

Universidade de São Paulo

Instituto de Psicologia

Fausto Assumpção Fernandes

**MEMÓRIA PREDATÓRIA DA ARANHA *Argiope argentata*: LOCALIZAÇÃO E TAMANHO DA PRESA**

São Paulo

2007

# **Livros Grátis**

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

Universidade de São Paulo  
Instituto de Psicologia  
Departamento de Psicologia Experimental

**A MEMÓRIA PREDATÓRIA DA ARANHA *Argiope argentata*: LOCALIZAÇÃO E TAMANHO DA PRESA**

Fausto Assumpção Fernandes

Dissertação apresentada ao Instituto de Psicologia  
da Universidade de São Paulo como parte dos  
requisitos para obtenção do título de Mestre.  
Área de concentração: Psicologia Experimental  
Orientador: César Ades

São Paulo

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

Fernandes, Fausto Assumpção

A memória predatória da aranha *Argiope argentata*: localização e tamanho da presa

Assumpção Fernandes; orientador César Ades –  
São Paulo, 2007,  
80 p.

Dissertação (Mestrado – Programa de Pós-Graduação em  
Psicologia. Área de concentração: Psicologia Experimental). –  
Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo.

1. Aranhas 2. Memória 3. *Argiope argentata* 4. Predação 5. Etologia I.  
Título.

Fausto Assumpção Fernandes

# **A MEMÓRIA PREDATÓRIA DA ARANHA *Argiope argentata*: LOCALIZAÇÃO E TAMANHO DA PRESA**

Dissertação apresentada ao Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre.

Área de concentração:  
Psicologia Experimental

Banca Examindora

---

(Nome e Assinatura)

---

(Nome e Assinatura)

---

(Nome e Assinatura)

Defesa de mestrado realizada em     /     /     no Instituto de Psicologia  
na universidade de São Paulo, SP.

*À meus pais*

## **Agradecimentos**

Agradeço à Universidade de São Paulo, pelo espaço e infra-estrutura disponibilizados. À FAPESP pela bolsa concedida, bem como pelo auxílio sem o qual a aquisição de equipamentos essenciais jamais seria possível.

Ao Professor César Ades pela orientação, apoio, e amizade.

Aos Professores Gilberto Xavier e Hilton Japyassu, pelas diversas críticas construtivas realizadas.

A todos os funcionários do Instituto de Psicologia que contribuíram direta e indiretamente para a realização desse trabalho.

A todos os amigos pelo apoio nas horas mais difíceis .

Aos colegas de laboratório.

A companheira, amiga Juliana Barbosa Russini, por todo o apoio na realização desse trabalho.

A Yuri Mendoza pela manutenção dos equipamentos, bem como pelas contribuições a esse trabalho.

A minha família pelo apoio e incentivo em todos os momentos.

## Resumo

### **A memória predatória da aranha *Argiope argentata*: localização e tamanho da presa.**

Aranhas orbitelas realizam comportamentos de busca quando uma presa, fixada no centro ou na periferia da teia, é suprimida. A fim de investigar os componentes da memória predatória relacionados com a localização espacial e com o tamanho da presa, foram realizados três experimentos com a aranha *Argiope argentata* (Fabricius, 1775). No Experimento 1, buscou-se saber se haveria diferenças entre as seqüências de busca executadas no caso da supressão de uma mosca fixada no centro e de uma mosca fixada na periferia da teia. No Experimento 2, replicou-se o Experimento 1, usando como presa um fragmento de tenébrio, mais pesado do que a mosca. No Experimento 3, tentou-se verificar se as aranhas gastariam mais tempo buscando uma presa armazenada na periferia da teia quando esta presa fosse experimentalmente deslocada para outro local. Os resultados mostram que *A. argentata* discrimina, na sua busca, presas fixadas no centro ou na periferia da teia, e que têm um tempo médio de busca maior no caso de uma presa de tamanho maior (Experimentos 1 e 2). As aranhas contudo parecem não discriminar a parte de cima da parte de baixo da região periférica de sua teia (Experimento 3). As informações obtidas na presente pesquisa contribuem para a formulação de modelos a respeito do funcionamento da memória em aranhas.



## **Abstract**

### **The predatory memory of the spider *Argiope argentata*: prey localization and size**

Orbweb spiders perform searching movements when a prey – attached to the hub or hoarded at the periphery of the web – is suppressed. We here examined the question of a possible memory representation of the attachment site and of prey size in three experiments with *Argiope argentata* (Fabricius, 1775). In Experiment 1, we looked for differences between search sequences performed when a domestic fly was suppressed, when attached to the hub or hoarded at the periphery of the web. The procedure of Experiment 1 was replicated in Experiment 2, but prey was then part of a larva of tenebrium, heavier than a fly. In Experiment 3, we tested the hypothesis that a spider would spend more time searching for a prey when the hoarding site of this prey is changed relatively to initial experience. Results show that *A. argentata* perform different searching sequences according to the site of attachment of a prey (hub vs. periphery) and tends to spend more time searching for heavier prey (Experiments 1 and 2). There was however no discrimination of upper or lower parts of the web as to searching behavior (Experiment 3). The present results contribute to the formulation of memory models in spiders.

# Sumário

Capítulo 1 Introdução ..... 10

Capitulo 2 Centro/periferia e tamanho da presa como elementos da memória predatória..... 24

Capítulo 3 A localização da presa na parte de cima e de baixo da teia como elemento da memória predatória..... 56

Capitulo 4 Discussão geral: características da memória predatória de *A. argentata*..... 64

# 1 INTRODUÇÃO

Embora os trabalhos pioneiros de Hans Peters, realizados a partir da década de 1930 (Peters, 1931, Peters, 1932), já indicassem a existência de fatores de memória no comportamento de predação da aranha *Araneus diadematus*, foi só nos últimos vinte anos que se manifestou um interesse mais consistente pela questão da memória em aranhas, principalmente em orbitelas. A memória predatória constitui um modelo interessante para o estudo da plasticidade comportamental, uma vez que desvenda a influência da memória e da aprendizagem sobre a execução de seqüências comportamentais pré-programadas e típicas-da-espécie. A memória predatória é uma memória *especializada*, localizada em momentos determinados da caça, e tem por função conservar uma informação determinada de que dependerá o resto da seqüência. Ela se manifesta no deslocamento e nos movimentos exploratórios das pernas através dos quais as aranhas recuperam o contato com a presa, e através dos quais a sua natureza e tamanho são avaliados e representados na memória. Difere de sistemas de memória mais versáteis que permitem a retenção de uma gama ampla e variada de informações a respeito do ambiente ou do próprio comportamento do organismo, como a memória estudada em pombos ou ratos de laboratório.

A existência de processos mnêmicos em artrópodes foi demonstrada em estudos suficientemente numerosos para constituir um consenso e para reforçar a idéia de que a memória é um traço adaptativo do comportamento típico-da-espécie deste grupo de animais. A memória em artrópodes (especialmente em artrópodes sociais, como as abelhas ou as formigas) revelou ser bastante complexa e comparável em vários aspectos à memória estudada em aves ou mamíferos. Damos em seguida alguns exemplos de estudos com abelhas e formigas para reforçar a idéia do quanto são variáveis e complexos os processos mnêmicos envolvidos.

### **Memória no comportamento de abelhas**

Abelhas que saem para forragear encontram o caminho de volta para a colméia, mesmo que tenham percorrido distâncias grandes em busca de néctar: utilizam dicas ambientais de diversos tipos, armazenadas em memórias de curto, médio ou longo prazo (Menzel e Müller, 1996). As abelhas constroem representações através de seu contato com fontes de alimento de riqueza ou abundância variáveis (Gil, De Marco, Menzel, 2007). Abelhas que aprenderam a associar cores com o acesso a soluções de açúcar, em ambientes semelhantes ao ambiente natural, são influenciadas pela seqüência (memorizada) das recompensas experienciadas: se a seqüência for crescente, passam cada vez mais tempo investigando flores (como se tivessem estabelecido uma expectativa de aumento seqüencial na amplitude do reforço).

Mamangabas (*Bombus impatiens*) conseguem registrar intervalos de tempo em sua memória. A latência para visitar fontes mais ricas – depois de uma visita a uma fonte mais pobre - diminui proporcionalmente ao intervalo temporal imposto entre as duas visitas. Além de memorizar a duração do intervalo, as mamangabas também retêm uma informação a respeito da natureza da fonte alimentar: se diminuir o valor da fonte – depois de um contato prolongado com um valor inicial preferido – os insetos a rejeitam,

num processo análogo ao do contraste de incentivo estudado em outros animais (Boisvert, Veal e Sherry, 2007). Mamangabas aprendem a localização das flores visitadas: se estas flores estiverem numa disposição espacial fixa, elas adquirem trajetos estereotipados de umas às outras, sem contudo minimizar o trajeto global. Se esta oportunidade de aprendizagem não for oferecida, por haver variação aleatória da posição das flores, o comportamento de forragear se desorganiza, havendo, inclusive, um aumento das visitas a flores já exploradas (Saleh e Chittka, 2007). Se o intervalo entre o encontro de uma flor e da flor seguinte for suficientemente curto (menor do que 2 segundos), a mamangava em forrageio se mostra seletiva e aceita a segunda flor somente se ela for da mesma espécie do que a primeira. Se o intervalo for maior do que 2 segundos, a mamangava passa a aceitar cada vez mais uma segunda flor que difira da primeira. Resultados como estes indicam estar atuando uma memória operacional que permite ao inseto aproveitar, dentro de uma janela tempo ral que é limitada pelo esquecimento, plantas sucessivas semelhantes (*flower-constant strategy*) (Raine e Chittka, 2007).

Fatores contextuais interferem no forrageamento: abelhas treinadas a forragear em determinada localidade mudam a sua escala de preferência pelas recompensas de acordo com a direção do trajeto de vôo: durante a volta para a colméia, a ordem de preferência é diferente de quando a abelha efetua uma saída exploratória. Concluem os autores deste estudo: “a abelha, com o seu cérebro minúsculo, possui uma memória sofisticada, e é capaz de memorizar tarefas dentro de um contexto temporal. Abelhas melíferas podem assim “planejar” suas atividades no tempo e no espaço e usar o contexto para determinar que ação executar e quando” (Zhang, Schwarz e Pahl, 2006, p. 4420).

## Memória no comportamento de formigas

A memória espacial de formigas é um assunto clássico que continua fértil, do ponto de vista da pesquisa. Verificou-se que a eficiência e a rapidez no transporte de sementes em duas espécies de formigas coletoras (*Messor pergandei* e *Pogonomyrmex rugosus*) aumentava com o passar dos dias, uma indicação forte da existência de memória do local onde estavam armazenadas as sementes (Johnson, 1991). Niven (2007) mostrou que formigas retêm informações visuais acerca da rota que devem seguir até chegar ao alimento e acerca da rota que devem seguir para retornar a colônia. A formiga do deserto australiana (*Melophorus bagoti*) armazena, decodifica e retêm dicas visuais durante a ida até a fonte de alimento e o retorno ao ninho. A aquisição da aprendizagem das dicas, no seu caso, é *gradual*, dependendo do número de exposições aos estímulos visuais e da duração de sua exposição. Uma vez aprendidos os marcos ambientais, *M. bagoti* não demonstra esquecimento até o final do período de forrageamento das formigas: trata-se, portanto de uma aprendizagem de longo prazo. Essas formigas usam uma espécie de “percepção instantânea” (*snapshot*) para igualar a sua representação mnêmica às dicas concretas encontradas durante as suas trajetórias (Narendra, Si, Sulikowski e Cheng, 2007; ver também a este respeito Graham, Durier e Collet, 2007).

Formigas recolocadas a alguma distância do ponto em que se encontravam, numa trajetória familiar, conseguem voltar ao ninho usando dicas visuais distantes, mas sem ter a capacidade de usar mapas espaciais, como outros animais, por exemplo, ratos de laboratório (Collett, Graham, Harris, 2007). Franks *et al* (2007) mostraram que as formigas podem efetuar trajetos de reconhecimento em seu ambiente e usar a informação obtida em trajetórias futuras. É algo semelhante à aprendizagem latente em ratos (um processo marcante no desenvolvimento da concepção cognitivista de aprendizagem). Nesta pesquisa, colônias de *Temnothorax albipennis* eram inicialmente expostas a ninhos de qualidade inferior ao que possuíam, deixando que os

explorassem sem ter de emigrar. Quando esta necessidade se tornava premente, as formigas preferiam escolher um novo ninho (desconhecido) em relação ao antigo que já tinham explorado, dando assim uma indicação que informações a respeito da qualidade de sítios para estabelecer a colônia tinham sido adquiridas, sem comportamento de escolha, portanto, de forma análoga à aprendizagem latente.

Formigas são capazes de estimar (e de conservar na memória) informações relativas às distâncias percorridas. Formigas da espécie *Melophorus bagoti* eram treinadas a alcançar em trajetórias retas uma isca situada a uma distância menor e a uma distância maior do ninho. As formigas estimavam corretamente a distância da isca, se testadas imediatamente depois da aquisição da memória, mas recorriam a outras estratégias de orientação depois de um período de 24 horas, em que, supostamente, deteriorava-se o registro de memória da distância da fonte (Narendra, Cheng e Wehner, 2007). A formiga tropical *Gigantiops destructor*, quando sai do ninho em demanda de uma fonte familiar, usa rotinas motoras fixas que a levam aos primeiros referenciais espaciais. Depois disso, no meio do caminho para a fonte, ela não segue mais uma seqüência estereotipada, mas sim uma estratégia de deslocamento mais flexível, capaz de ser variada de uma viagem a outra, e tendo dicas diferentes em diferentes alternativas. Isso mostra que o tipo de memória utilizada depende do contexto dentro do qual se processo o deslocamento (Macquart *et al.*, 2006).

O estudo de Aksoy e Camlitepe (2005) é interessante por mostrar que formigas são capazes de usar dicas *idiotéticas*, ou seja, dicas dependentes de seus movimentos prévios. Formigas da espécie *Formica pratensis* eram treinadas num tubo em T a escolher um das duas direções alternativas, a da esquerda. Quando todas as outras indicações espaciais eram suprimidas, as formigas utilizavam consistentemente a dica idiotética, virando à esquerda do “labirinto em T”. A orientação das abelhas e das formigas (como, mostraremos mais adiante, a das aranhas) é multi-determinada,

valendo-se de dicas diferentes às vezes em regime de redundância. Esta multi-determinação da memória espacial garante idas e retornos seguros em condições em que uma fonte de informação pode faltar.

### **Memória no comportamento de aranhas**

Embora não sejam tão numerosos e geralmente não tão aprofundados quanto os estudos com abelhas ou com formigas, os estudos com aranhas demonstram a existência de processos mnêmicos em diversas atividades típicas: no acasalamento, na escolha do local para a construção da teia, na construção da teia, na captura da presa, no retorno ao refúgio ou ao centro da teia, etc. Houve um bom caminho percorrido depois dos estudos de Peters (1931, 1932, 1933) e de Grunbaum (1927), mas ainda resta bastante para ser pesquisado. Falta ainda à área um esquema teórico que permita, ao mesmo tempo, dar conta das minúcias e abrir a possibilidade de comparação com os estudos efetuados com outras espécies.

#### *A teia e o local de construção e de captura*

Sabe-se, hoje em dia, que a construção da teia geométrica, durante muito tempo considerada uma característica inata e estereotipada, sofre efeitos da experiência e pode estar sujeita a aprendizagem. No caso da orbitela *Zygiella x-notata*, a presença de presas potenciais (Pasquet, Ridwan e Leborgne, 1994) e o sucesso no forrageamento prévio (Pasquet, Leborgne e Lubin, 1999) afetam a construção da teia. As aranhas *Argiope keyserlingi* e *Larinioides sclopetarius*, como outras aranhas de teias orbiculares, costumam ter a parte inferior da teia maior do que a superior, com vantagens predatórias que decorrem do uso da gravidade. Uma caça na parte inferior da teia é mais rápida e envolve menos gasto energético, por valer-se a aranha da gravidade, do que na parte superior. Contudo, se as aranhas forem alimentadas na parte de cima, em detrimento da de baixo, de sua teia, tornam mais larga a espiral viscosa de cima, adaptando-se à probabilidade de captura de insetos (Heiling & Herberstein, 1999).



Ades, Cunha e Tiedeman (1993) mostraram que *A. argentata*, quando colocada inicialmente num quadro horizontal e forçada assim a tecer numa dimensão diferente da natural, começa estirando fios quase casuais pelo espaço todo, e introduz aos poucos, ao longo dos dias, elementos da estrutura da teia, raios irregulares e algumas espiras no começo, depois uma teia pequena, depois uma teia maior, dotada de todos os elementos de uma teia funcional. Esta adaptação progressiva não é apenas um efeito da habituação às condições de teste: implica, segundo Ades e Cunha, numa aprendizagem motora. Num segundo teste de construção de teias na horizontal, a passagem para o estágio da teia completa se dá muito mais rapidamente do que no primeiro, uma indicação de que houve aprendizagem e retenção, ao longo do tempo, de um ajustamento motor às condições novas. A memória envolvida parece ter as propriedades de uma memória de longo prazo.

Outros estudos abordam diversos aspectos da plasticidade da construção da teia e a colocam, não mais como estereotípia pura, mas como um elo flexível das estratégias predatórias das aranhas orbitelas (Leborgne e Pasquet, 1987; Pasquet, Leborgne e Lubin, 1999; Schneider e Vollrath, 1998; Sandoval, 1994; Heiling e Heberstein, 1999; Nakata e Ushimaru, 1999; Nakata, Ushimaru e Watanabe, 2003; Tso, 1999; Venner, Pasquet e Leborgne, 2000). Os estudos de Morse (1999; 2000a, 2000b) mostram efeitos de experiência em tomisídeos.

#### *A captura em salticídeos*

A aranha salticidae (*Portia fimbriata*) adota estratégias diferentes para as suas diferentes presas que podem ser insetos ou outras salticidas. Na sua captura de aranhas de teia, usa uma estratégia de ensaio-e-erro na qual são patentes mecanismos de aprendizagem. *Portia fimbriata* penetra na periferia da teia de sua presa e produz vibrações, simulando um inseto. Varia o tipo de vibração até que a outra aranha reaja e, a partir deste

instante, passa a usar o estímulo “eficiente” como isca: a presa reage ao falso inseto, desce predatoriamente até a periferia da teia e acaba sendo capturada. Já quando *P. fimbriata* vai preda uma aranha fêmea salticidae (*Euryattus sp*) que constrói seu ninho em folhas, ela simula movimentos copulatórios, pulando sobre a presa quando esta sai do ninho. Há, nesta tática de caça, um processo de ensaio-e-erro análogo ao que outros animais usam quando aprendem: uma variação randômica dentro de uma classe especial de resposta, seguida da seleção das alternativas que dão efeito (Jackson e Blest, 1982; Jackson e Pollard, 1996; Clark, Harland & Jackson, 2000). Estudos comparativos feitos com aranhas do mesmo gênero, *Portia africana*, *P. albimana*, *P. labiata*, and *P. schulrzi*, mostram que a tática é generalizada (Jackson e Hallas, 1986a, 1986b). Duas populações de *P. labiata* tinham uma frequência de uso diferente da tática de ensaio-e-erro para a captura de aranhas de teia: o resultado levanta a intrigante questão de ter sido a própria flexibilidade comportamental produto de adaptação evolutiva a condições específicas do habitat (Jackson e Carter, 2001).

Tarsitano e Jackson (1994) mostraram que *P. fimbriata* é capaz de aprender o caminho até uma isca (uma presa morta e seca, para não gerar estímulos olfativos) vista do alto de uma plataforma, mesmo quando, neste caminho, perdia o contato visual com a isca. Este comportamento envolve não apenas uma representação mnêmica da posição da presa em relação a uma série de indicadores ambientais, mas também uma capacidade de integrar de maneira flexível esta representação aos estímulos encontrados nos atalhos (ver também Hill, que encontrou resultados semelhantes com *Phidippus*, 1979 e Jackson e Wilcox, 1993).

Formas mais complexas da aprendizagem de salticidas, foram demonstradas recentemente por Skow e Jakob (2005): *Phidippus princeps* é capaz de aprender, através de contatos prévios, a evitar pulgões tóxicos (*Oncopeltus fassdatus*). Mas a resposta, inibida nos contextos da

aprendizagem inicial, reaparece em contextos diferentes, o que indica a existência de uma aprendizagem contextual que ainda não tinha sido demonstrada em aranhas e que é análoga a aprendizagens em himenópteros sociais.

### *Orientação espacial*

A orientação espacial é um dos temas relacionados com memória que mais cedo chamaram a atenção para aranhas, em especial para *Agelena labyrinthica* (Bartels, 1929; Holzapfel, 1933). As aranhas desta espécie constroem uma teia aproximadamente horizontal, numa das pontas da qual está um tubo de seda que constitui o refúgio. As aranhas conseguem retornar ao seu refúgio depois de excursões sobre a teia, usando um sistema de navegação que inclui referências externas (estímulos *alotéticos*, Moller e Görner, 1994) e proprioceptivas ou *idiotéticos* (Moller e Görner, 1994). Os estímulos externos que a aranha leva em conta são o sol ou uma fonte pontual de luz (Görner e Claas, 1985), a gravidade, o padrão de elasticidade da teia (Görner, 1988); os internos são dicas proprioceptivas registradas pela aranha durante a sua excursão para fora do refúgio.

Os estímulos vigentes (ou adquiridos) durante a ida podem ser modificados para saber se são importantes enquanto referenciais externos para a orientação espacial. Assim, se aranha saiu para a sua teia, atraída por vibrações, debaixo da estimulação de uma luz, esta luz pode ser colocada noutra posição, por exemplo, a um ângulo de 90 graus, antes que a aranha retorne. Verifica-se neste caso ser realmente a luz um marco para a orientação: a aranha se desvia então do caminho reto que a levaria ao refúgio e dá algumas voltas no final das quais acaba se orientando corretamente, provavelmente a partir de estímulos estruturais da teia. Uma estratégia mnêmica (baseada na memorização da direção da luz) atua, de forma redundante, com estímulos da própria teia. Um sistema desses

garante que a trajetória correta possa ser recuperada se houver falha num dos sistemas indicadores.

Esse sistema de navegação está presente em outras aranhas. *Drassodes cupreus* se utiliza de luz polarizada para seu forrageamento e consecutivo retorno ao ninho (Dacke, Nilsson, Warrant, Blest, Land & Carroll, 1999), *Leucorchestris arenicola* se vale de navegação noturna para seu forrageamento e consecutiva volta ao refugio (Norgaard, Henschel & Wehrner, 2007).

#### *Memória predatória em aranhas orbitelas*

Peters (1933) demonstrou que *Araneus diadematus* abandona uma primeira presa que estava sendo ingerida para capturar uma segunda presa que por ventura caia em sua teia, retornando à ingestão da primeira presa após ter armazenado a segunda presa, um comportamento que sugeria estivessem presentes fatores de memória no comportamento predatório de orbitelas. Ades (1991) usando moscas domésticas como presas mostrou que, se *A. argentata* leva m1 para o centro da teia para e a enrola e fixa ali para a ingestão imediata, ela armazena m2, enrolando -a no local de captura. A mudança de comportamento, de m1 para m2, é muito seguramente controlada mnemicamente, uma vez que se manifesta mesmo quando os estímulos de m1 são suprimidos, isto é, na ausência de controle sensorial. Ades (1991) também mostrou que, terminada a ingestão de m1, a aranha consegue reencontrar m2 e que busca m2, quando esta foi retirada da teia, uma indicação segura, novamente, de controle mnêmico.

Do ponto de vista funcional, o armazenamento na periferia da teia constitui uma maneira: (1) de reduzir o tempo passado na periferia da teia (o enrolamento da presa na periferia, sem transporte ao centro, é efetuado de modo mais rápido do que a alternativa de recolhimento da presa e permite a volta célere da aranha ao centro, que equivale a uma zona de refúgio); (2)

de conservar para consumo posterior presas acima da quantidade imediatamente aproveitável. Aranhas podem passar longo tempo sem capturar presas e uma reserva de alimento armazenada pode funcionar como uma espécie de “buffer” e evitar graus extremos de subnutrição (Ades, 1991; Crespigny, Herberstein e Elgar, 2001).

Há episódios em que *A. argentata* armazena no local de captura a primeira presa capturada. Isto ocorre sistematicamente com presas acima de um certo tamanho e/ou que estejam se movimentando de forma intensa. É o caso de capturas de abelhas, gafanhotos, grilos, besouros e borboletas, acima de um certo peso (Robinson, 1969; Robinson e Robinson, 1974; Ades, 1991). Não há evidências que este armazenamento de m1 seja devido ao estado de saciedade da aranha. Parece mais provável que o armazenamento de m1 seja uma tática defensiva diante de insetos que representam perigo para a aranha. Abelhas deixadas enroladas na periferia continuam por um certo tempo mexendo-se em seu casulo, e é a redução desta atividade (que as mordidas iniciais não conseguiriam eliminar, como no caso de moscas domésticas) que pode sinalizar o momento (seguro) do recolhimento. É possível que o transporte seguro ao centro dependa de condições de movimentação reduzida da presa.

Os resultados demonstrados por Diaz-Fleicher (2005), com relação à preferência de um local de captura (isto é a aranha captura mais presas na parte de cima da teia que na parte de baixo) parecem serem diferentes dos encontrados em *Argiope argentata*. Em um estudo exploratório, Russini e Ades (2006) verificaram que *A. argentata* busca por mais tempo por presas retiradas da parte de cima da teia, demonstrando que essa espécie de aranha “prefere” capturar presas na parte inferior da teia. Uma das possíveis razões para essa diferença pode estar no fato de *M sagittata* construir uma teia simétrica, enquanto *A. argentata* constrói teias assimétricas.

Outro aspecto que vale destacar acerca da memória predatória diz respeito ao retorno ao centro. Se a teia de *Zygiella x-notata* - uma aranha que tem um refúgio externo à sua própria teia, ligado a ela por um simples raio – for girada no seu próprio plano a aranha reage adequadamente a uma presa, correndo imediatamente para efetuar a captura. O problema se apresenta contudo na hora de voltar ao refúgio. A aranha tende a seguir o caminho gravitacional anterior à rotação do plano da teia e, assim, pode se afastar da posição presente do refúgio. Esse erro de direção torna-se gradualmente menor, à medida em que a aranha é testada repetidamente nas condições experimentais. No fim de um certo número de tentativas, a aranha volta imediatamente e sem erro direcional ao refúgio, em sua posição modificada. (Le Guelte, 1969). Este experimento de Le Guelte é interessante por indicar que uma aranha orbitela é capaz de formar hábitos, na memória de *longo prazo*, relativos à posições espaciais relevantes, em relação à gravidade. Esta memória de longo prazo deve ser distinguida da memória operacional que Ades (1989) estudou e que decorre de uma aquisição de informação específica a um episódio de caça.

#### *A busca de presas retiradas da teia*

O fato de ter capturado e fixado à teia uma presa, não influencia apenas o modo de captura de presas subseqüentes (que podem ser armazenadas ou não). Ele gera o que poderia ser chamado de uma *representação* ou de *traços* da presa capturada. Como saber se há esta representação? Ela se torna evidente quando a presa fixada à teia é retirada experimentalmente, antes da ingestão. Neste caso, a aranha desempenha, com vigor e duração variáveis, movimentos de *busca*, ou seja, movimentos que tornam mais provável a localização de uma presa e que podem ocorrer, de forma muito mais rápida e sutil, em episódios de recolhimento sem a supressão experimental da presa. A busca não decorre, obviamente, de estímulos sensoriais uma vez que está ausente a presa que poderia gerá-los.

Os movimentos de busca ocorrem: quando se retira uma presa fixada no centro da teia, um pouco antes ou durante a ingestão; quando se retira uma presa do local de armazenamento na periferia da teia. Os movimentos de busca aumentam a probabilidade de detecção da presa e, em condições normais, quando a presa ainda está na teia, levar à sua recuperação.

Perguntas de duas ordens podem ser formuladas a respeito da busca de uma presa. De um lado, perguntas a respeito da *representação* do local onde foi deixada a presa: será que *A. argentata* discrimina e registra a localização em que armazenou, na periferia, uma presa (será que tem uma representação diferente de uma presa deixada na parte de cima da teia e outra deixada na parte de baixo da teia ?); Será que distingue entre uma presa fixada na periferia e outra fixada no centro ?

(2) indagações quando à *representação da presa propriamente dita*. Será que *A. argentata* gasta mais tempo buscando uma presa de maior massa do que outra menor ? Será que realiza mais movimentos de busca quando duas presas foram retiradas da teia, em relação a uma presa suprimida ? Será que forma uma representação da presa que está ingerindo, buscando-a menos à medida que diminui em volume, ao longo da ingestão ?

### *Objetivos*

O objetivo do programa de estudos do nosso laboratório sobre a memória predatória é mapear os aspectos das seqüências de caça da aranha orbitela *Argiope argentata* em que existe uma influência da memória. Visa-se saber que aspectos da experiência passada, dentro de episódios de caça, são retidos e de que maneira passam a afetar o decurso do comportamento. De uma maneira muito geral, pode-se dizer que a aranha decide o curso de ação – isto é, a escolha de uma alternativa comportamental em relação a outra – a partir do efeito combinado de *informações sensoriais* (a respeito de estímulos presentes) e de *informações mnêmicas* (relativas a estímulos encontrados previamente ou a atividades previamente executadas pela

aranhas). O estudo da memória em *A. argentata* é o estudo da integração entre informações passadas e presentes, como é o caso em qualquer estudo de memória.

A presente pesquisa visa trazer informações sobre a representação espacial e sobre a representação do tamanho da presa que *A. argentata* forma durante a captura e utiliza durante a busca. No Experimento 1, através da descrição dos movimentos de busca efetuados quando há supressão experimental da presa, buscou-se demonstrar que a aranha distingue entre uma mosca fixada no centro da teia e outra fixada (armazenada) na periferia. No Experimento 2, uma réplica do Experimento 1, substituiu-se a mosca por um segmento de larva de tenébrio, de tamanho e peso maiores, visando saber se o maior valor nutritivo da presa poderia ensejar durações maiores de busca como nos experimentos de Gamboa e Rodrigues (2001). No Experimento 3, indo além do Experimento 1 na tentativa de mapear a precisão da representação espacial do local de fixação periférico da presa, tentou-se verificar, indiretamente, se as aranhas discriminavam e levavam em conta mnemonicamente o local (em cima ou embaixo do miolo da teia) de armazenamento da presa.

Acreditamos que os resultados destes experimentos sejam relevantes, não apenas para o conhecimento melhor das táticas de captura da presa em *A. argentata*, mas como subsídio para uma teoria geral da memória em aranhas, necessária para que se compreendam as raízes evolutivas da memória e sua inserção nos roteiros pré-programados das espécies.



# 2

## CENTRO/PERIFERIA E TAMANHO DA PRESA COMO ELEMENTOS DA MEMÓRIA PREDATÓRIA

### **Experimento 1: busca de uma mosca retirada do centro e da periferia da teia**

No presente experimento, visando otimizar as condições para uma demonstração do papel da memória espacial na busca, resolvemos contrastar a busca em duas condições espaciais *naturais* de fixação da presa (uma mosca) à teia: (1) fixação no centro, (2) fixação na periferia. Se *A. argentata* discrimina o fato de ter fixado uma presa ao centro, logo antes da ingestão, do fato de ter enrolado e armazenado uma presa na periferia, para ingestão posterior, e se esta discriminação influenciar sua orientação espacial, então a forma da busca deveria ser diferente em cada caso: centrada no centro, no primeiro caso, dirigida para a periferia, no segundo.

Quando a primeira mosca (m1) é recolhida ao centro e presa a um fio de suspensão, a aranha pode perder por um instante o contato com ela. O processo de recuperação dá-se da seguinte maneira: a aranha prende um fio guia um pouco acima do centro da teia, encostando as fiandeiras neste

ponto e, depois de eventuais movimentos leves de sacudida do corpo, estende os palpos e pode ter movimentos alternados com eles, na forma do que chamamos de tamborilar; com o auxílio do par I e III (principalmente o par III) que se flexionam, na direção da região provável onde está pendurada a mosca, a aranha localiza ou a própria presa, ou o fio pelo qual está pendurada, fio que é, então, puxado com as pernas até que a presa se encontre na altura dos palpos e das quelíceras e que se inicie o processo de ingestão. Os detalhes sutis do reencontro de uma presa fixada ao centro podem variar, de episódio em episódio, mas é claro que a busca – desencadeada mnemonicamente – é facilitada pelos estímulos (olfativos, vibratórios, tácteis) da presa presente.

O uso de dicas de memória fica mais claro se a aranha tiver que se deslocar à periferia para nova captura, deixando m1 pendurada no centro. Na sua volta ao centro, a aranha pode se encontrar a alguma distância de m1 pendurada: movimentos dos palpos e das pernas I e III são rapidamente executados e levam ao contato renovado com a presa. Se m1 for retirada do centro pelo experimentador, os movimentos de busca se tornam, previsivelmente, mais extensos e mais amplos em sua distribuição espacial.

Quando a mosca é armazenada na periferia, o que é geralmente o caso quando se trata de uma segunda presa (m2), a busca de m2 é protelada até que m1 tenha sido ingerida, no centro. A aranha, depois de rejeitar os restos de m1 (uma pelota de quitina) e de executar eventuais movimentos de limpeza das pernas e dos palpos, executa uma rotação do corpo que a coloca de frente para o local distal onde está m2 e se locomove, seguindo um raio, até a presa que é recortada da teia e carregada de volta ao centro. Durante a rotação do corpo podem às vezes aparecer sacudidas dadas por um movimento de puxar-e-sacudir raios, efetuado através das pernas I e II, movimento este que parece ter por função facilitar a localização de m2 enrolada e totalmente imóvel. Chegando ao centro, *A. argentata* enrola o

casulo de m2 e o fixa ao centro, de uma forma muito semelhante à pela qual fixa ao centro m1, e inicia a ingestão.

Nos casos descritos até aqui, a presa (m1, m2) estava presente, e sua presença pode encurtar ou eliminar processos de busca necessários para a recuperação. Neste experimento, pretendeu-se eliminar o controle sensorial decorrente da presença da presa, retirando m1 ou m2 e registrando o comportamento de busca subsequente.

Se *A. argentata* exibisse diferenças no modo e na orientação da busca de m1 em relação à busca de m2 (ambas retiradas da teia), poderíamos supor que ela dispõe de um registro mnêmico de onde deixou a presa, se no centro, se na periferia. Chamaremos de *busca central* os movimentos de busca da aranha em relação a uma presa retirada de seu ponto de fixação no centro e de *busca periférica* os movimentos de busca de uma presa retirada de seu ponto de armazenamento na periferia.

## **Método**

### *Sujeitos*

Foram utilizadas 10 aranhas, de *Argiope argentata* fêmeas, adultas ou pré-adultas, coletadas no campus da USP (São Paulo) e mantidas em caixas - viveiro de 25 x 25 x 5 cm . Essas caixas tinham sua estrutura feita de madeira, com dois vidros fechando a parte anterior e posterior da caixa. Quando as filmagens eram iniciadas esses dois vidros eram retirados das caixas, para que as imagens filmadas ficassem bem claras. As aranhas estavam sob regime natural de luz-escuro e recebiam uma mosca por dia durante 4 ou 5 dias da semana.

### *Filmagem e análise*

Episódios de caça e de busca eram eliciados com a caixa -viveiro colocada no dispositivo de registro do Laboratório de Aranhas, sob iluminação

fluorescente. Os registros filmados eram realizados através de uma câmera digital (Sony FX-1) e gravados diretamente no computador (Dell Precision 670). Os episódios gravados eram posteriormente analisados com o auxílio do programa Adobe®Premiere.

### *Procedimento*

As aranhas foram observadas cada uma debaixo de duas condições experimentais: (1) *condição central*, (2) *condição periférica*. A ordem de condições era aleatorizada.

*Condição periférica.* A aranha recebia m1, que era levada ao centro, enrolada e fixada, tendo início a sua ingestão. m2 era então oferecida, seja na parte de cima da teia, seja na parte de baixo, sendo armazenada no local. Quando a aranha voltava ao centro e reiniciava a ingestão de m1, m2 era retirada da região de captura, queimando-se com a ponta de um pirógrafo, os fios que a atavam à teia e retirando-se a mosca enrolada em seda com uma pinça. O procedimento inevitavelmente criava um rombo na teia, mas eliminava possíveis dicas da m2 que pudessem eliciar ou orientar uma busca subsequente. Quando a aranha terminava a sua ingestão de m1, considerava-se iniciado o episódio de busca e era acionada a tomada de registro de vídeo, sendo filmados os eventuais comportamentos de busca até um prazo de 10 minutos seguidos sem emissão de busca, quando então a busca era considerada encerrada.

*Condição central.* Nesta condição, a aranha recebia uma primeira presa (m1) e a ingeria completamente (como na condição periférica, também era ingerida completamente m1). m2 era então oferecida sendo levada ao centro, enrolada e fixada. Antes que a aranha iniciasse a ingestão de m2, ela era atraída à periferia através da vibração gerada por uma pinça e transmitida a um dos raios. Durante a sua ausência do centro, m1 era retirada. Considerava-se iniciado o episódio de busca logo que a aranha se endireitasse no centro, depois de voltar a ele, e a filmagem era acionada. O

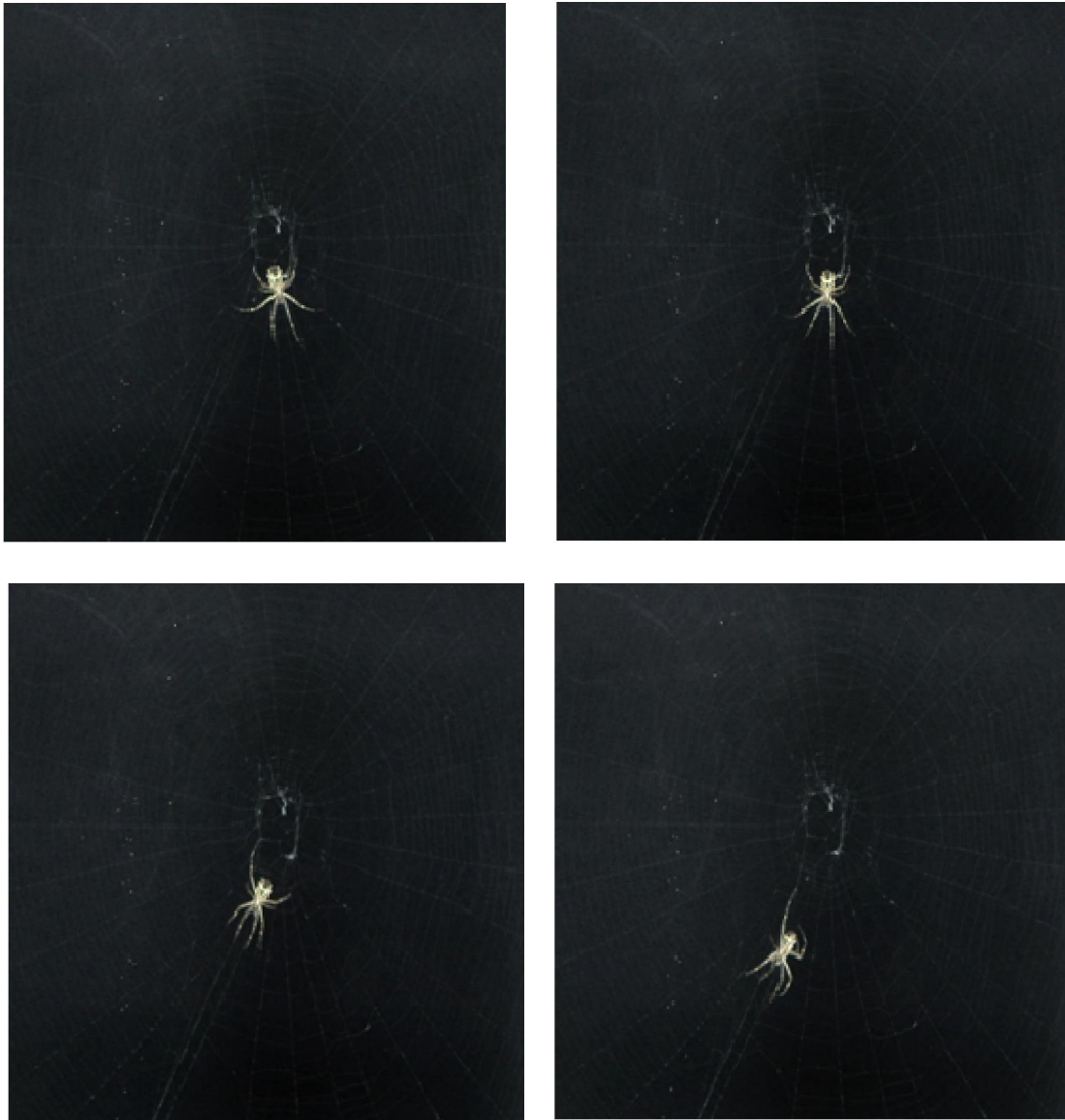
de recuperação do registro era interrompido depois de dez minutos sem sinal de busca, sendo considerada encerrada a busca. Caso a busca não fosse iniciada o registro era eliminado após vinte minutos de ausência de movimentos de busca.

Com algumas outras aranhas, foram realizadas observações de controle. Na condição *mosca presente*, observou-se o comportamento das aranhas em relação a uma presa presente fixada no centro e em relação a uma presa presente fixada na periferia. Tratava-se de saber se os movimentos que caracterizam a busca quando a presa foi retirada da teia também aparecem e em que medida quando a presa está presente no seu lugar de fixação. As Figuras 1 e 2 mostram seqüências típicas de recuperação de presas presentes, respectivamente, no centro e na periferia. Sacudidas e tamborilamentos, que marcam a busca de uma presa ausente, também foram observados no caso de uma presa presente, obviamente em freqüência e ocorrência menores. A condição *rombo* replicava exatamente a condição central, com a diferença que um rombo era criado na periferia da teia, simulando o rombo produzido na teia na condição periférica. Se não houvesse diferença entre os escores da condição rombo e da condição central, poder-se-ia concluir que diferenças entre as condições central e periférica não são devidas ao rombo que acompanha o procedimento periférico.

Houve cuidado, ao longo da aplicação do experimento, no sentido de manter constantes as condições de observação e minimizar perturbações. Como o ato de destacar uma presa – do centro ou da periferia – é um possível eliciador de respostas defensivas por parte das aranhas (balanço da teia, imobilidade) o experimentador treinou-se para efetuá-lo da maneira mais suave possível. Quando surgia uma resposta defensiva típica, a observação era descartada, sendo a aranha retomada em outra oportunidade.



Figura 1. A recuperação de uma mosca, depois de seu enrolamento no centro.



**Figura 2.** Movimentos de busca, durante o recolhimento de uma presa armazenada na periferia da teia.

## *Etograma*

Foram usadas as filmagens para a descrição e o registro das respostas de busca, nas condições central e periférica. Os vídeos dos episódios inicialmente filmados foram vistos e revistos e examinados através da técnica do quadro-quadro para chegar à definição a mais precisa possível das categorias. Alguns destes registros foram observados e codificados pelo experimentador (FA) e pelo seu orientador (CA), sendo estabelecidos então critérios para (1) a definição das respostas, (2) a definição do início e do final de cada categoria. A fidedignidade dos dados quantitativos foi testada por codificações simultâneas feitas por FA e CA.

- (1) *Tamborilamento*. (Figura 3) *Argiope argentata* inicia o tamborilamento separando lateralmente os palpos, cujos segmentos distais costumam permanecer quase paralelos e juntos durante o repouso, a partir de deslocamento na articulação coxa-trochanter. Estende-os através de um deslocamento que se dá na altura da articulação patela-tíbia: os palpos formam então como um ele e seus segmentos distais apontam para a frente, uma posição que permite que sua extremidade possa entrar em contato com a superfície da teia ou com objetos (presa fixada) situados diante da aranha em sua face ventral. O tamborilamento se dá por uma alternância entre os palpos esquerdo e direito, um recuando enquanto o outro é adiantado. A alternância é irregular, podendo haver ocasiões em que os dois palpos executam juntos um dos elementos de avanço ou recuo. Durante a sua extensão, os palpos podem tocar ou não a teia com a sua extremidade distal. O tamborilar se distingue de outras categorias que *A. argentata* executa com os palpos, como os movimentos de limpeza em que os palpos se separam lateralmente, mas onde a extremidade distal é levada a passar sobre a região das quelíceras e a região



bucal, não se estendendo para a frente, ou movimentos de separação lateral dos palpos, sem extensão, durante a etapa final de ingestão da presa. Rovner (1968) descreve movimentos de tamborilamento emitidos durante o comportamento de corte de *Lycosa rabida*: depois de fases sucessivas em que movimentos de rotação com os palpos são executados e em que as pernas dianteiras são estendidas, a aranha efetua um “tamborilamento com os palpos” (*palpal drumming*), batendo no substrato, alternadamente, com os palpos. Mas o tamborilamento da lcosa é efetuado com os palpos em extensão rígida e tem por função, não a exploração sensorial como no caso de *A. argentata*, mas a produção de sinais sonoros.

Registramos como sendo início do tamborilamento, em seqüências de busca, a primeira extensão de palpo (seguida pela alternância esquerda-direita já descrita), e o final quando os palpos permanecem dobrados por dois ou três segundos.

(2) *Rotação do corpo (gírar; Figura 4)*. A aranha inicia o movimento, deslocando uma das pernas dianteiras lateralmente, seja num sentido horário, seja num sentido anti-horário, depois desloca as pernas III e do par IV. Esse movimento prossegue, a aranha dentro no centro da teia, as pernas agarradas sucessivamente nos fios e raios, gerando um movimento de rotação que pode alcançar 360 graus. Há, em muitos casos, pequenas pausas da rotação, ficando a aranha frente a determinados setores da teia. Quando essas pausas são menores que 5 segundos, considera-se contínuo o movimento. Também é comum a aranha inverter o sentido de sua rotação. Findo um surto de rotação, a aranha costuma recolocar-se de cabeça para baixo, como permanece no estado de repouso. O registro da rotação se inicia quando a aranha desloca pela primeira vez, lateralmente, uma das pernas do par I, sendo o movimento considerado finalizado quando a aranha deixa de movimentar suas pernas por um intervalo maior que

5 segundos. A rotação do corpo ocorre simultaneamente ou alternadamente com o tamborilamento e com as sacudidas.

(3) *Sacudida*. (Figura 5) A aranha puxa (flexionando parcialmente as pernas) os raios nas quais estas pernas estão agarradas, abaixando/levantando a parte distal, produzindo assim um sacudimento na teia, com os pares I e II. As pernas dos pares III e IV podem eventualmente fazer parte do padrão geral de sacudimento, flexionando-se e estendendo-se parcialmente. Como o sacudimento ocorre aos surtos, por repetição de elementos curtos, entremeados com a rotação do corpo, preferiu-se registrar a sua freqüência a registrar a sua duração.

(4) *Locomoção*. (Figura 6) A aranha inicia o movimento através de uma das pernas do primeiro par que se flexiona dando promoção ao corpo, usando em seguida a outra perna contralateral e prosseguindo através dos movimentos de flexão extensão em que se alternam as pernas contralaterais e ipsilaterais, com ajustamento variável à topografia dos fios encontrados. As extremidades das pernas dos pares dianteiros se ajustam de forma aproximada, à direção de um dos raios que levam à região da periferia onde se localiza a presa. A locomoção que se constata durante episódios de busca é muito semelhante à que se vê durante a caça. No caso da busca, a locomoção não é tão rápida quanto no caso de uma captura, pode ser interrompida no meio do trajeto por pequenas pausas e pode se prolongar até a periferia da teia, chegando a aranha, em alguns casos, a alcançar o quadro de madeira da caixa.



**Figura 3.** Tamborilamentos da *Argiope argentata*, no centro da teia. Os palpos estão estendidos e separados lateralmente. A aranha está girando enquanto tamborila.

1



4



**FIGURA 4.** Seqüência mostrando movimento de giro no sentido horário. Sendo 1. O início do movimento e 4. O final do mesmo.



**FIGURA 5.** Momentos (tirados de uma seqüência filmada) de um comportamento de sacudida. Nota-se que as pernas dianteiras da aranha flexionam-se e estendem-se, esticando e soltando provavelmente os raios nos quais estão agarradas. A foto inferior à esquerda parece indicar um componente lateral do deslocamento das pernas dianteiras.





**Figura 6.** Locomoção de busca em *A. argentata*. A aranha segue um raio quando se desloca e pode chegar a chegar perto do quadro de madeira da

## Medidas

Pontos temporais, que chamaremos de momentos, eram obtidos através do relógio embutido no arquivo de registro. As durações eram avaliadas seja através da diferença entre os pontos temporais de início e de fim da categoria, seja (no caso da duração do tamborilar), através de um cronômetro que permitia a acumulação de durações. O momento de início de certas categorias era avaliado através da inspeção do videotape, quadro a quadro.

As seguintes medidas foram tomadas:

*Início do episódio.* Na condição periférica, o início do episódio era o momento em que a aranha soltava os restos de m1 ingerida; na condição central, o momento em que ela se endireitava ao centro, depois de atraída à periferia (para que fosse retirada a presa fixada ao centro).

*Latência da busca.* Tempo decorrido entre o início do episódio e o momento em que a aranha exibia o primeiro movimento de busca.

*Latência da primeira sacudida.* Tempo decorrido entre o início do episódio e o momento da primeira sacudida.

*Frequência total de sacudidas.* Número total de sacudidas.

*Frequência de sacudidas em intervalos de 20 segundos.* Número de sacudidas exibido em intervalos sucessivos de 20 segundos, contados a partir do momento da primeira sacudida (medida tomada para seguir o decurso do comportamento de sacudir ao longo do tempo).

*Tempo total de busca.* Tempo decorrido entre a emissão do primeiro movimento de busca e o momento de término da busca.

*Duração total das pausas.* Soma das durações dos períodos de pausas (imobilidade durante a busca).

*Tempo de busca ativa.* Duração total da busca menos a duração total das pausas. É o tempo dedicado pela aranha à busca ativa da presa.

*Tempo de tamborilamento.* Duração do intervalo entre a primeira abdução de palpos definidora do início do tamborilamento e o retorno dos palpos à posição do repouso (adução) ou a emissão de um comportamento de sacudida. Não foram registrados como tamborilamentos, os movimentos dos palpos ocorridos durante rotações-e-sacudidas.

### *Estatística*

Os resultados foram analisados através do programa SPSS, usando o teste estatístico de Wilcoxon para amostras relacionadas.

## **Resultados**

A observação direta, qualitativa, dos episódios indicou haver diferenças na maneira como se iniciava a busca nas condições central e periférica. Na condição periférica, as aranhas exibiam um comportamento em que a rotação do corpo era entremeada de sacudidas, como se houvesse um esquadrinhamento circular da teia: rotação parcial → sacudida → rotação parcial → sacudida. A rotação também aparecia no início dos episódios na condição central, mas ela era mais lenta e acompanhada de movimentação dos palpos. Às vezes, notava-se uma flexão das pernas 3, muito breve e repetitiva, em direção ao eixo longitudinal do corpo, como se aranha estivesse tentando localizar com a perna uma presa ou o seu fio de suspensão.

As observações qualitativas indicavam ser o sacudir e o tamborilar caracteres diferenciadores entre a busca na condição periférica e a busca na condição central, respectivamente. Os resultados quantitativos estão expostos na Tabela 1.



**TABELA 1.** Mediana dos tempos das diversas medidas tomadas. Central: condição central de experimentação; Periférica: Condição periférica de experimentação; Significância: quando o valor de p é ou não estatisticamente significativo. Nota-se aqui que o valor 0,09 aproxima-se muito da significância.

	Central	Periférica	Significância
Latência Busca	84,72	238,27	$p > 0,05$
Total Busca	304,36	57,41	$p < 0,05$
Busca Ativa	73,95	68,08	$p > 0,05$
Latência 1ª Sac	165,38	27,86	$p < 0,05$
Total Sac	3,40	8,60	$p = 0,09$
Tempo Tamb	37,85	0,00	$p < 0,05$

#### *Latência da busca*

A latência de início da busca teve valores mais altos na condição periférica. Contudo, as diferenças não foram estatisticamente significativas ( $z = -0,459$   $p > 0,05$ ).

#### *Tempo total de busca*

O tempo total de busca foi maior na condição central do que na periférica ( $z = -2,497$   $p < 0,05$ ).

### *Tempo de busca ativa*

Não houve diferença significativa entre o tempo de busca ativa entre condição central e condição periférica ( $z = -0,896$   $p > 0,05$ ). A diferença constatada quanto ao tempo total de busca pode então ser atribuída à duração maior das pausas, na condição central.

### *Latência da primeira sacudida*

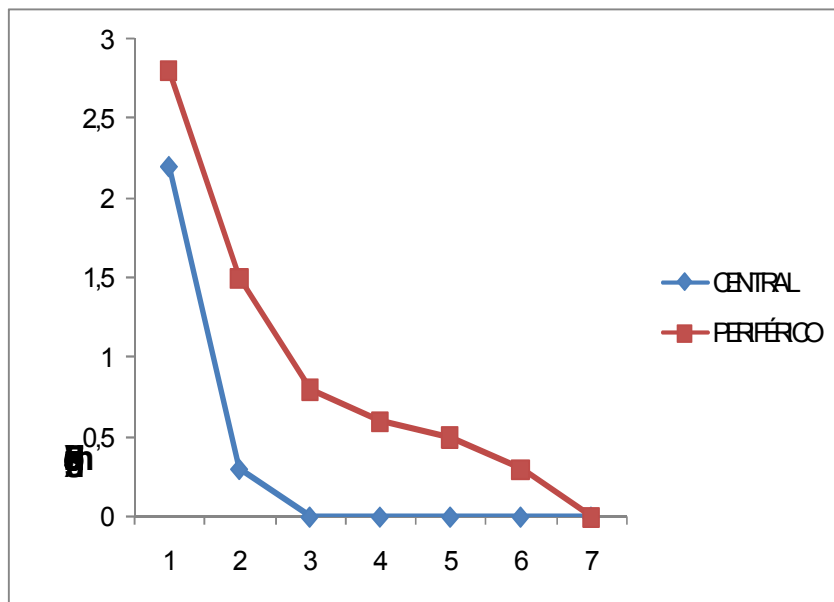
A latência da primeira sacudida foi menor na condição central do que na periférica ( $z = -2,666$   $p < 0,05$ ). As aranhas, na condição periférica na maioria das vezes iniciavam a busca direto com a seqüência de girar -e-sacudir. Na condição central, a seqüência de girar -e-sacudir aparecia mais para o final da busca, geralmente depois que a aranha tivesse desempenhado o comportamento de girar -e-tamborilar.

### *Total de sacudidas*

Na maioria dos indivíduos, houve um maior número de sacudidas na condição periférica que na condição central. Essa diferença não era, contudo, significativa ( $z = -1,725$   $p > 0,05$ ).

### *Número de sacudidas por intervalo de tempo*

Se tomarmos como início temporal a primeira sacudida exibida por cada aranha e tomarmos intervalos sucessivos de 20 segundos, calculando a média de sacudidas por condição, obteremos o gráfico da Figura 7. Ele indica que embora no primeiro intervalo, a freqüência média de sacudidas tenha tido valores próximos nas condições central e periférica, ela decresce rapidamente no caso da condição central e se mantém mais alta no caso da condição periférica.



**FIGURA 7.** Freqüência média de sacudidas ao longo de intervalos sucessivos de 20 s, nas condições central e periférica, iniciando-se o registro logo depois da primeira sacudida emitida.

#### *Tempo de tamborilamento*

A diferença entre condições foi muito marcada. Enquanto nos episódios da condição periférica quase não apareceu tamborilamento, este comportamento se manifestou em todas as aranhas, na condição central. A diferença entre as durações foi significativa ( $z = -2,803$   $p < 0,05$ ).

#### *Freqüência de buscas*

Não houve busca em todas as sessões experimentais. A busca se manifestou em 10 dentre 70 casos filmados na condição periférica e em 10 dos 33 casos registrados na condição central.

## DISCUSSÃO

Os dados do presente experimento mostram que houve diferenças significativas entre o comportamento de busca de aranhas na condição central e na condição periférica. O tempo total de busca foi maior na condição central, assim como a duração do tamborilamento, do que na condição periférica. O sacudimento, em contrapartida, ocorria mais cedo, e era mais freqüente no começo do episódio, na condição periférica do que na central. Estes dados podem ser tomados como uma forte indicação de que a aranha tem uma representação mnêmica da mosca -no-centro diferente da representação da mosca-na-periferia.

Há uma possível interpretação funcional para as diferenças entre as condições. O tamborilamento, que envolve a extensão dos palpos e o seu movimento de toque-retoque com a parte distal parece apropriado para aumentar a probabilidade de contato, seja com a presa, seja com o fio na ponta do qual está pendurada, dentro ou próximo da região central. A rotação da aranha, associada ao tamborilamento, faz com que variem os locais tocados e aumenta mais a probabilidade de encontro da presa. Em alguns casos, é possível notar um movimento do corpo da aranha, abdomen indo para trás e cefalotórax para frente, um movimento que talvez leve os palpos estendidos mais próximos da superfície da teia. Todos estes detalhes tornam esta busca apropriada para a condição central.

As sacudidas, que geralmente se alternam com movimentos de rotação, agitam visivelmente a região da teia onde são aplicadas. E, no caso de uma presa presente na periferia, agitam-na provavelmente numa freqüência diferente, por conta de inércia. Não temos, por enquanto, equipamento que nos permita medir a vibração diferencial da presa armazenada, mas acreditamos que ela gera um feedback mecânico detectável pela aranha, de seu ponto central de sacudimento. O movimento de girar-e-sacudir é desempenhado repetidamente atingindo os vários setores da teia e aumentando a probabilidade de detecção. Parece mais apropriado para a

condição periférica. Durante o girar-e-sacudir, os palpos ficam estendidos: poderiam eles também servir como detectores com os palpos estendidos.

No cálculo de custos-benefícios da caça, em aranhas, o tempo é uma variável importante que o comportamento muitas vezes economiza. Faz sentido que a memória do local de fixação da presa tenha sido selecionada como uma estratégia otimizadora do tempo (e do esforço) que a aranha gasta para recuperar uma presa fixada na teia.

Um aspecto interessante e não previsto dos resultados se nota *na parte final* dos episódios de busca em condição central. As aranhas passam de uma busca aparentemente dirigida ao centro para uma busca dirigida para a periferia e semelhante ao comportamento constatado na condição periférica. Elas sacodem a teia e giram sobre si próprias, às vezes se locomovendo para fora do centro. Esta passagem de um modo “central” para um modo “periférico” de busca, mesmo que se trata da ausência de uma presa que fora pendurada no centro indica a generalização dos movimentos de procura por toda a área “procurável”: a seletividade mnêmica cede para uma busca randomizada, não sem paralelos no comportamento de outros animais que iniciam investigando áreas restritas e depois cada vez mais extensas à medida que passa o tempo sem qualquer encontro com os estímulos relevantes.

O modelo de busca que propomos compreende, assim, uma representação (ou seja, um efeito de permanência de estímulos e comportamentos prévios) do local onde foi fixada uma presa, sendo discriminadas pelas aranhas a região central da região periférica. A metodologia empregada no presente experimento não permite saber quão precisa é a representação da presa na periferia da teia, em que medida “sabe” a aranha o ângulo do raio (em relação à vertical) mais próximo do ponto exato de armazenamento de m2 (ver resultados do Experimento 3).

É relevante notar que um intervalo de tempo diferente separa a aquisição da representação de memória do momento de seu uso (durante a busca) nas condições periférica e central. Na condição central, a aranha é posta na situação de busca quase que imediatamente depois da captura e fixação ao centro da presa. Na condição periférica, a busca ocorre espontaneamente depois de um prazo maior durante o qual a aranha ingere a primeira presa capturada. Porém essas diferenças de tempo de início de busca não são estatisticamente significativas. Dessa maneira esta diferença de intervalo não explica as diferenças de desempenho das aranhas na condição central e na condição periférica, ou seja, a prevalência de tamborilamento num caso, de sacudidas iniciais no outro. O intervalo de tempo, contudo explicaria os casos de aranhas que não exibiram busca na condição periférica. Estes casos, que não foram incluídos nas análises do presente relatório, são relevantes na medida em que talvez indiquem a presença de esquecimento. Uma interpretação alternativa seria de que o custo da busca e do recolhimento de uma presa periférica às vezes ultrapassa o benefício alimentar.

Poder-se-ia argüir que a diferença nos desempenhos sob as duas condições decorreram de haver, não diferenças mnêmicas, mas diferenças no contexto presente, num dos casos (periferia), um rombo na teia, provocado pela retirada da mosca armazenada, noutro, nenhum. As observações feitas em condição central de controle (com um rombo efetuado na região da teia onde estaria o rombo, no caso da condição periférica) indicam que ser o desempenho semelhante, neste caso, ao da condição central e reforçam a hipótese da influência de fatores de memória.

Esta é a primeira demonstração da existência de uma representação espacial da localização da presa em aranhas orbitelas. Mostra que a memória predatória nestas aranhas incorpora mecanismos de discriminação e de conservação da experiência que levam a um desempenho mais rápido e mais econômico, aspectos essenciais do ponto de vista da adaptação.

## **Experimento 2: Busca de um fragmento de tenébrio retirado do centro e da periferia da teia**

O Experimento 2 teve por objetivo replicar o Experimento 1, usando uma presa mais volumosa (fragmento de tenébrio). A comparação entre a busca de uma mosca e a de um tenébrio poderia fornecer informações sobre o registro mnêmico do tamanho da presa e sobre seu efeito na duração e intensidade da busca.

A primeira evidência a favor da hipótese de que o tamanho compõe a representação da presa provém de uma pesquisa exploratória efetuada em 1991 com *Nephila clavipes* por Andresen, aluna do Prof. William Eberhard, da Universidade da Costa Rica (comunicação pessoal).

Seu primeiro experimento consistiu em retirar a primeira presa, das quelíceras da aranha, através de uma abertura efetuada no miolo da teia. Num segundo experimento, registrou o tempo de busca em duas circunstâncias: (1) presas pequenas; (2) presas grandes. Num terceiro experimento, ofereceu à aranha uma presa grande, substituída por outra pequena, antes que houvesse início de ingestão.

Andresen observou movimentos de busca (primeiro experimento); verificou que a busca da presa grande era mais intensa e demorada do que a da pequena (segundo experimento) e que a memória da presa grande sobrevivia à ingestão da pequena (terceiro experimento).

Rodriguez e Gamboa (2000), inspirando-se neste estudo exploratório e nos resultados de Ades (1991), estudaram o comportamento de busca de presas retiradas da teia nas aranhas *Argiope argentata* (Aranae), *Nephila clavipes* (Nephilidae) e *Neriene peltata* (Linyphiidae). *Nephila* e *Argiope* foram observadas no campo, *Neriene* em condições de laboratório. Compararam a busca de dois tipos de presas quando retiradas da teia

dessas aranhas, uma de tamanho menor, *Drosophila sp*, outra de tamanho maior, *Acheta domestica*. Todas as três espécies exibiram respostas de busca por presas retiradas da teia, o que mostra a generalidade deste comportamento mnemonicamente guiado entre aranhas orbitelas. Mas o seu resultado mais interessante, do ponto de vista de nossa pesquisa, foi que a busca, no caso de *Argiope* e *Neriene*, durava mais tempo quando a presa era maior (Rodriguez & Gamboa, 2000). Presas maiores têm um maior valor nutritivo e representam, para a aranha, uma compensação maior para o custo da busca.

Como constatássemos (no procedimento do Experimento 1) que algumas aranhas deixavam de buscar por uma presa periférica retirada da teia, dentro do tempo alocado para tal, imaginamos que talvez esta ausência de busca se devesse ao valor alimentar reduzido da mosca, um valor de biomassa que não compensaria o esforço despendido em movimentos de busca e em locomoção até a periferia da teia. E pensamos em substituir as moscas por presas maiores (pedaços de tenébrios) imaginando que obteríamos uma maior frequência da ocorrência de busca periférica. Não foi isso que aconteceu (discutiremos o fato mais adiante), mas conseguimos, replicando o Experimento 1 com presas maiores, ter uma base para saber se de fato *A. argentata* tem, como indicam os resultados de Gamboa e Rodriguez (2000) uma representação do tamanho da presa quando inicia o seu comportamento de busca.

Sabe-se que aranhas orbitelas (e aranhas em geral) discriminam o tamanho de uma presa, dentro de suas estratégias predatórias. Presas maiores podem representar perigo maior: observamos que *A. argentata* dirige-se mais devagar em direção a presas muito grandes, como grilos, colocados na sua teia. Machos da aranha orbitela *Metellina segmentata*, por exemplo, que oferecem presas maiores para suas fêmeas, obtêm a oportunidade de exercer por um tempo maior seus comportamentos de corte (Pretender, Elwood & Colgan, 1994). Harwood (1974) mostrou que *Argiope aurantia*



apresenta comportamentos predatórios diferentes diante de presas diferentes (lepidópteros, presas outras, grandes e pequenas). Não só discriminam presas de tamanhos diferentes como podem ter preferências. Diaz-Fleicher (2005) mostrou que *Micrathena sagittata* se dirige de preferência para uma presa maior (se forem apresentadas simultaneamente, na teia, uma presa maior e outra menor). Esta preferência se mantém, mesmo que a presa menor tenha sido apresentada na parte superior da teia, que o estudo de Díaz -Fleischer mostrou ser mais conveniente para *M. sagittata*.

O Experimento 2, visou verificar se *A. argentata* busca mais tempo por uma presa de maior valor nutritivo e também saber se replicariam os resultados do Experimento 1 com uma presa diferente. Repetimos o procedimento do Experimento 1, usando, no lugar de moscas, pedaços de larva de tenébrio, que eram retirados, depois da captura, do centro (TC) ou da periferia (TP).

Larvas de tenébrio não são capturadas exatamente da mesma maneira que moscas. A aranha aplica à larva uma mordida longa antes de prosseguir com a seqüência de captura, levando a presa ao centro ou não. As moscas não são normalmente submetidas à mordida longa. Não acreditamos que esta diferença no modo de captura possa afetar os resultados, quanto ao comportamento de busca provocado pela eliminação da presa, no centro ou na periferia.

## **Método**

### *Sujeitos*

Foram utilizadas 10 aranhas *Argiope argentata* fêmeas, adultas ou pré-adultas, coletadas no campus da USP (São Paulo) e mantidas em caixas - viveiro de 25 x 25 x 5 cm. As aranhas estavam sob regime natural de luz - escuro e recebiam uma mosca por dia durante 4 ou 5 dias da semana.

### *Filmagem e análise*

Episódios de caça e de busca eram eliciados com a caixa -viveiro colocada no dispositivo de registro do Laboratório de Aranhas, sob iluminação fluorescente. Os registros filmados eram realizados através de uma câmera digital (Sony FX-1) e gravados diretamente no computador (Dell Precision 670). Os episódios gravados eram posteriormente analisados com o auxílio do programa Adobe® Premiere.

### *Procedimento*

As aranhas foram observadas (como no Experimento 1) debaixo de duas condições experimentais, com dois tipos de presas diferentes: (1) *condição central* (2) *condição periférica*.

*Condição periférica.* A aranha recebia uma primeira presa (uma mosca) que era levada ao centro, enrolada e fixada, tendo início a sua ingestão. O pedaço de larva de tenébrio (TP) era então oferecido na periferia da teia. A aranha armazenava esse pedaço de larva (de 0,8 cm) na região da teia onde era oferecido. Quando a aranha terminava a ingestão de m1, considerava-se iniciado o episódio de busca e era acionada a tomada de registro de vídeo, sendo filmados os eventuais comportamentos de busca até um prazo de 10 minutos seguidos sem emissão de busca, quando então a busca era considerada encerrada. Quando a aranha deixava de realizar movimentos de busca por um tempo maior que 20 minutos, depois do início do episódio, o caso era eliminado da amostra.

*Condição central.* Um pedaço de larva de tenébrio (TC) era oferecido na periferia, sendo vibrado com uma pinça quando a aranha não reagia à sua colocação. Quando TC era recolhido e fixado ao centro, a aranha era atraída para a periferia da teia através da vibração de uma pinça e a larva retirada do centro. A busca era registrada até que se interrompesse por dez minutos. Casos em que a aranha não buscasse a presa por um período de vinte minutos eram eliminados da amostra. O etograma e as medidas

realizadas nesse experimento foram os mesmos que os utilizados no Experimento 1. Também foi usado o teste de Wilcoxon.

## Resultados

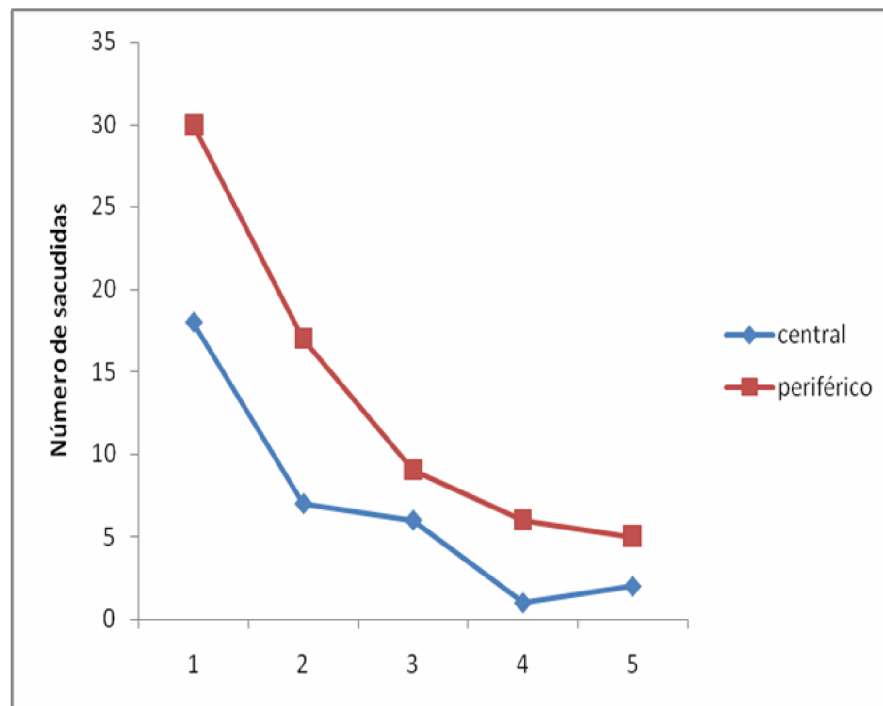
Como no Experimento 1, predominaram, na condição central, respostas de rotação acompanhadas de tamborilamento; e, na condição periférica, o girar-e-sacudir (Tabela 2).

**TABELA 2.** Mediana dos tempos das diversas medidas tomadas. Central: condição central de experimentação; Periférica: Condição periférica de experimentação; Significância: quando o valor de  $p$  é ou não estatisticamente significativo.

	Central	Periférica	Significância
Latência Busca	262,99	388,05	$p > 0,05$
Total Busca	452,64	204,90	$p > 0,05$
Busca Ativa	91,70	142,62	$p > 0,05$
Latência 1 <sup>a</sup> Sac	147,99	12,86	$p > 0,05$
Total Sac	2,00	6,50	$p < 0,05$
Tempo Tamb	25,45	4,52	$p < 0,05$

Houve maior tempo de tamborilamento na condição central do que na condição periférica ( $z = -2,59$ ,  $p = 0,009$ ) e maior frequência de sacudidas na condição periférica do que na condição central ( $z = -2,43$ ,  $p = 0,015$ ). Curiosamente, não se encontrou uma menor latência para a emissão da primeira sacudida, no presente experimento ( $z = -1,07$ ,  $p = 0,285$ ).

A Figura 8 mostra o decurso temporal da frequência de sacudidas, na condição periférica e na condição central. Vê-se um decréscimo temporal e níveis inferiores no caso da condição central.



**FIGURA 8.** Mediana do numero de sacudidas por intervalo de tempo de 20 segundos

Não houve diferença significativa nos outros parâmetros examinados: latência da busca ( $z = -1,72$ ,  $p = 0,241$ ), tempo de busca ( $z = -0,97$ ,  $p = 0,333$ ), tempo de busca ativa ( $z = -0,56$ ,  $p = 0,575$ ).

## **Discussão**

Os dados confirmam a conclusão básica do Experimento 1: existe uma diferença na forma da busca de presas deixadas no centro e na periferia da teia, diferença sugestiva da existência de um processo de memória. Há uma representação tenébrio-no-centro diferente da representação tenébrio-na-periferia. Os resultados do Experimento 2 não replicam, ponto por ponto, os do Experimento 1, um fato que pode ser devido ao ruído experimental (e ao pequeno tamanho amostral) ou a processos para os quais não temos por enquanto interpretação.

Embora não tenhamos efetuado, no Experimento 2, observações de controle para igualar as condições central e periférica (rombo na condição central), nos parece justificada a rejeição da suposição de que as diferenças entre as condições central e periférica se devem a fatores do ambiente perceptual imediato e que decorrem da formação de uma representação mnêmica.

## Comparação entre a busca de uma mosca (Experimento 1) e de um fragmento de tenébrio (Experimento 2)

Para comparar a busca de duas presas que diferem em peso (mosca e tenébrio), tomamos, para cada aranha, a média dos parâmetros comportamentais (tempo de busca, tempo de busca ativa, etc.) nas condições de busca central e periférica  $[(pc + pp)/2]$ ,  $pc$  = parâmetro central,  $pp$  = parâmetro periférico, Figura 9]. Nota-se, na Figura 9, que mostra as medianas desses parâmetros, que há maior tempo de busca, maior latência, maior tempo de pausa, maior número total de sacudidas quando se trata de tenébrios do que de moscas.

A análise estatística, com o teste não-paramétrico de Mann-Whitney, confirma parte destas tendências. Existe uma diferença significativa no tempo de busca ( $U = 23$ ,  $p = 0,043$ ) e na latência de busca ( $U = 15$ ,  $p = 0,007$ ) entre a condição mosca e a condição tenébrio. Não houve diferença significativa nos outros parâmetros: tempo de pausa ( $U = 40$ ,  $p = 0,46$ ), tempo de busca ativa ( $U = 36$ ,  $p = 0,31$ ), tempo de tamborilamento ( $U = 39$ ,  $p = 0,44$ ) e frequência de sacudidas ( $U = 47$ ,  $p = 0,85$ ).

As comparações (entre mosca e tenébrio) das condições central e periférica, tomadas independentemente uma da outra, não revelaram diferenças significativas apesar das tendências observadas nos resultados brutos.

Os resultados indicam haver diferença entre a busca de uma presa menor (mosca) e de uma presa maior (tenébrio), pelo menos em dois parâmetros: o tempo total de busca e a latência de busca. Presas maiores geram maior busca total e levam a uma maior demora para o começo da busca do que

presas menores. Pode-se inferir de que as aranhas formam, durante a captura central e periférica, uma representação de uma das características da presas indicativas de seu tamanho e, do ponto de vista funcional, da biomassa aproveitável para a alimentação. Deste ponto de vista (funcional), faz sentido que uma presa maior seja buscada por mais tempo, isto é, com investimento maior de energia) do que a menor: é exatamente este o resultado de Gamboa e Rodrigues (2000) que os nossos experimentos confirmam. Não temos interpretação clara, por enquanto, de porque haveria maior latência de busca, no primeiro caso. Se uma presa maior representa maior valor de incentivo, ela deveria gerar latências menores do que uma presa pequena.

Embora houvesse tendência para outros parâmetros se diferenciarem, especialmente no caso de uma comparação entre mo sca e tenébrios na busca central e na busca periférica tomadas em separado, a análise estatística não indicou diferenças significativas. Acreditamos que isso possa ser uma consequência da grande variabilidade dos dados e do tamanho relativamente pequeno (dada a variabilidade) da amostra. Pode-se também pensar que as diferenças teriam se manifestado de maneira mais intensa caso a diferença de peso entre a presa maior e a presa menor tivesse maior valor. Há, aqui, uma questão psicofísica: entende-se que as aranhas possam reagir em função de um limiar diferencial de percepção do tamanho das diversas presas com as quais se defrontam.

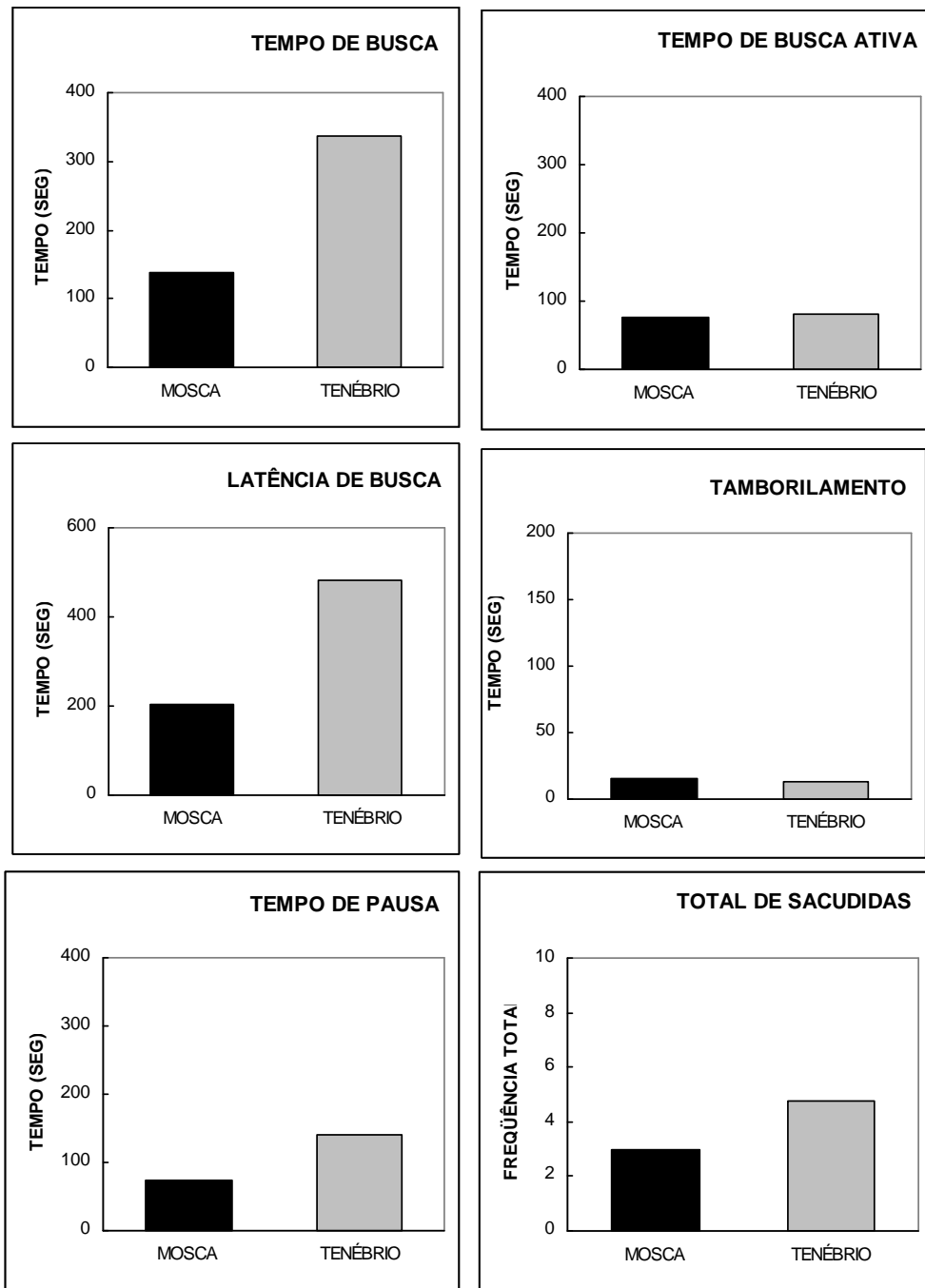


Figura 9. Medianas do tempo de busca, tempo de busca ativa, tempo de pausa, tempo de tamborilamento e freqüência total de sacudidas na busca de uma mosca e de um fragmento de tenébrio (Experimentos 1 e 2)



# 3

## A LOCALIZAÇÃO DA PRESA NA PARTE DE CIMA E DE BAIXO DA TEIA COMO ELEMENTO DA MEMÓRIA PREDATÓRIA

As regiões superior e inferior da teia, apesar de estruturalmente semelhantes (possuindo ambas raios, espiral viscosa e fios de quadro com amarras) diferenciam-se do ponto de vista de uso predatório. Aranhas orbitelas da espécie *Micrathena sagittata* capturam com mais eficiência presas grandes na parte de cima da teia do que na parte de baixo (Diaz - Fleicher, 2005). Esses resultados talvez se devam ao fato de presas grandes situadas na parte de cima da teia poderem, caso se desprendam da teia, cair na própria teia, enquanto presas situadas na parte de baixo da teia caem para fora da teia por pouco que consigam se desprender. Haveria condições e vantagens para as aranhas orbitelas de teia vertical discriminarem as partes superior e inferior da teia, e o estudo de Ades (1989) sobre o retorno da aranha ao centro mostra como isto pode se dar.

Ades (1989), partindo da hipótese de que a aranha *Argiope argentata* registra, durante a locomoção até a presa, uma informação gravitacional a

respeito da direção tomada, modificou a posição da teia durante a seqüência predatória. Antes que a aranha voltasse ao centro, depois de efetuada uma captura, a teia sofria uma rotação, dentro de seu próprio plano, de tal maneira que a informação direcional memorizada não fosse mais indicativa do centro. As aranhas submetidas a esta manipulação desviavam-se, no retorno ao centro da teia, locomovendo-se na direção memorizada. O controle mnêmico dos deslocamentos predatórios interagiu com a influência da estrutura de fios da teia: se o trajeto de volta, depois da rotação da teia, fosse perpendicular à disposição dos raios (isto é, se a aranha tivesse dicas estruturais, externas, disponíveis) ela era capaz de corrigir o seu trajeto e de reencontrar mais rapidamente o centro da teia. Os estudos de Ades (1989) estão sendo replicados e expandidos por Yuri Mendoza, no nosso laboratório.

Se uma caixa de *Zygiella x-notata* - uma aranha que tem um refúgio externo à sua própria teia, ligado a ela por um simples raio - for girada de seu próprio plano (como no caso, citado acima, da teia de *A. argentata*), a aranha reage adequadamente a uma presa que cair na teia, correndo imediatamente para efetuar a captura. O problema se apresenta, contudo na hora de voltar ao refúgio. A aranha tende a seguir o caminho gravitacional anterior à rotação do plano da teia e, assim, pode se afastar da posição presente do refúgio. Esse erro de direção torna-se gradualmente menor, na medida em que a aranha for testada nas condições experimentais. No fim de certo número de tentativas, a aranha volta imediatamente e sem erro direcional ao refúgio, em sua posição modificada. (Le Guelte, 1969). Este experimento de Le Guelte é interessante por indicar que uma aranha orbitela é capaz de formar hábitos, numa espécie de memória de *longo prazo*, relativos à posições espaciais relevantes, em relação à gravidade. Esta memória de longo prazo deve ser distinguida da memória de *curto prazo* (ou *operacional*) que Ades (1989) estudou e que decorre de uma aquisição de informação específica a um episódio de caça.

Os experimentos de Ades (1989) e LeGuelte (1969) indicam que aranhas orbitelas usam informações gravitacionais, seja a curto, seja a longo prazo, para reencontrar o centro ou o refúgio, mas não há indicação de que usem este tipo de informação durante a recuperação de presas armazenadas na periferia da teia. O propósito do presente experimento foi verificar se aranhas *A. argentata* distinguem uma presa armazenada na parte de cima da teia de uma presa armazenada na parte de baixo e usam esta informação, registrada na memória, para efetuar a busca e a localização das presas subseqüentes. A discriminação entre o “em cima” e o “embaixo” da teia facilitaria eventualmente a recuperação pela economia de tempo e de esforço.

Foram programadas duas condições experimentais: (1) a presa armazenada na periferia tinha a sua localização, em relação à vertical, modificada pelo experimentador, por rotação da teia dentro de seu plano (presas armazenadas na parte de baixo da teia eram levadas a ficar na parte de cima e vice-versa); (2) a presa armazenada permanecia no mesmo local. Se houvesse de fato controle mnêmico gravitacional, a busca da presa deveria durar mais em (1) do que em (2) porque a aranha seria levada, mnemicamente, a buscar a sua presa armazenada num lugar do qual está esta presa ausente. A ausência de diferença entre (1) e (2) significaria que *A. argentata* não usa registros mnêmicos gravitacionais quando recupera a sua presa e que se vale de uma estratégia randômica de busca para localizá-la.

## **Método**

### *Sujeitos*

Foram usadas 21 fêmeas adultas ou pré-adultas de *Argiope argentata*, coletadas no campus da Cidade Universitária (USP), em São Paulo. As aranhas eram mantidas em caixas-viveiro de 25 x 25 x 5 cm e recebiam 4 ou 5 moscas por semana.

### *Registros*

Os episódios de busca foram filmados com uma câmera digital (Sony HDR - FX1). Os registros eram posteriormente transferidos para um computador para análise através do programa Adobe® Premiere.

### *Procedimento*

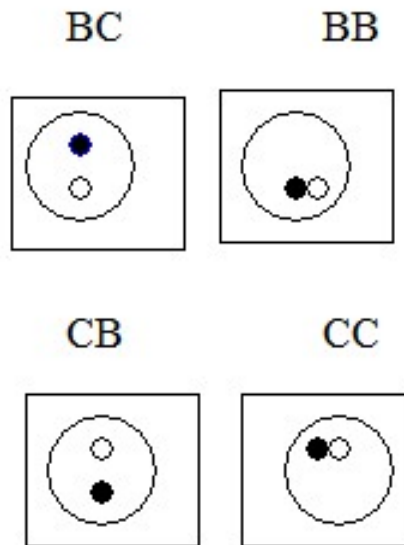
As aranhas eram levadas a armazenar uma presa na periferia da teia através do oferecimento sucessivo de duas moscas, m1 e m2. m1 era geralmente levada para o centro da teia, m2 armazenada no local de captura, que podia ser na parte de cima da teia, próximo ao eixo vertical dessa, ou na parte de baixo, também próximo ao eixo vertical.

Nas condições CB (cima-baixo) e BC (baixo-cima) a posição da presa armazenada era modificada, por rotação da teia, de cima para baixo e de baixo para cima, respectivamente. Nas condições CC (cima -cima) e BB (baixo-baixo) a presa permanecia onde tinha sido armazenada (em cima ou embaixo, respectivamente).

Para deslocar uma presa armazenada da parte de baixo da teia para a de cima (BC) ou vice-versa (CB), girava-se a teia em 180 graus, dentro de seu plano. Assim, a parte de baixo ia em cima, e vice-versa. *Argiope argentata* se adapta bem a este tipo de rotação e logo se endireita, colocando -se com o cefalotórax para baixo, depois da rotação.

Nas condições de controle (CC e BB), as teias eram giradas em 360 graus, deixando-se a presa armazenada no local inicial, em cima ou embaixo, respectivamente. Esta rotação igualava as condições experimentais (CB e BC) às condições de controle (CC e BB) do ponto de vista de um eventual efeito da rotação em si sobre o comportamento das aranhas.

Figura x. Procedimento usado no Experimento 3. Os círculos cheios representam a colocação inicial da presa e o seu local de armazenamento. Os círculos brancos representam a localização da presa armazenada



depois da rotação de 180 graus da teia, em seu próprio plano. BB e CC são, respectivamente, as condições de controle de BC e CB.

As etapas precisas do procedimento eram:

1. Uma primeira presa (m1) era oferecida à aranha, numa região qualquer da teia.
2. Logo após sua captura, transporte, enrolamento e fixação no centro, uma segunda presa (m2) era colocada na periferia da teia, na parte de baixo no caso de BC, na parte de cima, no caso de CB.
3. Após o armazenamento de m2, m1 era retirada do centro, para desencadear movimentos de busca.
4. A caixa-viveiro era girada em 180 (BC/CB) ou 360 (BB/CC) graus.
5. Registrava-se através de filmagem, logo após a rotação da caixa, o comportamento da aranha até o momento em que recuperasse m2, quando a sessão era encerrada.

Nas sessões em que se via que a aranha tinha deixado um rastro de seda entre m2 armazenada e o centro da teia, rastro que poderia servir de guia durante a recuperação da presa, este rastro era cortado com a ponta quente de um pirógrafo.

Os comportamentos de busca registrados nesse experimento foram os mesmos descritos nos experimentos 1 e 2. As variáveis medidas foram: a latência (tempo para o aparecimento do primeiro movimento de busca da aranha, depois de ser girada a teia em 180 ou 360 graus); tempo de busca ativa; tempo de pausa (duração dos períodos de imobilidade, depois de surtos de busca, antes da recuperação do inseto).

Os tempos de busca foram registrados através do programa Adobe<sup>®</sup> Premiere e depois convertidos em segundos.

### Resultados

	CB	BB	BC	CC
Latência	38,67	267,99	134,42	116,20
Pausa	0,00	47,94	0,00	0,00
Busca ativa	34,25	43,83	60,23	57,53

**TABELA 3.** Medianas do tempo de latência, tempo de busca total, e tempo de pausa. Esses tempos eram contados em segundos. Procedimentos experimentais CB e BC, procedimentos controle BB e CC.

As medianas de cada uma das variáveis registradas estão na Tabela 1. Não houve diferença significativa entre CB e BB (Mann-Whitney,  $U = 20,000$ ,  $p > 0,05$ ); nem entre BC e CC (Mann-Whitney  $U = 43,000$  e  $p > 0,05$ ), no tempo de latência. Não houve diferença significativa no tempo de busca ativa (CB x BB,  $U = 46,000$ ,  $p > 0,05$ ; BC x CC,  $U = 37,500$ ,  $p > 0,05$ ). As pausas só apareceram nas condições CC e BB.

## Discussão

Os resultados não confirmam a hipótese de uma memória gravitacional relacionada à posição de uma presa armazenada na parte de cima ou na parte de baixo da teia. Se houvesse uso de uma informação gravitacional em associação ao local de armazenamento, o tempo de busca deveria ser maior nas condições CB e BC, do que nas condições BB e CC, respectivamente (a aranha buscaria na direção mnemonicamente registrada antes de localizar a presa em sua posição alterada).

Uma primeira interpretação dos resultados seria de que *A. argentata* - embora registre a direção que toma na ida ao inseto (descendo ou subindo), como mostram os resultados prévios de Ades (1989) (e os resultados atualmente colhidos no laboratório por Yuri Mendoza) - não associa este registro à presa armazenada. Não haveria uma prontidão para este tipo de registro e a aranha buscaria a presa sem viés de memória, apenas colhendo uma informação sensorial, através de um processo de busca randômico e pré-programado. Esta interpretação se justifica se imaginarmos que a busca randômica é muito eficiente, não havendo ganho suficiente pelo uso de uma busca mnêmica que justifiquem, em termos evolutivos, a seleção de uma estratégia guiada pela memória.

Uma segunda interpretação atribui os resultados, não à falta de prontidão para um registro mnêmico gravitacional, mas à influência de algum dos parâmetros experimentais usados. Como foi mencionado, a m1, fixada ao centro, no presente procedimento, era retirada para que houvesse iniciação imediata da busca. Nestas condições experimentais, a aranha buscava tanto m1 (retirada do centro) como uma m2 presente na periferia e esta soma de buscas poderia de alguma maneira ter mascarado um aumento eventualmente pequeno de busca nas condições experimentais. Um experimento está sendo programado, no laboratório, para eliminar este possível efeito mascarador. Neste experimento, a m1 não será retirada, depois da rotação da teia, deixando-se que ocorra ingestão total. Assim,

uma eventual memória espacial da localização da presa armazenada teria condições plenas para se manifestar.

Os resultados do presente experimento levantam uma questão relevante a respeito da evolução da memória. Mecanismos de retenção e de uso de uma informação armazenada terão uma chance de serem selecionados, evolucionariamente, se não estiver disponível uma solução comportamental automática ou randômica (no nosso caso) que leve aos mesmos resultados, sem excesso de investimento. De acordo com esta linha de pensamento, processos de memória têm um custo a ser compensado adaptativamente pela sua eficiência em resolver problemas (como a aceleração no reencontro de uma presa armazenada).



# 4

## **DISCUSSÃO GERAL: CARACTERÍSTICAS DA MEMÓRIA PREDATÓRIA DE *A. argentata***

A partir de nossos dados e dos de outros autores, é possível elaborar um modelo mínimo, provisório, a respeito de como funciona a memória predatória em *Argiope argentata*. Referimo-nos a uma memória predatória e não à memória *em geral* porque, de um lado, os resultados foram obtidos num contexto de comportamento predatório; de outro lado, por acreditarmos que os processos de memória são processos especializados, que foram selecionados para atuar em determinados contextos funcionais. Coloca-se a questão de saber se processos que atuam em contextos específicos não são variantes de um processo geral que tem na sua lógica a previsão para o ajustamento a situações particulares. Talvez não haja contradição entre imaginar que existem módulos de processamento gerais e pensar que estes módulos se inserem, de uma forma especializada, típica -da-espécie, em seqüências comportamentais determinadas, mas seria necessário

aprofundar a reflexão a respeito e construir a lógica apropriada para este tipo de proposta.

### **Memória operacional e memória de longo prazo**

Existiriam, no caso de *Argiope argentata*, dois tipos básicos de memória: uma *memória operacional*, de funcionamento lábil, de aquisição sinalizada, e presa à execução imediata, a curto prazo, de certas tarefas comportamentais, e uma *memória de longo prazo*, resistente, gradualmente adquirida, posta em uso em contextos generalizados. Não há incompatibilidade funcional entre estes mecanismos de memória, e é concebível que possam atuar, ao mesmo tempo, um constituindo o contexto para o outro.

Estas duas memórias, por sua vez, se inserem num contexto comportamental em que existem mecanismos pré-programados, relativamente resistentes à experiência, às vezes aptos a realizarem a mesma tarefa, a alcançarem os mesmos estados finais, do que os processos mnêmicos. Certas funções do comportamento da aranha poderiam ser, alternativamente, cumpridas:

- (a) através de táticas comportamentais pré-programadas, (1) do tipo padrão-fixo-de-resposta (dentro da perspectiva etológica clássica), em que uma certa circunstância ambiental leva de forma previsível a uma resposta, de um modo que chamamos de balístico (sem controle pela consequência); (2) do tipo cibernético, controlado pela sua consequência, em forma de loops guiados pelo feedback ambiental: a aranha repete ou varia de uma forma regular certos comportamentos até que uma certa consequência seja alcançada ou até que – não sendo obtido este resultado – haja desistência e opção por outra via comportamental.
- (b) através de módulos controlados mnêmicamente, ou seja, através de contatos prévios com determinados estímulos, supostamente

conservados na forma de uma representação no sistema nervoso da aranha.

A ocorrência de (a) ou de (b) depende da circunstância comportamental; há um *trade-off* entre as vantagens de se usar elementos de informação extraídos da experiência passada (o que chamamos, aqui, de representação, sem conotação mentalista) e as de se por em ação um mecanismo pronto, capaz de levar ao mesmo resultado final. De acordo com esta concepção, as funções que estabelecem o quadro de prioridades, no comportamento da aranha, são servidas de forma múltipla e redundante. Se um mecanismo mnêmico não for posto em uso, um mecanismo pré-programado poderá ser recrutado. Se a recuperação da presa armazenada não for realizada através do registro prévio, atualizado no contexto presente, de uma informação a respeito de sua localização na teia, um mecanismo de busca randômico poderá ser mobilizado. A dicotomia mecanismos mnêmicos/mecanismo randômicos é clara, em teoria, mas, a aranha que busca por uma presa fixada na teia, pode lançar mão de ambos os mecanismos a um só tempo, os elementos mnêmicos constituem simplificação da busca a partir de vieses da experiência.

A busca da presa é um exemplo de uso da memória operacional pela aranha *A. argentata*. Uma informação (a respeito da localização e do tamanho da presa) é registrada e afeta o comportamento, dentro de um contexto temporal limitado, próprio de um episódio de caça, em determinado dia. A memória de uma captura ou de capturas sucessivas não tem efeitos que possam ser detectados, após a ingestão das presas, em outros episódios de caça. A informação registrada serve dentro de um contexto e é obliterada para que, em episódios subseqüentes de caça, outros registros possam ser feitos.

É interessante pensar que, da mesma forma como existem estímulos que iniciam a vigência da memória operacional (entendida como uma mudança de estado da aranha durante o qual ela modifica seu comportamento diante

de estímulos do meio ou estímulos endógenos) haja estímulos que determinem o encerramento desta vigência. Uma vez recolhida e ingerida a presa que fora armazenada na periferia da teia, não se espera que surjam, novamente, comportamentos de busca: a obtenção ingestiva da presa anula o efeito de seu armazenamento, e o estado da aranha reverte à sua condição de repouso, não-mnêmica.

Efeitos duradouros e típicos de uma memória de longo prazo podem ser verificados em aranhas orbitelas, em outros contextos, e são típicos de uma aquisição duradoura e trans-episódica, de longo prazo. Um exemplo interessante e típico é o do estudo de Bays (1962) com *Araneus diadematus*. Bays atraía aranhas, com vibrações artificiais de duas frequências, num treino de discriminação: a locomoção provocada por uma das duas frequências de vibração levava as aranhas ao contato com uma mosca, a provocada pela outra frequência a uma mosca não palatável (embebida em quinino). As aranhas aprendiam gradualmente a correr para o SD+ e a rejeitar a mosca SD- e transferiam o seu comportamento para continhas de vidro. Outro exemplo de memória de longo prazo são os da pesquisa, já citada, de Ades, Cunha e Tiedeman.

Uma linha interessante de pesquisa seria a que buscasse verificar se e como a memória operacional de *A. argentata* pode se transformar em memória de longo prazo, dentro de condições experimentais determinadas.

### **O registro da informação**

A memória de *A. argentata* envolve, como a memória em outros animais, uma etapa de registro de informação e uma etapa posterior de uso desta informação. Os eventos que dão (ou poderiam dar) origem à representação mnêmica que influenciará a forma, a intensidade e a direção espacial do comportamento de busca são os eventos que ocorrem durante a localização, captura e fixação da presa. Consideraremos a seguir três tipos de registros: o registro da captura enquanto captura, o registro de uma

informação espacial a respeito de onde foi fixada a presa e um registro da característica de massa ou tamanho da presa.

É uma característica importante do modelo proposto a *seletividade* do processo de registro: não são retidos (ou, de maneira mais empírica) não influenciam o comportamento posterior, *todos* os aspectos da experiência prévia.

#### *O registro da captura enquanto captura*

O registro primordial, durante a predação, é a de que *uma presa foi capturada*. Que há este registro se verifica na captura de presas sucessivas, uma circunstância comum na vida de aranhas orbitelas que dispõem de uma armadilha constante em que a taxa de retenção de presas pode ultrapassar a sua taxa de ingestão. Uma primeira mosca capturada e levada ao centro da teia para ser ingerida é um contexto comportamental suficiente para que a segunda seja armazenada na periferia da teia. Resultados prévios (Ades, 1991) mostram que a mudança de comportamento (recolhimento ao centro → armazenamento) que ocorre entre as caças de uma primeira mosca e de uma segunda independente de uma sinalização ambiental imediata e é guiada mnêmicamente.

É preciso, ainda no caso de caças sucessivas, imaginar que, do mesmo jeito como a captura de uma primeira mosca gera uma representação ou elemento mnêmico, a captura (e armazenamento) de uma segunda presa também gera um elemento mnêmico, diferente do outro.

#### *O registro da informação espacial Centro-periferia.*

No comportamento seqüencial da aranha, em caças sucessivas, está implícita a memória de captura de presas que podem estar localizadas nos dois setores estruturalmente básicos da teia: o centro e a periferia.

No caso de a presa ter sido deixada na periferia, os possíveis eventos geradores de registros são: (1) a locomoção até a presa, que pode se dar a

ângulos diversos com a direção da gravidade; (2) o contato com os fios da espiral viscosa (que é onde se dá a captura); (3) o comportamento de enrolar a presa e de deixá-la no local de captura.

No caso de a presa ter sido deixada no centro, além dos eventos da captura, há (1) o transporte da presa até o centro; (2) seu enrolamento e fixação ao centro.

Sugerimos que estímulos associados aos eventos geram registros mnêmicos espaciais distintos que indicam “mosca na periferia” ou “mosca no centro”. Não é fácil manipular experimentalmente estes estímulos uma vez que inseridos na seqüência de caça (da qual todos os elos necessários)

*Cima-baixo.* Argiope tem condições sensoriais para registrar o ângulo de seu deslocamento de ida até a presa em relação à gravidade, durante uma seqüência de captura. Sua discriminação entre “ir para cima” e “ir para baixo” se confirma quando volta ao centro: ela sobe (depois de ter descido até a presa), ou desce (depois de ter subido até a presa). Sugerimos que eventos como descer ou subir até a presa geram registros mnêmicos espaciais distintos que indicam “mosca armazenada embaixo”, “mosca armazenada em cima”.

#### *O registro da informação quanto ao tamanho da presa*

Aranhas orbitelas discriminam o tamanho de suas presas (1) à distância, através do feedback da própria teia, ou dos movimentos do inseto; (2) no contato direto com a presa, durante a imobilização inicial ou o seu enrolamento. Este registro, que corresponde grosso modo, à quantidade de biomassa aproveitável no inseto, poderia influenciar a duração e intensidade da busca subsequente: quanto maior o peso, maior a busca (Gamboa e Rodrigues, 2000, Experimentos 1 e 2 da presente dissertação).

Uma possível variável, não examinada no presente trabalho, é a “palatabilidade” da presa. Nem todos os insetos são igualmente palatáveis

ou fáceis de processar para a ingestão. Enquanto uma mosca pode ser triturada pelas quelíceras, e embebida em sucos digestivos, com uma eficiência grande (nada quase sobra do inseto, depois de ingerido), besouros ou formigas têm de ser ingeridos através da injeção e sucção dos sucos por orifícios delimitados, um processo provavelmente mais trabalhoso e de menor eficiência. Se *A. argentata* distingue e valoriza diferencialmente diferentes tipos de presas (mesmo que de mesma massa), é possível que varie o seu investimento de busca. Experimentos a respeito são possíveis: indicariam que, além do tamanho enquanto tamanho, a aranha discrimina e registra outros aspectos da presa que capturou e que se guia, no momento do recolhimento, por esta informação.

### **Busca da presa presente**

Em condições normais (em que o experimentador não interfere, retirando as presas do centro ou da periferia), a aranha não deixa, a nosso ver, de usar elementos de memória na recuperação dessas presas. É da memória que atua no caso de presas *presentes* que se origina a memória em uso no caso de presas *ausentes*.

Como é que realiza a localização da presa presente? Seja uma argiope retornando ao centro depois do armazenamento de uma segunda mosca (m2) numa região da espiral viscosa. Ela pode, logo quando entra na região de fios secos do centro, tocar com os palpos presa (m1) lá pendurada. Neste caso, em que não parece necessário falar em memória e em que poderia estar vigorando o controle de estímulos presentes, a aranha freqüentemente se endireita, sem perder o contato dos palpos com m1 e logo flexiona as pernas e re-inicia o processo de ingestão.

Mas, no retorno, a aranha também pode se posicionar a alguma distância de m1, sem contato direto (é sempre possível, é verdade, supor que estímulos olfativos provenientes de m1 estejam disponíveis, uma base para o controle sensorial da recuperação da presa). A aranha busca m1

pendurada no centro com movimentos das pernas dianteiras e/ou das pernas do par III e dos palpos (que tamborilam) e pequenas mudanças de posição do corpo, obtidas através do flexionamento/extensão diferencial das pernas, sem soltura de seus pontos de agarramento. Às vezes, os palpos e/ou pernas entram em contato com o fio através do qual está suspensa m1: a aranha então procede a movimentos de puxar o fio, até que a presa, sob a forma de uma pelota, entre em contato com palpos e peças bucais. Podemos supor que os movimentos de pequenas extensão através dos quais a aranha recupera o contato com m1 sejam movimentos de busca, isto é, movimentos não controlados necessariamente por estimulação imediata proveniente da presa, mas que aumentam a probabilidade de que o contato com esta seja restabelecido. Pode -se dizer, então, que há, em maior ou menor grau, busca de uma presa presente.

Esta busca da presa presente é mais evidente quando se trata da recuperação de m2, armazenada na periferia. No caso de uma presa pequena, como uma mosca doméstica (e, evidentemente, um fragmento de tenébrio), não há vibrações locais que possam sinalizar o local do armazenamento ou eliciar um processo de busca. Depois da ingestão Finda a ingestão de m1, a aranha pode proceder a alguma limpeza de suas pernas e entrar em pausa e então, espontaneamente, iniciar um processo de busca com rotações do corpo e sacudimentos, terminado rapidamente com a localização distal da presa (uma localização facilitada pelo feedback desta presa aos movimentos da aranha) e com a locomoção dirigida.

### **A busca da presa ausente**

É plausível pensar que os movimentos de busca de uma presa ausente sejam uma ampliação dos movimentos de busca vistos no caso da presa presente. A situação “presa ausente” se distingue da situação “presa presente” porque desliga os primeiros movimentos de busca dos seus



feedbacks normais (estímulos provenientes da presa fixada na teia) que normalmente inibem a busca e a transformam em recolhimento.

Uma interpretação simples da passagem da “busca da presa presente” para a “busca da presa ausente” se baseia no princípio cibernético, já mencionado, de “repetir uma resposta ou conjunto de respostas até que uma certa consequência seja alcançada”, um princípio seguido em várias das etapas da construção da teia (“cubra o espaço disponível de raios até que não existam intervalos vazios”) ou do comportamento de captura (“locomova-se em direção à periferia até entrar em contato com a presa”). A aranha repetiria ou ampliaria os movimentos de busca numa circunstância em que foi suprimido o feedback normal. Na busca de m2 armazenada na periferia, rotação e sacudidas são formas exacerbadas dos componentes da busca normal. Na busca de m1 retirada do centro, o tamborilamento aparece inflacionado além de uma rotação do corpo que não costuma ser vista em episódios normais.

### **Memória espacial**

Nossos resultados mostram que existe uma discriminação, na aranha *A. argentata*, mediada por processos mnêmicos, entre uma presa fixada ao centro e uma presa fixada na periferia da teia. Não se trata de uma discriminação causada pelo fato de, no caso central, tratar-se da primeira mosca caçada pela aranha e, no caso periférico, a segunda presa. Em ambas as condições, a presa buscada era a segunda a ser capturada pela aranha. Também não pode o resultado ser atribuído a diferenças na estimulação presente nas condições central e periférica, como o rombo na teia causado quando da retirada de uma presa armazenada na periferia

(condição periférica). A condição central com rombo não diferiu da condição central sem rombo.

Há que se concluir que existe, na representação que se cria de uma presa capturada por *A. argentata*, elementos espaciais que tornam específicas as buscas em condição central e em condição periférica. A memória espacial desvendada é análoga às que Seyfarth e colaboradores demonstraram em *Agelena labirintica* no processo de reencontro de uma presa (Seyfarth e Barth, 1972; Seyfarth et al., 1982).

Os resultados negativos do Experimento 3 poderiam ser tomados como base para indicar que não existe registro espacial da região do armazenamento em relação à dimensão cima e baixo (tão relevante contudo quando se trata do retorno da aranha ao centro). A eficiência do processo de busca randômico, pré-programado seria grande e tornaria desnecessária, e talvez custosa do ponto de vista evolutivo, o uso de um módulo de memória espacial.

Outra interpretação, mais cautelosa, atribui os resultados negativos a questões de procedimentos (indicadas na discussão do Experimento 3). Estamos programando uma nova rodada do Experimento 3, sanada de várias das limitações possíveis de sua realização inicial.

### **Memória do tamanho da presa**

Nossos resultados confirmam os de Gamboa e Rodrigues (2000) quanto ao papel do tamanho da presa na duração da busca subsequente. A busca total foi significativamente maior no experimento com fragmentos de tenébrios do que no experimento com moscas. O mecanismo subjacente à busca envolve provavelmente um dispositivo que torna proporcionais o retorno possível de alimento e o investimento em tempo e comportamentos na localização da presa. Esta otimização da busca é esperada a partir dos princípios do forrageamento ótimo tal como verificados em comportamentos de busca de alimento no habitat natural.

Um aspecto curioso dos resultados foi o de não ter havido aumento em todos os parâmetros da busca e o de não ter se manifestado significativamente nas condições central e periférica, tomadas independentemente, apesar de o exame dos dados ter indicado aumento. Acreditamos que isso decorra da enorme variabilidade do comportamento de *A. argentata* em situação de caça e, especialmente, em situação de busca. Amostras maiores talvez fossem uma maneira de chegar à equilíbrio e à fineza maior dos dados.

### **Esquecimento**

O conceito de esquecimento, no caso da memória predatória e da busca, tem de ser distinguido de “extinção” e de “terminação da memória operacional”. Há extinção quando a aranha, depois de um período mais ou menos demorado de busca, passa a não mais exibir busca e a reagira, para todos os efeitos, como se estivesse na condição de repouso, disponível para novas caças. Há “terminação” quando (conforme mencionado mais acima) a aranha entra em contato ou gera os estímulos que sinalizam ou indicam a consumação do comportamento de busca: por exemplo, quando a aranha recolhe ao centro a presa armazenada na periferia e não executa mais respostas de busca. Falamos em esquecimento quando a aranha não exibe busca em condições propícias para tal.

Um resultado que mereceria ser analisado (por sugerir que esteja presente esquecimento) consiste nos casos em que não foi observada a busca de uma presa ausente. Houve uma proporção razoável de episódios em que as aranhas não manifestaram busca, seja da presa fixada no centro, seja da armazenada na periferia. Várias razões para este efeito poderiam ser aventadas. A primeira é uma razão motivacional. O regime alimentar das aranhas, no laboratório, poderia ter mantido a sua motivação em nível suficientemente baixo para que não se justificasse o investimento de

esforço na recuperação de uma presa armazenada na periferia. Mas a explicação não se aplica de forma tão plausível ao caso da ausência de busca quando a mosca pendurada no centro fosse suprimida (neste caso, a motivação estaria confirmada pelo desempenho da parte inicial da seqüência de caça: aranhas sempre ingerem uma presa levada ao centro da teia). Certamente, se não tivesse havido o “rou bo” desta presa, ela seria consumida pela aranha. De qualquer maneira, para tirar a limpo a questão, poder-se-ia comparar o desempenho mnêmico de aranhas em duas condições: (1) de privação relativa, (2) de saciação relativa. Se verdadeira a hipótese motivacional, a busca deveria ser maior em (1) do que em (2).

De acordo com uma segunda linha de raciocínio existiria um processo de esquecimento embutido no comportamento de caça. A simples passagem do tempo determinaria a obliteração do traço de memória. Se verdadeira esta hipótese, esperar-se-ia que houvesse uma maior freqüência de casos de não-busca na condição periférica do que na condição central (uma vez que o lapso de tempo entre a fixação da presa e o início da busca é bem maior no caso periférico do que no central). Embora, em termos práticos, esta expectativa se verifique, ela não atinge a significância estatística e a hipótese do esquecimento tem de permanecer, por enquanto, em suspenso.

A terceira razão tem a ver com a possibilidade de uma aprendizagem de longo prazo: aranhas submetidas várias vezes a um procedimento experimental de supressão da presa poderiam aprender a não buscar a presa. Esta explicação não se aplica de forma convincente aos experimentos aqui apresentados, uma vez que as aranhas não eram testadas mais do que duas ou três vezes ao procedimento de supressão de presa. Mas seria um experimento que seguisse os parâmetros da busca ao longo de repetições da busca (com a possível constatação de uma diminuição aprendida da busca ao longo de um treino análogo aos procedimentos de extinção experimental) seria bastante interessante:

mostraria eventualmente a passagem de uma memória operacional para a memória de longo prazo, em *A. argentata*.

### **Dicas e o controle temporal da memória**

O mais freqüente aspecto do funcionamento da memória consiste na recuperação desta memória em contato com estímulos que funcionam como dicas. Elementos retidos e inatuentes por um tempo relativamente longo podem ser reavivados quando o organismo entrasse em contato com dicas envolvidas no traço original. É possível que o sistema de memória operacional da aranha esteja construído de maneira a reagir a dicas: não temos por enquanto indicação alguma que confirme esta suposição.

No caso da supressão de uma mosca fixada no centro ou na periferia, o que se constata, no entanto, é o surgimento da busca depois de um período razoável de pausa e sem dica externa registrável. O comportamento parece iniciar-se espontaneamente (uma vez que a presa não está presente para servir de dica). Uma suposição é que esteja em jogo um controle temporal da recuperação do controle mnêmico, um processo de inibição ou de supressão deste controle que dependa da passagem do tempo e de eventos aleatórios. Uma aranha que tenha sido perturbada demorará mais em exibir respostas de busca (observações qualitativas), mas, mesmo sem perturbação e na tranqüilidade do laboratório, ela demorará muitas vezes em iniciar a busca e a iniciará na ausência de dicas explícitas.

## REFERÊNCIAS

- ADES, C. (1989). O que aprendem e do que se lembram as aranhas em  
ADES, C. (Org.) Etologia de animais e de Homens. São Paulo:  
Edicon/Edusp).
- ADES, C. (1991). Memória e instinto no comportamento de predação da aranha  
*Argiope argentata*. Tese de Livre-Docência não publicada, apresentada ao  
Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo.
- ADES, C., CUNHA, S.S. & TIEDEMANN, K. (1993) Experience -induced  
changes in orb-web building. XXIII International Congress of Ethology,  
setembro 1993, Torremolinos, Espanha. *Abstracts of the XXIII  
International Ethological Conference*, 122.
- AKSOY, V., CAMLITEPE, Y. (2005). Use of idiothetic information for left/right  
turning memory by the ant *Formica pratensis*. *Biologia*, 60: 197-200.
- BARTELS, M. (1929). Sinnesphysiologisches un psychologisches  
Untersuchungen an der Trichterspinne *Agelena laryrinthica* (Cl.).  
*Zeitschrift für Vergleichende Physiologie*, 10: 527 -593.
- BAYS, S.M. (1962). A study on the training possibilities of *Araneus  
diadematus* Cl. *Experientia* (Basel) 18: 423-425.
- BOISVERT, M.J., VEAL, A.J., SHERRY, D.F. (2007). Floral reward  
production is timed by an insect pollinator. *Proceedings of the Royal  
Society B-Biological Sciences* 274: 1831-1837.
- CHMIEL, K., HERBERSTEIN, M.E., & ELGAR, M.A. (2000). Web damage  
and feeding experience influence web site tenacity in the orb -web  
spider *Argiope keyserlingi*. *Animal Behaviour*, 60: 821-826.
- CLARK, R.J, HARLANDD.P & JACKSON R.R. (2000) Speculative hunting  
by an araneophagic salticid spider. *Behaviour*, 137: 1601-1612.

- COLLETT, T.S., GRAHAM, P., HARRIS, R.A. (2007). Novel landmark-guided routes in ants. *Journal of Experimental Biology* 210: 2025-2032.
- CHAMPION DE CRESPIGNY, F.E., HERBERSTEIN, M.E. & ELGAR, M.A. (2001). Food caching in orb-web spiders (Araneae: Araneoidea). *Naturwi.* 88: 42-45.
- DACKE M., NILSSON D.-E., WARRANT. E. J., BLEST A. D., LAND M. F. & O'CARROLL. D. C. (1999). Built-in polarizers form part of a compass organ in spiders, *Nature*, 401: 470-473.
- DÍAZ-FLEISCHER, F. (2005). Predatory behaviour and prey-capture decision-making by the web-weaving spider *Micrathena sagittata*. *Canadian Journal of Zoology.* 83: 268–273.
- EDWARDS, G.B. & JACKSON, R.R. (1994). The role of experience in the development of predatory behaviour in *Phidippus regius*, a jumping spider (Araneae, Salticidae) from Florida. *N.Z. J. Zool.* 21: 269 -277.
- FRANKS, N.R., HOOPER, J.W., DORNHAUS, A., AUKETT, P.J., HAYWARD, A.L., & BERGHOFF, S.M. (2007). Reconnaissance and latent learning in ants. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 274: 1505-1509.
- GIL, M., DE MARCO, R.J., MENZEL, R. (2007). Learning reward expectations in honeybees *Learning & Memory* , 14: 491-496.
- GÖRNER, P. (1988). Homing Behaviour of funnel web spiders (Agelenidae) by means of web-related cues. *Naturwissenschaften.* 75: 209-217.
- GÖRNER, P., & CLAAS, B. (1985). Homing behavior and orientation in the funnel-web spider, *Agelena labyrinthica* Clerck. Em BARTH, F.G. (Org.) *Neurobiology of arachnids*, Berlim: Springer-Verlag.

- GÖRNER, P. (1966). Über die Koppelung der optischen und kinasthetischen Orientierung bei den Trichterspinnen *Agelena labyrinthica* (Cl.) und *Agelena gracilens* C.L. Koch. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 53: 253-276.
- GÖRNER, P. (1972). Resultant positioning between optical and kinesthetic orientation in the spider *Agelena labyrinthica* Clerck. In WEHNER, R. (Org.) *Information processing in the visual system of arthropods*. Berlin: Springer-Verlag.
- GRAHAM, P., DURIER, V., COLLETT, T. (2007). The co-activation of snapshot memories in wood ants. *Journal of Experimental Biology*. 210: 2128-2136.
- GRUNBAUM, A.A. (1927). Über das Verhalten der Spinne *Epeira diademata*, besonders gegenüber vibratorischen Reizen. *Psychologische Forschung*. 9: 275-299.
- HARWOOD, R. H (1974). Predatory Behavior of *Argiope aurantia* (Lucas). *American Midland Naturalist*, 91: 130-139.
- HEILING, A.M. & HERBERSTEIN, M.E. (1999). The role of experience in web-building spiders (Araneidae). *Animal Cognition*, 2: 171-177.
- HILL D.E (1979). Orientation by jumping spiders of the genus *Phidippus* (Araneae: Salticidae) during the pursuit of prey. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 5: 301-322.
- HOLZAPFEL, M. (1933). Die nicht-optische Orientierung der Trichterspinne *Agelena labyrinthica* (Cl.). *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie*, 20: 55-116.
- JACKSON, R.R., BLEST, A.D. (1982). The biology of *Portia fimbriata*, a web-building jumping spider (Araneae, Salticidae) from Queensland: utilization of webs and predatory versatility. *J. h l*. London 1962 55-93



- JACKSON, R.R., CARTER, C.M. (2001). Geographic variation in reliance on trial-and-error signal derivation by *Portia labiata*, an araneophagic jumping spider from the philippines. *Journal of Insect Behavior*, 14:
- JACKSON, R.R., HALLAS, S.E.A.. (1986a). Comparative biology of *Portia africana*, *P. albimana*, *P. fimbriata*, *P. labiata*, and *P. schulzi*, araneophagic web-building jumping spiders (Araneae: Salticidae): utilisation of silk, predatory versatility, and intraspecific interactions. *New Zealand Journal of Zoology*, 13: 423-489.
- JACKSON, R.R., HALLAS, S.E.A. (1986b). Capture efficiencies of web-building jumping spiders (Araneae, Salticidae): Is the jack -of-all-trades the master of none? *Journal of Zoology*,
- JACKSON, R.R., & POLLARD, S.D. (1996). Predatory behavior of jumping spiders. *Annual Review of Entomology*, 41: 287-308.
- JACKSON, R. R. & WILCOX, R. S. (1993). Observations in nature of detouring behaviour by *Portia fimbriata*, a web-building araneophagic jumping spider (Araneae, Salticidae) from Queensland. *Journal of Zoology, Lond.*, 230: 135–139.
- JOHNSON, R. A. (1991). Learning, memory, and foraging efficiency in two species of desert seed-harvester ants. *Ecology*, 72: 1408-1419.
- R. LEBORGNE & A. PASQUET. (1987). Influences of agregative behaviour on space occupation of spider *Zygiella x-notata* (Clerck). *Behl Eco and Socio* 20: 203–208
- LeGUELTE, L. (1969). Learning in spiders. *American Zoologist*. 9: 145-152.
- MACQUART, D., GARNIER, L., COMBE, M., & BEUGNON, G. (2006). Ant navigation en route to the goal: signature routes facilitate way-finding of *Gigantiops destructor*. *Jour of Compa Phy A*, 192: 221-234.

- MENZEL, R. & MÜLLER, U. (1996). Learning and memory in honeybees: From behavior to neural substrates. *Annual Review of Neurosciences*, 19: 379-404.
- MITTELSTAEDT, H. (1985). Analytical cybernetics of spider navigation. In BARTH, F.G. (Org.) *Neurobiology of arachnids*, Berlin: Springer-Verlag.
- MOLLER, P., & GÖRNER, P. (1994). Homing by path integration in the spider *Agelena Labyrinthica* Clerck. *Journal of Comparative Physiology A*, 174: 221-229.
- MORSE, D.H. (1999). Choice of hunting site as a consequence of experience in late-instar crab spiders. *Oecologia* 120: 252-257.
- MORSE, D.H. (2000a). The role of experience in determining patch-use by adult crab spiders. *Behaviour* 137: 265-278.
- MORSE, D.H. (2000b). Flower choice by naive young crab spiders and the effect of subsequent experience. *Animal Behaviour*, 59: 943-951.
- NAKATA, K., & USHIMARU, A. (1999). Feeding experience affects web relocation and investment in web threads in an orb-web spider, *Cyclosa argenteoalba*. *Animal Behaviour*, 57: 1251-1255.
- NAKATA, K., USHIMARU, A., & WATANABE, T. (2003). Using past experience in web relocation decisions enhances the foraging efficiency of the spider *Cyclosa argenteoalba*. *Journal of Insect Behavior*, 16:
- NARENDRA, A., CHENG, K., WEHNER, R. (2007). Acquiring, retaining and integrating memories of the outbound distance in the Australian desert ant *Melophorus bagoti*. *Journal of Experimental Biology*, 210: 570-577.
- NARENDRA, A., SI, A., SULIKOWSKI, D. & CHENG, K. (2007). Learning, retention and coding of nest-associated visual cues by the Australian

- desert ant, *Melophorus bagoti*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61:1543-1553
- NIVEN. , J. E. (2007). Invertebrate Memory: Wide -Eyed Ants Retrieve Visual Snapshots. *Current Biology*. 17: 85-87.
- NORGAARD. T, HENSCHER J. R. ,WEHNER R. (2007) Use of local cues in the night-time navigation of the wandering desert spider *Leucorchestris arenicola* (Araneae, Sparassidae). *Journal of Comparative Physiology A*, 193: 217-222.
- PASQUET, A., RIDWAN, A. & LEBORGNE, R. (1994). Presence of potential prey affects web building in an orb-weaving spider *Zygiella x-notata*. *Animal Behaviour*, 47: 477-480.
- PASQUET, A., LEBORGNE, R. & LUBIN, Y. (1999). Previous foraging success influences web building in the spider *Stegodyphus lineatus* (Eresidae). *Behavioral Ecology*, 10: 115-121.
- PETERS, H.M. (1931). Die Fanghandlung der Kreuzspinne (*Epeira diademata* L.); Experimentelle Analysen des Verhaltens. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 15: 47-67.
- PETERS, H.M. (1932). Experimente über die Orientierung der Kreuzspinne *Epeira diademata* Cl. im Netz. *Zoologische Jahrbuch*, 51: 239-288.
- PUNZO, P. (2004). The capacity for spatial learning in spiders: a review. *Bull. British arachnol. Soc.* 13: 65-72.
- RAINE, N.E., CHITTKA, L. (2007). Flower constancy and memory dynamics in bumblebees (Hymenoptera: Apidae: Bombus). *Entomologia Generalis*, 29: 134-140.
- ROBINSON, M.H. (1969). Predatory Behavior of *Argiope Argentata* (Fabricius). *American Zoologist*. 9: 161-169.
- ROBINSON, B.C., & ROBINSON, M.H. (1974). Biology of some *Argiope* species from New Guinea: predatory behavior and stabilimentum

- construction (Araneae – Araneidae). *Zoological Journal for the Linnean Society*, 54: 145-170.
- RODRIGUEZ S., R.L., & GAMBOA S., E. (2000). Memory of captured prey in three web spiders (Araneae: Araneidae, Linyphiidae, Tetragnathidae). *Animal Cognition*, 3: 91-97.
- ROVNER, J.S. (1968). An analysis of display in the lycosid spider *Lycosa rabida* Walckenaer. *Animal Behaviour*, 16: 358-369.
- RUSSINI J.B & ADES, C (2006). A busca pela aranha *Argiope argentata* de uma presa armazenada: o efeito da localização da presa. Monografia apresentada na Universidade Metodista como requisito para a obtenção de título de bacharel em biologia. São Paulo.
- SALEH N, CHITTKA L (2007). Traplining in bumblebees (*Bombus impatiens*): a foraging strategy's ontogeny and the importance of spatial reference memory in short-range foraging. *Oecologia*, 151: 719-730.
- SANDOVAL, C.P. (1994). Plasticity in web design in the spider *Parawixia bistriata*: a response to variable prey type. *Functional Ecology*. 8:
- SCHNEIDER, J.M. & VOLLRATH, F. (1998). The effect of prey type on the geometry of the capture web of *Araneus diadematus*. *Naturwissenschaften*, 85: 391-394.
- SEBRIER, M.A. & KRAFFT, B. (1993). Influence of prior experience on prey consumption behaviour in the spider *Zygiella x-notata*. *Ethol. Ecol. Evol.* 5: 541-547.
- SEYFARTH, E. A., BARTH, F. G. (1972). Compound slit sense organs on the spider leg: Mechanoreceptors involved in kinesthetic orientation. *Journ. of Comp. Phys*, 78: 176-191.

- SEYFARTH, E.A., HERGENRÖDER, R., EBBES, H., & BARTH, F.G. (1982). Idiothetic orientation of a wandering spider: compensation of detours and estimates of goal distance. *Behav. Eco. Socio*, 11: 139-148.
- SKOW, C.D., & JAKOB, E.M. (2005). Jumping spiders attend to context during learned avoidance of aposematic prey. *Behavioral Ecology*. 17: 34-40.
- TARSITANO, M. S. & JACKSON, R. R. 1994. Jumping spiders make predatory detours requiring movement away from prey. *Behaviour*, 131: 65–73.
- TSO, I.M. Behavioral Response of *Argiope trifasciata* to Recent Foraging Gain: A Manipulative Study. *The American Midland Naturalist*, 14: 236-246.
- VENNER, S., PASQUET, A. & LEBORGNE, R. (2000). Web -building behaviour of the orb-weaving spider *Zygiella x-notata*: influence of experience. *Anim. Behav.* 59: 603-611.
- WHITEHOUSE, M.E.A. (1997). Experience influences male -male contests in the spider *Argyrodes antipodiana* (Theridiidae: Araneae). *Animal Behaviour* , 53: 913-923.
- ZHANG, S.W., SCHWARZ, S., PAHL, M. (2006). Honeybee memory: a honeybee knows what to do and when. *Journal of Experimental Biology*, 209: 4420-4428.

# Livros Grátis

( <http://www.livrosgratis.com.br> )

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)  
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)  
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)  
[Baixar livros de Matemática](#)  
[Baixar livros de Medicina](#)  
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)  
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)  
[Baixar livros de Meteorologia](#)  
[Baixar Monografias e TCC](#)  
[Baixar livros Multidisciplinar](#)  
[Baixar livros de Música](#)  
[Baixar livros de Psicologia](#)  
[Baixar livros de Química](#)  
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)  
[Baixar livros de Serviço Social](#)  
[Baixar livros de Sociologia](#)  
[Baixar livros de Teologia](#)  
[Baixar livros de Trabalho](#)  
[Baixar livros de Turismo](#)