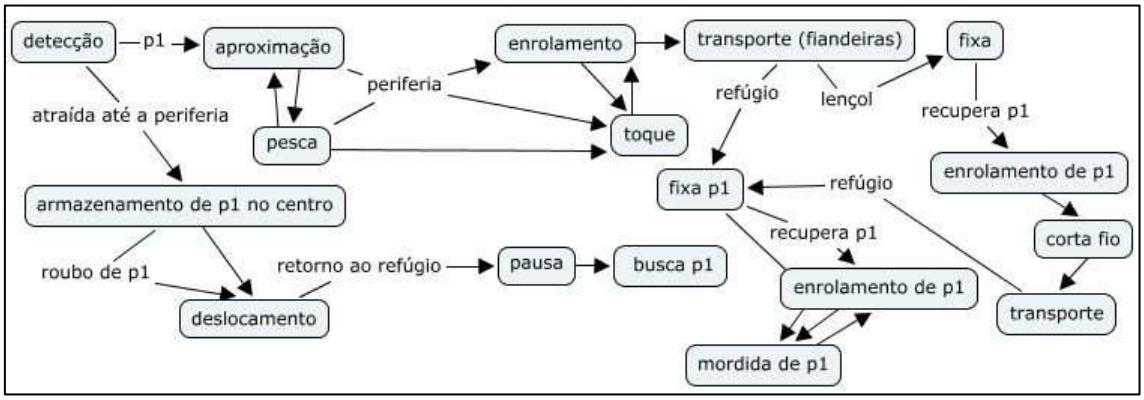

Figura 34: Fluxograma de *L. geometricus* – condição II.

- *Parasteatoda tepidariorum*

Semelhante à *L. geometricus*, esta espécie assim que retornou para o refúgio fez uma pausa e iniciou a busca (Figura 35). A busca caracterizou-se pelo deslocamento da aranha pelo refúgio e lençol; algumas também se deslocaram até a base do fio âncora, mas não chegaram a se deslocar no substrato como observado com *L. curacaviensis*. A sondagem rotatória foi observada em alguns indivíduos.

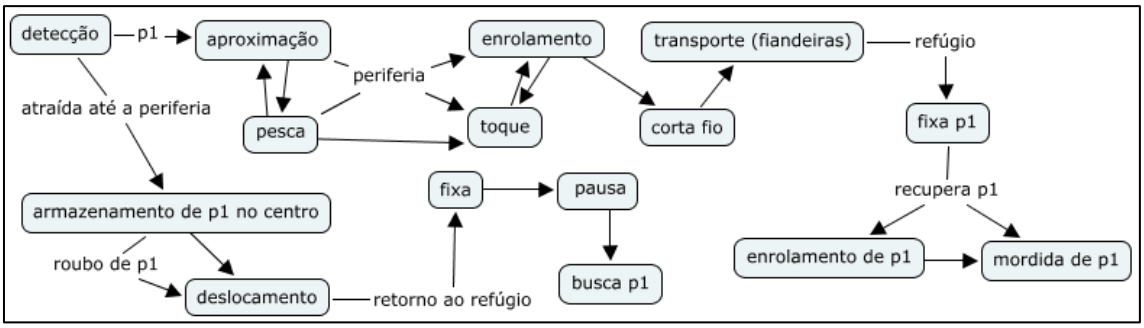

Figura 35: Fluxograma de *P. tepidariorum* – condição II.

5.2.7 Família Desidae – *Badumna longinqua*

Após retornar ao refúgio, *B. longinqua* fez uma pausa e iniciou a busca (Figura 36). A busca caracterizou-se pelo deslocamento da aranha dentro do refúgio e no lençol. Na condição experimental da seção anterior, a busca foi observada apenas dentro do refúgio.

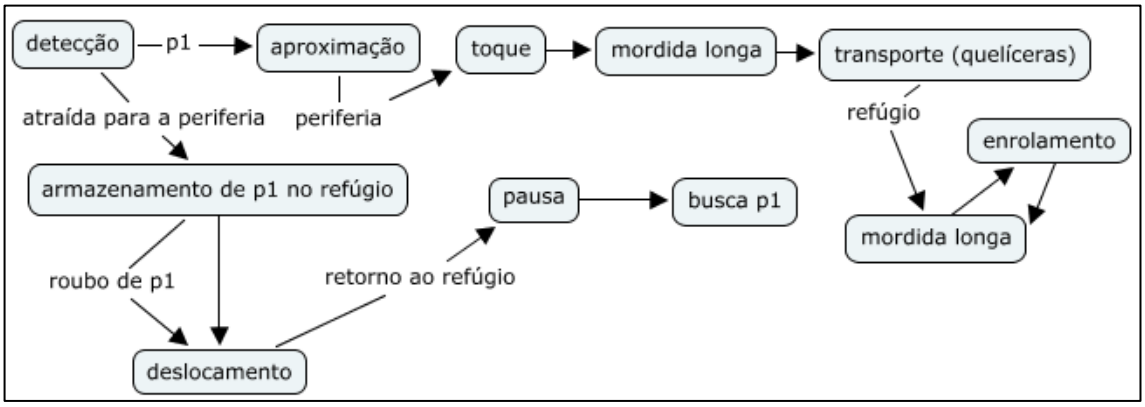

Figura 36: Fluxograma de *B. longinqua* – condição II.

5.2.8 Observações gerais das Sequências predatórias

A busca foi observada em todas as espécies analisadas, incluindo *Z. geniculata*. A busca (Figura 37) foi caracterizada pela realização da categoria detecta (sacudida) e pelos estados alternados de giros e sondagem rotatória para as aranhas orbitelas (exceto *Z. geniculata*, que não realizou sondagem rotatória). Nas aranhas de lençol, a busca foi caracterizada pela realização de detecções e deslocamento no lençol. Diferentemente do comportamento observado na condição experimental da seção anterior, nesta a busca foi realizada de forma mais ampla, porque não ficou restrita ao refúgio.

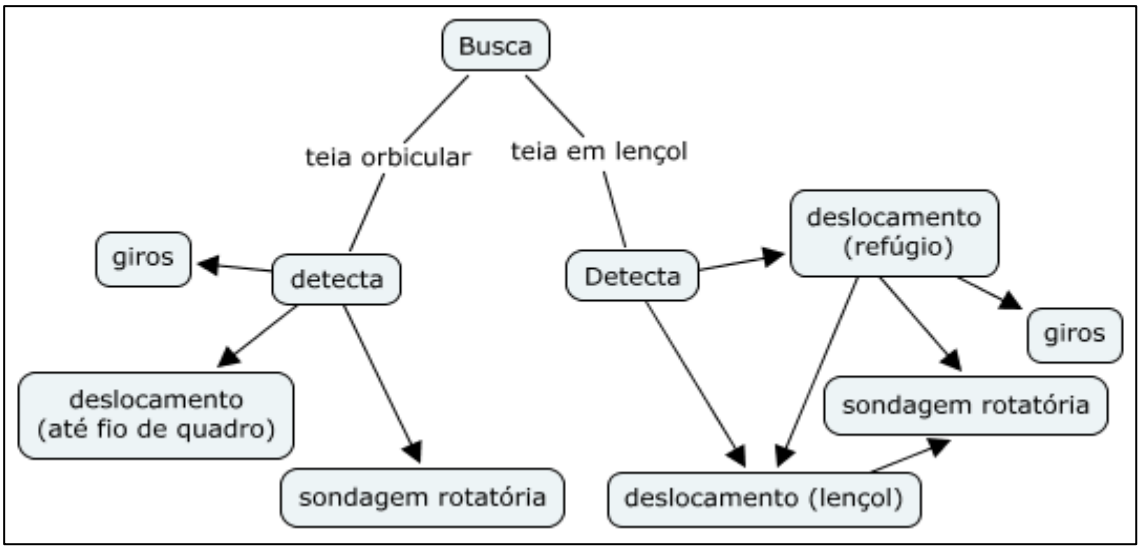

Figura 37: Estados alternativos do comportamento de busca.

5.2.9 Análise Comparativa

O teste de Kruskal-Wallis mostrou que há diferença significativa entre as espécies (H=39.79073, *p<0.0001*; Figura 38) quanto ao tempo em pausa. O teste *a posteriori* de Dunn mostrou que a diferença ocorre entre as espécies *M. gregalis* e *L. geometricus* (*p=0.0001*), *M. gregalis* e *P. tepidariorum* (*p=0.0008*), *Leucauge sp.* e *L.geometricus* (*p=0.0003*), *Leucauge sp.* e *P. tepidariorum* (*p=0.0016*) e entre *Dubiaranea sp.* e *L. geometricus* (*p=0.0203*).

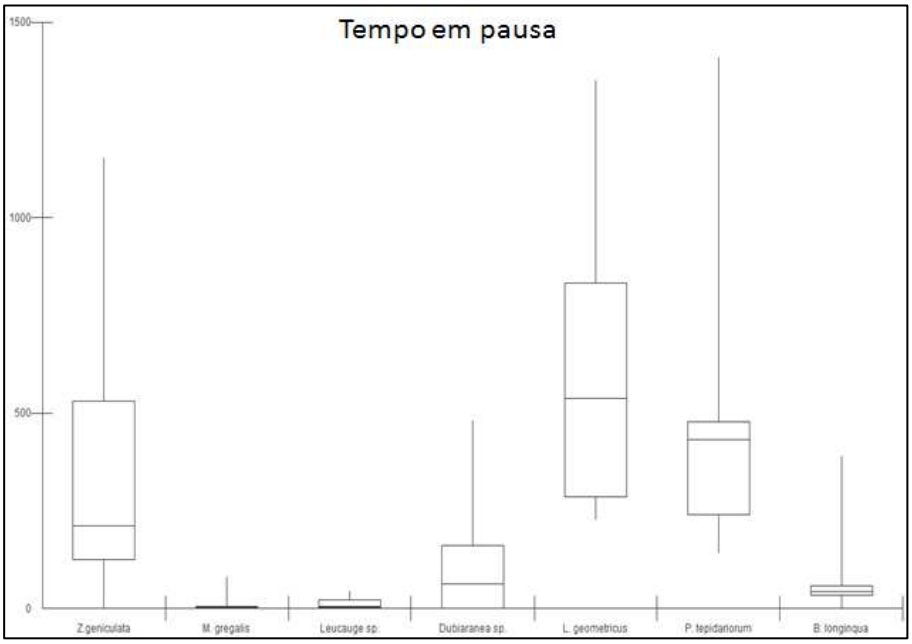

Figura 38: Boxplot do tempo de pausa. A linha horizontal dentro de retângulo indica a mediana e o retângulo o desvio padrão.

O tempo de busca também diferiu entre as espécies (H=35.58736, *p<0.0001*; Figura 39). O teste *a posteriori* de Dunn mostrou diferença entre *B. longinqua* e Z. *geniculata* (*p=0.0217*), *B. longinqua* e *P. tepidariorum* (*p=0.0040*), *Z. geniculata* e *Leucauge* sp. (*p=0.0207*), *Z. geniculata* e *Dubiaranea* sp. (*p=0.0027*), *M. gregalis* e *P. tepidariorum* (*p=0.0313*), *Leucauge* sp. e *P. tepidariorum* (*p=0.0037*), *Dubiaranea* sp. e *P. tepidariorum* (*p=0.0003*). O tempo de busca de cada indivíduo se encontra no apêndice B.

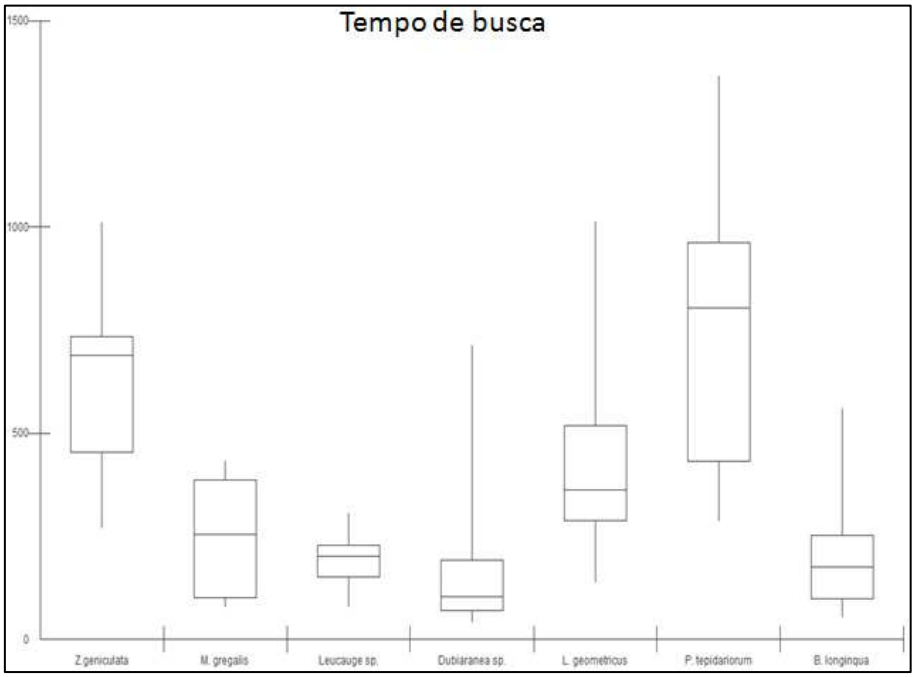

Figura 39: Boxplot do tempo de busca. A linha horizontal dentro de retângulo indica a mediana e o retângulo o desvio padrão.

A pausa que as aranhas realizam ao retornar ao centro é mais curta na condição da seção anterior (p2 efetivamente oferecida) que na condição da presente seção (aranha atraída à periferia, sem oferta de p2), em algumas das espécies estudadas (tabela 4). Já o tempo de busca de p1 é maior quando não há oferta de p2 (presente seção) que quando há oferta de p2 (seção anterior), em todas as espécies estudadas (Tabela 05). O tempo de busca na condição sem oferta de p2 chegou a ser 39 vezes maior (exemplo *P. tepidariorum*) em relação à busca na condição com oferta de p2.

Tabela 04: Comparação do tempo de pausa entre a Condição I e Condição II.

Espécies	Condição I x Condição II
	p (valor)
B. longinqua	*p=0.0054*
Z.geniculata	*p=0.0006*
M. gregalis	*p=0.2413*
Leucauge sp.	*p=0.6775*
Dubiaranea sp.	*p=0.2899*
L. geometricus	*p=0.0001*
P. tepidariorum	*p=0.0001*

Tabela 05: Comparação do tempo de busca entre a Condição I e Condição II.

Espécies	Condição I x Condição II
	p (valor)
B. longinqua	*p=0.0134*
Z.geniculata	*p=0.0001*
M. gregalis	*p=0.0014*
Leucauge sp.	*p=0.0008*
Dubiaranea sp.	*p=0.0001*
L. geometricus	*p=0.0002*
A. tepidariorum	*p=0.0001*

5.2.10 Análise Filogenética

A reconstrução filogenética dos valores referentes ao tempo de busca (caráter contínuo, Figura 40) na filogenia do grupo Orbiculariae mostra que há uma grande variação nos ramos, desde a base do grupo até as espécies mais derivadas. Porém, há uma tendência de aumento no tempo de busca de Tetragnathidae até a família mais derivada (Theridiidae).

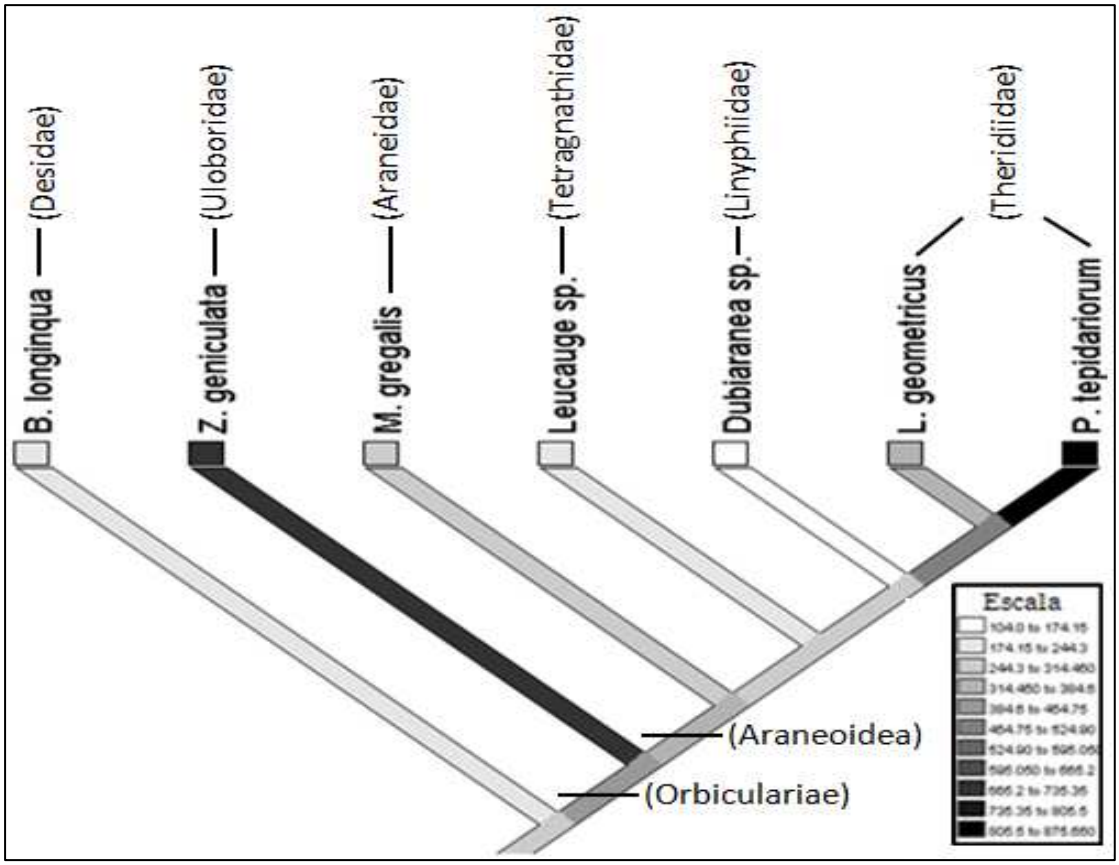

Figura 40: Cladograma do Grupo Orbiculariae – Otimização do tempo de busca.

5.3 Discussão

5.3.1 Categorias realizadas durante a busca

A busca por p1 roubada foi observada em todas as espécies, inclusive em *Z. geniculata*, que na condição experimental apresentada na seção anterior, não buscou por p1 na oferta de p2. A busca nesta espécie se caracterizou pela realização de balanços longos, trancos e detecções. A busca nas demais aranhas orbitelas foi semelhante à busca observada na seção anterior, caracterizando-se principalmente pela realização de detecções (sacudidas). As aranhas de lençol executaram uma busca diferente da observada na condição com oferta de p2; nesta, a busca se mostrou mais extensa, e as aranhas não ficaram restritas ao refúgio, se deslocando também por todo o lençol e chegando até mesmo a buscar no substrato da caixa experimental.

A detecção foi executada tanto no contexto de captura de presas – quando a aranha localiza a presa na armadilha – quanto para buscá-la após sua retirada da teia (memória). Na detecção, a aranha tensiona os fios da teia com as pernas I, e segundo Robinson e Olazarri (1971), esse movimento auxilia a aranha a localizar a direção da presa na teia. McCook[7] (1889, apud ROBINSON; OLAZARRI, 1971) sugere que o detecta tem como função induzir uma presa inativa a se mover, facilitando a localização pela aranha. Porém, Robinson e Olazarri (1971) argumentam que para localizar uma presa, a aranha não precisa necessariamente induzir sua movimentação, pois em suas observações muitas aranhas conseguiam captar uma folha ou mesmo uma presa morta inserida na teia através de detecções.

Na busca, as aranhas parecem executar o detecta justamente para tentar localizar a posição da presa na teia, já que esta poderia ter sido alocada para outra região por ação do vento ou de cleptoparasitas. Além disso, o detecta parece transmitir vibrações para objetos ou para a presa que cai na teia, e esta vibração retorna para a aranha ao longo do raio tensionado, permitindo que a aranha discrimine entre o raio com uma presa aderida ou um raio vazio (ROBINSON; OLAZARRI, 1971).

A categoria de sondagem rotatória pareceu ser menos executada em comparação com a busca observada na condição anterior. A sondagem parece estar mais relacionada à presença de p2. Esta categoria parece englobar um comportamento investigativo

[7] McCook, H.C. 1889. American spiders and their spinning work. Philadelphia, Volume I.

menos abrangente quando comparado à categoria de detecta, pois na sondagem as aranhas movimentam as pernas no ar para localizar e captar os fios de suporte (VOLLRATH, 1979; SILVEIRA, 2009) ou o fio de suspensão, que mantém a presa armazenada aderida a teia. Quando a aranha busca por p1, estando com p2 armazenada e suspensa na teia, ela talvez utilize a sondagem por estar segurando ou tocando a presa (p2). Dessa forma, a aranha executa a busca no refúgio (próximo a p2) e também mantém a p2 sob sua fiscalização.

5.3.2 Tempo de busca

As aranhas investiram mais tempo na busca por p1 roubada nesta condição experimental do que na condição anterior (com p2). Nesta condição, as espécies que buscaram mais tempo foram as construtoras de teia em lençol *P. tepidariorum* e *L. geometricus*, diferente da condição anterior em que foram as orbitelas *M. gregalis* e *Leucauge* sp. Observou-se uma leve inversão do sinal do filogenético quando se compara as duas otimizações (Condição I e II). Na primeira – tempo de busca de p1 com a captura de p2 – observou-se uma diminuição do tempo de busca da base de Araneoidea até as espécies pertencentes às famílias mais derivadas (Theridiidae) do grupo. Na Condição II – tempo de busca de p1 – observou-se um aumento do tempo da base do grupo Orbiculariae até as espécies mais derivadas.

A diferença no tempo de busca observada entre as condições experimentais parece ocorrer devido à oferta de p2. Buscar por p1 roubada na condição de ter uma segunda presa capturada acarreta o risco de se ter essa segunda presa também roubada, e este pode ser o motivo que levou as aranhas a reduzirem a busca por p1. A busca observada na condição sem oferta de p2 pode demonstrar o quanto realmente as aranhas investem para tentar recuperar uma presa perdida. Dessa maneira, p2 parece atuar como uma interferência sobre a memória de p1. Interferência sobre a memória também já foi demonstrada em estudos que envolvem habituação e delay-matching-to-sample; coelhos que estão em processo de aprendizagem por habituação não diminuem a resposta (vasoconstrição da orelha) frente ao som habituado quando uma interferência é apresentada. “O coelho aparentemente esquece o primeiro tom” (Whitlow [8], 1975 apud SHETTLEWORTH, 1998). Tais efeitos foram também demonstrados com pombas e

[8] Whitlow, J.W. Jr. 1975. Short-term memory in habituation and dishabituation. Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes, 104:189-206.

macacos sob contingências de delay-matching-to-sample (JARVIK; GOLDFARB; CARLEY, 1969).

O tempo de busca, apesar de ter sido significativamente diferente entre as espécies, se mostrou bastante variado. Deste modo, devem ser levadas em consideração as diferentes estruturas de teia que as aranhas constroem. É possível que a modificação da teia ao longo da evolução entre as diferentes espécies tenha se refletido na forma como elas armazenam as informações e, dessa maneira, poderia haver alguma diferença mnemônica entre as espécies.

Há na literatura alguns trabalhos (MAIER; SCHNEIRLA, 1964; MACPHAIL, 1982) que tentam identificar diferenças quanto à forma como o sistema nervoso processa as informações advindas da experiência. Para tanto, os pesquisadores submetem animais de diferentes classes a experimento do tipo delay-matching-to-sample e verificam se há diferenças nos resultados. Segundo esses pesquisadores, esse tipo de comparação não permite inferir se um animal é, por exemplo, mais inteligente que o outro.

As aranhas construtoras de teia em lençol tridimensional parecem gastar um maior tempo na busca quando comparadas às aranhas orbitelas de fio viscoso. Esse maior tempo poderia estar relacionado à estrutura da teia, porque a teia tridimensional é mais complexa e, portanto, requereriam mais tempo para serem vistoriadas que as teias orbiculares. A informação advinda da teia, que a aranha capta através do detecta, informa a aranha sobre a presença de detritos, restos de presa, entre outras coisas (ROBINSON; OLAZARRI, 1971). A teia orbicular se mostra mais informativa porque os raios convergem para o centro da teia de onde a aranha capta informações sobre toda a armadilha. A teia tridimensional, por sua vez, apresenta fios emaranhados no lençol, e por este motivo não apresenta um local no qual se reúnam informações sobre toda a teia.

As aranhas construtoras de teia tridimensional se diferenciaram das de teia construída em duas dimensões devido ao aparecimento das vespas especialistas em predar aranhas (BLACKLEDGE; CODDINGTON; GILLESPIE, 2003). Segundo esses pesquisadores, as vespas são as maiores caçadoras de aranhas, sendo as aranhas de teia orbicular suas presas preferidas. As teias tridimensionais, ao longo da evolução, sofreram redução na área total com a formação de áreas mais densas, como o refúgio (BENJAMIM; ZSCHOKKE, 2002, 2003). Essa diferenciação teria coincidido com o

surgimento das primeiras vespas predadoras (Sphecidae) de aranhas de teia. Apesar da construção da teia bidimensional e tridimensional seguirem ainda as mesmas etapas iniciais (EBERHARD; BARRANTE; MADRIGAL-BRENES, 2008), o comportamento predatório sofreu algumas modificações.

A modificação da teia ao longo da evolução parece ter gerado uma teia irregular menos informativa quando comparada a teia orbicular, e por este motivo essas aranhas empregam um maior tempo na busca por p1 roubada.

Zosis geniculata, apesar de ser orbitela, executa uma busca longa, de modo que não se encaixa na explicação proposta. No entanto, *Z. geniculata* dificilmente realizaria busca em condição natural, dado que na natureza ela tende a capturar p2 transportando p1 com ela.

A estrutura aparentemente mais complexa da teia tridimensional poderia exigir uma estrutura neural, para a construção da teia, similarmente complexa. Tal correlação pode ser observada em pássaros, como demonstrou Krebs et al. (1989) ao estudar o armazenamento do alimento excedente e o aumento e a especialização do hipocampo (KREBS et al., 1989). A cognição nas aranhas não parece indicar que uma maior interação com o ambiente resulte em maior complexidade na organização neural. Japyassú (2010) defende a idéia de que as aranhas construtoras de teia tridimensional evoluíram por via da redução no número de módulos que organizam o comportamento de construção da teia e, portanto, teriam uma organização neural mais simples quando comparada as orbitelas. Segundo o autor, isso se deve ao fato de que a estrutura da teia orbicular é independente do ambiente, enquanto que a estrutura das teias tridimensionais se adapta mais facilmente aos suportes disponíveis. Contudo, apesar de se mostrarem mais adaptáveis ao ambiente, as aranhas tridimensionais se mostram mais estereotipadas quanto às categorias que empregam durante a construção da teia (BENJAMIM; ZSCHOKKE, 2002) e durante a predação (GARCIA; JAPYASSÚ, dados não publicados).

Se as aranhas construtoras de teia tridimensional possuem uma rede neural mais simples do que aparentam ter, é possível então que a própria estrutura da teia, espacialmente mais complexa, exija das aranhas um sistema de navegação também mais complexo. Esse sistema de navegação – uma memória espacial mais duradoura - pode

ter gerado um sistema de sensibilização da memória operacional também mais duradouro, permitindo que as aranhas busquem pela presa roubada por mais tempo.

5.3.3 Memória filogenética

O comportamento de busca observado nas aranhas parece ser filogeneticamente determinado, ou seja, não exige aprendizagem e ocorre logo na primeira experiência do animal durante a captura e posterior perda da presa. Essa primeira experiência foi observada em indivíduos recém-nascidos de *P. tepidariorum* (n=05) sob a mesma condição experimental descrita nesta seção com os indivíduos adultos. A ocorrência deste comportamento na primeira experiência mostra que buscar por presas "roubadas" deve ter tido um valor adaptativo e, por isso, ao longo da evolução, este comportamento foi sendo selecionado e incorporado ao repertório de predação.

A evolução do comportamento é bastante estudada em seus aspectos estereotipados. Apesar de o animal interagir com o ambiente e usar a experiência adquirida durante essa interação para resolver os problemas que são impostos pelo ambiente, apenas a carga genética é transmitida aos descendentes. O aprendizado só pode ser transmitido aos descendentes através da cultura, e essa transmissão já foi exemplificada e relatada na literatura com primatas e aves (MANNING, 1977; JABLONKA; LAMB, 2010). Dessa forma, a evolução do aprendizado, segundo Manning (1977), se dá através da potencialidade que o animal mais apto a interagir com o ambiente passa para os seus descendentes, permitindo que estes, por sua vez, também tenham a potencialidade de interagir da melhor forma.

A memória filogenética também parece estar presente em algumas aranhas da família Salticidae que evitam o contato com as formigas logo na primeira experiência. Neste caso, apesar do comportamento ser descrito por Edwards e Jackson (1994) como inato, as aranhas, em algum momento na evolução, aprenderam a discriminar as formigas de outras presas, provavelmente por terem sofrido injúria (estímulo relevante – consequência negativa) e, dessa forma, é possível que tenha surgido a preferência inata por determinados tipos de presa.

5.3.4 Evolução da memória

Uma das sinapormofias da ordem Araneae é justamente a presença de fiandeiras, que possibilitou a construção de armadilhas de seda (RIECHERT; LUCZAK, 1982;

CRAIG; BERNARD; CODDINGTON, 1994b). Se construir teia foi um mecanismo que permitiu a captura de mais de um item alimentar, consequentemente, em algum momento surgiu o comportamento de armazenar alimento, seja para facilitar a captura de um novo item ou para consumo futuro.

No decorrer da execução desse trabalho, outros grupos de aranhas foram observados e pôde-se notar que a memória operacional está presente nas aranhas mais basais, como nas caranguejeiras. *Chilobrachys huahini* Schmidt & Huber, 1996 é uma aranha da família Theraphosidae, originária da Tailândia (PLATNICK, 2011). Esta aranha captura mais de um item alimentar por vez e armazena a primeira presa no lençol. Quando submetida ao roubo de p1 sem a oferta de p2, ela busca por p1 roubada se deslocando por todo o lençol, construído em cima do substrato de terra (n=02). *Pholcus phalangioides* (Fuesslin, 1775) (n=10) pertence à família Pholcidae (Araneomorphas haplóginas) e constrói um lençol tridimensional semelhante ao da família Theridiidae (JAPYASSÚ; MACAGNAN, 2004). Esta espécie busca por p1 roubada se deslocando por todo o lençol, semelhante à busca observada em *L. geometricus* e *P. tepidariorum*.

A memória de uma presa capturada parece ser mais evidente e mais fácil de ser estudada em aranhas construtoras de teia. Aranhas cursoriais, como *Cupiennius salei*, captam vibrações das presas através das folhas (HERGENRÖDER; BARTH, 1983). Essas aranhas se utilizam de orientação idiotética (=orientação cinestésica), isto é, informação memorizada a partir de seus próprios movimentos, para recuperar uma presa perdida (SEYFARTH; BARTH, 1972; SEYFARTH *et al*, 1982). Nestes trabalhos, a aranha foi perturbada com o estímulo de um diapasão para soltar a presa capturada.

Cupiennius salei talvez não armazene uma primeira presa para capturar uma segunda. O mesmo parece acontecer com *Lycosa erythrognatha* e outras aranhas que não tecem lençol de captura[9]. A captura de uma segunda presa só foi observada quando a *Lycosa* caminhou perto o suficiente para que a aranha a capturasse sem a necessidade de soltar a primeira (*observação pessoal*). Então, apesar de capturarem mais de uma presa por vez, como ocorre com as aranhas de teia, essas aranhas não armazenam uma

[9] Aranhas caranguejeiras como a *Grammostola rosea*, *Vitalius* sp. e *Acanthoscurria* sp.

presa para capturar a outra. O armazenamento só se mostra possível com o auxílio da teia.

Aranhas da família Salticidae caçam ativamente e se utilizam do seu sistema visual de alta acuidade para capturar suas presas. O uso da visão permite que essas aranhas consigam planejar e discriminar as presas no ambiente (CROSS; JACKSON, 2006). Ao planejar a captura de uma presa, essas aranhas parecem reter na memória informações acerca do ambiente e da própria presa.

Ao longo da diversificação das aranhas, algumas perderam o hábito de usar a teia para capturar suas presas e passaram a caçar por emboscada ou ativamente. Reter na memória informações sobre as presas ou como capturá-las sempre fez parte de uma estratégia adaptativa das aranhas.

CONCLUSÕES

Seção III - Análise Comparativa da caça de presas sucessivas

- O tempo de enrolamento não é um indicativo de memória nas aranhas estudadas.

- O armazenamento de p2 na periferia da teia só foi observado nas aranhas orbitelas (exceto em *Z. geniculata*). Portanto, armazenar p2 na periferia também não é um indicativo padrão de memória. Este comportamento varia conforme a estrutura da teia.

- As aranhas orbitelas comem a primeira presa primeiro (p2 fica armazenada na periferia), enquanto as aranhas construtoras de teia em lençol ingerem primeiramente a segunda presa.

- Ao retornar para o refúgio todas as aranhas tocam em p1.

Seção IV - Memória de captura da primeira presa com a captura da segunda presa

- A busca por p1 roubada foi observada em todas as espécies, exceto em *Z. geniculata*.

- A busca caracterizou-se pelo comportamento de sacudidas (detecção) que a aranha executa no centro ou refúgio da teia, sendo acompanhado por giros e sondagem rotatória em algumas observações.

- A busca pode ser considerada um comportamento homólogo dentro do grupo Orbiculariae porque responde aos critérios de homologia propostos por Wenzel (1992), tais como: posição, forma e função.

- O tipo de memória empregada neste contexto predatório é a memória operacional que se caracteriza, principalmente, pela manutenção do comportamento durante a ocorrência do evento.

- Em *Z. geniculata* a busca não foi expressa, provavelmente, devido ao longo tempo para a imobilização de p2, que pode ter causado o esquecimento de p1.

- Observou-se uma diminuição do tempo de busca da base de Araneoidea até as espécies pertencentes às famílias mais derivadas (Theridiidae) do grupo. A redução no tempo de busca pode ser vantajosa, principalmente quando as aranhas sofrem pressão com a presença de cleptoparasitas.

Seção V- Memória de captura da primeira presa

- A busca por p1 roubada foi observada em todas as espécies inclusive em *Z. geniculata*.

- A busca nas aranhas construtoras de teia em lençol foi diferente da descrita na condição anterior. Nesta as aranhas, além de realizarem sacudidas e giros no refúgio, também se deslocaram pelo lençol. A categoria sondagem rotatória foi menos utilizada porque parece estar relacionada à presença de p2.

- O tempo de busca foi maior nesta condição quando comparado à anterior. A presença de p2 interfere na memória de p1.

- Observou-se um aumento do tempo de busca da base do grupo Orbiculariae até as espécies mais derivadas. Há uma leve inversão do sinal filogenético quando se comparam as reconstruções filogenéticas das duas condições experimentais.

- O tempo de busca foi comparativamente diferente entre as aranhas orbitelas e as de lençol. A estrutura da teia tridimensional parece ser menos informativa quando comparada à teia orbicular e, por este motivo, as aranhas gastam mais tempo na busca por p1.

- A estrutura tridimensional mais complexa, parece exigir um sistema de navegação espacial também mais complexo. Tal característica pode ter gerado um sistema de sensibilização da memória operacional mais duradouro, permitindo que as aranhas busquem pela presa roubada por mais tempo.

- O comportamento de busca observado em aranhas recém nascidas indica que a memória predatória é filogeneticamente determinada.

- A memória predatória foi observada em outros táxons dentro da ordem Araneae, inclusive entre as aranhas mais basais do grupo como as aranhas caranguejeiras. Isso indica que a memória predatória foi um elemento crucial e

adaptativo na evolução do grupo e que surgiu, provavelmente, devido à capacidade que todas as aranhas têm de tecer a teia.

REFERÊNCIAS

ADES, C. O que lembram e aprendem as aranhas. In: Ades C (Ed) Etologia: de animais e de homens. Edicon/Edusp, São Paulo, Brasil, 1989. p. 17-37.

ADES, C. Memória e instinto no comportamento de predação da aranha *Argiope Argentata*. 1991. Ph. D. Thesis (Departamento de Psicologia Experimental), Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, Brasil. 1991.

ADES, C. Por uma História Natural da Memória. Psicologia USP, 4:25-47.1993.

ADES, C, CUNHA, S. S.; TIEDEMANN, K. B. Experience-induced changes in orb-web building. In: XXIII International Ethological Conference, Torremolinos, Espanha. Abstracts of the XXIII International Ethological Conference. 1993. p. 122.

AGNARSSON, I. Spider webs as habitat patches - the distribution of kleptoparasites (Argyrodes, Theridiidae) among host webs (Nephila, Tetragnathidae). Journal of Arachnology, 31:344-349. 2003.

AMORIM, D.S. Fundamentos de Sistemática Filogenética. Ribeirão Preto, SP. Holos Editora. p.156. 2002.

ATZ, J.W.. The Application of the Idea of Homology to Behavior. *In*: Development and Evolution of Behavior. Aronson, L. R.; Tobach, E.; Leharman, D.S.; Rosenblatt, J.S. (Eds.). San Francisco: Freeman. 1957. p. 53-74

AYRES, M.; AYRES JR, M.; AYRES, D.L.; SANTOS, A.L. BioEstat 3.0: aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas. Sociedade Civil Mamirauá, Belém, Pará. 2003. p. 290

BADDELEY, A.D. The concept of working memory. In: Models of short-term memory. Ed. Gathercole, S.E. Psychology Press. 1996. p.1-27.

BARRANTES G, EBERHARD WG. The evolution of prey-wrapping behaviour in spiders. Journal of Natural History, 41(25–28): 1631–1658. 2007.

BAYS, S.M. A study of the training possibilities of *Araneus diadematus* Cl. Experientia, 18:423-424. 1962.

BENJAMIN, S.P.; ZSCHOKKE, S. Untangling the Tangle-Web: Web Construction Behavior of the Comb-Footed Spider *Steatoda triangulosa* and comments on Phylogenetic Implications (Araneae: Theridiidae), 15(6):791-809. 2002.

BENJAMIM, S.P.; ZSCHOKKE, S. Webs of Theridiidae spiders: construction, structure and evolution. Biological Journal of the Linnean Society, 78:293-305. 2003.

BEST, P.J; WHITE, A.M.; MINAS, A. Spatial processing in the brain: the activity of hippocampal place cells. Annual Review of Neuroscience, 24:459–86. 2001.

BLACKLEDGE, T.A.; CODDINGTON, J.A.; GILLESPIE, R. G. Are three-dimensional spider webs defensive adaptations?. Ecology Letters, 6:13-18. 2003.

BLACKLEDGE, T.A.; SCHARFF, N.; CODDINGTON, J.A.; SZÜTS, T.; WENZEL, J.; HAYASHI, C.; AGNARSSON, I. Reconstructing web evolution and spider diversification in the molecular era. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 106(13):5229-5234. 2009.

CAMPOS, A.D.; SAITO, M.I.P. Aprendizagem e memória no labirinto radial de 8 braços. In: Técnicas para o estudo do Sistema Nervoso. Capítulo 9, 155-174. 1999.

CATANIA, C. Aprendizagem: Comportamento, Linguagem e Cognição. Ed. Catania, A.C. 4th. Artmed Editora. 1999. p. 467

CLAYTON, N.S., KREBS, J.R. Memory in food-storing birds: from behaviour to brain. Cognitive Neuroscience, 5:149-154. 1995.

CODDINGTON, J.A. The Monophyletic origin of the orb web. In Spiders: webs, behavior and evolution. Shear, W.A (Ed.). California: Stanford University Press, p.319-363. 1986.

CODDINGTON, J.A. Phylogeny and classification of spiders. In: Spiders of North America: an identification manual. Ubick, D.; Paquin, P.;Cushing, P.E; Roth, V. (Eds). American Arachnological Society, p.18-24. 2005.

COLLETT, T.S., GRAHAM, P.; HARRIS, R.A. Novel landmark guided routes in ants. Journal Of Experimental Biology, 210:2025-2032. 2007.

COYLE, F.A. The role of silk in prey capture by nonaraneomorph spiders. In: Spiders: webs, behavior and evolution. Shear, W.A. (Ed.) California: Stanford University Press, p.269-305. 1986.

CRAIG, C. L. Limits to learning: effects of predatory pattern and color on perception and avoidance-learning by prey. Animal Behavior, 47:1087-1099. 1994.

CRAIG, C.L.; BERNARD, G.D.; CODDINGTON, J.A. Evolutionary Shifts in the Spectral Properties of Spider Silks. Evolution, 48(2):287-296. 1994.

CRESPIGNY, F.E.C., HERBERSTEIN, M.E., ELGAR, M.A. Food caching in orb-web spiders (Araneae: Araneoidea). Naturwissenschaften, 88:42-45. 2001.

CROSS, F.R.; JACKSON, R. From eight-legged automatons to thinking spiders. In: Diversity of Cognition. Fujita, K.; Itakura, S. (Eds.) Kyoto University Press. p 188-215. 2006.

CUMMING, W.W.; BERRYMAN, R. The complex discriminated operant: Studies of matching-to-sample and related problems. In: Stimulus Generalization. Mostofsky, D.I. (Ed.) .Stanford: Stanford University Press. p. 284-315. 1965.

de PINNA, M.C.C. Behavioral characters in phylogeny reconstruction. Anais de Etologia. 15:109-124. 1997.

de QUEIROZ, A.; WIMBERGER, P.H. The Usefulness of Behavior for Phylogeny Estimation: Levels of Homoplasy in Behavioral and Morphological characters. Evolution, 47(1):46-60. 1993.

EBERHARD, W.G. Behavioral characters for the higher classification of orb-weaving spiders. Evolution, 36: 1078-1095. 1982.

EBERHARD, W.G. Memory of distances and directions moved as cues during temporary spiral construction in spiders *Leucauge mariana* (Araneae: Araneidae). Journal of Insect Behavior. 1:51-66. 1988.

EBERHARD, W.G. Function and phylogeny of spider webs. Smithsonian. Annual Review of Ecology and Systematics, 21:341-372. 1990.

EDWARDS, G.B.; JACKSON, R.R. The role of experience in the development of predatory behaviour in Phidippus regius, a jumping spider (Araneae, Salticidae) from Florida. New Zealand Journal of Zoology, 21: 269-277. 1994.

EBERHARD, W.G.; BARRANTES, G.; MADRIGAL-BRENES, R. Vestiges of an orb-weaving ancestor? The " biogenetic law " and ontogenetic changes in the webs and building behavior of the black widow spider Latrodectus geometricus (Araneae Theridiidae). Ethology Ecology & Evolution, 20:211-244. 2008.

EICHENBAUM, H. The hippocampus and mechanisms of declarative memory. Behavioral Brain Research, 103:123-133. 1999.

FERNANDES, F.A. Memória predatória da aranha *Argiope argentata*: Localização e tamanho da presa. 2007. 80f. Dissertação (Mestrado em Psicologia Experimental). Instituto de Psicologia. Universidade de São Paulo. 2007.

FOELIX, R.F. Biology of spiders. Oxford University Press. Oxford. p.376. 1996.

FUSTER, J.M. The cognit: a network model of cortical representation. International Journal of Psychophysiology, 60(2):125-32. 2006.

GARCIA, C.R.M.; JAPYASSÚ, H.F. Estereotipia e plasticidade na seqüência predatória de *Theridion evexum* Keyserling 1884 (Araneae: Theridiidae). Biota Neotropica, 5(1):27-43. 2005.

GIL, M., DE MARCO, R.J.; MENZEL, R. Learning reward expectations in Honeybees. Learning & Memory, 14:491-496. 2007.

GRISWOLD, C.E.; CODDINGTON, J.A., HORMIGA, G.; SCHARFF, N. Phylogeny of the orb-web building spiders (Araneae, Orbiculariae: Deinopoidea, Araneoidea). Zoological Journal of the Linnean Society, 123: 1-99. 1998.

GRISWOLD, C.E., CODDINGTON, J.A., PLATNICK, N.I., FORSTER, R.R. Toward a phylogeny of entegyne spiders (Araneae, Araneomorphae, Entelegynae). Journal of Arachnology, 27:53-63. 1999.

GROSTAL, P.; WALTER, D.E. Kleptoparasites or commensals? Effects of *Argyrodes antipodianus* (Araneae: Theridiidae) on *Nephila plumipes* (Araneae: Tetragnathidae). Oecologia. 111:570-574. 1997.

GRÜTER, C.; FARINA, W.M. The honeybee waggle dance: can we follow the steps?. Trends in Ecology and Evolution, 24(5):242-247. 2009.

GUARDA, D.D. Aspectos da estampagem na preferência alimentar de *Peucetia rubrolineata* (Araneae: Oxyopidae) e a evolução do cuidado materno na superfamília Lycosoidea. 2010. 99f. Dissertação (Mestrado em Neurociências e Comportamento). Instituto de Psicologia. Universidade de São Paulo. 2010.

HEILING, A.M.; HERBESTEIN, M.E. The role of experience in web-building spiders (Araneidae). Animal Cognition. 2:171-177. 1999.

HELENE, A.F.; XAVIER, G.F. A construção da atenção a partir da memória. Revista Brasileira de Psiquiatria, 25 (Supl. II):12-20. 2003.

HELENE, A.F.; XAVIER, G.F. Memória e (a elaboração da) Percepção, imaginação, Inconsciente e Consciência. In: Intersecções entre Psicologia e Neurociência. Medbook Ed. Científica. 02:103-148. 2007.

HENAUT, Y. Host selection by a kleptoparasitic spider. Journal of Natural History, 34:747-753. 2000.

HERGENRÖDER, R.; BARTH, F.G. Vibratory signals and spider behavior: How do the sensory inputs from the eight legs interact in orientation? Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology, 152(3):361-371. 1983.

HOGAN, J.A. Structure and development of behavior systems. Psychonomic Bulletin and Reviews, 1:439-450. 1994.

HONIG, W.K. Studies of working memory in the pigeon. In: Cognitive Processes in animal behavior. Eds Hulse, S.H.; Fowler, H.; Honig, W.K. Hillsdale, NJ: Lawrencw Erbaum Associates. p. 211-248. 1978.

HUEY, R.B.; PIANKA, E.R. Ecological consequences of foraging mode. Ecology, 62(4): 991-999. 1981.

HUFFENBAECHER, C. “Evolução nos padrões de teias e análise comparative do comportamento de autolimpeza em mygalomorphae”. 2009. 102f. Dissertação (Mestrado em Neurociências e Comportamento). Instituto de Psicologia. Universidade de São Paulo. 2009.

JABLONKA, E.; LAMB, M.J. Evolução em quatro dimensões: DNA, comportamento e a história da vida. São Paulo: Companhia das Letras. São Paulo, p. 511. 2010.

JACKSON, R.R.; WILCOX, R.S. Spiders-eating spiders. American Scientist, 86 (4):350-357. 1998.

JACKSON, R.R.; LI, D. One-encounter search-image formation by araneophagic spiders. Animal Cognition 7: 247–254. 2004.

JAPYASSÚ, H. F.; MACAGNAN, C. Fishing for prey: The evolution of a new predatory tactic among spiders (Araneae, Pholcidae). Revista de Etologia, 6(2):79-94. 2004.

JAPYASSÚ, H. F. Fenótipos amplificáveis em pequenas cognições. Revista de Etologia, 9(1):63-71. 2010.

JARVIK, M. E.; GOLDFARB, T.L.; CARLEY, J.L. ‘‘Influence of interference on delayed matching in monkeys.’’ Journal of Experimental Psychology, 81: 1–6. 1969.

KANDEL, E.R; SCHWARTZ, J.H.; JESSELL, T.M. Princípios de Neurociência. Ed. Kandel, E.R; Schwartz, J.H & Jessell, T.M. McGraw-Hill Interamericana, 4th. 2001.

KASTON, B.J. The evolution of spider webs. American Zoologist, 4:191-207. 1964.

KAWAMOTO, T.; JAPYASSÚ, H. F. Tenacity and silk investment of two orb weavers: considerations about diversification of the Araneoidea. Journal of Arachnology, 63 (2):418–424. 2008.

KNIGHT, D.P.; VOLLRATH, F. Spinning an elastic ribbon of spider silk. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, 357:219-27. 2002.

KÖLHER, T.; VOLLRATH, F. Thread biomechanics in the two orb-weaving spiders *Araneus diadematus* (Aranea, Araneidae) and *Uloborus walckenaerius* (Aranea, Uloboridae). The Journal of Experimental Zoology, 271:1-17. 1995.

KREBS, J.R.; SHERRY, D.F; HEALY, S.D.; PERRY, H.; VACCARINOS, A. Hippocampal specialization of food-storing birds. Proceeding of National Academy of Science of the United State of America, 86: 1388-1392. 1989.

KUNTNER, M.; CODDINGTON, J.A.; HORMIGA, G. Phylogeny of extant nephilid orb-weaving spiders (Araneae, Nephilidae): testing morphological and ethological homologies. Cladistics, 24:147–217. 2008.

LEGUELTE, L. Learning in spiders. American Zoologist. 9:145-152. 1969.

LENT, R. Pessoas com história: As bases neurais da memória e da aprendizagem. In: Cem Bilhões de Neurônios. Editora Atheneu. p. 587-617. 2004.

LEVI, H.W. Orb-weaving spiders and their webs. American Scientist, 66:734-742. 1978.

LORENZ, K. A evolução do comportamento. Scientific Americam, 199:67-78. 1958.

LORENZ, K. Studies in animal and human behavior. Vol 01 Londres: Methuen. 1970.

MACPHAIL, E. M. Brain and Intelligence in Vertebrates. Oxford: Clarendon Press. 1982.

MADDISON, W. P.; MADDISON, D.R. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. 2007. Version 2.0 http://mesquiteproject.org

MAGILA, M.C.; XAVIER, G.F. In: Nitrini R e Machado L.R. (Org.). XVIII Congresso Brasileiro de Neurologia: Cursos Pré-Congresso. 1 ed. São Paulo: Academia Brasileira de Neurologia, p.23-30. 1998.

MAIER, N.R.F.; SCHNEIRLA, T.C. Principles of Animal Psychology. New York: Dover. 1964.

MANNING, A. Introdução ao Comportamento Animal. Editora LTC, 1977. p.354.

MEEHAN, C.J.; OLSON, E.J.; REUDINK, M.W.; KYSER, T.K.; CURRY, R.L. Herbivory in a spider through exploitation of an ant – plant mutualism. Current Biology, 19(19):892-893. 2009.

MENZEL, R.; MULLER, U. Learning and Memory in Honeybees: From Behavior to Neural Substrates. Annual Review of Neuroscience, 19:379-404. 1966.

NOLL, F.N. Behavioral Phylogeny of Corbiculate Apidae (Hymenoptera:Apinae) with Special Reference to Social Behavior. Cladistics, 18:137-153. 2002.

OLSON, D.J.; KAMIL, A.C; BALDA, R.P.; NIMS, P.J. Performance of four seed-caching corvid species in operante tests of nonspatial and spatial memory. Journal of Comparative Psychology, 109:173-181. 1995.

OPELL, B.D. The material cost and stickiness of capture threads and the evolution of orb-weaving spiders. Biological Journal of the Linnean Society, 62: 443–458. 1997.

OPELL, B.D. Changes in spinning anatomy and thread stickiness associated with the origin of orb-weaving spiders. Biological Journal of the Linnean Society, 68:593-612. 1999.

PLATNICK, N.I. The World Spider Catalog, Version 11.5, 2011.

PENNA-GONÇALVES, V.P., GARCIA, C.R.M.; JAPYASSÚ, H.F. Homology in a context dependent predatory behavior in spiders (Araneae). Journal of Arachnology, 63(2): 352–359. 2008.

PUNZO, F. The capacity for spatial learning in spiders: a review. Bulletin of the British Arachnological Society, 13(03):65-72. 2004.

PUNZO, F. Experience affects hunting behavior of the wasp, *Pepsis mildei* Stak (Hymenoptera: Pompilidae). Journal of the New York Entomological Society, 113(3–4):222–229. 2005.

PUNZO, F.; KUKOYI, O. The effects of prey chemical cues on patch residence time in the Wolf spider *Trocosa parthenus* (Chamberlin) (Lycosidae) and the lynx spider *Oxyopes salticus* Hentz (Oxyopidae). Bulletin British Arachnology of Society, 10(9):323-326. 1997.

RAMOS, J.M. J. Long-term spatial memory in rats with hippocampal lesions. European Journal of Neuroscience, 12 (9):3375-3384. 2000.

RIBEIRO, P.L., HELENE, A.F., XAVIER, G., NAVAS, C., RIBEIRO, F.L. Ants Can Learn to Forage on One-Way Trails. America, 4(4):1-7. 2009.

RICHMAN, D.B.; R.R. JACKSON. A review of the ethology of jumping spiders (Araneae, Salticidae). Bulletin of the British Arachnological Society, 9(2):33–37. 1992.

RIECHERT, S.E.; LUCZAK, J. Spider foraging: behavioral responses to prey. In: Spiders Communication: mechanisms and ecological significance. Ed. Witt, P.N e Rovner, J.S. Princeton University Press, Princeton. 1982.

RILLEY, J.R., GREGGER, U., SMITH, A.D., REYNOLDS, D.R.; MENZEL, R.. The flight paths of honeybees recruited by the waggle dance. Nature, 435:205-207. 2005

ROBINSON, M.H. Predatory behavior of *Argiope argentata* (Fabricius). American zoologist, 9:161-173. 1969.

ROBINSON, M.H. The Evolution of Predatory Behavioral in Araneid Spiders. *In* Function and Evolution of Behavioral, Oxford, Clarendom Press, 14:292-312. 1975.

ROBINSON, M.H., MIRICK, H.; TURNER, O. The Predatory behavior of some araneid spider and the origin of immobilization wrapping. Psyche,76: 487-501. 1969.

ROBINSON, S.E.; OLAZARRI, J. Units behavior and complex sequences in the predatory behavior of *Argiope argentata* (Fabricius) (Araneae: Araneidae). Smithsonian Contributions to Zoology, 65:1-36. 1971.

ROBINSON, M.H.; ROBINSON, B. Discrimination between prey types: An innate Component of the predatory Behavior of Araneid Spiders. Zeitschrift fur Tierpsychology, 41:266-276. 1975.

RODRIGUEZ, R.L.S.; GAMBOA, E.S. Memory of captured prey in three web spiders (Araneae: Araneidae, Linyphiidae, Tetragnathidae). Animal Cognition. 3:91-97. 2000.

RYPSTRA, A.L. The effect of kleptoparasitism on prey consumption and web relocation in Peruvian population of the spiders *Nephila clavipes*. Oikos. 37:179-182. 1981.

SANTOS, A.M.G. Aprendizagem e memória no labirinto aquático de Morris. In: Técnicas para o estudo do Sistema Nervoso. Capítulo 8, 131-154. 1999.

SEYFARTH, F.G.; BARTH, E.A. Slit Sense Organs and Kinesthetic Orientation. Zeitschrift für vergleichende Physiologie, 74:326-328. 1971.

SEYFARTH, F.G.; BARTH, E.A. Compound slit sense organs on the spider leg: Mechanoreceptors involved in kinesthetic orientation. Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology, 78(2):176-191. 1972.

SEYFARTH, F.G; HERGENRÖDER, R.; EBBES, H.; BARTH, F.G. Idiothetic orientation of a wandering spider: Compensation of detours and estimates of goal distance. Behavioral Ecology and Sociobiology, 11(2):139-148. 1982.

SHEAR, W.A. Observations on the predatory behavior Hypochilus gertschi Hoffman (Hypochilidae). Psyche, 76:407-417. 1969.

SHERRY, D.F. Food Storage by birds and mammals. In: Advances in the Study of Behavior. Ed. Rosenblatt, J.S.; Beer, C.; Busnel, M.C. & Slater, P.J.B. Academic Press. 1985.

SHERRY, D.F.; HOSHOOLEY, J.S. Seasonal hippocampal plasticity in food-storing birds. Philosophical Transactions of the Royal Society, 27(365):933-945. 2010.

SHETTLEWORTH, S.J. Cognition, Evolution and Behavior. Oxford University Press. 688. 1998.

SHETTLEWORTH, S.J. Cognition, Evolution, and Behavior. Second Edition. Oxford University Press. 700. 2010.

SIDMAN, M. Equivalence relations and behavior: a research story. Boston: authors Cooperative. p.606. 1994.

SILVEIRA, M.C. Evolução do cleptoparasitismo em *Argyrodes elevatus* (Theridiidae: Aranea). Dissertação (Mestrado em Neurociências e Comportamento). 2009. 95f. Instituto de Psicologia. Universidade de São Paulo. 2009.

SOUZA, C.L. Cognição ambiental e as relações: Mapas cognitivos, Ambiente construído & APO. Texto do Laboratório de Psicologia Ambiental, 4(8)1:11. 1995.

STATSOFT, INC. STATISTICA (data analysis software system), version 9. www.statsoft.com. 2004.

STUART, A.E., HUNTER, F.F. End-products of behaviour versus behavioural characters: a phylogenetic investigation of pupal cocoon construction and form in some North American black flies (Diptera: Simuliidae). Systematic Entomology, 23:387–398. 1998.

SZLEP, R. Change in the responses of spiders to repeated web vibrations. Behavior, 23.203:239. 1964.

UETZ, G.W., HALAJ, J.; CANDY, A.B. Guild structure of spiders in major crops. Journal of Arachnology, 27:270-280. 1999.

VANDER WALL, S.B. Food hoarding in animals. The University of Chicago, Chicago. 1990.

VIERA, C.; JAPYASSÚ, H.F.; SANTOS, A.J.; GONZAGA, M.O. Teias e Forrageamento. In: Ecologia e Comportamento de aranhas. Gonzaga, M.O.; Santos, A.J. ; Japyassú, H.F. (Org.).Editora Interciência, p.400. 2007.

VOLLRATH, F. Behavior of the kleptoparasitic spider *Argyrodes elevatus* (Araneae: Theridiidae). Animal Behavior. 27:515-521. 1979.

VOLLRATH, F.; SELDEN, P. The Role of Behavior in the Evolution of Spiders, Silks, and Webs. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 38:819-846. 2007.

WENG, J.L; BARRANTES, G.; EBERHARD, W.G. Feeding by *Philoponella vicina* (Aranea, Uloboridae) and how uloborid spider lost their venom glands. Canadian Journal of Zoology, 84:1752-1762. 2006.

WENZEL, J.W. Behavioral homology and phylogeny. Ann. Ver. Ecol. Syst., 23:1842-1854. 1992.

WHITEHOUSE, M.E.A. The foraging behaviors of *Argyrodes antipodiana* (Theridiidae), a kleptoparasitic spider from New Zealand. New Zealand New Zealand Journal of Zoology, 13:151-168. 1986.

WHITEHOUSE, M.E.A. Factors influencing specificity and choice of host in *Argyrodes antipoidiana* (Theridiidae, Araneae). Journal of Arachnology, 16:349-355. 1988.

WISE, D.H.. Spiders in ecological webs. Cambrigde University Press, Cambridge. 1993

WRIGHT, A.A. Memory processing by pigeons, monkeys, and people. Psychology of Learning and Motivation, 24:25-70. 1972.

XAVIER, G.F. A modularidade da memória e o sistema nervoso. Psicologia-USP, 4(12):61-115. 1993.

APÊNDICES

Apêndice A – Matriz dos caracteres discretos

Tabela 01: Matriz dos caracteres.

Taxa/Caráter	1	2
Badumna longinqua Controle	**1**	
Badumna longinqua COND. 1	**1**	
Badumna longinqua COND. 2	**.**	
*Zosis geniculata**	**0**	**.**
Zosis geniculata CONTROLE	**2**	**0/1**
Zosis geniculata COND. 1	**2**	**.**
Zosis geniculata COND. 2	**.**	**.**
Micratena nigrichelis CONTROLE	**0**	**1**
Micratena nigrichelis COND. 1	**0**	**.**
Micratena nigrichelis COND. 2	**.**	**.**
Leucauge sp. CONTROLE	**0**	**1**
Leucauge sp.1 COND. 1	**0**	**.**
Leucauge sp.1 COND. 2	**.**	**.**
Dubiaraneae sp. CONTROLE	**1**	**0/1**
Dubiaraneae sp. COND. 1	**1**	**0/1**
Dubiaraneae sp. COND. 2	**1**	**0/1**
Latrodectus geometricus CONTROLE	**1**	**1**
Latrodectus geometricus COND. 1	**1**	**.**
Latrodectus geometricus COND. 2	**.**	**.**
Parasteatoda tepidariorum CONTROLE	**1**	**0/1**
Parasteatoda tepidariorum COND. 1	**1**	**.**
Parasteatoda tepidariorum COND. 2	**.**	**.**

(*)- sem o armazenamento de p1 no centro

Legenda da Matriz

Caracteres	Estados
1. Armazenamento da segunda presa (p2)	1. ausente 3. periferia 4. centro/refúgio
2. Presa recuperada no retorno ao centro/refúgio	2. Primeira presa (p1) 3. Segunda presa (p2)

Apêndice B – Valores do Tempo de Busca

Neste apêndice, estão os valores referentes aos tempos de busca de cada indivíduo. A tabela 01 mostra o tempo de busca obtido na seção IV (Memória de captura da primeira presa com a captura da segunda presa). A tabela 02 mostra o tempo de busca obtido na seção V (Memória de captura da primeira presa).

Tabela 01 – Tempo de busca da Seção IV.

Indivíduos	***Z. geniculata***	***M. gregalis***	***Leucauge sp.***	***Dubiaranea sp.***	***L. geometricus***	***P. tepidariorum***	***B. longinqua***
01	0	39	6	7	12	5	10
02	0	46	13	7	21	7	29
03	0	46	16	9	28	8	29
04	0	47	18	16	33	11	65
05	0	68	38	20	40	19	-
06	0	72	58	21	54	22	-
07	0	81	61	21	59	24	-
08	0	85	87	29	69	28	-
09	0	89	110	34	115	30	-
10	0	91	180	37	186	39	-

Tabela 02 – Tempo de busca da Seção V.

Indivíduos	***Z. geniculata***	***M. gregalis***	***Leucauge sp.***	***Dubiaranea sp.***	***L. geometricus***	***P. tepidariorum***	***B. longinqua***
01	269	77	77	42	138	286	54
02	318	78	92	57	177	426	56
03	422	93	142	66	282	429	99
04	549	131	183	81	311	441	108
05	681	205	197	104	339	772	175
06	697	304	210	104	385	839	184
07	705	374	217	157	420	858	254
08	743	392	232	205	552	996	395
09	1001	425	267	298	707	1215	559
10	1010	432	305	713	1012	1366	-