

**UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE PSICOLOGIA**

Danilo Demarchi Guarda

**Aspectos da estampagem na preferência alimentar de
Peucetia rubrolineata (Araneae: Oxyopidae) e evolução do
cuidado materno na superfamília Lycosoidea**

São Paulo

2010

Livros Grátis

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

Milhares de livros grátis para download.

DANILO DEMARCHI GUARDA

Aspectos da estampagem na preferência alimentar
de *Peucetia rubrolineata* (Araneae: Oxyopidae)
e evolução do cuidado materno na superfamília Lycosoidea

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

**Orientador: Prof. Dr.
Hilton Ferreira Japyassú**

**São Paulo
2010**

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

Catálogo na publicação
Biblioteca Dante Moreira Leite
Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo

Guarda, Danilo Demarchi.

Aspectos da estampagem na preferência alimentar de *Peucetia rubrolineata* (Araneae: Oxyopidae) e evolução do cuidado materno na superfamília Lycosoidea / Danilo Demarchi Guarda; orientador Hilton Ferreira Japyassú. -- São Paulo, 2010.

99 f.

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

1. *Imprinting* 2. Aprendizagem 3. Aracnídeos 4. Evolução (etologia animal) 5. Comportamento materno (animal) I. Título.

QL763.2

Nome: Guarda, Danilo Demarchi

Título: Aspectos da estampagem na preferência alimentar de *Peucetia rubrolineata* (Araneae: Oxyopidae) e evolução do cuidado materno na superfamília Lycosoidea

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

Aprovado em:

Banca Examinadora

Prof. Dr. Hilton Ferreira Japyassú
(Orientador)

Universidade Federal da Bahia – UFBA

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. João Vasconcellos Neto

Universidade de Campinas – Unicamp

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. Gilberto Fernando Xavier

Universidade de São Paulo – USP

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Suplente: _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Suplente: _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Ao meu avô Jesuíno Demarchi, que me ensinou a observar a natureza com um olhar ingênuo para conseguir perceber a beleza de seus detalhes.

Agradecimentos

Quando entrei no laboratório de artrópodes dos Instituto Butantan para dar início a este trabalho fui questionado pelos meus colegas lá do fundo (Camila e Gandhi): “Você vai querer com ou sem emoção?” Hoje tenho certeza de que toda a emoção que senti ao longo dos 3 anos de realização deste trabalho não teriam sentido sem todas as pessoas que contribuíram para a conclusão deste estudo. Aqui vão os meus sinceros agradecimentos:

À minha família, que mesmo não entendendo direito o que eu faço sempre me apoiou e me deu suporte nos momentos mais difíceis. Neste momento lembro da minha avó sempre perguntando: “Como vai o serviço lá em São Paulo?”. Em especial agradeço minha mãe e meu pai, que sempre estiveram ao meu lado e nunca se colocaram contra as minhas escolhas e meus sonhos.

Ao meu orientador Hilton Ferreria Japyassú por toda a ajuda durante a realização deste trabalho, principalmente pelos valiosos ensinamentos e por me mostrar o fascinante mundo das aranhas.

Aos companheiros de laboratório Vanessa, Camila, Marco Gandhi e Tati, que desde o início me ajudaram, me ensinaram e me deram suporte psicológico durante meus surtos de ansiedade. Tenho orgulho de fazer parte desta equipe que sem dúvida merece muito mais do que um parágrafo de agradecimentos. Em especial a Vanessa por toda a ajuda durante os trabalhos de campo, disciplinas, experimentos etc. Ao Gandhi pelos conselhos, comentários e toda a calma que ele transmite. A Camila, que sempre me ajudou a lidar com as situações mais difíceis, transmitindo tranquilidade e controle e a Tati, a grande responsável por me inserir nesta turma.

A todos os outros companheiros do laboratório de Artrópodes. Tulipas, Yuji, Flávio, Francês, Rafael Indicatti, Paulo, Samuel, Claudião, Lina, João, Dani, Gustavo, Cris, Pão, Priscila, Pica-Pau, Jaú, Andria e também aqueles que estiveram por perto. Obrigado pelas sugestões, comentários, discussões, piadas, companhia durante as noites e fins de semana, coletas, cervejas, festas, cursos, congressos...

À Dra Irene Knysak por todo o apoio durante a realização dos trabalhos no Laboratório de Artrópodes, principalmente após o incêndio.

À Dra Silvia Lucas pelos comentários sempre muito valiosos, pelas conversas na hora do café e por estar sempre preocupada com o andamento dos nossos trabalhos.

Ao pessoal do biotério que forneceu os grilos recém-nascidos e ao laboratório do Prof. Carlos Vilela pelas *Drosophilas* utilizadas nos experimentos. Em especial a Rosana pelas discussões e sugestões.

Ao Prof. Dr. Antônio D. Brescovit que sempre me atendeu de prontidão. Pela identificação das aranhas, ensinamentos e bibliografias. Ao Prof. Dr. Adalberto Santos pelas informações e sugestões. Ao Renato José Pires Machado pela identificação dos mantispídeos. À Anazélia Magda Tedesco por identificar as vespas Ichneumonidae.

Aos professores Fernando José Leite Ribeiro, Emma Otta, Vera Bussab, Gilberto Xavier e César Ades, pelos comentários e sugestões, além do carinho e atenção durante as disciplinas.

Ao professor João Vasconcellos Neto pelos argumentos e sugestões feitos durante o desenvolvimento do trabalho, principalmente no exame de qualificação.

À Flavia e Ana pela revisão do português. À Camila Coelho e Laura pela revisão do inglês.

Aos meus amigos da biologia, que sempre aguentaram minhas discussões e me acalmaram nos momentos de correria. Em especial a Lígia, Glenn, Harry, Meiri, Burnes, Pampers Fredinho, Dani, Fafá, Fefê e Robertinha. Aos meus amigos de Itu, que sempre me apoiaram e vibraram com as minhas conquistas. Em especial ao Zé, Scopel, Helvio, Heitor, Pirus e Carlão.

À minha namorada Ana, por todo o apoio, ajuda e principalmente pela paciência nos momentos finais da realização deste trabalho.

À CAPES pelo apoio financeiro.

Às todas as pessoas que de alguma forma permitiram a conclusão deste estudo e a realização de um sonho.

Resumo

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

Duas espécies de aranhas da família Oxyopidae, *Peucetia rubrolineata* e *P. flava*, foram observadas em campo e laboratório. Durante essas observações foram coletadas informações sobre habitat (associação com plantas que possuem tricomas glandulares), inimigos naturais (ootecas parasitadas por vespas da família Ichneumonidae e neurópteros da família Mantispidae) e dieta (registro de 22 eventos de alimentação). Os dados apresentados são comparados com informações da literatura. Embora conhecidas como predadores generalistas, muitas espécies de aranhas podem manifestar preferência por determinados tipos de presa. Estudos indicam que a preferência alimentar das aranhas da família Oxyopidae pode estar relacionada a processos de estampagem, que ocorrem no início do desenvolvimento dos animais. Durante as incursões em campo, 19 fêmeas adultas da espécie *P. rubrolineata* foram coletadas e levadas ao laboratório para realização de experimentos de preferência alimentar. Jovens de *P. rubrolineata* foram submetidos a testes de escolha de presas, nos quais foram oferecidos grilos recém-nascidos (*Gryllus* sp) e moscas de fruta (*Drosophila* sp). Foram realizados 3 experimentos, que combinavam 4 variáveis: tipo de presa, idade do animal (5 ou 15 dias), período de exposição às presas (5 ou 10 dias) e quantidade de presas oferecidas. Os parâmetros que se mostraram mais eficientes no estabelecimento da preferência alimentar foram início da alimentação 15 após a saída da ooteca e período de 10 dias de exposição às presas. Quando bem alimentadas, as aranhas jovens preferem como presa moscas adultas ao invés de grilos recém-nascidos, mas quando em escassez de alimento, a preferência é pelo primeiro tipo de presa experimentado, configurando o efeito de primazia - importante fator na determinação da estampagem. Discutem-se quais os possíveis fatores responsáveis pelo estabelecimento dessas preferências, bem como as características deste aprendizado. O estabelecimento da preferência alimentar dos jovens se dá concomitante ou muito próximo do período de cuidado parental, que, nas aranhas da superfamília Lycosoidea, consiste no cuidado ativo da ooteca e dos filhotes pela fêmea até a dispersão. O cuidado parental destas aranhas tem sido usado como fonte de caracteres em estudos de reconstrução filogenética e, devido à complexidade deste tipo de caráter, sua delimitação deve ser cuidadosa. Baseando-se nas informações obtidas na literatura e também em observações do cuidado materno deste grupo, são propostos 4 caracteres: comportamento de cuidado com a ooteca, construção de refúgio para ooteca, abertura, pela fêmea, da ooteca para a saída dos filhotes e comportamentos de cuidado com os filhotes. Os critérios para homologia foram sequência das atividades da fêmea e estruturas construídas pela mesma durante o cuidado. A história evolutiva destes caracteres, mapeada em uma filogenia da superfamília Lycosoidea, mostra que os comportamentos de carregar a ooteca nas quelíceras, ajudar os filhotes abrindo o saco de ovos, construir um abrigo no cuidado com a ooteca e permanecer em guarda no cuidado com os filhotes apresentam-se como plesiomórficos para a superfamília. Carregar os filhotes sobre a ooteca vazia é uma sinapomorfia de *Trechalea*, bem como carregar os filhotes no abdome é em Lycosidae. Discutem-se delimitação do caráter referente à construção de teia berçário e as propostas de homologia para o cuidado materno presentes na literatura.

Palavras-chave: Aprendizagem, Aracnídeos, Evolução (etologia animal), Comportamento materno

Abstract

GUARDA, D. D. **Evidence of imprinting in prey preference of the spider *Peucetia rubrolineata* (oxyopidae) and the evolution of maternal care in the superfamily Lycosoidea.** 2010. 99 f. Dissertação (Mestrado) Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2010.

Two species of spiders of the family Oxyopidae, *Peucetia rubrolineata* and *P. flava*, were observed in field and laboratory. During these observations we collected information on habitat (spiders associated with plants bearing glandular trichomes), natural enemies (egg sacs parasitized by Ichneumonidae wasps and Mantispidae) and diet (22 feeding events). Although spiders are known to be generalist predators, they can show preferences for certain types of prey. Studies indicate that prey preference in spiders of the family Oxyopidae may be related to imprinting-like processes, which occur early in the development of these animals. Nineteen adult females of the species *P. rubrolineata* were collected and taken to the laboratory for testing food preference. In the present study, two types of prey were offered to spiderlings of *P. rubrolineata*: newborn crickets (*Gryllus* sp.) and fruit flies (*Drosophila* sp.). The prey preference was tested using a choice test. Three trials were carried out, each one with four combined variables: type of prey (cricket or flies), animal's age (five or 15 days), time of exposure to prey (five or ten days) and the amount of prey offered (one or two). The parameters that have proven most effective in establishing food preferences were when feeding starting 15 days after the spiderlings had left the egg sacs and with 10 days of exposure to the prey. When well-fed, spiders prefer adult flies as prey instead of newborn crickets. However, when spiders are deprived of food, the preference is for the first prey type experienced, which constitutes the primacy effect, an important factor determining imprinting. We discuss which factors might be leading to such preferences, as well as the what is underlining this learning. Spiderlings' prey preferences are established during or close to the period of parental care. In the superfamily Lycosoidea, females actively care for the egg sac and spiderlings until dispersion. Categories of parental behavior in these spiders have been used as characters in some phylogenetic reconstruction studies. Due to the complexity of this type of character, its delimitation should be made carefully and based on studies specifically about these behaviors. By gathering literature data and also laboratory observations of maternal care we propose 4 characters: Caring behaviors with the egg sac, construction of a silken shelter for the egg sac, help the spiderlings to emerge from egg sac and care for the spiderlings. We propose the homology based on the female's behaviors and the structures built by her. The reconstruction of the evolutionary history of these characters shows that carrying the egg sac under the chelicerae, helping spiderlings to emerge from egg sac, building silken shelter for the egg sac and caring for and guarding the spiderlings until dispersion are plesiomorphic to the superfamily Lycosoidea. A synapomorphy of *Trechalea* sp. is to carry the spiderlings on the empty egg sacs. The same is true for Lycosidae (*Aglaoctenus* sp. and *Lycosa erythrognatha*) carrying young on the female's abdomen. We discuss the delimitation of the nursery web character and the proposed homology for the maternal care presented in the literature.

Keywords: Learning, Arachnids, Evolution (Ethology), Maternal behaviour

Sumário

Capítulo 1 - Registros de história natural de duas espécies de aranhas do gênero <i>Peucetia</i>	11
1.1 Coleta e observações das aranhas.....	12
1.2 Habitat.....	13
1.3 Inimigos Naturais.....	16
1.3.1 Mantispidae (Neuroptera).....	16
1.3.2 Ichneumonidae (Hymenoptera).....	17
1.4 Dieta.....	19
Capítulo 2 - Preferência alimentar e estampagem na aranha <i>Peucetia rubrolineata</i>	24
2.1 Introdução.....	24
2.1.1 Características gerais da estampagem.....	25
2.1.2 Estampagem na esfera ecológica.....	29
2.1.3 A estampagem nos invertebrados.....	31
2.2 Metodologia.....	35
2.2.1 Coleta e Manutenção dos Animais.....	35
2.2.2. Delineamento experimental.....	38
2.2.3 Arena de testes.....	39
2.2.4 O teste de escolha.....	40
2.2.5 Nomenclatura das grupos experimentais.....	40
2.2.6 Experimento 1.....	40
2.2.7 Experimento 2.....	41
2.2.7.1 Variáveis.....	41
2.2.8 Experimento 3.....	43
2.2.9 Análise estatística.....	44
2.3 Resultados.....	45
2.3.1 Experimento 1.....	46
2.3.2 Experimento 2.....	47
2.3.2.1 Análise do efeito das variáveis na preferência alimentar.....	48
2.3.3 Experimento 3.....	49
2.4 Discussão.....	51
2.4.1 Os estímulos envolvidos no aprendizado.....	54

2.4.2 Estampagem e os tipos de aprendizagem.....	55
2.4.3 Estampagem alimentar: otimização do forrageamento.....	57
2.5 Conclusão	59
Capítulo 3 - Evolução do cuidado materno na superfamília Lycosoidea	60
3.1 Introdução	60
3.1.1 O cuidado materno na superfamília Lycosoidea.....	62
3.2 Metodologia	69
3.3 Resultados	69
3.3.1 Os caracteres do comportamento de cuidado materno.....	69
3.3.2 Análise filogenética.....	72
3.3.3 Otimização.....	72
3.4 Discussão	75
3.4.1 A teia berçário.....	77
3.4.2 Caracteres comportamentais em estudos de filogenia.....	79
3.5 Conclusão	79
Considerações Finais	81
Bibliografia	83
Apêndice A	93
Apêndice B	97

Apresentação

Este trabalho focou esforços nas questões relacionadas à preferência alimentar de aranhas jovens da espécie *Peucetia rubrolineata* (Oxyopidae), com especial atenção ao papel da aprendizagem no estabelecimento deste processo.

O texto se apresenta-se em 3 capítulos que abordam respectivamente informações gerais sobre a biologia e história natural da espécie estudada, a preferência alimentar dessas aranhas quando jovens e por último o estudo do cuidado parental sob um olhar evolutivo.

O capítulo 1 traz informações coletadas de forma não sistemática ao longo do desenvolvimento do trabalho. São registros de campo e observações de laboratório que complementam a compreensão dos assuntos tratados nos demais capítulos e que contribuem para o conhecimento da biologia dessas espécies que ainda são pouco conhecidas. Embora o foco do trabalho tenha sido realizado com a espécie *P. rubrolineata*, informações sobre a espécie *P. flava* também são apresentadas, uma vez que as duas espécies foram observadas no laboratório e ocorrem nas mesmas regiões onde aconteceram as coletas.

O segundo capítulo trata do estudo da preferência alimentar da espécie *Peucetia rubrolineata*. Com objetivo de verificar a influência da estampagem no estabelecimento da preferência alimentar dessas aranhas, jovens de *P. rubrolineata* foram submetidos a testes de escolha de presas sob um desenho experimental baseado no efeito de primazia, importante fator que define a estampagem.

Embora a estampagem aqui estudada esteja relacionada ao comportamento alimentar das aranhas, decidiu-se estudar também os comportamentos envolvidos no cuidado parental, uma vez que existem evidências de que estes possam ser facilitadores do processo. Nesta espécie os cuidados providos pela mãe compreendem desde a construção da ooteca até a dispersão dos filhotes no ambiente, que é quando inicia-se o comportamento alimentar de forma mais intensa. Em aranhas da espécie *Hogna carolinensis* (Lycosidae) sabe-se que neste período a presença da fêmea pode exercer grande influência na eficiência de captura de presas dos filhotes, além de levar a um aumento na capacidade de aprendizado espacial (PUNZO; LUDWIG, 2002). Neste sentido o terceiro capítulo apresenta informações sobre a biologia reprodutiva da espécie e analisa o cuidado materno em um panorama evolutivo, discutindo aspectos que podem estar relacionados com a estampagem.

Capítulo 1

REGISTROS DE HISTÓRIA NATURAL DE DUAS ESPÉCIES DE ARANHAS DO GÊNERO PEUCETIA

A família Oxyopidae compreende 9 gêneros e 430 espécies descritas e distribuídas pelas áreas tropicais e subtropicais do mundo (PLATNICK, 2010), que também são conhecidas como aranhas lince e a maioria delas move-se sobre os arbustos em busca de suas presas. Vivem prioritariamente na grama alta, em arbustos, na vegetação herbácea e poucas (gênero *Hamataliwa*) tem hábito arbóreo. A biologia desses animais é relativamente pouco conhecida devido à dificuldade de serem observados no campo. Considerando seus hábitos, essas aranhas estão entre os maiores predadores de insetos que ocorrem em arbustos e vegetação herbácea (BRADY, 1964). Aranhas da família Oxyopidae têm hábitos predominantemente diurnos e podem ser encontradas durante todo o ano com alguma influência da sazonalidade (BRADY 1964; GONZAGA; SANTOS; DUTRA, 1998; TURNER 1979; VASCONCELOS-NETO et al., 2006). Algumas espécies são de grande importância em sistemas agroecológicos na América do Norte. Por exemplo, a espécie *Oxyopes salticus* Hentz é uma das aranhas mais comuns nas plantações de algodão dessas regiões, assim como *Peucetia viridans* Hentz 1832, que é também um importante predador de insetos considerados peste na agricultura (BRADY, 1964).

O gênero *Peucetia* possui 46 espécies e tem larga distribuição no mundo. Talvez a espécie melhor estudada seja *P. viridans*, encontrada na América do Norte, América Central, Índias ocidentais e Venezuela (PLATNICK, 2010). Dentre as espécies sul-americanas, *Peucetia rubrolineata* Keyserling, 1877 e *Peucetia flava* Keyserling, 1877 (Figura 1) têm sido foco de estudos ecológicos com principal interesse na associação dessas aranhas com plantas que portam tricomas glandulares e os possíveis efeitos de anti-herbivoria dessa interação (JACOBUCCI et al., 2009; MORAIS-FILHO; ROMERO, 2009; MORAIS-FILHO; ROMERO, 2008; ROMERO; SOUZA; VASCONCELLOS-NETO, 2008; VASCONCELLOS-NETO et al., 2006).

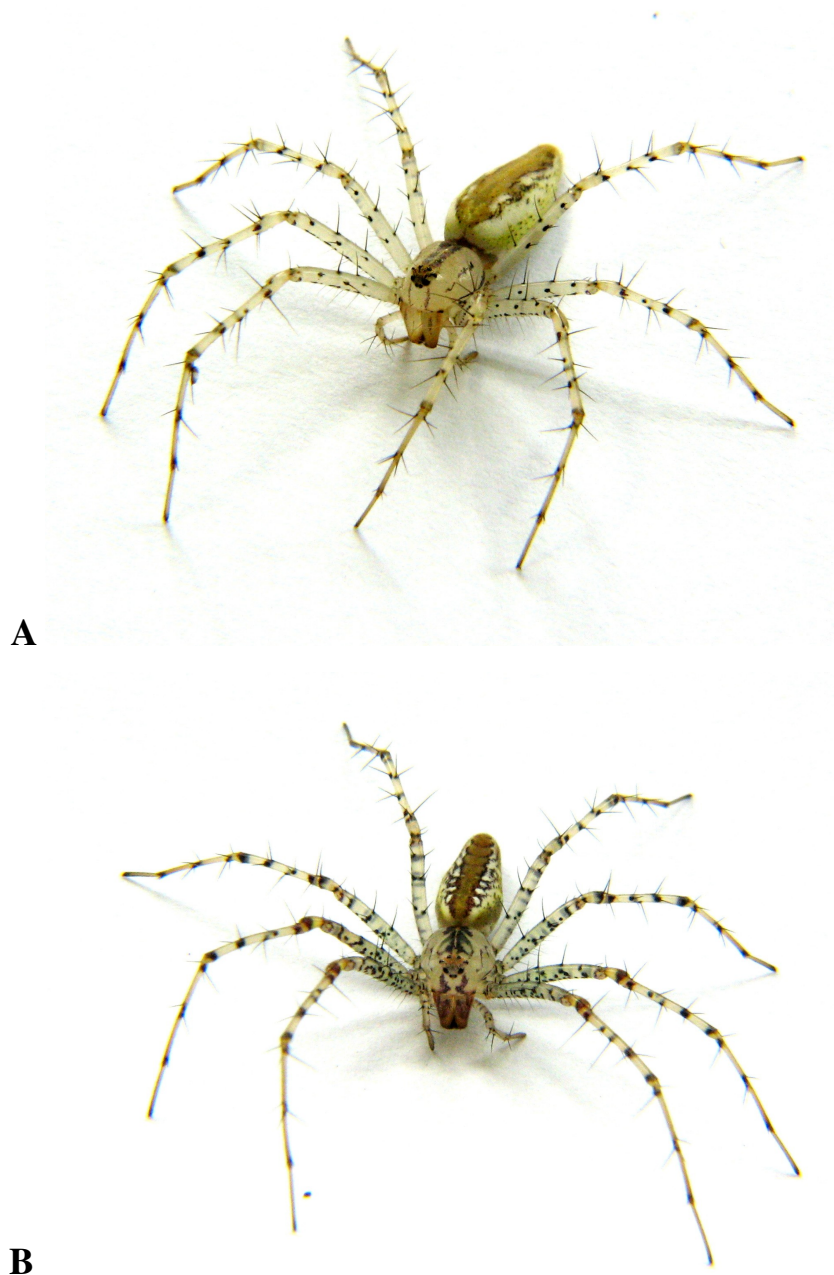


Figura 1 - A – Fêmea adulta da aranha *Peucetia rubrolineata*. B – Fêmea adulta da aranha *Peucetia flava* .

1.1 Coleta e observações das aranhas

Durante os anos de 2008 e 2009 foram realizadas aproximadamente 40 viagens de campo para coleta e observação das aranhas utilizadas neste trabalho (a maioria de apenas um dia). O trabalho de campo foi realizado nos municípios de São José do Rio Preto-SP, Rio Claro-SP, jardim do campus Bela Vista da Unesp; Botucatu-SP, Jardim Botânico do campus Rubião Jr, Unesp; Itu-SP, Estrada Parque, Estrada do Pau D'Álho, Fazenda Canjiquinha e Estrada do

Apiário do Nono; Salto-SP, Estrada da Fazenda Pirahy; São Paulo-SP, Pico do Jaraguá e Parque Ecológico da Guarapiranga. Todas as observações foram feitas durante o dia, principalmente entre 13h00 e 19h00. Inicialmente era feito uma busca pelas plantas (aquelas que portam tricomas glandulares e estão associadas com as aranhas, ver tabela 1) ao longo das trilhas e cada planta foi vasculhada com detalhe.

A fisionomia da mata nas áreas visitadas consistia principalmente de bordas de mata ciliar, áreas abertas ou parcialmente alagadas. As plantas com tricomas glandulares sobre as quais foram encontradas as aranhas estavam com maior frequência em locais com grande insolação. Em todas as áreas as aranhas foram encontradas com maior frequência sobre a planta *Trichogoniopsis adenantha* (Nees) C. B. Clarke (Asteraceae) seguido por *Melinis minutiflora* P. Beauv. (Poaceae) no Parque Ecológico da Guarapiranga.

Durante as incursões de campo foi possível observar aspectos do comportamento alimentar e reprodutivo de alguns indivíduos adultos de *P. rubrolineata* e *P. flava*, neste sentido, todas as aranhas do gênero *Peucetia* encontradas eram identificadas segundo espécie (*P. flava*, *P. rubrolineata*), estágio de desenvolvimento (jovem, adulto), sexo (macho, fêmea) e estado reprodutivo das fêmeas (se cuidavam da ooteca). Também foi registrado a espécie da planta associada com a aranha. Aqueles indivíduos que foram observados alimentando-se, foram capturados com auxílio de um pote plástico e a presa foi retirada do animal. Os itens alimentares foram preservados em álcool 70% para posterior análise no laboratório. Apenas as fêmeas adultas grávidas ou com ooteca foram coletadas.

1.2 Habitat

P. rubrolineata e *P. flava* são encontradas do Panamá até a Argentina (PLATNICK, 2010). Estas duas espécies estão fortemente associadas com plantas que possuem tricomas glandulares (VASCONCELLOS-NETO et al., 2006). Esta íntima relação ocorre pelo fato dos tricomas glandulares das plantas aprisionarem pequenos insetos e dificultarem a locomoção de insetos maiores, facilitando assim a captura dos mesmos pelas aranhas (VASCONCELLOS-NETO et al., 2006; ROMERO; SOUZA; VASCONCELLOS-NETO, 2008). A distribuição espacial destas aranhas pode estar limitada pela disponibilidade de plantas com tricomas glandulares e espécies de *Peucetia* estão associadas com estas plantas em muitas regiões do mundo (VASCONCELLOS-NETO et al., 2006).

A tabela 1 representa as espécies de plantas sobre as quais foram encontrados indivíduos de *P. flava* e *P. rubrolineata* nas áreas visitadas durante o trabalho de campo.

Tabela 1 - Local de coleta de *P. rubrolineata* e as espécies de plantas onde foram encontradas as aranhas.

Localidade	Planta
Áreas de Mata	
Rio Claro-SP	<i>Rhyncanthera dichotoma</i> (Nees) C. B. Clarke (Melastomataceae)
Itu-SP	<i>Trichogoniopsis adenantha</i> (DC) R.M.King & H.Rob.(Asteraceae) (Rosaceae)
Salto-SP	<i>R. dichotoma</i> (Melastomataceae) <i>T. adenantha</i> (Asteraceae) Cactus
São Paulo-SP	<i>T. adenantha</i> (Asteraceae) <i>Solanum viarum</i> Dunal (Solanaceae) <i>Melinis minutiflora</i> P. Beauv. (Poaceae)
Jardins e Áreas Plantadas	
Rio Claro Unesp – Jardim Experimental	<i>Rubus rosaefolius</i> Smith (Rosaceae)
Botucatu-SP Unesp Jardim do Campus Rubião Jr.	<i>Malva</i> sp Tournef (Malvaceae)

Com exceção do Cactus, todas essas plantas portam tricomas glandulares, corroborando assim os resultados de Vasconcellos-Neto et al. (2006). As espécies de plantas mais comumente associadas com *P. rubrolineata* coletadas neste trabalho pertencem às famílias Solanaceae, Melastomataceae e Asteraceae (Figura 2). São famílias que possuem espécies com grande variedade de modos de vida (arbustos, lianas, árvores etc), porém nem todas as espécies possuem os tricomas glandulares (SOUZA; LORENZI, 2008). Embora outras plantas destas famílias (sem os tricomas glandulares) tenham sido vasculhadas, nenhuma aranha foi encontrada.

Diversos trabalhos demonstram que predadores podem utilizar de características da planta durante o forrageamento. Assim como acontece com as aranhas do gênero *Peucetia*, o percevejo *Orthotylus gotoi* Yasunaga (Hemiptera: Miridae) utiliza dos tricomas glandulares

das plantas durante o forrageamento (SUGIURA; YAMAZAKI, 2006). Outro relato faz referência ao ácaro predador *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot, que aprende a reconhecer sinais químicos emitidos pelas plantas quando estas são atacadas por uma outra espécie de ácaro herbívoro *Tetranychus urticae* Koch do qual *P. persimilis* se alimenta (DRUKKER et al., 2000).

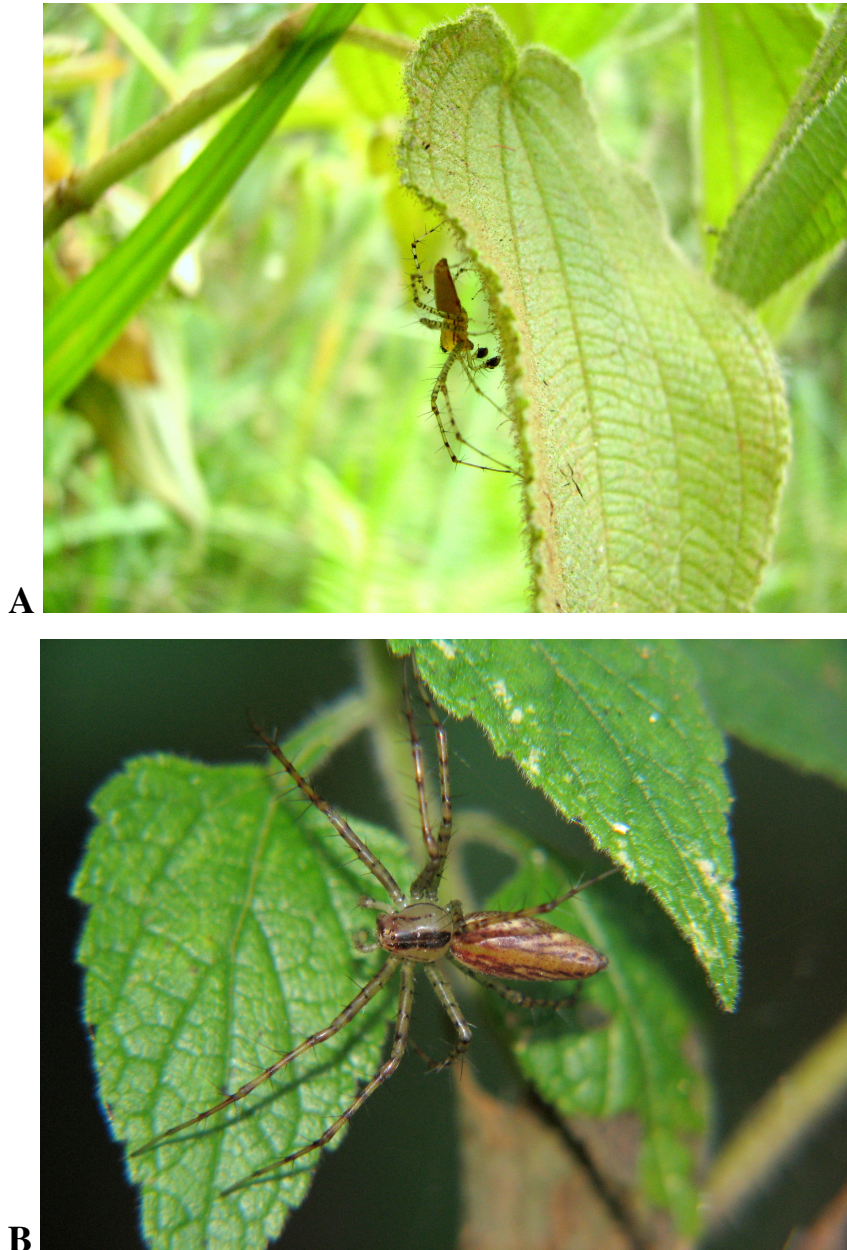


Figura 2 - A – Macho de *P. flava* sobre *Rhyncanthera dichotoma* (Melastomataceae).
B – *P. rubrolineata* sobre *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae)

1.3 Inimigos Naturais

Durante a realização deste trabalho, ootecas de *P. rubrolineata* foram coletadas e mantidas no laboratório até a eclosão dos filhotes. Por conta disto, ootecas parasitadas puderam ser acompanhadas até a emergência do parasita adulto. Dados sobre ootecas parasitadas são apresentados a seguir:

1.3.1 Mantispidae (Neuroptera)

A interação entre aranhas e mantispídeos é bem documentada na literatura (REDBORG 1998), mas pouco se conhece a cerca das espécies brasileiras. Dentre os poucos relatos, existem registros de interação entre mantispídeos e *Trechalea* sp, *Trechalea manauensis* (Trechaleidae), *Parawixia bistrata* (Araneidae), *Psecas chapoda* (Salticidae) e *Lycosa erythrognatha* (BERTI-FILHO; RINALDI; FREITAS, 2002; CARICO; ADIS; PENNY, 1985; PENNY; COSTA, 1983; VIEIRA; ROMERO, 2008).

O primeiro registro de mantispídeos parasitando ootecas de Oxyopidae é de Killebrew (1982), que relata a interação de *Mantispa* sp (possivelmente *M. interrupta*) com uma ooteca de *P. viridans* durante um estudo sobre biologia reprodutiva.

Killebrew (1982) trata o fenômeno como um “partial brood parasitism” comparando o fenômeno com o parasitismo observado em aves que colocam seus ovos no ninho de outras aves, pois o cuidado parental é provido por um cuidador adotivo, que fornece alimentação e ocorre a eliminação da prole residente. Outros registros de Matispidae em *P. viridans* são relatados por Brushwein, Hoffman e Culin (1992), Fink (1986, 1987) e Hoffman e Brushwein (1989).

Das ootecas de *P. rubrolineata* mantidas no laboratório para os experimentos do presente trabalho, uma dela coletada em outubro de 2008, foi predada por dois mantispídeos, um dos quais foi identificado como sendo uma fêmea de *Zeugomantispa virescens* Rambur 1842 (Figura 3). Os predadores deixaram a ooteca através de uma abertura circular e fizeram a última muda fora da bolsa de ovos, que foi totalmente consumida. Nenhum filhote foi observado após a saída do parasita.



Figura 3 - Indivíduo fêmea de *Zeugomantispa virescens* que parasitou a ooteca de *P. rubrolineata*. Exemplar fixado em álcool 70% e fotografado na lupa.

Espécies da subfamília Mantispinae são predadores especializados em ovos de aranhas e as larvas de primeiro instar usam duas estratégias para entrar na bolsa de ovos: as larvas podem penetrar diretamente na ooteca, através de um buraco feito na seda que reveste os ovos ou podem ser carregadas pela aranha antes da produção da ooteca, entrando no momento que está esta sendo construída (REDBORG, 1998).

P. rubrolineata exibe cuidado materno com os ovos e, neste caso, o prejuízo para a aranha não se limita a perda da prole porque durante o desenvolvimento do neuróptero, a aranha continua provendo o cuidado, garantindo o desenvolvimento seguro do parasita.

Dentre os poucos registros de mantispídeos predando ootecas de aranhas no Brasil, dois são de *Dicromantispa gracilis* Erichson 1839 e dois são de *Z. virescens*, sugerindo que estas espécies sejam as principais neste tipo de interação (BERTI-FILHO; RINALDI; FREITAS, 2002; CARICO; ADIS; PENNY, 1985; PENNY; COSTA, 1983; VIEIRA; ROMERO, 2008;).

1.3.2 Ichneumonidae (Hymenoptera)

A literatura frequentemente relata casos nos quais os ovos de aranhas são alvos de predadores e parasitas. Diversos trabalhos descrevem interações entre as aranhas e vespas da família Ichneumonidae. (AUSTIN, 1985; EASON; PECK; WHITCOMB, 1967; MORSE, 1988).

No presente trabalho, das ootecas trazidas para o laboratório, 4 foram parasitas por duas

espécies de vespas do gênero *Acerastes* Cushman 1929 (família Ichneumonidae). Destas, três ootecas de *P. flava* (*Acerastes* sp1 e *Acerastes* sp2) e uma ooteca de *P. rubrolineata* (*Acerastes* sp1). De um a quatro indivíduos da espécie parasita emergiu de cada ooteca, sendo que em apenas um dos casos emergiram também alguns poucos filhotes da aranha (Figura 4).

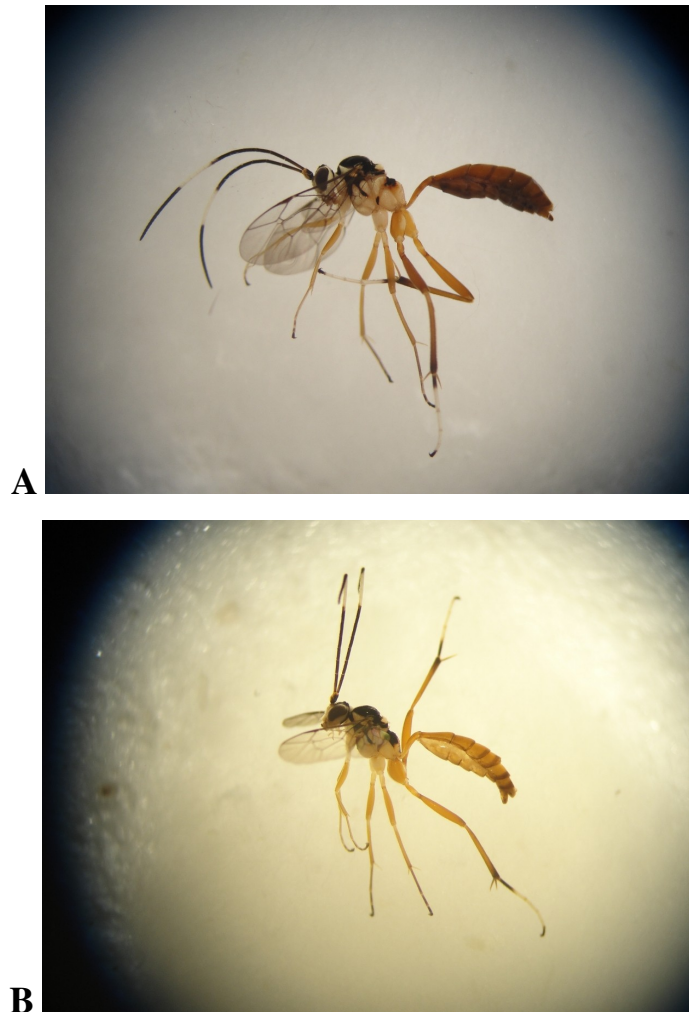


Figura 4 - A – Indivíduo de *Acerastes* sp1. B – Indivíduo de *Acerastes* sp2. Exemplos fixados em Álcool 70% e fotografados na lupa.

Embora dentre as variadas funções do cuidado materno provido pelas fêmeas de *Peucetia* estejam a de proteção contra predadores e parasitas (ver FINK, 1987), o cuidado materno parece não ter sido tão eficaz nestes casos. Construir uma bolsa de seda para os ovos pode funcionar como uma barreira de proteção contra predadores generalistas que se alimentam dos ovos, Porém, algumas espécies de parasitas especializaram-se neste tipo de hospedeiro e conseguem ultrapassar esta barreira (AUSTIN, 1985). Assim como os mantispídeos, os

ichneumonídeos parasitas observados nas ootecas de *P. flava* emergiram mesmo quando a mãe estava presente. O modo como o parasita conseguiu colocar os ovos dentro da ooteca é uma questão interessante, uma vez que as fêmeas dessas vespas costumam utilizar de um ovipositor para infestar as ootecas e, portanto, dependem do contato direto com os ovissacos. Lembrando que tanto *P. flava* quanto *P. rubrolineata* dificilmente abandonam as ootecas durante o período de cuidado materno, estes parasitas devem possuir uma maneira especializada de colocar seus ovos dentro das ootecas dessas espécies. Embora o cuidado materno não tenha impedido o parasitismo em alguns casos, não cuidar da ooteca pode causar prejuízos ainda maiores (FINK, 1986).

1.4 Dieta

Pouco se sabe sobre a dieta das espécies de *Peucetia* sul-americanas. Segundo Romero, Souza e Vasconcellos-Neto (2008) *P. flava* e *P. rubrolineata* tipicamente alimentam-se de uma variedade de insetos, incluindo herbívoros, nectarívoros/polinívoros, polinizadores (*Pseudoscada* sp, *Episcada* sp, *Aeria olena*, abelhas e vespas). Dentre os poucos registros, também foram documentados indivíduos de *P. flava* invadindo teias e atacando machos de *Nephila clavipes* (GONZAGA; SANTOS; DUTRA, 1998).

Em associação com *T. adenantha*, *P. flava* e *P. rubrolineata* são responsáveis pela redução do número de herbívoros, contribuindo para o aumento da aptidão da planta. Por outro lado, as aranhas podem se beneficiar dos insetos que ficam presos nos tricomas glandulares da planta constituindo um sistema mutualístico. Embora as aranhas se alimentem de insetos responsáveis pela polinização da planta, o efeito positivo do controle dos herbívoros supera o déficit da polinização. Outro fator interessante é que as aranhas não interferem na população de outros predadores e eventuais insetos que visitam essas plantas (ROMERO; SOUZA; VASCONCELLOS-NETO, 2008).

Os dados sobre a alimentação de *P. rubrolineata* e *P. flava* coletados ao longos das observações de campo estão sumarizados na tabela 2.

Tabela 2 - Lista das presas de *P. rubrolineata* e *P. flava* observadas em campo.

Táxon	Quantidade de presas
Hymenoptera	
Ichneumonidae	1
Apoidea	1
Formicidae	1
Hemiptera (“cigarrinhas”)	
Auchenorrhyncha - adultos	5
Auchenorrhyncha - ninfas	3
Coleoptera	
Diptera	
Orthoptera	
Araneae	
Salticidae	1
Araneidae	1
Theridiidae	1
Total	22

Dos 22 registros de alimentação, a maioria das presas observadas foram insetos, sendo que Hemiptera e Coleoptera foram as ordens mais representadas (Figura 5). *P. rubrolineata* e *P. flava* também foram observadas alimentando-se de outras aranhas que eventualmente utilizam os mesmo arbustos (Salticidae, Araneirae e Theridiidae), como anteriormente relatado por Turner (1979) para a espécie *P. viridans*.

**A**

Figura 5 - A – *P. flava* predando um coleóptero sobre capim gordura (*Melinis minutiflora*).

**B**

Figura 5 - A – *P. flava* predando um coleóptero sobre capim gordura (*Melinis minutiflora*).

B – *P. flava* predando um hemíptero sobre capim gordura (*M. minutiflora*).



Figura 5 - C – *P. rubrolineata* alimentando-se de uma aranha da família Theridiidae sobre *Trichogoniopsis adenantha*.

Em contraste com as espécies brasileiras, a dieta de *P. viridans* é bem documentada na literatura. Essa espécie tem como principais constituintes de sua dieta insetos da ordem Hymenoptera com especial atenção à *Apis mellifera*. Em segundo lugar estão representantes de Diptera, seguido de Lepidoptera, Hemiptera, Orthoptera e Coleoptera (TURNER 1979). Randall (1982) também realizou levantamento da dieta destes animais focando o impacto da predação sobre os insetos de ecossistemas agrícolas. *P. viridans* é um predador de insetos com importância econômica e além de capturar insetos considerados nocivos, também preda os polinizadores. Nyffeler, Dean e Sterling (1987, 1992) dizem que *P. viridans* é significativamente mais generalista quando comparada com outra espécie de Oxyopidae, a *O. salticus*, que ocorre na mesma região.

Comparando a tabela 2 com os dados da literatura, observa-se uma diferença entre as dietas às quais essas aranhas estão sujeitas. O fato de tais aranhas estarem associadas com as plantas que portam tricomas glandulares pode levar à formação de pequenos sistemas ecológicos; como por exemplo a relação mutualística entre *Peucetia* e *T. adenantha*, relatada por Romero, Souza e Vasconcellos-Neto (2008), que dependem da espécie da planta sobre a

qual a *Peucetia* está forrageando. Sendo assim, a dieta dessas aranhas vai ser diferente em diferentes plantas e por consequência em diferentes regiões. Neste caso, o comportamento alimentar guiado por processos dependentes de aprendizado (como por exemplo a estampagem discutida no capítulo 2) pode conferir uma vantagem adaptativa a essas aranhas.

Capítulo 2

PREFERÊNCIA ALIMENTAR E ESTAMPAGEM NA ARANHA *PEUCETIA RUBROLINEATA*

2.1 Introdução

Estampagem é um fenômeno biológico que se tornou bem conhecido após os estudos de Konrad Lorenz em 1935 (tradução inglesa do trabalho original em Lorenz, 1964) e desde então passou a ser massivamente estudado (para revisão ver BOLHUIS 1991). É através deste tipo de aprendizado que muitos animais, principalmente aves, formam uma forte e exclusiva ligação com um tipo particular de objeto com o qual o animal teve experiência quando jovem. A estampagem possui uma série de características que fazem este tipo particular de aprendizado interessante para os estudos envolvendo problemas relacionados a comportamentos sociais, evolução e especiação.

Os primeiros relatos da existência da estampagem foram de criadores de pássaros, que perceberam que as respostas sociais eram direcionadas aos cuidadores humanos e não aos indivíduos da própria espécie (HEINROTH, 1911¹ apud HESS 1962). Classicamente a estampagem tem sido estudada em aves e mais precisamente relacionada aos comportamentos filial e sexual.

Na estampagem filial, a formação dos laços sociais do jovem ocorre em um período curto logo após o nascimento, quando as preferências sociais tornam-se restritas a um ou poucos indivíduos (geralmente à mãe) (BATESON, 2000; BOLHUIS, 1991; HESS, 1962; HOGAN; BOLHUIS, 2005). Desta forma, um jovem pássaro logo após o nascimento aproxima-se de qualquer objeto conspícuo e em movimento ao qual ele esteja exposto e, à medida que ganha experiência, ele tende a ficar mais perto deste e a evitar novos objetos.

¹ HEINROTH O Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologie, der Anatiden. In: Verh. 5 Int. Orn. Kongr., p. 589-269, 1911

Já na estampagem sexual, as experiências sociais do jovem afetam as preferências sexuais do animal adulto, ou seja, ao longo das interações sociais do início do desenvolvimento, o animal aprende as características da espécie que serão utilizadas na escolha do parceiro adequado para a reprodução na idade adulta (BOLHUIS 1991; HOGAN; BOLHUIS, 2005; IRWIN; PRICE, 1999). Argumenta-se que este tipo de fenômeno esteja envolvido nos mecanismos que previnem a hibridização em pássaros (Irwin; Price 1999, LORENZ 1995).

Claramente são tipos distintos de estampagem. A estampagem sexual tem um período sensitivo próprio e a manifestação da resposta acontece somente após a maturação sexual, muito depois do fim do período sensível mostrando que não é um resultado direto da estampagem filial (VIDAL², 1980, apud BOLHUIS 1991). Por outro lado, em codornas japonesas, o macho e a fêmea preferem sempre um indivíduo levemente diferente dos familiares, mostrando que existe uma conexão entre os dois tipos de estampagem (BATESON, 1978, BATESON, 1980³ apud BOLHUIS 1991) Isto ocorre muito provavelmente porque no momento da memorização da estampagem sexual, as respostas da estampagem filial já estão se manifestando.

2.1.1 Características gerais da estampagem.

Lorenz (1937, 1964, 1991) pontua algumas características da estampagem que a diferencia de outros processos de aprendizagem: o aprendizado está limitado a uma fase específica do desenvolvimento, não necessita de reforço e apresenta uma forte resistência a reversão do processo (não há extinção do comportamento).

A estampagem pode ser interpretada como o resultado da interação de dois processos. De um lado predisposições inatas do animal e de outro as preferências adquiridas por meio de aprendizado (JOHNSON; BOLHUIS; HORN, 1985). Embora os laços sociais possam ser formados por diferentes tipos de objetos, as respostas são influenciadas por caracteres inatos, ou seja, certos estímulos são considerados como predisposições inatas e são especialmente atrativos para o animal (por exemplo: em galinhas, as cores azul, vermelho, verde, laranja, cinza, preto, amarelo e branco, nesta ordem, são classificadas como mais eficientes em eliciar

2 VIDAL, J. M. The relation between filial and sexual imprinting in the domestic fowl: effects of age and social experience. *Animal Behaviour* v. 28, p. 880-891, 1980.

3 BATESON, P. Optimal outbreeding and the development of sexual preferences in Japanese quail. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, v. 53, p. 231-244, 1980.

o comportamento de seguir nos filhotes, HESS 1959). Quando essas predisposições estão envolvidas no aprendizado, a força de estampagem é maior. Neste sentido, Bolhuis, Johnson e Horn⁴ (1985, apud BOLHUIS 1991) sugere que as predisposições devem garantir que o animal direcione sua atenção a uma classe particular de objetos.

Um fato marcante é o que o Lorenz chamou de “período crítico”. Inicialmente pensava-se que o aprendizado acontecia de maneira instantânea (LORENZ, 1995), mas este fato foi posteriormente discutido e agora usa-se o termo “período sensível”, pois a fixação do objeto de estampagem acontece ao longo de um período, durante o qual a probabilidade de fixação do aprendizado tem maior eficiência (ver BATESON, 2000; BOLHUIS 1991). Este período seria filogeneticamente programado e restrito a uma fase específica da ontogenia do animal, normalmente localizada no início do desenvolvimento.

Usando um robô, Blanchard & Cañamero (2005) desenvolveram um modelo matemático que representaria o período sensível em um processo de estampagem. Segundo o modelo, o animal deve memorizar uma média das percepções experimentadas durante uma janela temporal, ou seja, desde o início do período sensível até o seu fim, com uma taxa de aprendizado decrescente que tem seu ponto máximo no início da janela e diminui até atingir um nível que irá garantir a estabilização desta média. Visto dessa forma, o período sensível é fixo e não passível de ajuste. Por outro lado, diversos trabalhos mostram que o início ou o fim do período sensível pode ser afetado por vários fatores. Bateson (2000) argumenta que o fim do período sensível parece não ser totalmente dependente da experiência. Na presença de outro indivíduo, patinhos com 52 horas de vida foram estampados, embora com menor força, mesmo depois de passado o período de maior eficiência de estampagem (24 horas de vida). Neste caso, existe uma facilitação social que estende o período sensível (HESS, 1959), que também foi observada em galinhas domésticas (GUITON, 1959) e em pássaros da família Sturnidae (ALCOCK, 1993)

Jaynes⁵ (1956, apud BOLHUIS, 1991), apresenta duas possíveis interpretações para uma característica da estampagem frequentemente abordada na literatura e também motivo de grande debate: a irreversibilidade. Um entendimento mais radical seria: uma vez que um

4 BOLHUIS, J. J.; JOHNSON, M. H.; HORN, G. Effects of early experience on the development of filial preferences in the domestic chick. **Developmental Psychobiology**, vl. 18, p.299-308, 1985.

5 JAYNES, J. Imprinting: the interaction of learned and innate behaviour. IV. Generalization and emergent discrimination. **Journal of Comparative and Physiological Psychology**. v. 51, p. 238-242, 1956.

pintinho tenha formado sua ligação com um tipo particular de objeto, ele nunca irá direcionar seus comportamentos sociais a um novo objeto. Por outro lado, pode-se dar uma interpretação mais branda: embora o animal possa mostrar comportamentos sociais direcionados a um novo objeto, ele nunca irá se esquecer do que foi aprendido sobre o primeiro objeto (efeito de primazia). Diversos trabalhos refutaram a primeira interpretação (ou seja, não se trata de um processo tão fixo e estável), favorecendo a segunda (ver BOLHUIS 1991; BOLHUIS; BATESON, 1990).

Quando recém-nascidos de galinhas domésticas são expostos a dois tipos diferentes de estímulos que diferem na cor, forma e padrão, em um delineamento experimental no qual os indivíduos mantêm contato durante 3 dias com um dos objetos, seguido por mais 3 dias de exposição ao outro e por último, mais 3 dias com os dois objetos simultaneamente, um significativo ressurgimento da preferência pelo primeiro objeto aparece, independente de qual foi o estímulo apresentado por primeiro (BOLHUIS; BATESON, 1990). Então, pode-se dizer que as preferências sociais são reversíveis, mas isso não significa que a informação do primeiro objeto foi esquecida. Em certas circunstâncias a preferência pelo primeiro objeto pode voltar a se manifestar (BOLHUIS; BATESON, 1990). Por outro lado, a estampagem pode ser irreversível quando o objeto usado no treino atende a predisposições do animal e, no teste de preferência é comparado com um objeto estranho (por exemplo, uma caixa vermelha comparada com uma galinha viva) (BOLHUIS, 1991).

A estampagem foi tratada inicialmente como um tipo único de aprendizagem, fato este que foi motivo de grande discussão na literatura. Um dos fatores que chama a atenção é a aparente ausência de reforço durante a aprendizagem, que levou Hess em 1959 a afirmar que este seria um processo diferente de um aprendizado associativo comum. Hess apresenta três argumentos: em primeiro lugar, a primazia de experiência é de importância fundamental na estampagem, enquanto que na aprendizagem por associação, o estímulo mais recente (aquela apresentado por último) parece ser mais eficiente. Seus experimentos ilustram o fenômeno, nos quais 22 patos divididos em dois grupos foram estampados por dois objetos diferentes. O grupo 1, foi primeiro apresentado a um modelo de pato macho e então apresentados a um modelo de fêmea. O grupo 2 foi apresentado primeiramente ao modelo de fêmea e depois ao modelo de macho. Quando os dois modelos estão presentes, quatorze dos 22 patinhos preferem o modelo ao qual foram primeiramente expostos, cinco seguiram o modelo oposto e

3 não manifestaram preferência. Em segundo lugar, em experimentos de estampagem, a punição parece aumentar a eficiência do aprendizado, enquanto que este tipo de manipulação resulta em evitação do estímulo nos casos de aprendizado associativo (HESS, 1964). Finalmente, experimentos com uso de drogas como meprobamato (um tranquilizante que não afeta a mobilidade e a coordenação) mostram que pintinhos e patinhos se saem bem em tarefas de aprendizado de discriminação de cor, mas são profundamente afetados em teste de estampagem (HESS 1959, 1964).

Embora os argumentos apresentados sejam convincentes, existem interpretações que aproximam estampagem e aprendizado associativo, também conhecido como condicionamento. Essas, por sua vez, parecem concordar que na estampagem o estímulo é o próprio prêmio (BOLHUIS, 1991). Pegando como exemplo a estampagem filial, o processo tem início com respostas incondicionadas direcionadas à fonte de estimulação, ou seja, um pintinho recém-nascido começa a seguir qualquer objeto que se mova. O animal então associa a estimulação (por exemplo, características do objeto que se move: cor e forma) ao objeto para o qual devem ser orientadas as respostas filiais. Depois de certo tempo, qualquer estímulo novo passa a ser ignorado e até mesmo evitado. Neste exemplo, não existe um emparelhamento de estímulos (incondicionado e condicionado) como acontece no condicionamento e a ligação entre o estímulo e a resposta é sempre fortalecida até que se torna exclusiva (SLUCKIN, 1972). Embora existam algumas semelhanças e claramente se trate de uma aprendizagem associativa, a confusão que se encontra na literatura pode ser fruto da tentativa de ajustar as características da estampagem em um modelo de condicionamento.

Bateson (2000) discute a ligação entre a estampagem e o aprendizado por recompensa, e revisando trabalhos sobre lesão cerebral tenta responder porque seria interessante dois sistemas diferentes de memória, e porque esses dois sistemas estariam ligados. Certamente a aprendizagem associativa dependente de reforço requer processos mais complexos do que o simples reconhecimento de estímulos da estampagem, por outro lado, a possibilidade de utilizar uma mesma informação em diferentes contextos pode ser vantajosa para o animal encontrar recursos cruciais (BATESON 2000).

Bateson (2000) propõe um modelo para explicar como a estampagem está estruturada. Estudos revelaram que uma determinada região cerebral de galinhas, denominada IMHV (regiões intermediária e medial do hiperestriatum ventral), está envolvida na representação

neural de objetos estampados (HORN, 1985⁶, 1991⁷, 1998⁸, apud BATESON 2000). Quando esta região foi removida de ambos os hemisférios do cérebro de galinhas, estas não foram capazes de serem estampadas, apesar de ainda apresentarem preferência por objetos com forma de cabeça e pescoço e apesar de não terem perdido a capacidade de aprendizagem por recompensa. Com base nestes estudos o modelo propõe a ligação de vários processos: *análise* ou *deteção* de um estímulo relevante guiada por uma predisposição sobre o que o animal vai achar atrativo; *reconhecimento* do que é familiar e do que é novo no estímulo, o que envolve uma comparação entre o estímulo atual e os estímulos anteriormente experimentados (como uma forma de refinar a percepção) e, por último, o *controle do padrão motor* envolvido no comportamento, ou seja, a resposta. De alguma forma parece que a informação armazenada durante a estampagem fica separada da informação armazenada por aprendizado associativo por recompensa (BATESON, 2000).

Pode-se depreender dos trabalhos sobre estampagem que, a partir dos estímulos específicos, um animal constrói uma representação neural do objeto e liga esta com o sistema que controla o comportamento. O que parece acontecer é que, a partir dessa representação, o animal consegue fazer uma generalização e o resultado final refere-se às características gerais que definem uma certa classe de objetos (como por exemplo a espécie no caso da estampagem sexual) e não as características particulares do objeto utilizado durante o treino (IRWIN; PRICE 1999, LORENZ 1991, IMMELMANN 1975).

2.1.2 Estampagem na esfera ecológica

Em 1962, Hess, estudando o comportamento de bicar de recém-nascidos de galinha doméstica, introduziu uma nova abordagem para os estudos sobre estampagem. Pela primeira vez o fenômeno foi investigado em um comportamento que aparentemente não resulta em uma resposta social. Em seus estudos, as preferências inatas do comportamento de bicar dos pintinhos foram modificadas por aprendizagem através do uso de recompensa além do fato desta modificação acontecer em um período sensível e com relativa resistência a extinção.

6 HORN, G. **Memory, imprinting and brain**. Oxford: Clarendon Press, 1985.

7 HORN, G. Cerebral function and behaviour investigated through a study of filial imprinting. In: **The development and integration of behaviour**. BATESON P, Cambridge: Cambridge University Press, 1991. p. 121-148.

8 HORN, G. Visual imprinting and the neural mechanisms of recognition memory. **Trends in Neurosciences**, v. 21, p. 300-305, 1998.

Em condições de laboratório, pintinhos manifestam preferência inata para bicar estímulos visuais com certas cores e formas (preferem azul do que verde e círculos ao invés de triângulos), porém, isto pode ser alterado quando a recompensa está envolvida.

Utilizando-se de manipulação experimental pode-se permitir ao pintinho obter comida quando bica através de um buraco no estímulo visual. Desta forma, é possível dar comida àqueles que bicam triângulo-verde (o estímulo menos preferido) e não fornecer o alimento no estímulo círculo-azul. Com este tipo de delineamento, Hess (1962) foi capaz de alterar a preferência inata desses pintinhos com uma persistência relativamente estável por seis dias, mesmo quando a comida não era mais oferecida. A persistência só se manifesta quando a recompensa é oferecida no 3º dia de vida, mostrando que existe um momento apropriado para a aquisição deste tipo de aprendizado (período sensível) (HESS, 1962).

O trabalho de Hess (1962), sugeriu que o conceito de estampagem pode ser estendido para comportamentos que não necessariamente estavam envolvidos com contexto social. Então, diversos trabalhos passaram a explorar o conceito da estampagem na esfera ecológica. O fenômeno foi descrito no estabelecimento de preferências alimentares, seleção de habitat, escolha de hospedeiros em animais parasitas e áreas de reprodução em animais migratórios (IMMELMANN 1975).

Talvez o primeiro trabalho que tentou investigar mais profundamente a influência de mecanismos de estampagem no estabelecimento de preferências alimentares foi realizado com tartarugas da espécie *Chelydra serpentina* (BURGHARD; HESS, 1966). Vinte animais com 10 dias de vida foram mantidos separadamente e divididos em 3 grupos. Durante 12 dias, cada grupo recebeu um tipo diferente de alimentação (grupo1: carne de cavalo; grupo 2: fêmeas de um pequeno peixe de aquário (*Lebistes reticulatus* Peters); grupo 3: um pedaço de minhoca (*Eisenia foetida* Savigny). Após esse período testou-se a preferência alimentar dos indivíduos em um teste no qual todos os tipos de alimento foram apresentados a cada indivíduo simultaneamente. Após o teste segue-se um novo período de 12 dias de alimentação, porém com o tipo de alimento trocado para cada grupo (grupo1: pedaço de minhoca; grupo 2: pedaço de minhoca; grupo 3: carne de cavalo). Um segundo teste de preferência foi então realizado. Nos dois testes observou-se uma significativa preferência pela 1ª dieta, demonstrando claramente o efeito de primazia no aprendizado inicial desta espécie. (BURGHARD; HESS, 1966).

Em seus primeiros trabalhos sobre estampagem, Lorenz (1937, 1964) postula que, dentro do período sensível, o primeiro objeto que elicia a resposta social no animal está relacionado com o estabelecimento das preferências sociais deste. Hess (1959) chama atenção para a importância desta característica denominando-a de efeito da primazia, . Com base neste critério, o fenômeno da estampagem foi ampliado e relacionado com comportamentos não sociais, como o alimentar. Porém, Bolhuis e Bateson (1990) ressaltam a importância da primeira experiência também na estampagem filial, mostrando que este efeito não é restrito à esfera ecológica.

2.1.3 A estampagem nos invertebrados

A estampagem não é exclusiva dos vertebrados e sua ocorrência nos invertebrados foi proposta pela primeira vez por Thorpe (1944), que observou indícios deste tipo de aprendizado na habilidade de discriminar sons por grilos da espécie *Chamnotrizon apterus*. Estes grilos iniciam o cricrilar da espécie logo após entrarem no estágio adulto e neste período respondem tanto a indivíduos de sua espécie quanto a sons gerados artificialmente. Por outro lado, grilos em estágios posteriores de desenvolvimento já não respondem ao som artificial. Thorpe resalta também o fato de que vespas *Bombix* escolhem sempre um mesmo local para estabelecer seus ninhos. Experimentos comprovaram a persistência dos ninhos em uma pequena área por vinte anos, mesmo existindo ao redor uma grande área passível de ocupação.

Remy & Hobert (2005) estudaram a estampagem em vermes *Caenorhabditis elegans* Maupas, do filo Nematoda. A estampagem nesta espécie ocorre no início do desenvolvimento, com os odores do meio onde os animais vivem. Os autores observaram que o aprendizado leva a duas respostas de preferência distintas: locomoção e oviposição.

Em *Drosophila melanogaster* Meigen 1830, a estampagem está associada a mudanças estruturais no sistema sensorial, principalmente olfativo, logo após a metamorfose. No momento da maturação, ocorre a ligação do sistema nervoso com o sistema olfativo. As experiências olfativas no início da vida adulta serão responsáveis pelo estabelecimento das preferências do animal ao longo da vida (DEVOUD et al., 2003). Algo parecido parece ocorrer em abelhas *Apis mellifera* Linnaeus 1758, pois se tem conhecimento que a capacidade que cada operária tem de reconhecer o cheiro característico de sua colônia é aprendido até uma hora após a emergência. Neste momento, as abelhas aprendem a identificar os sinais

olfativos do tipo de presa presente no ninho (BREED; STILLER, 1992).

Com base em 3 dos critérios para estampagem (ausência de reforço, período sensível e efeito de primazia) Darmaillacq, Chichery e Dickel (2006) confirmaram a existência de estampagem alimentar na lula *Sepia officinalis*. Esta espécie possui uma preferência inata por camarão. Indivíduos recém-nascidos reconhecem, capturam e preferem este tipo de presa, porém quando expostas visualmente a caranguejos nas primeiras horas de vida e testadas em 3 dias, isto se modifica e as lulas passam a preferir como presa caranguejos.

Entre os aracnídeos, a estampagem foi descrita para carrapatos e aranhas. A estampagem de reconhecimento de familiares foi descrita em carrapatos predadores (*Phytoseiulus persimilis*). As larvas dos carrapatos são estampadas logo após a eclosão dos ovos, através do contato com outros carrapatos que estão ao redor. Deste modo, os indivíduos reconhecem como familiares aqueles carrapatos com os quais tiveram contato no estágio larval. Sendo que estes carrapatos são predadores especializados do carrapato-aranha *Tetranychus urticae*, as fêmeas normalmente escolhem ninhos do carrapato-aranha para colocarem seus ovos. Mais de uma fêmea pode ovipor em um mesmo local e quando existe escassez de comida pode ocorrer canibalismo entre os jovens. A estampagem se torna então um importante mecanismo para evitar o canibalismo entre indivíduos aparentados (SCHAUSBERGER, 2005).

Entre as aranhas, o único trabalho com estampagem é o de Punzo (2002), que estudou o papel desta na preferência alimentar de aranhas da espécie *Oxyopes salticus* (Oxyopidae). A experiência com um determinado tipo de presa no início do desenvolvimento pode afetar a subsequente preferência alimentar destes aracnídeos. Três dias após emergirem da ooteca, as aranhas foram expostas por 7 dias (de modo a abranger o período sensitivo) a uma dieta com apenas um tipo de presa; em seguida, colocadas em situação de escolha, as aranhas preferiram a presa pela qual foram estampadas. Um novo período de alimentação (7 dias) segue-se após o teste, mas agora com um tipo diferente de presa e, realizado novamente o teste de escolha, 70% destas foram pelo tipo de presa inicialmente oferecido à aranha (PUNZO, 2002).

Quando o segundo teste foi realizado, as aranhas tinham por volta de 20 dias de vida fora da ooteca, portanto os testes foram realizados em um período de vida muito curto, e os dados não fazem referência à influência desta estampagem nas fases seguintes do desenvolvimento das aranhas. Não se sabe, portanto, quanto tempo ou até que estágio da vida do animal atua a memória de estampagem.

De maneira geral, as aranhas podem ser consideradas como predadoras generalistas, ou seja, alimentam-se de uma grande variedade de tipos de presas (em sua maioria insetos). Analisando em maior detalhe o grupo, podemos encontrar uma grande variedade de estratégias de forrageamento e, a mais famosa delas é o uso de teias para a captura de presas. Entretanto, aproximadamente metade das famílias de aranhas não constroem teias para capturar suas presas (FOELIX, 1996). Embora essas aranhas caminhem livremente à procura de alimento, na maioria dos casos são bastante sedentárias e esperam pela passagem de suas presas que serão capturadas por emboscada (predadores “senta e espera”). Apenas algumas espécies caminham constantemente procurando suas presas, como exemplo as aranhas da família Salticidae, as papa-moscas) (NENTWIG, 1986).

Dentre as aranhas denominadas errantes, que caminham livremente no ambiente, podemos encontrar espécies generalistas e espécies que demonstrem variado grau de especialização. Nentwig (1986), estudando o grau de especialização na captura de presas de 7 espécies, aponta como um dos fatores responsáveis pela especialização, a seleção de habitats com o predomínio de determinados tipos de presas. Aranhas que ocupam ambientes mais variados e conseqüentemente entram em contato com uma variedade maior de tipos de presa, (como por exemplo os gêneros *Pisaura* da família Pisauridae e *Pardosa* da família Lycosidae), são mais generalistas quando comparadas com aranhas que forrageiam em locais mais específicos, como é o caso das aranhas do gênero *Misumena* (Thomisidae), que subjugam suas presas em flores ou inflorescências .

Aranhas da família Oxyopidae são conhecidas por ocuparem esse tipo de ambiente mais restrito, em especial as aranhas do gênero *Peucetia*. Vasconcellos-Neto et al. (2006) descreveram uma forte associação entre aranhas do gênero *Peucetia* e plantas que portam tricomas glandulares. Assim como observado para *Misumena*, espera-se um certo grau de especialização em *Peucetia*. Essa especialização, por sua vez, poderia ser observada tanto na forte associação com a planta como na captura de suas presas.

Diversos trabalhos têm mostrado que algumas espécies de aranhas podem manifestar preferências por determinados tipos de presa (CHELI; ARMENDANO; GONZÁLEZ, 2006; JACKSON 2000; LI 2000). De maneira geral esses trabalhos avaliam a escolha de presas pelas aranhas em testes, nos quais as aranhas são colocadas simultaneamente junto com dois tipos diferentes de presas e observa-se qual das presas é capturada. A preferência das aranhas

não pode ser inferida apenas conhecendo-se a dieta dos animais na natureza. É preciso certificar-se de que o animal tem a capacidade de reconhecer os diferentes e escolher um invés do outro. Desta forma, podemos discutir a preferência alimentar sob os pontos de vista tanto das técnicas adotadas para subjugar as presas quanto dos estímulos utilizados por elas para realizar as escolhas.

Outro aspecto da preferência alimentar que se faz necessário analisar é se esta é inata ou aprendida. Para forragear de maneira ótima, um predador tem que escolher pelo tipo de presa que lhe fornece a maior quantidade de energia pelo menor custo de sua obtenção. Neste sentido, a teoria do forrageamento ótimo diz que o comportamento predatório de uma espécie será moldado pela seleção natural (PIKE, 1984). Ainda nesta linha de pensamento, espera-se que a preferência alimentar das aranhas, quando analisadas sob o ponto de vista das técnicas de captura, manifestem-se de forma inata, o que está de acordo com os trabalhos de Cheli, Armendano e González (2006), Jackson (2000) e Li (2000).

Por outro lado, uma otimização do forrageamento que seja fixa pode oferecer certa desvantagem em um ambiente dinâmico (IMMELMANN, 1975). Neste caso, uma preferência moldada por aprendizado seria uma saída interessante. Os experimentos realizados por Punzo (2002) demonstram o papel do aprendizado no estabelecimento da preferência alimentar da aranha *O. salticus*. Tal efeito pode conferir uma vantagem no comportamento alimentar desta espécie

Mesmo depois de desenhado esse quadro sobre os processos inatos e aprendidos envolvidos no estabelecimento dessas preferências, o que parece ser o mais sensato, quando consideramos o forrageamento ótimo, seria a união dessas duas coisas: o inato e o aprendido. Edwards e Jackson (1993 e 1994) estudando o comportamento predatório da aranha *Phidippus regius* CL Koch (Salticidae) demonstraram que a versatilidade das técnicas empregadas por essas aranhas na captura de suas presas é compartilhada tanto por indivíduos adultos como por jovens recém-nascidos e que seria, portanto, pré-programada ou inata. Por outro lado, os resultados dos experimentos não permitem dizer que a experiência é irrelevante. Ao longo do tempo, os jovens de *P. regius* tornam-se mais eficazes na captura de suas presas. Esta melhora parece ser resultado tanto da experiência quanto do desenvolvimento.

Diversos mecanismos podem estar envolvidos nos processos de estabelecimento da preferência alimentar nas aranhas. Alguns trabalhos sugerem que um possível processo de

aprendizado envolvido na preferência por determinado tipo de presa seja a estampagem (BURGHARDT; HESS, 1966; DARMAILLACQ; CHICHERY; DICKEL, 2006; PUNZO 2002). Com base nestes trabalhos e motivado pelos argumentos até aqui apresentados, o presente trabalho buscou comprovar a existência do efeito de primazia na alimentação de aranhas jovens da espécie *Peucetia rubrolineata*, bem como detalhar algumas características da preferência alimentar desta espécie. São propostos delineamentos experimentais com o objetivo de avaliar qual é o melhor período de exposição e em qual momento do desenvolvimento inicial dessas aranhas se estabelecem as preferências alimentares. Discute-se a persistência da memória, os estímulos responsáveis pelo aprendizado e relevância ecológica dos processos estudados.

2.2. Metodologia

Para estudar a preferência alimentar, os experimentos aqui apresentados baseiam-se no efeito da primazia, importante critério na determinação da estampagem alimentar (BOLHUIS; BATESON, 1990; BURGHARDT; HESS, 1966; DARMAILLACQ; CHICHERY; DICKEL, 2006; HESS, 1959, 1962, 1964; PUNZO 2002).

2.2.1 Coleta e Manutenção dos Animais

Para realizar os experimentos descritos a seguir foram utilizados filhotes de 19 fêmeas da aranha *Peucetia rubrolineata*, 8 delas coletadas em uma área de borda de mata ciliar na estrada da Fazenda Pirahy (23°12'07.76"S, 47°13'24.89"W), no município de Salto-SP, uma no Parque Nacional Chapada da Diamantina no município de Lençóis-BA (400m da gruta do Lapão), 7 no Parque Ecológico da Guarapiranga no município de São Paulo-SP e 3 no Camping Casarão (borda de mata ciliar) no município de Itu-SP. As fêmeas #1, #5, #10, #11, #15, #16 e #18 foram coletadas junto com a ooteca. As outras aranhas fizeram a postura no laboratório. Os indivíduos, seu respectivo local de coleta e o número de filhotes na ooteca são apresentados na tabela 3.

Tabela 3 – Fêmeas e filhotes da aranha *Peucetia rubrolineata* utilizados nos experimentos. Informações sobre o local de coleta da fêmea e o número de filhotes viáveis de cada ooteca .

Indivíduo (fêmea <i>P. rubrolineata</i>)	Local de Coleta	Nº de filhotes na ooteca
#1	Salto - SP	48
#2	Salto - SP	50
#3	Salto - SP	29
#4	Salto - SP	20
#5	Salto - SP	33
#6	Salto - SP	29
#7	Lençóis - BA P. N. Chapada da Diamantina	47
#8	Salto - SP	30
#9	Salto - SP	18
#10	São Paulo - SP	114
#11	São Paulo - SP	83
#12	São Paulo - SP	90
#13	São Paulo - SP	79
#14	São Paulo - SP	70
#15	Itu - SP	80
#16	São Paulo - SP	65
#17	São Paulo - SP	65
#18	Itu - SP	93
#19	Itu - SP	71
Média		58,6315
Desvio Padrão		27.6470

As aranhas coletadas foram trazidas para o laboratório e mantidas em potes plásticos (5cm de diâmetro x 7cm altura) e providas de água *ad libitum* (Figura 6). Para a postura das ootecas as fêmeas foram alimentadas até a saciedade com larvas de besouro (*Tenebrio molitor*), ninfas de grilo (*Gryllus* sp), moscas de fruta (*Drosophila* sp) e um preparado contendo água, leite em pó, gordura de origem animal e composto proteico (VASCONCELLOS-NETO informação pessoal⁹).

9 VASONCELLOS-NET J. - Informação obtida durante reunião no laboratório da Universidade de Campinas, Outubro de 2009.

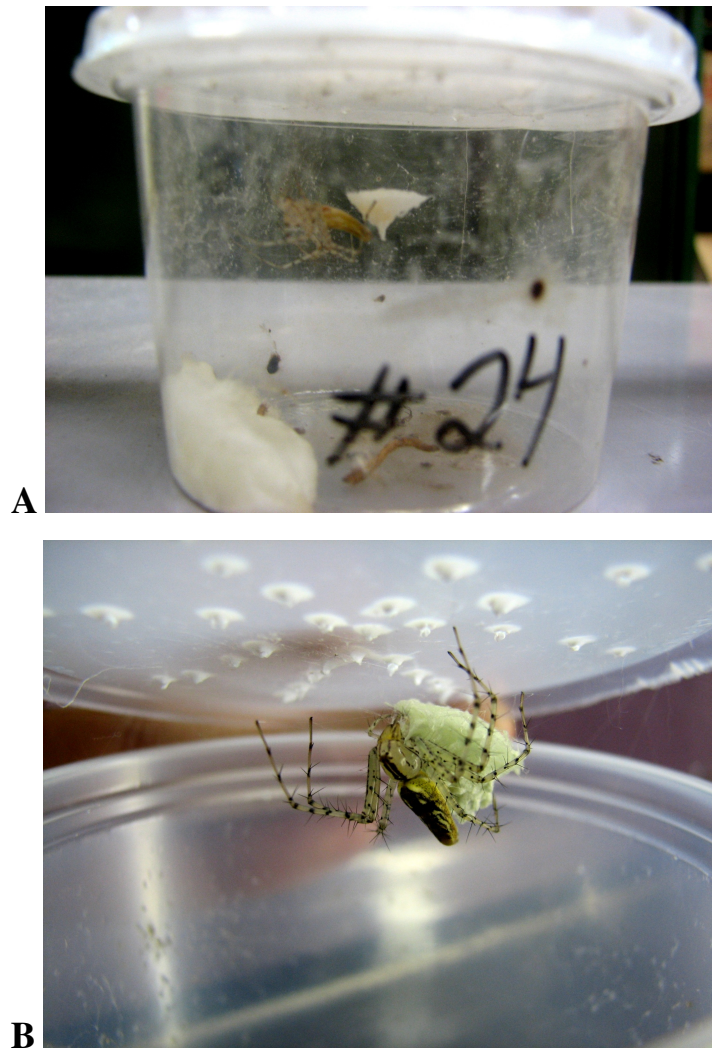


Figura 6 – A - Fêmea de *Peucetia rubrolineata* no frasco plástico utilizado para manter as aranhas no laboratório (B) cuidando da ooteca.

Todos os animais submetidos aos experimentos nasceram no cativeiro e foram mantidos junto com a mãe durante 5 ou 15 dias dependendo do protocolo de cada experimento. Durante o período de cuidado materno nenhum tipo de alimentação foi fornecida. Após este período os filhotes foram separados e mantidos individualmente em frascos de vidro (2cm de diâmetro x 5cm de altura) tampados com algodão úmido. Os frascos foram mantidos a temperatura ambiente e expostos ao ciclo de fotoperíodo natural (Figura 7).

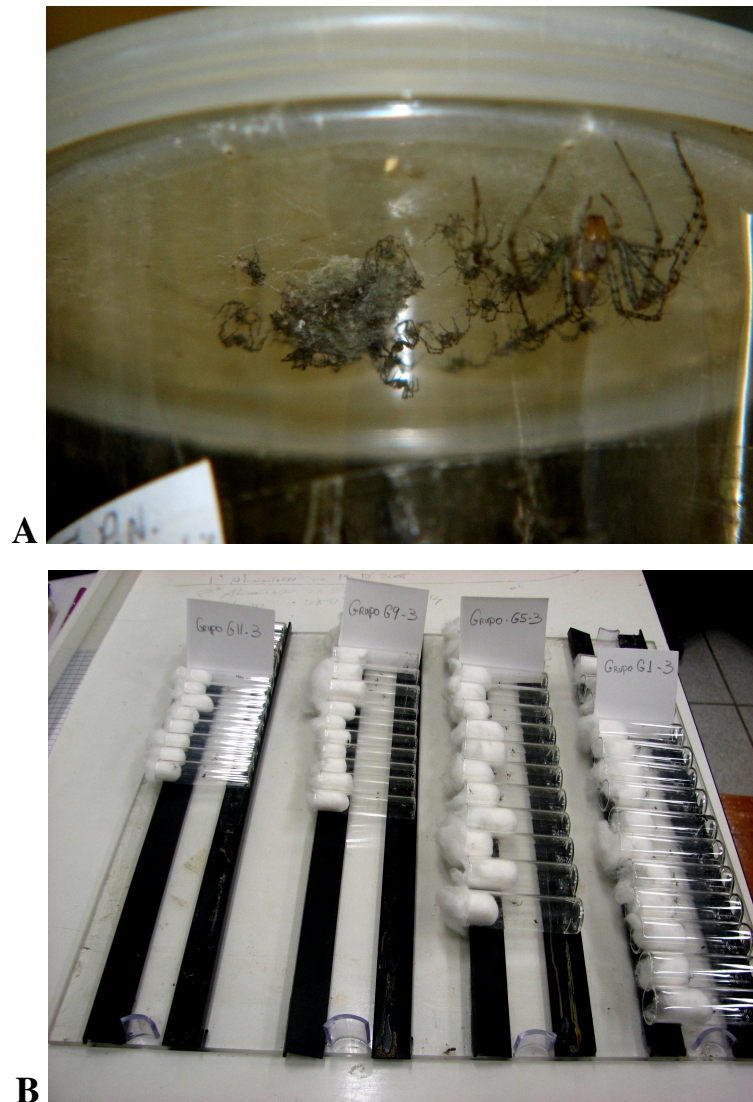


Figura 7 – A - Fêmea adulta e filhotes durante o período de cuidado materno. B – Filhotes mantidos individualmente em frascos de vidro.

Espécimes testemunho foram depositados na coleção de artrópodes do Instituto Butantan (IBSP) (nº 128001, nº123597, nº155838, nº 155843, nº155844, nº 155842, nº 155841, nº 155839, nº 155840, nº 155847, nº 155849, nº 155848, nº 155846, nº 155845, nº 155837, nº 155836).

2.2.2 Delineamento experimental

Protocolo geral: um dos elementos fundamentais na estampagem alimentar é o efeito da primazia, que consiste no estabelecimento da preferência pelo primeiro estímulo (no caso, pelo primeiro tipo de alimentação) com o qual o animal entrou em contato. Assim como já

realizado em outros trabalhos sobre estampagem alimentar (BURGHARDT; HESS, 1966, DARMAILLACQ; CHICHERY; DICKEL, 2006; Punzo, 2002), os experimentos aqui propostos destinam-se a investigar a ocorrência deste efeito, que é um dos critérios para a ocorrência de estampagem.

Para cada conjunto de variáveis analisadas, dois grupos serão formados. Um grupo recebeu como primeiras presas moscas e o outro grilos (a primeira presa experimentada foi considerada como Tipo 1). Após o primeiro período de alimentação foi realizado um teste de escolha de presas. Então, teste iniciou-se a segunda etapa com o fornecimento de novas presas, mas desta vez do outro tipo, ou seja, quem recebeu mosca como primeira alimentação recebeu grilo na segunda e vice-versa (o tipo de presa da segunda alimentação foi considerado como Tipo 2). Segue-se um novo período de alimentação e um segundo teste de escolha de presas. Quando observou-se nos dois grupos preferência pela presa do tipo 1 no primeiro e no segundo teste de escolha, configurou-se o efeito de primazia indicando a ocorrência de estampagem.

2.2.3 Arena de testes

A arena utilizada nos testes de escolha foi confeccionada com uma placa retangular de acrílico (10cm x 3cm), sobre a qual foi colado meio cilindro de borracha transparente (1cm de raio e 4cm de altura). O volume interno está dividido em dois compartimentos que permitem manter as presas de um lado e a aranha do outro sem nenhum contato entre eles antes do início do experimento (Figura 8). As barreiras que delimitam os compartimentos são retângulos (1,5cm x 5cm) de papel sulfite. Essas barreiras são substituídas a cada teste.

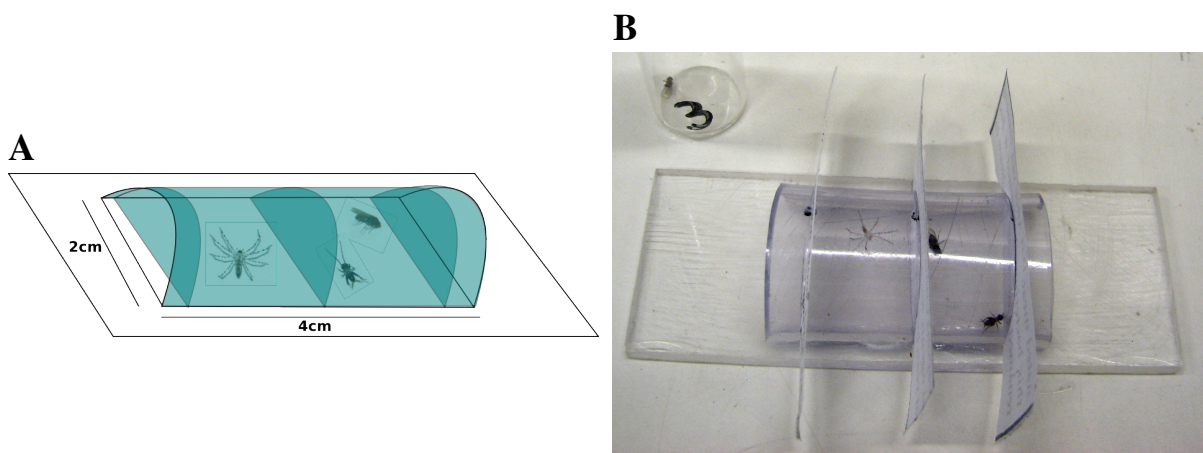


Figura 8 – A- Foto da arena de testes; B- esquema da arena onde foram realizados os testes de escolha de presas.

2.2.4 O teste de escolha

Antes do início dos testes limpou-se as arenas com álcool 70% e as barreiras de papel sulfite foram colocadas. Uma presa de cada tipo é introduzida em um dos compartimentos e a aranha no outro. A aranha foi retirada de seu frasco com auxílio de um pincel fino e colocada na arena. Utilizou-se um tempo de 15 minutos para habituação da aranha à arena e iniciou-se o teste de escolha retirando-se a barreira central, permitindo o encontro entre a aranha e as presas.

Todos os testes foram realizados durante o período diurno, considerando-se como término a captura de uma das duas presas ou a duração máxima 8 horas. Foi permitido à aranha capturar apenas uma das presas sendo esta considerada a escolha pelo tipo de presa. Nos experimentos 1 e 2, após a captura, a presa foi retirada da aranha de modo que ela não a consumisse. No experimento 3 foi permitido que a aranha consumisse toda a presa.

As presas utilizadas foram: moscas adultas do gênero *Drosophila* (Diptera) e grilos recém-nascidos do gênero *Gryllus* (Orthoptera). As aranhas tinham ao redor de 3mm (cefalotórax+abdome) após saírem da ooteca (aproximadamente o mesmo tamanho das presas).

2.2.5 Nomenclatura dos grupos experimentais

Como forma de padronizar a nomenclatura dos grupos experimentais, todos os grupos propostos nos experimentos seguem um mesmo padrão. Nos experimentos 1 e 2, a primeira letra faz referência ao primeiro tipo de alimentação que a aranha recebeu, G se for grilo e M se for mosca. O número que se segue é o número do grupo (1, 2, 3, 4....). No experimento 3, os grupos experimentais são divididos segundo a quantidade de alimentação, portanto temos o grupo das aranhas famintas (Grupo 1) e o grupo das aranhas que foram bem alimentadas (Grupo 2). Os 4 subgrupos seguem o mesmo padrão dos experimentos 1 e 2.

2.2.6 Experimento 1

No primeiro experimento, 48 aranhas, filhas da fêmea #1, foram separadas em 3 grupos com 16 indivíduos cada. Neste momento os filhotes tinham 15 dias de vida. Além do efeito da primazia na alimentação da aranha *P. rubrolineata*, também foi testado neste experimento um possível efeito de preferência inata por um dos dois tipos de presas utilizadas.

Foram montados três grupos experimentais, no primeiro (grupo G1) cada aranha recebeu dois grilos recém-nascidos (*Gryllus* sp); no segundo (grupo M2) os jovens receberam 2 moscas adultas (*Drosophila melanogaster*) e no terceiro (grupo GM) 1 grilo recém-nascido e 1 mosca adulta para cada indivíduo (as duas presas foram introduzidas no frasco ao mesmo tempo).

Dez dias após o fornecimento do alimento foi realizado o teste de escolha. Após o teste, iniciou-se um novo período de alimentação: Grupo 1 recebeu 2 moscas adultas, grupo 2 recebeu 2 grilos recém-nascidos e grupo 3 recebeu novamente 1 grilo e 1 mosca. Um segundo teste de escolha foi realizado 10 dias após o fornecimento das presas (Figura 9).

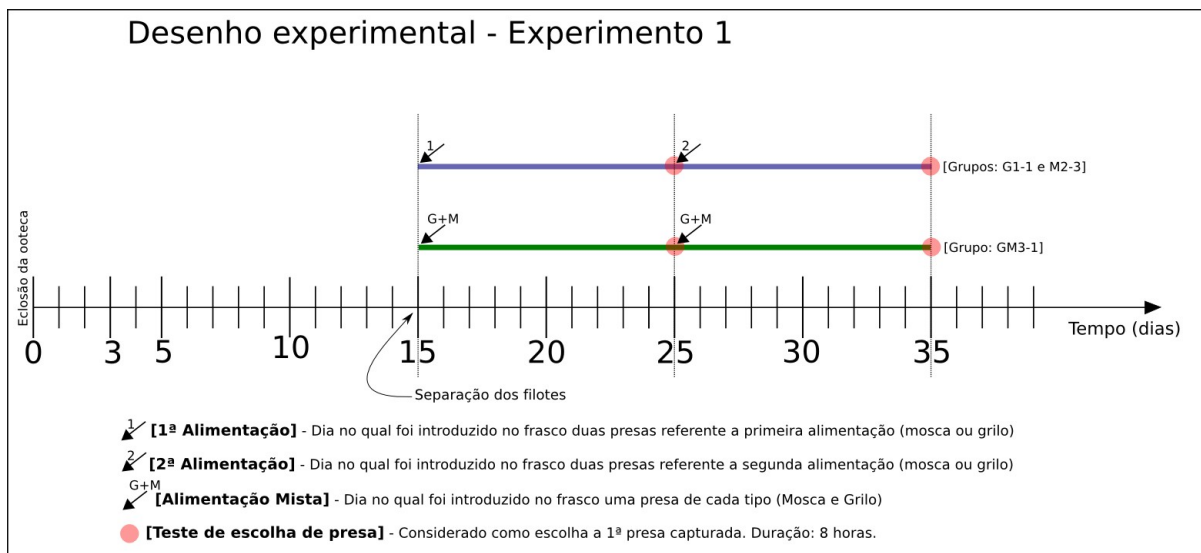


Figura 9– Delineamento experimental: Experimento 1. Grupos experimentais, tempo de exposição, dias de fornecimento das presas e da realização dos testes de escolha.

2.2.7 Experimento 2

Com o objetivo de estudar o fenômeno de forma ampla e exploratória, definiu-se um protocolo para se estudar o estabelecimento da preferência alimentar analisando-se a influência de 4 variáveis: o tipo de presa, a quantidade de alimento, a idade do animal e o intervalo de tempo de exposição ao estímulo (Figura 10).

2.2.7.1 Variáveis

Tipo de presa - Foram utilizados dois tipos de presa, *Drosophila* sp e *Gryllus* sp.

Quantidade de alimento – Foram utilizadas uma(1) ou duas(2) presas em cada período de exposição. No caso do fornecimento de duas, as presas foram colocadas no frasco

simultaneamente.

Idade do animal – Os experimentos foram conduzidos com animais em 2 períodos distintos do desenvolvimento, considerando que a dispersão dos filhotes no ambiente natural inicia-se por volta dos 15 dias após a saída da ooteca. Em 8 grupos os indivíduos foram separados da mãe e submetidos ao protocolo experimental 5 dias após a eclosão da ooteca (semelhante ao procedimento de Punzo, 2002) e nos grupos restantes os indivíduos foram separados 15 dias após a eclosão da ooteca.

Período de Exposição – Os testes de escolha foram realizados 5 ou 10 dias após o fornecimento das presas. As presas foram sempre fornecidas às aranhas no primeiro dia do período de exposição e permaneceram no frasco até serem capturadas, o que não necessariamente ocorrerá no primeiro dia, ou seja, as aranhas podem levar mais de um dia para capturar a presa. Após a captura, as presas não são totalmente consumidas e a porção restante permaneceu no frasco até o momento do teste de escolha. Foi observado no laboratório que as aranhas podem voltar a consumir o resto da presa e, portanto, não se pode ter uma noção exata do período de privação dos animais e sim se estão com pouca fome ou muita fome.

Um total de 193 aranhas provenientes das ootecas #3, #4, #5, #6, #7, #8, e #9 foram separadas em 16 grupos como apresentado na tabela 4.

Tabela 4 – Grupos experimentais do experimento 2

Grupo	n	Tipo da 1ª alimentação	Idade no início do experimento (dias)	Período de exposição (dias)	Quantidade de presas oferecidas	Ooteca
G1	14	Grilo	5	5	1	#3
M2	14	Mosca	5	5	1	#3
G3	11	Grilo	15	5	1	#4 e #5
M4	13	Mosca	15	5	1	#4 e #5
G5	14	Grilo	5	10	1	#6
M6	14	Mosca	5	10	1	#6
G7	14	Grilo	15	10	1	#4 e #5
M8	14	Mosca	15	10	1	#4 e #5

Continuação da Tabela 4...

Grupo	n	Tipo da 1ª alimentação	Idade no início do experimento (dias)	Período de exposição (dias)	Quantidade de presas oferecidas	Ooteca
G9	10	Grilo	15	5	2	#7
M10	11	Mosca	15	5	2	#7
G11	12	Grilo	15	10	2	#7
M12	11	Mosca	15	10	2	#7
G13	9	Grilo	5	5	2	#8
M14	10	Mosca	5	5	2	#8
G15	12	Grilo	5	10	2	#9
M16	10	Mosca	5	10	2	#8

Desenho experimental - Experimento 2

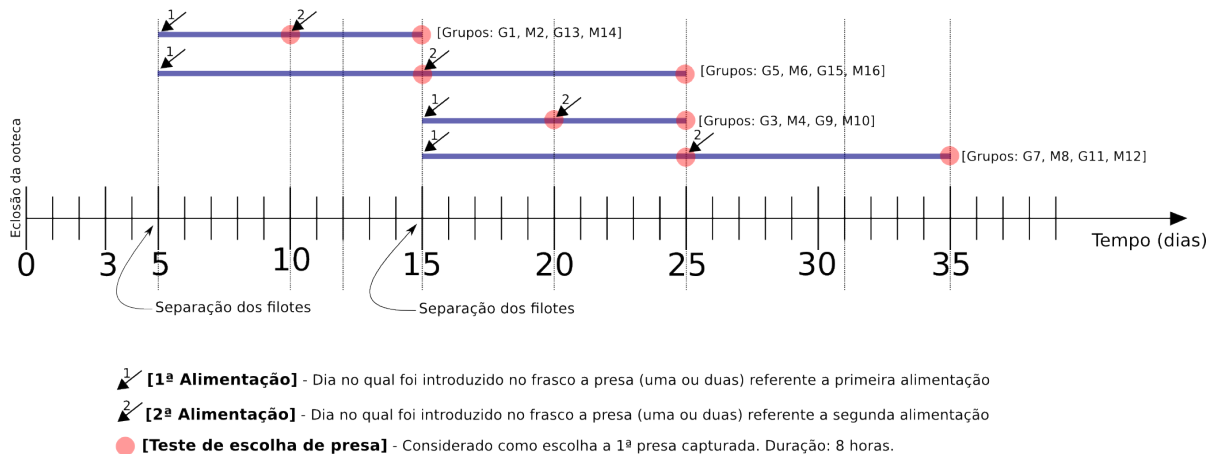


Figura 10– Delineamento experimental: Experimento 2. Grupos experimentais, tempo de exposição, dias de fornecimento das presas e da realização dos testes de escolha.

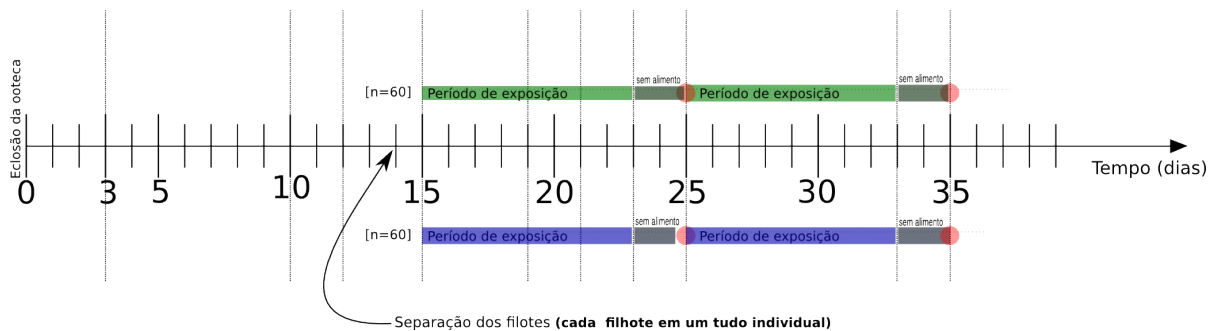
2.2.8 Experimento 3

Com base nos resultados dos experimentos 1 e 2, foi proposto um terceiro experimento para detalhar as informações já obtidas e demonstrar com maior precisão a preferência alimentar da espécie *P. rubrolineata*.

Seiscentos e treze filhotes provenientes das ootecas #10, #11, #12, #13, #14, #15, #16, #17, #18, #19, foram divididos aleatoriamente em dois grupos quando tinham 15 dias de idade e

foram submetidos a dois períodos de exposição, dois testes de escolha e dois tipos de presas. No grupo 1 (n=311), foi fornecido apenas uma presa no primeiro dia do período de exposição e os restos da presa foram retirados do frasco apenas 2 dias antes do teste de escolha, que foi realizado após 10 dias. No grupo 2 (n=302), foi fornecido às aranhas uma presa por dia para cada indivíduo durante 8 dias, deixando as aranhas sem alimento nos dois últimos dias do período de exposição. No caso da não captura, a presa foi retirada do frasco e substituída por uma nova. Cada grupo foi ainda dividido em dois subgrupos, um que recebeu como primeira alimentação grilo e o outro mosca (Figura 11).

Desenho experimental - Experimento 3



Grupo 1 (verde) - Uma única presa fornecida no 1º dia do período de exposição. Os restos da presa foram retirados 2 dias antes do teste de escolha

Grupo 2 (azul) - Uma presa por dia por aranha durante 8 dias do período de exposição. Aranhas ficam sem alimento 2 dias antes do teste de escolha

Teste de escolha de presa - Será considerado como escolha a 1ª presa capturada. Duração: 8 horas. Avaliação das capturas a cada 30 min.

Subgrupo **GRILO** - 1ª alimentação grilo ; 2ª alimentação mosca Subgrupo **MOSCA** - 1ª alimentação mosca ; 2ª alimentação grilo

Figura 11– Delineamento experimental: Experimento 3. Grupos experimentais, tempo de exposição, dias de fornecimento das presas e da realização dos testes de escolha.

Com isso foi possível testar a preferência alimentar em aranhas bem alimentadas e em situação de escassez de alimento, o efeito da quantidade de experiência com as presas e obter resultados mais robustos por conta do número grande de indivíduos submetidos aos testes.

2.2.9 Análise estatística

Para todos os testes estatísticos utilizou-se o programa Bioestat 5.0 (AYRES et al., 2007). Como os dados dos experimentos se apresentam de forma binária ou dicotômica (a aranha capturou ou não capturou a presa ou, se capturou ou não a presa com a qual teve sua primeira experiência) foi utilizado um teste binomial para uma proporção (SIEGEL; CASTELLAN, 2006; SOKAL; ROHLF, 1995). Para o teste, foi considerado *sucesso* quando a aranha capturou a presa com a qual teve o primeiro contato, proporção na população de 0,50, nível de decisão $\alpha=0,05$, unilateral.

Para a análise estatística considera-se “n” como o número de indivíduos que capturou um dos dois tipos de presa no prazo máximo de 8 horas e “x” como sendo o sucesso, ou seja, capturou o tipo de presa esperado para o efeito da primazia (primeira dieta). Com esta configuração é possível unir os dados do grupo que teve como primeira alimentação grilo com o grupo que primeiro experimentou mosca.

Para avaliar o efeito de dois tratamentos diferentes na estampagem (por exemplo, o efeito da idade) utilizou-se um teste binomial para duas proporções, que destina-se a testar a diferença entre as proporções das duas amostras. Nível de decisão $\alpha=0.05$, bilateral.

Para testar a preferência por um tipo específico de presa (grilo ou mosca) utilizou-se um teste não-paramétrico de aderência Qui-quadrado de proporções esperadas iguais (50%-50%) (SIEGEL; CASTELLAN, 2006; SOKAL; ROHLF, 1995).

2.3 Resultados

Os resultados dos 3 experimentos realizados mostram que o comportamento alimentar da aranha *P. rubrolineata* pode ser moldado por aprendizagem. Preferência alimentar pela primeira presa experimentada foi observada no segunda teste de escolha dos grupos G1(primeira alimentação grilo) e M2 (primeira alimentação mosca) do experimento 1, e no grupo 1 do experimento 3. Os grupos G7 e M8 (1º teste) do experimento 2, apresentaram, no primeiro teste, preferência pela presa alternativa àquela que foi experimentada e uma tendência a preferir a segunda presa no segundo teste. No segundo teste do grupo 2 (experimento3) as aranhas manifestam preferência por *Drosophila* sp independente da 1ª dieta. Em todos os outros grupos as escolhas não se diferenciam do esperado (50% de cada tipo) para não preferência.

O conjunto dos três experimentos foi importante para definir quais os melhores parâmetros para estudar os fatores responsáveis pelo estabelecimento da preferência alimentar desta espécie. Neste sentido parece existir um momento apropriado para o estabelecimento da preferência, que ocorre após os primeiros 15 dias fora da ooteca. Um período de 10 dias de exposição às presas também parece ser importante neste processo.

2.3.1 Experimento 1

Grupo 1(grilo) + Grupo 2(mosca)

Embora não confirmada a preferência no primeiro teste de escolha, a análise de todo o conjunto de dados demonstra uma preferência pela 1ª dieta no segundo teste de escolha, o que configura o efeito da primazia.

Grupo 3 (Grilo/Mosca)

Como o grupo Grupo 3(Grilo/Mosca) recebeu uma presa de cada tipo, os dados foram analisados separadamente e o teste utilizado foi o Qui-quadrado de aderência: proporções esperadas iguais (50%,50%).

Neste grupo experimental, as aranhas tiveram a mesma oportunidade de contato com os dois tipos de presa durante as duas etapas do experimento (em cada período de exposição ao estímulo), sendo assim, se existisse algum tipo de viés inato por algum dos tipos de presa, isto se manifestaria em uma preferência neste grupo, o que não foi observado, reforçando a influência do aprendizado no estabelecimento das preferências de alimentação de *P. rubrolineata*.

Os resultados obtidos no experimento 1 são apresentados na tabela 5. Os dados detalhados deste experimento são apresentados nas tabelas do Apêndice A.

Tabela 5 – Resultados obtidos no experimento 1. A tabela mostra o número de aranhas que capturaram um dos dois tipos de presa no prazo máximo de 8 horas (n) e o número de aranhas que capturaram o tipo de presa correspondente a 1ª dieta (x). p-valor em um teste binomial para uma proporção nos grupos G1+M2 e no teste Qui-quadrado de aderência: proporções esperadas iguais (50%,50%) no Grupo 3 (Grilo/Mosca). ** indica diferença significativa considerando alfa=1%.

Idade 15 dias – Período de Alimentação 10 dias

G1+M2		Grupo 3 - Grilo/Mosca	
1º teste	2º teste	1º teste	2º teste
n=23	n=17	grilo=6	grilo=3
x=11	x=15	mosca=8	mosca=5
p-valor= 0,4178	p-valor= 0,0012**	p-valor= 0.5930	p-valor= --

2.3.2 Experimento 2

Devido ao baixo número de capturas não foi possível realizar os testes nos grupos G1, M2, G9, M10 para o 1º teste de escolha e nos grupos G9 e M10 para o 2º teste de escolha.

Como o número de capturas de cada grupo isolado também é muito baixo para permitir a análise estatística, os testes foram realizados com o conjunto dos dados para cada arranjo das variáveis: nº de presa (1 ou 2), idade (5 ou 15 dias) e período de alimentação (5 ou 10 dias) como mostra a tabela 6

Tabela 6 - Conjunto dos dados utilizados nas análises estatísticas.

Grupos	Quant. Presas	Idade	Período de Exposição
G1+M2	1	5	5
G3+M4	1	15	5
G5+M6	1	5	10
G7+M8	1	15	10
G9+M10	2	15	5
G11+M12	2	15	10
G13+M14	2	5	5
G15+M16	2	5	10

De todos os grupos analisados, apenas o conjunto dos dados dos grupos G7 + M8 demonstraram resultado significativo no 1º teste de escolha e uma tendência no segundo. Porém, a preferência observada nesses grupos é pelo tipo de presa oferecido no 2º evento de alimentação. Os resultados obtidos no experimento 2 estão plotados na tabela 7

Tabela 7 - Resultados obtidos no experimento 2. A tabela mostra o número de aranhas que capturaram um dos dois tipos de presa no prazo máximo de 8 horas (n) e o número de aranhas que capturaram o tipo de presa correspondente a 1ª dieta (x). p-valor em um teste binomial para uma proporção. Cada grupo experimental é formado pelas variáveis tipo de presa (G-grilo / M-Mosca), Idade do animal (5 ou 15 dias), Período de exposição (P. Exp.) (5 ou 10 dias) e quantidade de presa (1 ou 2 presas). * indica significância para $\alpha=5\%$.

1(uma) presa							
G1 + M2		G3 + M4		G5 + M6		G7 + M8	
Idade 5 dias – P. Exp. 5 dias		Idade 15 dias – P. Exp. 5 dias		Idade 5 dias – P. Exp. 10 dias		Idade 15 dias – P. Exp. 10 dias	
1º teste	2º teste	1º teste	2º teste	1º teste	2º teste	1º teste	2º teste
n=1	n=8	n=9	n=9	n=25	n=15	n=18	n=8
x=1	x=6	x=4	x=5	x=13	x=6	x=5	x=2
p= --	p=0.1445	p=0.3607	p=0.3607	p=0.4194	p=0.2195	p=0.0297*	p=0.0787

2(duas) presas							
G9 + M10		G11 + M12		G13 + M14		G15 + M16	
Idade 15 dias – P. Exp. 5 dias		Idade 15 dias – P. Exp. 10 dias		Idade 5 dias – P. Exp. 5 dias		Idade 5 dias – P. Exp. 10 dias	
1º teste	2º teste	1º teste	2º teste	1º teste	2º teste	1º teste	2º teste
n=0	n=4	n=12	n=11	n=9	n=17	n=16	n=11
x=0	x=0	x=5	x=5	x=4	x=8	x=6	x=5
p= --	p= --	p=0.2821	p=0.3818	p=0.369 7	p=0.404 5	p=0.1588	p=0.3818

2.3.2.1 Análise do efeito das variáveis na preferência alimentar.

No conjunto dos dados de cada variável, não é observada diferença nas proporções de capturas e sucessos que possam ser atribuídos a um efeito do período de exposição, idade do animal ou quantidade de presas, portanto, não existe um efeito isolado de cada variável (Tabela 8).

Todos os conjuntos de dados analisados aqui preenchem os pré-requisitos do teste binomial de duas proporções ($n \cdot p \cdot q > 5$).

Tabela 8 - Resultados das análises do efeito das variáveis no estabelecimento da preferência alimentar. N é o número de indivíduos que capturaram alguns dos dois tipos de presa durante o experimento. X representa aqueles indivíduos que escolheram o primeiro tipo de presa experimentado. P-valor em um teste binomial para duas proporções.

Variável – Período de exposição			
	5 dias	10 dias	p-valor
1º teste	n=20 x=10	n=71 x=29	0,4649
2º teste	n=38 x=19	n=45 x=18	0,3511
Variável – Idade			
	5 dias	10 dias	p-valor
1º teste	n=52 x=25	n=39 x=14	0,2453
2º teste	n=51 x=25	n=32 x=12	0,3041
Variável – Quantidade de presas			
	1 (uma) presa	2 (duas) presas	p-valor
1º teste	n=54 x=24	n=37 x=15	0,7116
2º teste	n=40 x=19	n=43 x=18	0,6055

A partir do resultado do experimento 2 definiu-se o melhor arranjo das variáveis para realizar o experimento 3 (idade de 15 dias e 10 dias de período de exposição).

Os dados detalhados deste experimento são apresentados nas tabelas do Apêndice A.

2.3.3 Experimento 3

O experimento 3 demonstra que as aranhas jovens da espécie *P. rubrolineata*, quando bem alimentadas preferem moscas adultas do gênero *Drosophila* a grilos recém-nascidos do gênero *Gryllus*. Por outro lado, em situação de escassez de alimento, a preferência alimentar dessas aranhas é guiada pela primazia de experiências, ou seja, preferem o tipo de presa com o qual tiveram o primeiro contato. A quantidade de experiências com os dois tipos de presas no

momento do 2º teste é a mesma, o que reforça a importância da primeira dieta.

Com isso, está demonstrado o efeito de primazia na preferência alimentar de aranhas jovens da espécie *P. rubrolineata* em situação de escassez de alimento. Tal efeito é um importante indício de que a preferência alimentar, neste caso, se estabelece sob influência de aprendizado do tipo estampagem.

Os resultados obtidos no experimento 3 são apresentados na tabela a seguir (Tabela 9):

Tabela 9 - Resultados obtidos no experimento 3. A tabela mostra o número de aranhas que capturaram um dos dois tipos de presa no prazo máximo de 8 horas (n) e o número de aranhas que capturaram o tipo de presa correspondente a 1ª dieta (x). p-valor em um teste binomial para uma proporção.

Grupo 1 (escassez de alimento)		Grupo 2 (bem alimentado)	
G1 + M2		G3 + M4	
1º teste	2º teste	1º teste	2º teste
n=245	n=180	n=107	n=114
x=137	x=105	x=65	x=63
p-valor=0,0320	p-valor=0,0127	p-valor=0,0131	p-valor=0,1306

Detalhando a análise do 2º teste de escolha do grupo bem alimentado, podemos, através de um teste qui-quadrado de aderência, verificar a existência de uma preferência alimentar pelo tipo de presa mosca (Tabela 10).

Tabela 10 – Quantidade de capturas de cada um dos tipos de presa no 2º teste de escolha para as aranhas bem alimentadas. P-valor em um teste de Qui-quadrado de aderência indicando a preferência alimentar.

G3 + G4	
2º teste de escolha	
Grilo	Mosca
30	84
26,32%	73,68%
P-valor=0,0001	

2.4 Discussão

O conjunto dos dados apresentados aqui demonstra a existência do efeito de primazia na preferência alimentar de aranhas jovens da espécie *P. rubrolineata*, assim como o observado para a aranha *O. salticus* (PUNZO, 2002). Os resultados do experimento 2 demonstram que não existe efeito isolado das variáveis idade, tempo de exposição e quantidade de presas. Em um experimento, no qual foi testado o tempo que jovens de 2º instar de *Misumena vatia* (Thomisidae) levam para orientar-se em direção a presa e adotar postura de forrageamento, obteve-se resultado semelhante, ou seja, a idade do animal (medido em dias após a eclosão da ooteca), a saciedade e fatores genéticos não foram responsáveis pela diminuição do tempo ao longo das oportunidades de captura (MORSE, 2000), o que é justificado como resultado da experiência.

O que parece ser importante neste caso é o conjunto das variáveis. Considerando os dados do 1º e do 2º experimento do presente estudo, resultados significativos mostrando algum tipo de preferência alimentar acontecem quando as aranhas possuem 15 dias de idade e um tempo de exposição de 10 dias. É razoável pensar que é neste momento que inicia-se a captura de presas nessas aranhas, uma vez que, antes disso, as aranhas estão sob cuidado materno e possivelmente ainda possuem reservas energéticas proveniente do vitelo. Embora não existam dados precisos sobre a dispersão de *P. rubrolineata*, observações realizadas ao longo deste projeto sugerem que a dispersão inicia-se 10 dias após a saída do ovissaco. Jovens de *P. viridans* (uma espécie da América do Norte) dispersam 7-10 dias após a eclosão (WITCOMB; HITE; EASON, 1966, TURNER 1979), mas podem também dispersar após períodos de até 21 dias (FINK, 1986).

Os resultados do experimento 2 (grupo G7 e M8), quando comparados com os resultados do experimento 1 (G1 e M2) se mostram paradoxais. Enquanto no primeiro experimento foi demonstrado o efeito da primazia, no segundo, as aranhas escolhem o tipo de presa alternativo ao primeiro tipo experimentado (a única diferença entre os grupos foi o número de presas oferecidas no período de exposição: duas no primeiro experimento e uma no segundo). Se esses resultados foram obtidos ao acaso, fruto de uma amostragem pequena, pode-se levantar duas hipóteses: a aranha *P. rubrolineata* não manifesta preferência pelos dois tipos de presa utilizados neste trabalho ou existe influência do aprendizado no comportamento alimentar

dessas aranhas, mas um dos dois resultados está errado, ou existe o efeito da primazia ou a primeira presa experimentada tende a ser rejeitada em um subsequente teste de escolha. Com o objetivo de solucionar essas dúvidas foi proposto um terceiro experimento, no qual, as aranhas foram submetidas as mesmas condições experimentais, porém com um aumento significativo do número de aranhas submetidas aos testes de escolha. Isso aumentou a confiabilidade dos resultados, e o efeito de primazia foi comprovado.

O conceito de preferência tem sido abordado na literatura sob dois pontos de vista. A ecologia comportamental frequentemente usa o termo preferência referindo-se a dieta de um animal. Pode-se considerar como a dieta de um predador aqueles itens alimentares que ele encontra e captura no ambiente, mas suas preferências devem ser analisadas sob o ponto de vista de suas escolhas. Neste caso, para saber a preferência alimentar de um predador, o animal deve ser colocado em uma situação de escolha entre os diferentes tipos de presa. A dieta pode indicar a preferência de um animal, mas ela sozinha não é capaz de informar as escolhas que definem a preferência (CROSS; JACKSON, 2006).

Pouco se sabe sobre a dieta de *P. rubrolineata*, porém existem diversos estudos sobre a alimentação de *P. viridans*. Esses trabalhos concordam quando dizem que essa espécie pode ser considerada com um predador generalista (NYFFELER; DEAN; STERLING; DEAN; STERLING 1987, 1992; RANDALL, 1982 TURNER 1979). Considerando que esses trabalhos levam em conta os itens alimentares capturados pelas aranhas no campo, nada podemos concluir sobre suas preferências alimentares. Romero, Souza e Vasconcellos-Neto (2008), estudando o sistema ecológico formado por *P. rubrolineata* e a planta *Trichogoniopsis adenantha*, levantaram informações sobre a dieta desta espécie. Quando forrageando sobre *T. adenantha*, *P. rubrolineata* foi observada predando insetos herbívoros, outros predadores que ocupam o mesmo micro habitat, polinizadores e outros insetos que eventualmente visitam a planta. Neste sistema ecológico aranha/planta, a predação de *P. rubrolineata* tem efeito sobre os herbívoros, mas não altera significativamente a quantidade de outros predadores e insetos da planta. Como argumentado por Cross e Jackson (2006), as informações sobre a dieta, neste caso, podem ser indicativas de uma possível preferência alimentar nesta espécie. Deste modo, quando colocadas em situação de escolha (como nos experimentos deste trabalho) as aranhas jovens de *P. rubrolineata* manifestam preferência por um determinado item oferecido como presa.

A preferência alimentar observada nessas aranhas é dependente do contexto, ou seja, quando bem alimentadas preferem moscas adultas do gênero *Drosophila* a grilos recém-nascidos do gênero *Gryllus*. No momento do teste, as aranhas tinham a mesma quantidade de experiência com os dois tipos de presa. Por outro lado, em situação de escassez de alimento (experimento 3, grupo 1), a preferência alimentar dessas aranhas é guiada pela primazia de experiências, ou seja, preferem o tipo de presa com o qual tiveram o primeiro contato, aproximando-se do modelo proposto por Punzo (2002). Assim como no primeiro caso, no momento do teste, as aranhas possuem a mesma quantidade de experiência com os dois tipos de presa, reforçando a importância da primeira dieta.

Diversos trabalhos demonstram que as aranhas irão manifestar sua preferência alimentar quando bem alimentadas (LI; JACKSON, 1996, 2003; LI, 2000; JACKSON 2000), o que por sua vez está de acordo com o que prediz a teoria do forrageamento ótimo (revisada por Pyke, 1984). É interessante pensar que tal fato só é observado no segundo teste, mostrando que para manifestar a preferência, a aranha tem que ter contato com os dois tipos alimentação (grilo e mosca). As aranhas da família Salticidae estudadas por Jackson e seus colaboradores também passam a manifestar a preferência alimentar apenas depois de ter contato com a presa (JACKSON; LI, 2004; JACKSON; NELSON; SUNE, 2005).

A primazia de experiências observada nos resultados do grupo 1 (experimento 3), é uma importante característica para definir o fenômeno da estampagem, principalmente quando analisado sob o ponto de vista ecológico (estampagem alimentar) (IMMELMANN, 1975). Este resultado corrobora o trabalho de Punzo (2002) sobre a preferência alimentar da aranha *O. salticus* (Oxyopidae), no qual as aranhas manifestam forte preferência pelo 1º tipo de presa com o qual tiveram contato no início do desenvolvimento.

Vem crescendo o número de estudos reportando a ocorrência de aprendizado da forma estampagem nos artrópodes [*D. melanogaster* (Diptera) (DEVOUD et al., 2003), em *A. mellifera* (Hymenoptera) (BREED; STILLER, 1992), *P. persimilis* (Acari) (SCHAUSBERGER, 2005), *Neoseiulus californicus* (Acari) (SCHAUSBERGER et al., 2010), *Aphidius colemani* (Hymenoptera) (van EMDEN et al., 2008)] o que levou Schausberger et al. (2010) a afirmarem que a estampagem alimentar pode estar amplamente distribuída neste grupo por permitir uma otimização do comportamento alimentar desses animais. Isto pode ser particularmente vantajoso em locais onde, no início do desenvolvimento, o predador encontra

apenas os sinais químicos deixado pela presa ou ainda quando o item alimentar é difícil de ser capturado ou ingerido pelo jovem, mas não pelo adulto (SCHAUSBERGER et al, 2010).

É razoável pensar que os jovens de aranhas não são habilidosos para capturar alguns tipos de presas, principalmente aquelas de grande tamanho. Edward e Jackson (1994) dizem que, embora jovens inexperientes da aranha *Phidippus regius* (Salticidae) sejam capazes de capturar pequenas presas, o sucesso de captura aumenta com o tempo e é dependente principalmente da experiência e parcialmente do nível de maturação dos indivíduos.

Este tipo de aprendizado também pode ser interessante para guiar o comportamento alimentar. O animal pode utilizar das informações adquiridas para prever a ocorrência de alimento e escolher rapidamente os melhores sítios de forrageamento. Por exemplo, o nematódeo *Caenorhabditis elegans* torna-se estapado por odores que indicam a presença de comida no ambiente no momento do nascimento. Este aprendizado permite que as fêmeas utilizem dessa memória na escolha dos sítios de oviposição (Ardiel; Rankin, 2010)

2.4.1 Os estímulos envolvidos no aprendizado

Em experimentos envolvendo estampagem discute-se muito quais são os estímulos envolvidos no aprendizado. Nos experimentos apresentados aqui, os estímulos são variados (gustativo, olfativo e vibratório) e não é possível dizer se um ou outro tem maior influência no estabelecimento da preferência. Punzo (2002) levanta a hipótese de que os estímulos responsáveis pelo efeito de primazia observado em *O. salticus* estejam ligados os sinais químicos (odores) das presas. Na descrição do procedimento experimental o autor considera como a escolha da presa aquela que a aranha primeiro se aproximou, indicando o envolvimento dos odores na tomada de decisão dos indivíduos.

Diversos trabalhos demonstram que as aranhas são capazes de aprender a reconhecer sinais químicos de suas presas (PERSONS; RYPSTRA, 2000; PERSONS; UETS, 1996; PUNZO; KUKOYI, 1997) e também a evitar os odores relacionados a predadores (PUNZO; KUKOYI, 1997). Outros exemplos de estampagem nos invertebrados também envolvem estímulos olfativos, como observado para vermes *C. elegans* (REMY; HOBERT, 2005), *D. melanogaster* (DEVOUD et al, 2003) e *A. mellifera* (BREED; STILLER, 1992). Dessa forma, é possível que os estímulos olfativos das presas sejam os responsáveis pelo estabelecimento da preferência aqui observada.

A quantidade de informação armazenada no genoma tende a ser pequena quando comparada com a capacidade da memória, portanto, preferências baseadas em aprendizado tendem a incluir mais detalhes e podem ser mais precisas (MAYR, 1970¹⁰ apud IMMELMANN, 1975). Isto pode ser verdade quando olhamos para a estampagem filial ou mesmo a sexual, na qual, os animais aprendem a reconhecer detalhes muito finos do objeto estampado. Lorenz, em 1991, relata um caso no qual, um macho de uma espécie de gralha criado por ele desde o nascimento, sentiu-se “apaixonado” por uma garota que morava em uma vila próxima a sua casa. Lorenz ficou espantado com a capacidade do animal de reconhecer que aquelas duas pessoas (a garota e o próprio Lorenz), tão diferentes pertenciam a mesma espécie.

Neste sentido, aranhas da espécie *Evarcha culicivora* (Salticidae), manifestam refinada preferência inata por fêmeas de mosquitos que alimentaram-se recentemente de sangue. Utilizando-se da visão e do olfato, essas aranhas são capazes de distinguir entre as fêmeas de mosquitos que carregam sangue e outros mosquitos não hematófagos, machos (que nunca se alimentam de sangue) e até mesmo outras fêmeas que alimentaram-se apenas de açúcar (JACKSON; NELSON; SUNE, 2005).

Embora esse comportamento seja inato, é necessária uma primeira experiência com fêmeas carregando sangue para a manifestação da preferência. Algo semelhante foi descrito para eventos de estampagem. O efeito de primazia foi demonstrado em tartarugas depois de uma única alimentação (BURGHARD; HESS, 1966). Na estampagem sexual, a oportunidade de corte parece ser importante no estabelecimento e consolidação das preferências anteriormente estabelecidas (BOLHUIS, 1991). Os experimentos aqui realizados também demonstram que o efeito de primazia pode tomar lugar mesmo depois de pouca experiência de captura de presas (uma presa oferecida por período de exposição).

2.4.2 Estampagem e os tipos de aprendizagem

Com base nas informações apresentadas, conclui-se que a estampagem é certamente uma forma de aprendizado, resta saber se é uma forma de condicionamento. Este questionamento acompanha as discussões sobre o fenômeno desde as primeiras observações até os trabalhos mais recentes (BATESON, 2000; SLUCKIN, 1972). Embora a estampagem pareça ser totalmente diferente do condicionamento clássico e operante, ela compartilha muitas das

10 MAYR E., Evolution und Verhalten. Verh Dtsch. Zool. Ges. Koelnn, 322-36, 1970

características destas formas de aprendizado associativo. Neste sentido, as circunstâncias nas quais ela ocorre são importantes nesta diferenciação, mas os mecanismos por trás podem ser muito similares (HOGAN; BOLHUIS, 2005).

A preferência alimentar de *P. rubrolineata* observada nos experimentos deste trabalho certamente sofre influência de aprendizado, mas não se sabe ao certo que tipo de aprendizado. Considerando os resultados observados aqui sob o ponto de vista de um condicionamento temos que o estímulo condicionado seria os sinais químicos da presa (considerando que este seja o estímulo responsável pelo aprendizado), tal estímulo elicia o comportamento alimentar da aranha - sequência predatória ou as decisões sobre o forrageamento (permanecer em determinado local, procurar pela presa, armar uma tocaia, construir uma armadilha etc). A presa pode ser o estímulo incondicionado e também a recompensa. Esta comparação é complicada porque não se pode ter certeza do emparelhamento de estímulos. Nos exemplos clássicos de condicionamento, a recompensa é externa ao sistema estímulo/resposta, já no caso da estampagem, a recompensa é a própria fonte de estimulação (SLUCKIN, 1972, BOLHUIS, 1991).

Através do condicionamento, um animal aprende a prever eventos em um ambiente (KANDEL, 2003). Pensando em como este modelo atuaria em condições naturais, podemos dizer que quando uma aranha reconhece determinado odor, permanece naquele local porque as probabilidades de encontro com a presa são maiores, ou seja, a aranha aprende a prever o encontro da presa a partir de um determinado estímulo (sinais químicos). Porém, os resultados do presente estudo foram obtidos trabalho com os animais ainda muito jovens e a partir de suas primeiras experiências alimentares. Pode-se questionar se este efeito é realmente fruto de de estampagem.

Segundo Hess (1959), a primazia de experiências é de importância fundamental na estampagem, ao contrário do que ocorre na aprendizagem associativa, na qual a retenção depende do estímulo mais recente. Este é o principal critério que tem sido adotado nos estudo de estampagem alimentar (BURGHARD, 1969; BURGHARDT; DARMAILLACQ; CHICHERY; DICKEL, 2006; HESS, 1966, PUNZO 2002) e que também foi observado nos resultados desta análise.

Immelmann (1975) argumenta que de todas as características da estampagem, o período sensível e a subsequente estabilidade da memória definem o fenômeno. Os experimentos

realizados com *P. rubrolineata* não foram capazes de definir este período, porém, a preferência alimentar só se manifestou nas aranhas testadas após 15 dias de vida, o que pode ser um indicativo da existência do período sensível. Os trabalhos que investigaram a estampagem alimentar não apresentam resultados que comprovem a persistência da memória por longos períodos (BURGHARDT; HESS, 1966, DARMAILLACQ; CHICHERY; DICKEL, 2006; PUNZO 2002). Do mesmo modo, os resultados obtidos aqui não permitem nenhuma conclusão a cerca deste critério da estampagem.

2.4.3 Estampagem alimentar: otimização do forrageamento

Segundo a teoria do forrageamento ótimo a preferência alimentar seria moldada pela seleção natural e seria, portanto, inata (PYKE, 1984). Porém um habito alimentar restrito é desvantajoso no caso de modificações do ambiente e variações na disponibilidade de presas. No sentido de minimizar este tipo de problema, uma preferência alimentar aprendida garante grande adaptabilidade. Qualquer mudança no ambiente é seguida por uma mudança correspondente no comportamento do animal (IMMELMANN, 1975).

Por outro lado, uma desvantagem de caracteres aprendidos é a aquisição de informação “errada”. Espera-se que a evolução favoreça o aparecimento de mecanismos que minimizem esse tipo de acontecimento. Neste sentido, reduzir o tempo de aprendizado para pequenos períodos, nos quais a oportunidade de adquirir informação relevante seja alta parece sensato (IMMELMANN, 1975).

Considerando o modelo de estampagem desenvolvido por Blanchard e Cañamero (2005), limitar a capacidade de aprendizado neste período (através de uma taxa de aprendizado decrescente) também pode ser interpretado como uma forma de prevenir a memorização de informação errada e também a subsequente perda de informação.

Um dos critérios clássicos da estampagem é a persistência da memória por um período longo. Em alguns casos, como na estampagem sexual, essa forte persistência do estímulo estampado pode ser interessante para promover isolamento reprodutivo. A estampagem alimentar pode ser discutida sob o ponto de vista de uma adaptação ontogenética. Oppenheim (1981¹¹ apud BOLHUIS 1999) diz que estágios de desenvolvimento não são necessariamente

11 OPPENHEIM, R. W. Ontogenetic adaptations and retrogressive processes in the development of the nervous system and behaviour: a neuroembryological perspective In: CONNOLLY KJ, PRECHTL HFR (eds) **Maturation and development: biological and psychological perspective**. Philadelphia: Lippincot, 1981, p. 73–109.

uma preparação para o estágio adulto. Para ele, cada fase envolve adaptações ao ambiente de desenvolvimento. Como consequência, alguns padrões comportamentais podem deixar de ser exibidos com o decorrer do desenvolvimento, simplesmente porque o comportamento não faz mais sentido no novo contexto. Deste modo, a estampagem alimentar pode ser interessante apenas nos momentos iniciais do desenvolvimento. Embora aranhas sejam animais adaptados a escassez de alimento e os jovens recém saídos da ooteca ainda possuam reservas energéticas de vitelo (FOELIX, 1996), após a dispersão os jovens passam a ser vulneráveis a falta de alimentação (MORSE 1993, VALERIO 1975, VOGELI; GREISSL, 1989).

Uma preferência alimentar manifestada em direção às presas mais frequentemente encontradas nesse período do desenvolvimento pode levar a uma otimização do forrageamento, ou seja, conseguir a maior quantidade de energia e nutrientes com o menor gasto e risco, no caso do processo ser influenciado pela aprendizagem, basear-se nas condições relevantes do ambiente naquele momento pode ser crucial para uma sobrevivência imediata. No caso da persistência da memória até a idade adulta, a estampagem pode direcionar o animal durante a escolha do sítio de forrageamento como anteriormente discutido.

Romero, Souza e Vasconcellos-Neto (2008) demonstram um mutualismo facultativo entre *P. rubrolineata* e a planta *T. adenantha*. Esta planta possui tricomas glandulares que frequentemente aprisionam e até mesmo matam pequenos insetos e eles acreditam que estes podem ser utilizados pela aranha como uma fonte alternativa de alimento, principalmente em períodos de escassez de presas. Considerando que jovens de *P. rubrolineata* são inexperientes na captura de presas e também vulneráveis a falta de alimento, os tricomas glandulares poderiam atuar como um importante facilitador na captura de presas. Partindo da hipótese de que o efeito de primazia demonstrado neste trabalho está relacionado com os primeiros eventos de alimentação na vida dessas aranhas, e que as presas aprisionadas nos tricomas poderiam ser os primeiros itens alimentares experimentados por elas, a memória formada neste momento poderia ser utilizada posteriormente como uma forma de otimizar o comportamento alimentar dessas aranhas guiando a escolha dos melhores sítios para o forrageamento. Tal evento poderia garantir a sobrevivência das aranhas na fase adulta quando ocasionalmente vivenciam um período de fome.

2.5 Conclusão

A existência de estampagem alimentar na espécie *P. rubrolineata* é possível, seguindo os argumentos apresentados até aqui, bem como os resultados dos experimentos. É razoável que um processo de otimização do comportamento alimentar, que possui um componente inato (busca por certos estímulos e também um período ideal para o aprendizado) e um componente aprendido (que garante uma rápida adaptabilidade as condições do ambiente, acontecendo no início do desenvolvimento desses animais), seja importante na sobrevivência dessas aranhas. Também seria razoável pensar que um processo como este é vantajoso no caso de uma alteração do ambiente original da espécie, na colonização de novos habitats, assim como na exploração de novas fontes de alimento (IMMELMANN, 1975).

Tratando-se do componente aprendido desse processo de estabelecimento das preferências alimentares, a estampagem se mostra como um processo de aprendizado associativo que possui suas peculiaridades, ou seja, um estímulo, um comportamento e uma recompensa, mas que acontece em um período apropriado e guiado por pré disposições inatas.

Este trabalho abre caminho para novas investigações acerca dos estímulos responsáveis pelo aprendizado, a persistência da memória no animal adulto e o efeito da preferência alimentar de *Peucezia rubrolineata* no comportamento dos indivíduos no ambiente natural. Abre também perspectivas sobre o estabelecimento de uma dinâmica coevolutiva entre as espécies da família Oxyopidae e grupos particulares de plantas, via aprendizagem associativa.

Capítulo 3

EVOLUÇÃO DO CUIDADO MATERNO NA SUPER FAMÍLIA LYCOSOIDEA

3.1 Introdução

Para promover a sobrevivência e o bem estar da próxima geração, muitas espécies emitem comportamentos de cuidado com a prole. De maneira geral, os livros definem o cuidado parental como um conjunto de comportamentos exibidos pelos pais que ajudam no crescimento, desenvolvimento e sobrevivência dos filhos (ALCOCK, 1993; AVITAL; JABLONKA, 2000; CLUTTON-BROCK, 1991).

O cuidado parental pode variar enormemente entre os táxons, entre os sexos e entre os indivíduos de uma população, podendo assumir diversas formas e níveis de complexidade, que vão desde a preparação de ninhos, tocas e territórios até os níveis considerados mais complexos, nos quais existem assistência social aos filhotes (cuidado alo parental). Ainda são considerados como comportamentos parentais, que empiricamente possuem efeitos substanciais na aptidão dos filhotes, o investimento na produção de gametas, o cuidado com os ovos, o provisionamento da prole apenas antes ou também depois da eclosão ou nascimento e o cuidado com a prole depois da independência nutricional (CLUTTON-BROCK, 1991).

Tendo em vista que os pais contribuem muito mais para seus filhos do que apenas com o DNA, o cuidado parental pode ser considerado um importante canal de transmissão de informação que, em alguns casos, constitui um sistema de herança não genético. As mães contribuem com proteínas, reservas de nutrientes, RNAs transcritos e mitocôndrias. Os pais contribuem com marcas na cromatina e padrões de metilação do DNA, que irão determinar a atividade gênica da próxima geração. Assim, vários contribuintes não-DNA afetam o grau de similaridade entre o fenótipo dos pais e de seus filhos. Se o fenótipo é um conjunto de mecanismos do sistema individual de desenvolvimento, então essa similaridade entre os pais e filhos também pode ser explicada através das contribuições não-DNA que afetam o fenótipo no sistema. Por esse motivo, o cuidado parental complica as distinções entre os efeitos

genéticos e ambientais e por isso não foi considerado pelos neodarwinistas nos estudos evolutivos. Então, o cuidado parental passou então a ser tratado em termos de tempo e energia gastos pelos pais com os filhotes para otimizar o sucesso reprodutivo e, enquanto essa abordagem florescia, os caminhos e a importância da transmissão de informação e os efeitos do cuidado parental ficaram esquecidos pelos ecologistas evolucionários (AVITAL; JABLONKA, 2000; JABLONKA; LAMB, 2005)

Nas aranhas, o comportamento de cuidado com a prole está amplamente distribuído e, sob o ponto de vista filogenético, suas características são conservativas ao longo da história evolutiva do grupo (JAPYASSÚ; MACAGNAN; KNYSAK, 2003). Dentre as variadas formas que esse comportamento pode assumir está a construção da ooteca, que consiste de uma bolsa de seda que envolve os ovos, conferindo condições ideais de umidade e temperatura além de servir como uma barreira de proteção contra parasitas generalistas (FOELIX, 1996). Porém, muitas aranhas investem muito mais do que isso, passando a cuidar da ooteca, dos filhotes e nos casos mais complexos provisionando a prole através da captura de presas, regurgitando alimento (FOELIX, 1996), produzindo ovos não fertilizados (KIM; ROLAN; HOREL, 2000) e até mesmo o cuidado extremo observado em *Amaurobius ferox*, no qual os filhotes alimentam-se da própria mãe (KIM; ROLAN; HOREL, 2000).

Os efeitos dos investimentos dos parentais na evolução das espécies têm sido objeto de estudos da ecologia comportamental (CLUTTON-BROCK, 1991, GROSS 2005), que nas aranhas têm foco nas questões envolvendo o tamanho ótimo da ninhada e o custo/benefício do comportamento (COLANCECCO; RYPSTRA; PERSONS, 2007; FINK, 1986).

Por outro lado, o cuidado com a prole também tem sido investigado nas aranhas sob um olhar filogenético (AGNARSSON et al., 2006; JAPYASSÚ; MACAGNAN; KNYSAK, 2003). Categorias do comportamento de cuidado parental das aranhas da superfamília Lycosoidea têm sido usadas como caracteres em alguns estudos de reconstrução filogenética (DAVILA, 2003; GRISWOLD, 1993; SANTOS, 2007), porém, analisando-se estes estudos constata-se incongruências com relação a delimitação destes caracteres.

Peucezia rubrolineata, foco de estudo desta dissertação, é uma espécie da família Oxyopidae, que por sua vez é uma das famílias que compõem o grupo Lycosoidea. Tendo em vista a problemática que cerca a delimitação destes caracteres e o interesse na relação do cuidado parental com a estampagem, uma vez que esta pode ser um mecanismo importante no

estabelecimento do canal de transmissão de informação não genética discutido por Avital e Jablonka (2000) e Jablonka e Lamb (2005). O presente estudo reuniu informações sobre o cuidado materno de 7 espécies de aranhas da super família Lycosoidea e realizou um mapeamento desses dados em uma filogenia do grupo. Esta análise nos permitiu ter um panorama mais amplo da evolução do cuidado materno neste grupo. A escolha das espécies foi baseada na disponibilidade de informações sobre os comportamentos na literatura e também na possibilidade de observação no laboratório.

3.1.1 O cuidado materno na super família Lycosoidea

As informações sobre o comportamento de cuidado materno das espécies *Ancylometes bogotensis*, *Trechalea* sp, *Aglaoctenus* e *Pisaura mirabilis* apresentadas aqui foram reunidas por meio de uma revisão da literatura. As descrições do comportamento das espécies *Peucetia rubrolineata*, *Lycosa erythrognatha* e *Senoculus* sp foram produzidas a partir de observação direta dos animais no campo e em laboratório.

Ancylometes bogotensis Keyserling, 1877 (Ctenidae)

É conhecido que *Ancylometes* envolve a ooteca com uma grossa camada de fios escuros e hidrofóbicos. A ooteca é carregada pela fêmea nos palpos e quelíceras até pouco antes dos filhotes emergirem. No momento da eclosão a ooteca é colocada no meio de uma grande teia irregular, construída pela mãe. A teia berçário pode ser encontrada próximo ao solo às margens de corpos d'água. Os filhotes permanecem agregados na teia por 1 ou 2 dias quando começam a aparecer as primeiras mudas. Neste momento eles começam a dispersar-se através dos seus próprios fios. A fêmea afasta-se e tão logo os filhotes saem da ooteca (MERRETT, 1988, HÖFER; METZNER, 2010).

Peucetia rubrolineata Keyserling, 1877 (Oxyopidae)

A fêmea utiliza-se da face abaxial das folhas da planta para construir um abrigo em forma de tenda e nele prender a ooteca com fios de seda (Figura 12). A forma do refúgio pode variar de acordo com a planta escolhida, pois em plantas com folhas maiores (ex. *Solanum viarum* Figura 13A), a fêmea pode dobrar apenas uma das folhas. Em plantas com folhas menores (ex. *Trichogoniopsis adenantha* Figura 13B), ela pode juntar de 2 a 4 folhas para formar o abrigo.

No caso do capim gordura (*Melinis minutiflora* Figura 13C) 2 ou mais folhas ficam dobradas ou enroladas. O preparo do refúgio é feito antes da construção da ooteca.



Figura 12 - Fêmea de *P. rubrolineata* cuidando da ooteca em um abrigo em forma de tenda construído com fios de seda e as folhas da planta.



Figura 13 - A – Fêmea e ooteca no abrigo construído com apenas uma folha da planta *S. viarum*.



Figura 13 - B – Fêmea cuidando da ooteca no refúgio construído na planta *T. adenantha*. C – Fêmea e ooteca no capim gordura (*M. minutiflora*).

Na maioria dos casos observados, não existem muitos fios prendendo a ooteca, mas esse número pode aumentar com o passar do tempo e, após a eclosão, observa-se um pequeno emaranhado de fios, que podem ter sido deixados pelos filhotes (Figura 14).



Figura 14 - Filhotes ocupando a área do refúgio e alguns dos fios deixados por eles.

A fêmea fica abraçada à ooteca durante todo o desenvolvimento embrionário e pode eventualmente capturar presas que se aproximam do refúgio.

Após a eclosão da ooteca, a fêmea permanece junto aos filhotes, que se aglomeram nos fios que sustentam o abrigo até a dispersão, que inicia-se por volta do 10º dia após a saída do ovissaco. Embora os filhotes não sejam diretamente alimentados pela mãe, no laboratório foram observados alimentando-se junto a ela.

Senoculus sp Taczanowski, 1872 (Senoculidae)

As fêmeas de *Senoculus* utilizam uma folha seca parcialmente enrolada para construir a ooteca. Elas prendem a folha já parcialmente enrolada em alguns gravetos utilizando 3 ou 4 fios curtos. Os ovos são depositados na superfície de baixo da folha e cobertos com uma camada de fios de seda. (CHICKERING, 1941).

Fêmeas de *Senoculus* sp (identificado por Antônio Brescovit e depositado na coleção do Laboratório de Artrópodes do Instituto Butantan, IBSP 154848) foram encontradas cuidando da ooteca no Parque Ecológico da Guarapiranga em novembro de 2009 e trazidas ao laboratório para observação do comportamento de cuidado parental (Figura 16).



Figura 16 - A – *Senoculus* sp sobre a ooteca que fica pendurada na vegetação com fios de seda. B – Esquema mostrando a folha enrolada utilizada na confecção da ooteca e o posicionamento da fêmea durante o período de cuidado da ooteca.

A fêmea achata-se em cima do saco de ovos com os dois pares de pernas dianteiras estendidos à frente e os pares posteriores voltados para trás. Não se sabe se a fêmea ajuda os filhotes a saírem da ooteca no momento da eclosão. Após a saída da ooteca, os filhotes ocupam toda a superfície da folha (Figura 17). A fêmea permanece junto dos filhotes até a dispersão.

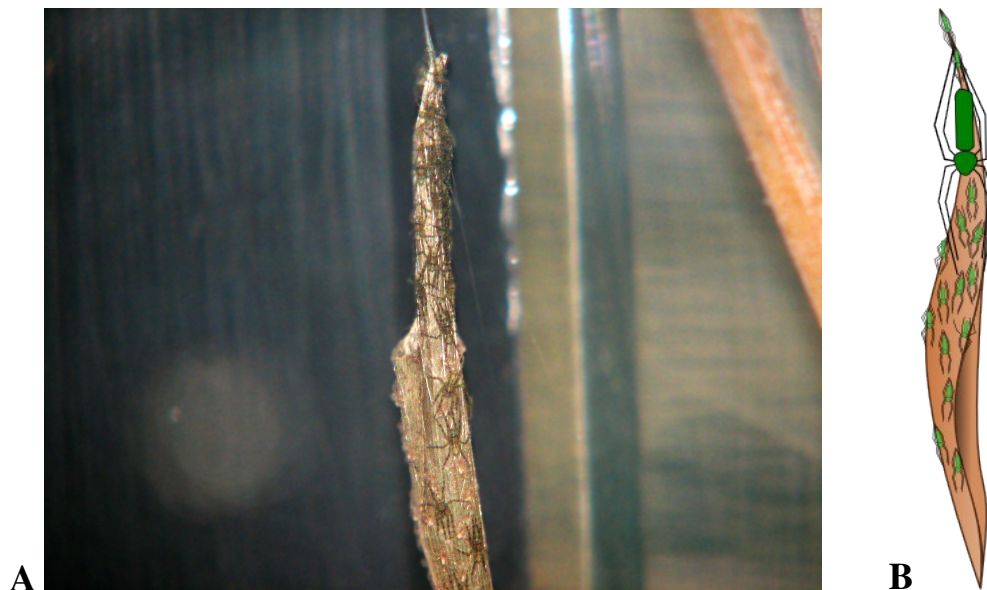


Figura 17 - A – Filhotes de *Senoculus* sp, ocupando a superfície da folha seca utilizada na confecção da ooteca. B – Esquema mostrando o comportamento de cuidado com os filhotes de *Senoculus* sp.

Trechalea sp Thorell, 1869 (Trechaleidae)

Em *Trechalea* sp., a fêmea transporta a ooteca que fica presa as fiandeiras. Segundo Carico (1993) os filhotes saem da ooteca sem o auxílio da mãe, pois no decorrer do desenvolvimento embrionário a ooteca aumenta de volume e acaba rompendo-se na região da emenda formando uma abertura por onde os filhotes irão sair. *Trechalea* sp transporta os filhotes sobre a ooteca vazia. Após deixarem o interior da ooteca os jovens se reúnem sobre o saco de ovos (agora vazio) e a fêmea continua carregando-o até a dispersão (CARICO, 1993).

Lycosa erythrognatha Lucas, 1836 (Lycosidae)

No momento da oviposição, a fêmea faz um tapete de seda, coloca os ovos sobre o mesmo e continua envolvendo-os com seda. A fêmea libera o tapete do substrato com os palpos, embrulhando os ovos, e finaliza a construção acrescentando fios até que a bolsa tome forma circular. Neste momento, a fêmea envolve o ovissaco com um líquido que escorre da região oral. A ooteca tem uma cor azul acinzentada logo após a sua construção e depois torna-se branca.

Ao finalizar a construção, ela fixa a ooteca nas fiandeiras e a carrega durante todo o período de desenvolvimento embrionário. No laboratório, após a construção da ooteca, as fêmeas preparam um pequeno abrigo (normalmente em um dos cantos do terrário) reunindo algumas folhas secas do substrato com seda. A fêmea passou grande parte do tempo na borda do abrigo deixando-o eventualmente para caminhar pelo ambiente preferindo locais iluminados pelo sol (RIBEIRO FJL,¹² informação pessoal), assim como observado em *Pisaura mirabilis* (AUSTAD; THORNHILL, 1986).

A fêmea ajuda os filhotes no momento da eclosão abrindo a ooteca com as quelíceras. Sem esta ajuda os filhotes não conseguem sair, como observado em ootecas que a fêmea morreu durante o período de cuidado. Os filhotes escalam o abdome da mãe tão logo eles saem da ooteca e ficam agarrados nos pêlos especiais que apenas as fêmeas adultas possuem (ROVNER; HIGASHI; FOELIX, 1973). Durante esse período os filhotes podem eventualmente deixar o abdome para conseguir água.

¹² RIBEIRO F. J. L. - Informação obtida durante discussão em uma disciplina no Instituto de Psicologia, USP, 2009.

Aglaoctenus sp Tullgren, 1905 (Lycosidae)

Aglaoctenus é um gênero da família Lycosidae. As aranhas destas espécies constroem teias para a captura de presas. Essas teias são constituídas de um refúgio em forma de funil e uma área de lençol, onde elas subjugam suas presas. Todo o comportamento de cuidado com a prole exibido por essas aranhas ocorre nas teias. Após a construção de sua ooteca, a fêmea a carrega presa nas fiandeiras. As fêmeas, carregando o ovissaco, podem eventualmente ser observadas na entrada do funil de costas para o lençol. Este comportamento, assim como observado para *P. mirabilis* e *L. erythrognatha*, pode estar relacionado ao aquecimento da ooteca no sol. Os filhotes saem da ooteca por uma abertura feita pela mãe e escalam seu abdome, onde permanecem agregados por vários dias (comportamento tipicamente associado aos licosídeos). No momento da dispersão, os filhotes abandonam o abdome da mãe, realizam a 2ª muda caminham para fora da teia (SORDI, 1996). Sordi (1996) discute o papel da teia (construída para a captura de presas) no cuidado materno da espécie *Aglaoctenus lagostis*.

Pisaura mirabilis Clerck, 1757 (Pisauridae)

Após a construção da ooteca e a oviposição, a fêmea de *Pisaura mirabilis* carrega a ooteca, que tem forma globular, em suas quelíceras. Durante este período a fêmea possui um refúgio feito de alguns fios presos na vegetação no qual permanece a maior parte do tempo. Eventualmente a fêmea pode ser observada fora do abrigo, permitindo que a ooteca tome um pouco de sol (AUSTAD; THORNHILL, 1986). Antes do nascimento dos filhotes a mãe constrói uma teia em forma de tenda e coloca a ooteca nesta teia (tratada na literatura como teia berçário, do inglês “nursery web”). Neste momento a fêmea ajuda os filhotes a saírem da ooteca. Os filhotes ficam nesta teia por vários dias e depois da primeira muda eles gradualmente se dispersam e começam a caçar normalmente (FOELIX, 1996). Durante este período, no qual os filhotes permanecem na teia berçário, a fêmea fica no topo, guardando a abertura desta teia. Ela não fornece alimento e não interage de nenhuma outra forma com eles (PRESTON-MAFHAM, 1993).

3.2 Metodologia

A partir das informações obtidas na literatura ou através de observações de laboratório sobre o cuidado parental das espécies, foram propostos 4 caracteres para o estudo da evolução deste sistema comportamental na super família Lycosoidea (v. abaixo, resultados).

A história evolutiva destes caracteres foi mapeada na filogenia da super família Lycosoidea, retirada dos cladogramas propostos por Santos (2007). O cladograma foi enraizado no gênero *Ancylometes*, representante do grupo Ctenoidea, que segundo Davila (2003), é um clado próximo de Lycosoidea.

Para saber a influência dos caracteres aqui propostos na topologia de Lycosoidea de Santos (2007), duas análises filogenéticas foram feitas. Uma com a matriz original e outra incluindo nesta os caracteres comportamentais aqui delimitados (Apêndice A). Na segunda análise os caracteres 60 e 61, baseados em informações de cuidado parental, foram retirados.

Para análise filogenética foi realizada uma busca heurística com o programa Winclada (NIXON, 2002) e NONA (GOLOBOFF, 1999) ajustando-se os parâmetros: 10000 *Maximum trees to keep (hold)*; 1 *Number of Replications (mult*N)*; 1 *Starting trees per rep (hold/)*; 0 *Random seed (0=TIME)*; *Multiple TBR + TBR (mult*max*)*.

A otimização dos caracteres foi rodada com o programa Mesquite (MADDISON; MADDISON 2008) (módulo de reconstrução da história filogenética do caráter, método da parcimônia), que permite analisar dentro de uma da filogenia dada quais foram os prováveis caminhos evolutivos dos caracteres.

3.3. Resultados

3.3.1 Os caracteres do comportamento de cuidado materno

A partir das descrições do comportamento de cuidado materno, retiradas da literatura ou geradas a partir de observações de laboratório, 4 caracteres foram delimitados para o estudo da evolução desde comportamento na super família Lycosoidea. Os critérios utilizados nesta delimitação foram os comportamentos da fêmea no cuidado com a prole (ooteca e filhotes) e estruturas construídas por ela no período de cuidado parental.

1. Comportamento de cuidado com a ooteca: Estados - [0] Carregar ooteca nas quelíceras, [1] Achatar-se sobre ooteca fixa, [2] Carregar ooteca nas fiandeiras

Refere-se aos comportamentos exibidos pela fêmea durante o período de cuidado com o saco de ovos. O primeiro estado (0) é observado em *A. bogotensis* e *P. mirabilis*. A ooteca fica sob o prossoma da fêmea, que segura o saco de ovos com as quelíceras e palpos. No estado 1, a ooteca fica fixa e a mãe permanece quase que a maior do tempo em contato com a ooteca. Este comportamento é observado em *P. rubrolineata* e *Senoculus* sp.. O estado 2 é observado em *Aglaoctenus* sp, *L. erythrognatha* e *Trechalea* sp, que prendem a ooteca nas fiandeiras e a carregam por onde vão.

2. Construção de refúgio para ooteca: Estados - [0] Ausente, [1] Presente

O cuidado materno com a ooteca pode ocorrer em um refúgio construído pela fêmea para este fim. Este pode ser constituído de alguns fios de seda (*P. mirabilis*) ou de folhas da vegetação reunidas com fios (*P. rubrolineata* e *L. erythrognatha*). Em *L. erythrognatha* e *P. mirabilis*, a mãe pode sair do refúgio e caminhar pelo ambiente. *P. rubrolineata* permanece todo o período de cuidado junto da ooteca no refúgio. O caráter não se aplica às espécies que possuem teia de captura de presas (por exemplo *Aglaoctenus* sp), uma vez que a aranha não abandona essa estrutura durante o cuidado parental. Não se tem informação de construção de refúgio em *A. bogotensis* e *Trechalea* sp.

3. Fêmea abre a ooteca para a saída dos filhotes: Estados - [0] Ausente, [1] presente.

No momento da eclosão da ooteca, a fêmea pode ajudar na saída dos filhotes fazendo aberturas na ooteca com as quelíceras. Em *L. erythrognatha* e *Aglaoctenus* essa ajuda é crucial, uma vez que os filhotes não são capazes de sair da ooteca sozinhos. Já em *P. rubrolineata*, a ajuda da mãe não é fundamental, pois filhotes foram observados mesmo na ausência da fêmea. Não existe informações para *A. bogotensis* e *Senoculus* sp. Em *Trechalea* sp, o aumento do volume dentro da ooteca, resultante do desenvolvimento dos filhotes acaba por romper a linha de sutura da ooteca deixando assim uma abertura por onde os filhotes vão sair, sem a ajuda da fêmea.

4. Comportamentos de cuidado com os filhotes: Estados - [0] Não cuida, [1] Permanecer com os filhotes em guarda, [2] Carregar os filhotes no abdome, [3] Carregar os filhotes sobre a ooteca (vazia).

Merrett (1988) relata que a fêmea de *A. bogotensis* afasta-se assim que os filhotes saem da ooteca. Tal comportamento foi codificado como ausência de cuidado com os filhotes (estado 0). O estado 1 do caráter refere-se as fêmeas que permanecem em guarda ao lado dos filhotes até o momento da dispersão. Isto pode ocorrer no refúgio que foi construído para o cuidado com a ooteca, como observado em *P. rubrolineata*, ou na teia berçário construída pela fêmea para receber os filhotes, como é o caso de *P. mirabilis*. Em *Senoculus sp*, os filhotes aglomeram-se sobre a folha seca utilizada para envolver a ooteca. A fêmea permanece achatada sobre a folha como no cuidado com a ooteca (caráter 1). O estado 2 é observado nos representantes da família Lycosidae (*Aglaoctenus sp* e *L. erythrognatha*) no qual os filhotes escalam o abdome da mãe e são carregados por ela até o momento da dispersão. Carico (1993) relata que após a eclosão da ooteca, os filhotes de *Trechalea sp* ficam aglomerados no disco superior da ooteca, que continua sendo carregada pela fêmea até que ocorra a dispersão dos filhotes.

A tabela 11 mostra a matriz gerada a partir da codificação dos caracteres de cuidado materno das espécies aqui estudadas. Essa matriz foi utilizada para a otimização dos caracteres na filogenia de Lycosoidea.

Tabela 11: Matriz dos caracteres comportamentais de cuidado parental. ? Codifica o estado para o qual não se tem a informação. - Codifica a condição para qual o caráter não se aplica.

Matriz dos caracteres de cuidado materno					
	#1	#2	#3	#4	#5
<i>Ancylometes bogotensis</i>	0	?	?	0	1
<i>Peucetia rubrolineata</i>	1	1	1	1	0
<i>Senoculus sp</i>	1	0	?	1	0
<i>Trechalea sp</i>	2	?	0	3	0
<i>Aglaoctenus sp</i>	2	-	1	2	0
<i>Lycosa erythrognatha</i>	2	1	1	2	0
<i>Pisaura mirabilis</i>	0	1	1	1	1

3.3.2 Análise Filogenéticas

A análise da matriz original publicada por Santos (2007) resultou em uma árvore de consenso estrito igual à obtida no trabalho original, com 143 passos e os índices $Ci=56$ $Ri=71$.

Quando incluídos os caracteres propostos no presente trabalho, a topologia das árvores de consenso estrito sofre alteração apenas dentro da família Pisauridae (144 passos, $Ci=57$, $Ri=71$). Embora tenham ocorrido modificações na topologia, a relação dos representantes de Lycosoidea não se alterou. Optou-se, portanto, por utilizar esta topologia para o estudo da evolução dos caracteres de cuidado materno.

As árvores de consenso estrito resultantes destas análises, bem como as matrizes são apresentadas no Apêndice B.

3.3.3 Otimização

O mapeamento dos 4 caracteres na filogenia de Lycosoidea é apresentado nos cladogramas da Figura 18, 19, 20 e 21.

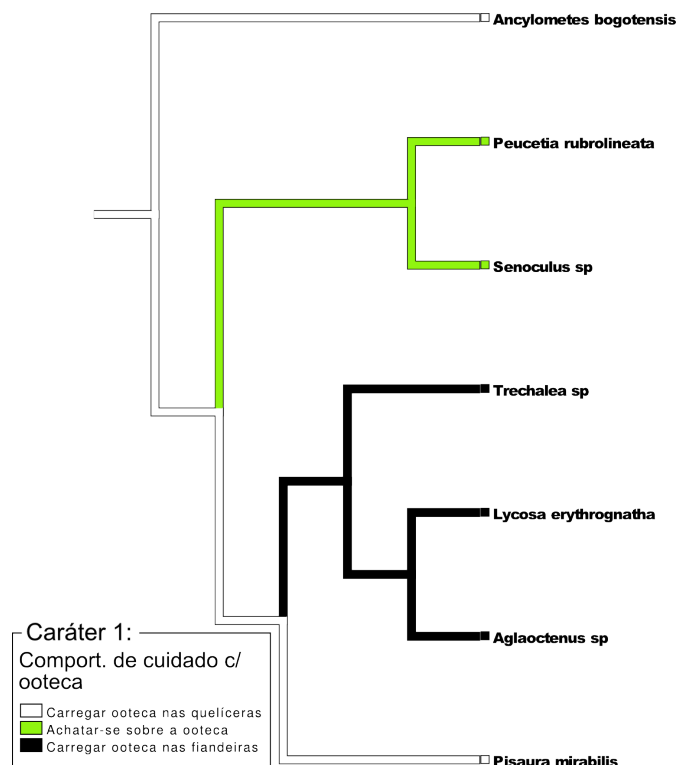


Figura 18 - Reconstrução da história evolutiva do caráter de comportamentos de cuidado com a ooteca

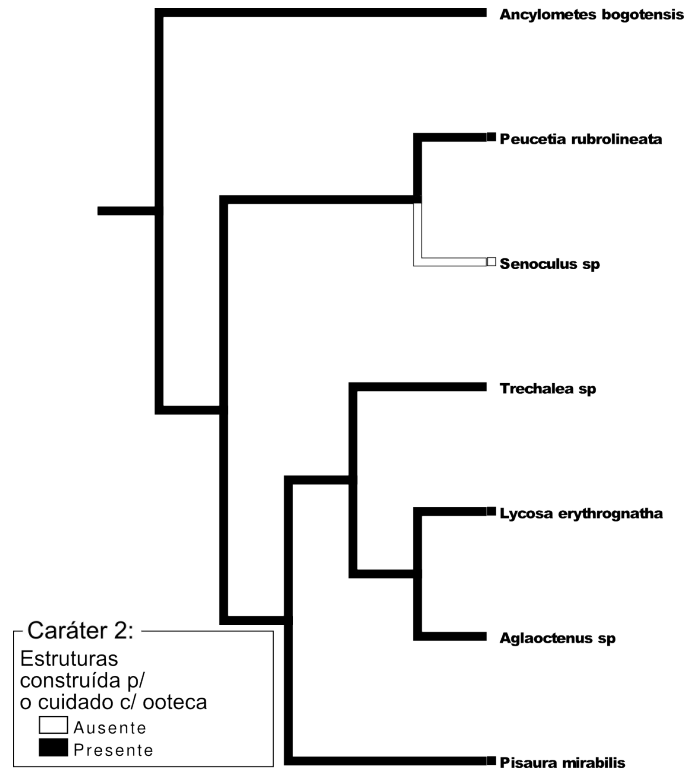


Figura 19 - Reconstrução da história evolutiva do caráter Estruturas para o cuidado com ooteca.

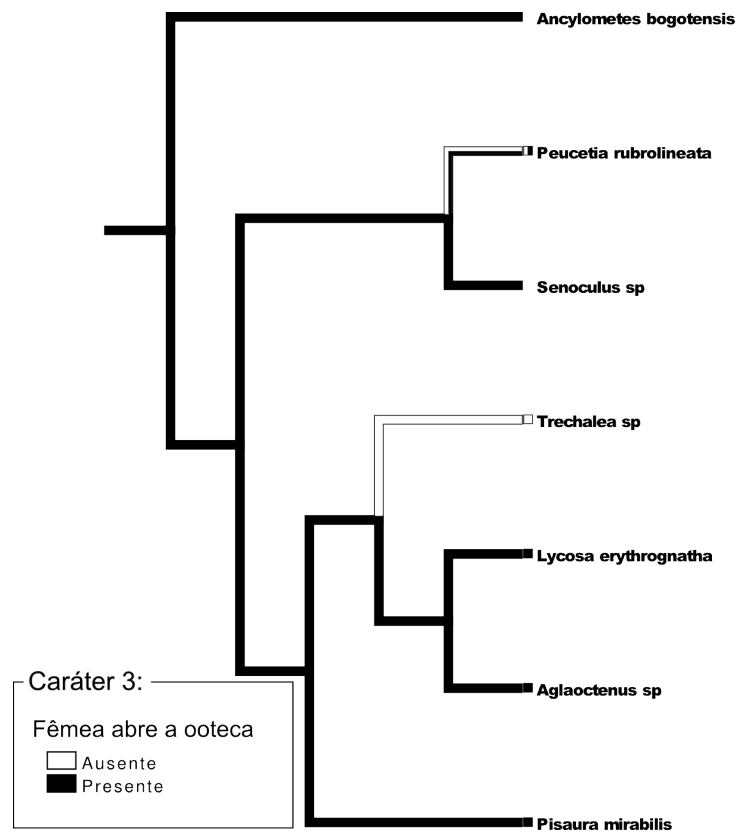


Figura 20 - Reconstrução da história evolutiva do caráter Fêmea abre a ooteca

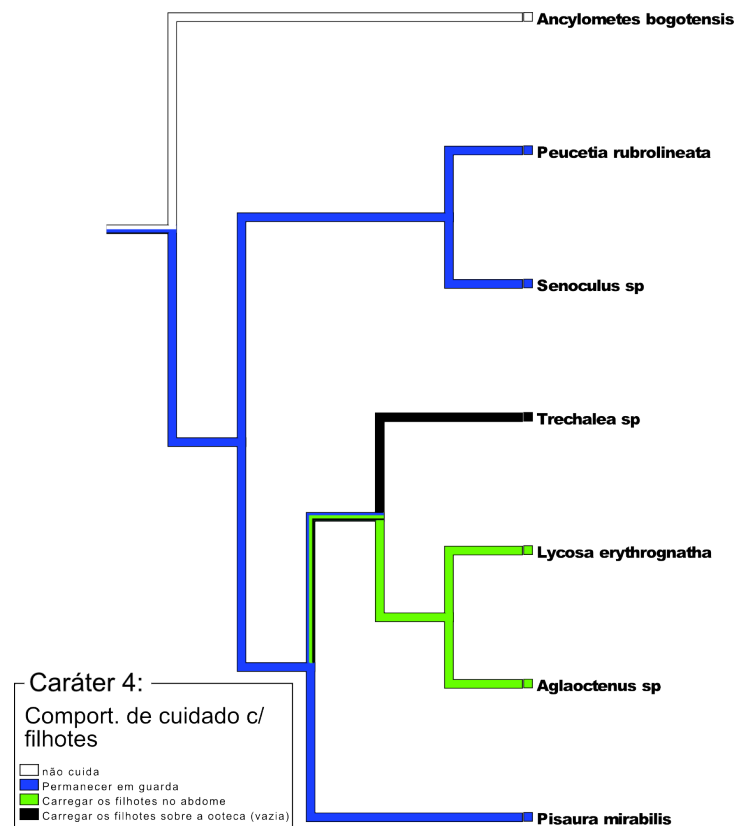


Figura 21 Reconstrução da história evolutiva do caráter comportamentos de cuidado com os filhotes

Baseando-se nos cladogramas apresentados, pode-se observar que os comportamentos de carregar a ooteca nas quelíceras, ajudar os filhotes abrindo o saco de ovos, construir um abrigo no período de cuidado com a ooteca e permanecer em guarda durante o cuidado com os filhotes, apresentam-se como plesiomórficos para a super família Lycosoidea. Todos esses estados estão presentes no repertório de cuidado materno de *P. mirabilis*. A construção de um abrigo para a ooteca foi perdido em *Senoculus*, assim como ajudar os filhotes abrindo a ooteca com as quelíceras em *Trechalea*. Neste caráter, *P. rubrolineata* apresenta um polimorfismo, pois embora a fêmea abra a ooteca, os filhotes podem abandonar o ovissaco quando a mãe está ausente. Carregar os filhotes sobre o abdome e sobre a ooteca vazia (estados 2 e 3 do caráter “comportamento de cuidado com os filhotes”), revela uma ambiguidade na base do clado formado por *L. erythrognatha*, *Aglaoctenus* e *Trechalea*. Carregar os filhotes sobre a ooteca vazia é uma sinapomorfia de *Trechalea*, bem como carregar os filhotes no abdome é em Lycosidae (*Aglaoctenus* e *L. erythrognatha*).

3.4 Discussão

Carregar a ooteca nas quelíceras é compartilhado por *A. bogotensis* e *P. mirabilis* apresentando-se como o estado ancestral (caráter 1). Dentro da super família Lycosoidea este comportamento também é observado em *Psechrus argentatus* (Psechridae) (ROBINSON; LUBIN, 1979) e é tipicamente associado aos representantes da família Pisauridae. Nesta família, o comportamento também é descrito para os gêneros *Dolomedes* (CARICO, 1973) e *Thalassius* (SIERWALD, 1988). Embora a forma plesiomórfica de carregar a ooteca (nas quelíceras) seja diferente da de *L. erythrognatha*/*Aglaoctenus*/*Trechalea* (nas fiandeiras) pode-se considerar que todos esses taxa carregam o ovissaco, comportamento que foi perdido no clado formado por *P. rubrolineata* e *Senoculus*.

Carregar a ooteca nas quelíceras pode representar um comportamento de alto custo para a fêmea, uma vez que as aranhas da espécie *P. mirabilis* param de se alimentar no período de cuidado materno (AUSTAD; THORNHILL, 1986). Embora o comportamento alimentar esteja bastante diminuído nas aranhas da família Lycosidae durante esse período, carregar a ooteca nas fiandeiras não diminui o sucesso na captura de presas (COLANCECCO; RYPSTRA; PERSONS, 2007). *P. rubrolineata*, que fixa a ooteca no abrigo construído na vegetação, foi observada capturando presas durante o cuidado com o ovissaco tanto no laboratório quanto no campo. Analisando o cladograma da figura 18, observa-se que nos dois caminhos que divergem de *P. mirabilis* o carregar nas quelíceras desaparece.

Pisaura mirabilis constrói um abrigo utilizando fios de seda no período de cuidado do ovissaco (AUSTAD; THORNHILL, 1986). *P. rubrolineata* também apresenta um refúgio em forma de tenda sob o qual ela fixa a ooteca. Embora seja conhecido que representantes da família Lycosidae caminham livremente pelo ambiente carregando a ooteca presas nas fiandeiras, no laboratório a espécie *L. erythrognata* reuniu algumas folhas em um dos cantos do terrário formando uma espécie de abrigo. Embora não exista informação sobre a construção de refúgio para *Trechalea*, Kaihotsu (1988) descreve o comportamento de cuidado parental da aranha *Shinobius orientalis* (Trechaleidae), no qual a fêmea, após caminhar no ambiente por 2 dias, constrói uma teia irregular em forma de tenda, permanecendo nela por 26-27 dias com a ooteca presa nas fiandeiras. Nada se sabe sobre a construção de refúgio em *A. bogotensis*, porém, a fêmea envolve seus ovos com uma grossa camada de seda hidrofóbica

indicando que ela não abandona os hábitos de ficar próximo aos corpos d'água durante o cuidado materno.

Segundo Carico (1993) as fêmeas de *Trechalea sp* não auxiliam os seus filhotes no momento da eclosão da ooteca (caráter 3) ao contrário do observado em *P. rubrolineata*, *P. mirabilis* e Lycosidae. A forma da ooteca pode ter contribuído para o desaparecimento do comportamento de abrir o ovissaco. A medida que os filhotes de *Trechalea* se desenvolvem e aumentam de tamanho a sutura da ooteca se rompe formando uma abertura por onde os filhotes saem (CARICO, 1993). *L. erythrognatha* parece ter um investimento em seda maior do que as fêmeas de *P. rubrolineata* e também os filhotes não conseguem abandonar a ooteca na ausência da mãe. Este maior investimento pode estar relacionado com o fato dessas aranhas carregarem a ooteca nas fiandeiras e portanto, confere maior proteção aos ovos. Com base nesta hipótese pode-se discutir novamente a importância da forma da ooteca de *Trechalea* no desaparecimento do comportamento de abrir a ooteca. Os filhotes de *P. rubrolineata* são capazes de abandonar a ooteca mesmo na ausência da mãe mostrando que a parede da ooteca é fina o suficiente para que os filhotes possam abrir buracos para sair, como descrito para *P. viridans* (RANDALL, 1977; WHITCOMB, 1962) ou algo semelhante a *Trechalea* (ruptura da sutura) acontece.

A. bogotensis abandona os filhotes e tão logo eles saem da ooteca, a proteção dos filhotes fica em cargo da teia formada por fios irregulares que a fêmea constrói antes da eclosão do ovissaco. Esta estrutura é tratada na literatura como uma teia berçário (do inglês “nursery web”) e foi considerada por Sierwald (1990) como sinapomorfia da família Pisauridae. Esta, aqui representada pela espécie *P. mirabilis*, além de construir a teia berçário a fêmea permanece na guarda dos filhotes até que estes se dispersem pelo ambiente. O mesmo é observado em *P. rubrolineata* e *Senoculus*. O clado formado por Lycosidae e *Trechalea* carrega os filhotes após a eclosão da ooteca; o mapeamento do caráter 4 na filogenia mostra uma ambiguidade na base do clado, uma vez que *Trechalea* carrega os filhotes sobre a ooteca e Lycosidae sobre o abdome da mãe. Considerando o fato de que as fêmeas adultas de lycosídeos possuem no abdome pêlos especializados para o transporte dos filhotes (ROVNER; HIGASHI; FOELIX, 1973) parece sensato pensar que o comportamento presente na base do clado seja o de carregar a prole sobre a ooteca vazia e que o aparecimento desses pelos especiais permitiram o surgimento do comportamento de carregar no abdome. Segundo

Carico (1993) a fêmea pode eventualmente carregar alguns filhotes no abdome, mas isso só acontece quando o número de filhotes é grande e não existe espaço suficiente para todos sobre a ooteca.

Diversos autores consideram o comportamento de cuidado com os filhotes de *Senoculus* sp semelhante ao exibido pelas aranhas da família Lycosidae, ou seja, as fêmeas carregam os filhotes no abdome até a dispersão (CHICKERING, 1941, DAVILA 2003, SANTOS 2007). O comportamento da espécie de *Senoculus* sp observada no presente trabalho é diferente do descrito na literatura e neste caso é compartilhado por *P. rubrolineata* e *P. mirabilis* podendo ser considerado basal para a super família. Já nas análises filogenéticas feitas por Davila (2003) e Santos (2007) este comportamento apresenta-se como uma homoplasia entre Senoculidae e Lycosidae.

3.4.1 A teia berçário

Entende-se por teia berçário, uma estrutura formada de fios de seda dispostos de maneira irregular que é construída pela fêmea durante o período de cuidado parental. Após a eclosão da ooteca, os filhotes vão ocupar esses fios enquanto a mãe permanece na periferia da teia (MERRETT 1988, SIERWALD, 1988, 1990, 1997, PRESTON-MAFHAM, 1993, FOELIX 1996).

Sierwald (1990) considera a construção da teia berçário como sinapomorfia da família Pisauridae, uma vez que não existem caracteres morfológicos que definam o grupo. Porém este comportamento tem sido atribuído a diversas espécies de outras famílias [*A. bogotensis* (MERRETT, 1988; HÖFER E BRESOVIT, 2000), *P. viridans* (WHITCOMB, 1962), *Shinobius orientalis* (KAIHOTSU, 1988)] e codificado de maneiras diferentes em trabalhos de reconstrução filogenética (GRISWOLD, 1993, DAVILA, 2003, SANTOS, 2007). Nestes trabalhos, ora o comportamento é tratado como um caráter isolado (GRISWOLD, 1993, caráter 67), ora ele é um dos estados de um caráter (DAVILA, 2003, estado 1 do caráter 145).

Santos (2007) codifica o comportamento de construir a teia berçário para o cuidado com os filhotes no caráter “modo de cuidado com os filhotes”, estado “em uma estrutura de teia” (caráter 61). Com essas codificações, comportamentos que podem ser completamente diferentes acabam sendo considerados homólogos, como por exemplo, o que acontece em *Peucetia*, que cuida dos filhotes no refúgio que a fêmea construiu antes da confecção da

ooteca e *Pisaura*, que constrói a teia berçário momentos antes da eclosão do ovissaco. Embora os filhotes de *Peucetia* permaneçam em uma estrutura de teia durante o período de cuidado parental, esses fios são construídos parte por eles próprios e parte são do refúgio construído pela fêmea. Já em *Pisaura*, toda a estrutura é construída pela fêmea e parece muito mais complexa do que a “teia berçário” atribuída a *Peucetia*. Tanto a estrutura quanto o momento de sua construção parecem ser diferentes nos dois casos e não podem ser consideradas homologas.

Tendo em vista que os relatos sobre as teias berçário da literatura são muitas vezes baseados em observações superficiais, nas quais não se tem informação sobre a construção de tal estrutura, não se pode ter certeza que seja resultante de um investimento materno (como exemplo ver Carico 1976). Em *Phoneutria nigriventer*, uma espécie do grupo Ctenoidea, após a eclosão da ooteca, os filhotes permanecem agregados junto da mãe em uma teia que eles mesmo construíram (LUCAS, 1969). Muito provavelmente essa estrutura se forma por consequência da locomoção de uma quantidade grande de filhotes. Este investimento foi feito pelos filhotes e, portanto, não pode ser considerado como uma forma de cuidado materno.

Santos (2007) discute a dificuldade na delimitação deste caráter devido a confusão gerada na literatura. Afinal, a maioria dos registros são superficiais e com descrições generalizadas. Outras são feitas a partir de descrições de coleta que acompanham material armazenado em coleções (exemplo em Carico, 1972).

Na presente análise, inicialmente a teia berçário foi codificada como um caráter, utilizando como critério o momento de construção desta estrutura (caráter 5. Construção de refúgio especial para os filhotes (teia berçário) Estados: (0) Ausente, (1) Presente; porém, quando este foi incluído na matriz de Santos (2007) para a análise filogenética, a topologia da árvore de consenso estrito se alterou para a super família Lycosoidea apresentando uma politomia em *Trechalea*, *Aglaoctenus*, *Peucetia/Senoculus* e *Pisauridae* (ver árvore no Apêndice B). Tendo em vista a complexidade deste comportamento e a falta de informações mais detalhadas, optou-se por não incluir o caráter na análise. Por conta das descrições superficiais do comportamento e da estrutura encontradas na literatura, não se pode ter certeza de que a teia berçário é homologa entre esses grupos e se faz necessário observar os detalhes do comportamento para definir esses caracteres com maior precisão.

3.4.2 Caracteres comportamentais em estudos de filogenia

Como discutido acima, categorias do comportamento de cuidado parental destas aranhas têm sido usadas como caracteres em alguns estudos de reconstrução filogenética. Analisando essa literatura é fácil constatar incongruências entre os trabalhos. Por esse motivo, os caracteres comportamentais devem ser delimitados com atenção especial e a maior quantidade possível de detalhe deve ser considerado. Wenzel (1992) discute a aplicação dos critérios de homologia propostos por Remane¹³ (1952, apud WENZEL 1992) na delimitação de caracteres baseados no comportamento.

Embora o uso de caracteres comportamentais em estudos filogenéticos tenha sido alvo de críticas por serem transitórios e com grande variação (ATZ, 1970), diversos estudos mostram que o comportamento é uma boa fonte de caracteres para este tipo de estudo (CODDINGTON, 1990; HUFFENBAECHER, 2009; JAPYASSÚ; MACAGNAN; KNYSAK, 2003; NOLL 2002).

Dentre as variadas formas de cuidado parental encontradas no grupo das aranhas, a construção da ooteca se mostra como um comportamento altamente estereotipado e que pode ser considerado como fonte de bons caracteres para estudos filogenéticos (Japyassu et al., 2003). Os caracteres comportamentais da presente análise se apresentam como uma nova proposta para serem utilizados tanto para o estudo da evolução do comportamento em si quanto para análises de reconstrução filogenética, uma vez que são conservativos e com baixo nível de homoplasia.

3.5 Conclusão

O comportamento de cuidado materno tem se mostrado importante para os estudos filogenéticos do grupo Lycosoidea e os caracteres aqui delimitados são conservativos e adequados para tais estudos. Destaca-se, neste sentido, a importância da observação detalhada do comportamento no momento da delimitação dos caracteres que serão utilizados nas análises filogenéticas.

A análise dos caracteres 2, 3 e 4 mostraram que essas características do comportamento de cuidado materno de *P. rubrolineata* tem origem na base do clado que define o grupo

13 REMANE, A., Die Grundlagen des Natürlichen Systems der Vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig: Geest und Portig K. G 1952

Lycosoidea. Embora os resultados aqui apresentados não sejam conclusivos sobre a existência de um canal de transmissão de informação não genética no cuidado parental das espécies de aranhas da super família Lycosoidea, este estudo traz novas análises para que o fenômeno possa ser investigado não só em *P. rubrolineata*, mas também em outros táxons, uma vez que a análise mostra que tais comportamentos possuem uma origem evolutiva comum.

Considerações Finais

Embora observe-se diferenças quando o cuidado materno é analisado em detalhe, as espécies da super família Lycosoidea apresentam um padrão geral, que é compartilhado por todo o grupo (o cuidado da ooteca e dos filhotes até a dispersão). Desta forma, a fêmea sempre está presente durante o desenvolvimento inicial dos filhotes e pode de alguma maneira influenciar seus comportamentos. A estampagem é um processo de aprendizado que acontece no início do desenvolvimento dos animais, período este que na maioria dos casos coincide com o período de cuidado parental. O histórico dos estudos sobre estampagem mostram a importância do contexto social neste tipo de aprendizado. Como já mencionado no capítulo 2, no carrapato predador *P. persimilis*, a estampagem acontece em função da presença de coespecíficos, e tem claras conseqüências sociais (SCHAUSBERGER, 2005). Além disso, Punzo e Ludwig (2002) demonstraram que o cuidado materno na aranha *H. carolinensis* (Lycosidae) exerce grande influência na eficiência de captura de presas dos filhotes, além de acarretar um aumento na capacidade de aprendizado espacial. Filhotes que foram cuidados por suas mães apresentaram também diferenças significativas no desenvolvimento do sistema nervoso central.

Levando-se em consideração a influência do cuidado parental nas experiências iniciais dos animais, espera-se que mecanismos de estampagem sejam encontrados com maior frequência em organismos que possuam algum tipo de cuidado ou interação social ao longo do desenvolvimento.

Como grande parte dos eventos de estampagem acontecem no início do desenvolvimento dos animais, o cuidado parental pode ser um grande facilitador deste processo. Isto fica ainda mais evidente na medida em que sabemos que as interações sociais na fase inicial da vida são intensamente intermediadas pelos pais, onde atuam como facilitadores do processo de estampagem e podem, por exemplo, alterar a duração do período sensitivo (HESS, 1959).

A estampagem, quando em um contexto social (cuidado parental), pode ainda ser considerada um canal não genético de transmissão de informação entre gerações (JABLONKA; LAMB, 2005). Uma vez que a estampagem presente nas aranhas está

relacionada com estabelecimento de preferências alimentares, em espécies que exibem cuidados com a prole envolvendo provisionamento dos filhotes, as escolhas da mãe (presas capturadas) podem influenciar as preferências dos filhotes. Embora os filhotes de *P. rubrolineata* não sejam diretamente alimentados pela fêmea, a mãe pode alimentar-se durante o período de cuidado materno e os filhotes podem eventualmente mordiscar ou alimentar-se junto com a mãe (como observado no presente trabalho). Uma das hipóteses sobre a estampagem alimentar nas aranhas é de que os estímulos responsáveis pelo aprendizado sejam os odores das presas (PUNZO, 2002). Se isso for verdade, pode-se considerar que esses eventos de alimentação das mães durante o período de cuidado com os filhotes tenham efeito no processo de estampagem alimentar dos filhotes.

BIBLIOGRAFIA

AGNARSSON, I.; AVILÉS, L.; CODDINGTON, J. A.; MADDISON, W. P. Sociality in theridiid spiders: repeated origins of an evolutionary dead end. **Evolution** v. 60, n. 11, p. 2342-2351, 2006.

ALCOCK, J. **Animal Behavior: An Evolutionary Approach**. 5th ed., Sunderland, Massachusetts: Editora Sinauer Associates, Inc., 1993.

ARDIEL, E.L.; RANKIN, C.H. An elegant mind : Learning and memory in *Caenorhabditis elegans*. **Learning & Memory**, v. 17, n. 7, p. 191-201, 2010.

ATZ, J. W. The Application of the Idea of Homology to Behavior. In: ARONSON, L. R.; TOBACH, E.; LEHRMAN, D. S.; ROSENBLATT, J. S. (Ed.), **Development and Evolution of Behavior**. San Francisco, W. H. Freeman and Company. p. 53-74. 1970.

AUSTAD, S. N.; THORNHILL, R. Female reproductive variation in a nuptial-feeding spider, *Pisaura mirabilis*. **Bull. Br. Arachnol. Soc**, v. 7, p. 48-52, 1986.

AUSTIN, A. D. The function of spider egg sacs in relation to parasitoids and predators, with special reference to the Australian fauna. **Journal of Natural History**, v. 19, n. 2, p. 359-376, 1985.

AVITAL, E; JABLONKA, E. **Animal traditions: behavioural inheritance in evolution**. Cambridge: Cambridge University Press, 2000, 432 p.

AYRES, M.; AYRES, M. Jr.; AYRES, D. L.; SANTOS, A. A. **Bioestat 5.0** – Aplicações estatísticas nas áreas de ciências biológicas e médicas, Sociedade Civil Mamiruaá, MCT-CNPq, Belém, 2007.

BATESON P. Sexual imprinting and optimal outbreeding. **Nature** v. 273 p. 659-660, 1978.

BATESON, P. **What must be know in order to understand imprinting**. In: HEYES, C.;

HUBER, L. **Evolution of Cognition** – Cambridge: The MIT Press, 2000.

BERTI-FILHO, E.; RINALDI, I. M.; FREITAS, S. D. *Mantispa minuta* Fabricius (Neuroptera: Mantispidae) on Egg Sacs of the Orb-Weaver Spider *Parawixia bistrinata* (Araneidae) in Forests of *Eucalyptus grandis* in Brazil. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 37, n. 2, p. 159-160, 2002.

- BLANCHARD, A. J.; CAÑAMERO, L. From Imprinting to Adaptation: Building a History of Affective Interaction. **Proceedings of the Fifth International Workshop on Epigenetic Robotics: Modeling Cognitive Development in Robotic Systems** Lund University Cognitive Studies, p. 23-30, 2005
- BOLHUIS, J. J. Mechanisms of avian imprinting: A Review. **Biological Reviews**, v. 66, p. 303-345, 1991.
- BOLHUIS, J. J. The Development of Animal Behavior: From Lorenz to Neural Nets. **Naturwissenschaften** v. 86, p. 101–111, 1999.
- BOLHUIS, J. J.; BATESON, P. The importance of being first: a primacy effect in filial imprinting. **Animal Behaviour**, v. 40, p. 472-483, 1990.
- BRADY, A. R. The lynx spiders of North America, north of Mexico (Araneae: Oxyopidae). **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, v. 131, p. 429-518, 1964.
- BREED, M. D.; STILLER, T. M. Honey bee, *Apis mellifera*, nestmate discrimination: hydrocarbon effects and the evolutionary implications of comb choice. **Animal Behaviour**, v. 43, p. 875-883, 1992.
- BRUSHWEIN, J. R.; HOFFMAN, K. M.; CULIN, J. D. Spider taxa associated with *Mantispa viridis*. **Journal of Arachnology**, v. 20, p. 153-156, 1992.
- BURGHARD, G. M. Effects of early experience on food preference in chicks. **Psychonomics Science**, v. 14, p. 7-8, 1969.
- BURGHARDT, G. M.; HESS, E. H. Food Imprinting in the Snapping Turtle, *Chelydra serpentina*. **Science**, v. 151, p. 108–109, 1966.
- CARICO, J. E.. The nearctic spider genus *Pisaurina* (Pisauridae). **Psyche: A Journal of Entomology**, v. 79, p. 295-310, 1972.
- CARICO, J. E. The neartic species of the genus *Dolomedes* (Araneae: Pisauridae). **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, v. 177, n. 7, p. 435-488, 1973.
- CARICO, J. E.. The spider genus *Tinus* (Pisauridae). **Psyche: A Journal of Entomology**, v. 83, p. 63-78, 1976.
- CARICO, J. E. Revision of the genus *Trechalea* thorell (Araneae, Trechaleidae) with a review of the taxonomy of the Trechaleidae and Pisauridae of the western hemisphere. **The Journal of Arachnology**, v. 21, p. 226–25, 1993.

- CARICO, J. E.; ADIS, J.; PENNY, N. D. A new species of *Trechalea* (Pisauridae: Araneae) from Central Amazonian inundation forests and notes on its natural history and ecology. **Bulletin of the British Arachnological Society**, v. 6, n. 7, p. 289-294. 1985.
- CHELI, G.; ARMENDANO, A.; GONZÁLEZ, A. Feeding preferences of the spider *Misumenops pallidus* (Araneae: Thomisidae) on potential prey insects from alfalfa crops - **Revista de biología tropical**, v. 54, n. 2, p. 505, 2006.
- CHICKERING, A. M. The Senoculidae of Panama. **Papers of the Michigan Academy of Science, Arts, and Letters**, v. 26, p. 195-218, 1941.
- CLUTTON-BROCK, T. H. **The evolution of Parental Care** Princeton University Press, 1991.
- CODDINGTON, J. A.. Cladistics and Spider Classification: Araneomorph Phylogeny and the Monophyly of Orbweavers (Araneae: Araneomorphae; Orbiculariae). **Acta Zoologica Fennica**, v. 190, p.75-87. 1990.
- COLANCECCO, M.; RYPSTRA, A. L.; PERSONS, M. H.. Predation and foraging costs of carrying eggsacs of different mass in the wolf spider *Pardosa milvina*. **Behaviour**, v. 144, p. 1003-1018, 2007.
- CROSS, F. R.; JACKSON, R. R. From eight-legged automatons to thinking spiders. In: FUJITA, K.; ITAKURA, S. **Diversity of Cognition**. Kyoto: Kyoto University Press, 2006, cap. 9, p. 188-215.
- DARMAILLACQ, A. S.; CHICHERY, R.; DICKEL, L. Food imprinting, new evidence from the cuttlefish *Sepia officinalis*. **Biology Letters**, v. 2, p. 345-347, 2006.
- DAVILA, D. S. Higher-level relationships of the spider family Ctenidae (Araneae: Ctenoidea) – **Bulletin of American Museum of Natural History**, v. 274, p. 86, 2003.
- DEVAUD, J. M.; ACEBES, A.; RAMASWAMI, M.; FERRÚS, A. Structural and Functional Changes in the Olfactory Pathway of Adult *Drosophila* Take Place at a Critical Age. **Journal of Neurobiology**, v. 56, n. 1, p. 13-23, 2003.
- DRUKKER, B.A. et al. How predatory mites learn to cope with variability in volatile plant signals in the environment of their herbivorous prey. **Experimental and Applied Acarology**, v. 24, p. 881-895, 2000.
- EASON, R. R.; PECK, W. B.; WHITCOMB, W. H. Notes on Spider Parasites , including a Reference List. **Journal of Kansas Entomological Society**, v. 40, n. 3, p. 422-434 , 1967.
- EDWARDS, G. B.; JACKSON, R. R. Use of prey-specific predatory behaviour by North American jumping spiders (Araneae, Salticidae) of the genus *Phidippus*. **Journal of Zoology** v. 229, n. 4, p. 709–716, 1993.

EDWARDS, G. B.; JACKSON, R. R. The role of experience in the development of predatory behaviour in *Phidippus regius*, a jumping spider (Araneae, Salticidae) from Florida. **New Zealand Journal of Zoology** v. 21, n. 3, p. 269–277, 1994.

FINK, L. S. Costs and benefits of maternal behaviour in the green lynx spider (Oxyopidae, *Peucetia viridans*). **Animal Behaviour**, v. 34, p. 1051-1060, 1986.

FINK, L.S. Green lynx spider egg sacs: sources of mortality and the function of female guarding (Araneae, Oxyopidae). **Journal of Arachnology**, v.15, p. 231-239, 1987.

FOELIX, R. F. **Biology of Spiders**. Oxford: Oxford University Press, 1996.

GIVENS, R. Dimorphic foraging strategies of a salticid spider (*Phidippus audax*). **Ecology**, v. 59, n. 2, p. 309-321, 1978.

GOLOBOFF, P. **Nona (NO NAME)** Ver. 2 Published by the author, Tucumán, Argentina, 1999.

GRISWOLD, C. E. Investigations into the Phylogeny of the Lycosoid Spiders and their Kin (Arachnida: Araneae, Lycosoidea). **Smithsonian Institution Press**, v. 539, 1993.

GROSS, M. R. The evolution of parental care. **The Quarterly Review of Biology**, v. 80, n. 1, p.37-46, 2005.

GUITON, P. Socialisation and imprinting in brown leghorn chicks. **Animal Behaviour**, v. 7, p. 26-34, 1959.

GONZAGA, M. O.; SANTOS, A. J.; DUTRA, G. F. Web invasion and araneophagy in *Peucetia tranquillini* (araneae, oxyopidae). **The Journal of Arachnology** v. 26, p. 249-250, 1998.

HESS, E. H. Imprinting, an effect of early experience, imprinting determines later social behavior in animals. **Science**, v. 130, n. 3368, p. 133-141, 1959.

HESS E H – Imprinting and the “critical period” concept. **In: Roots of behaviour: genetics, instinct and socialization in animal behaviour**, BLISS, M. D. New York: Harper & Brothers Publishers, 1962, 339 p

HESS, E. H. Imprinting in birds, research has borne out the concept of imprinting as a type of learning different from association learning. **Science**, v. 146, p. 1128-1139, 1964.

HOGAN, J. A.; BOLHUIS, J. J. The development of behaviour: trends since Tinbergen(1963). **Animal Biology**, v. 55, n. 4, p. 371-398, 2005.

HÖFER, H; BRESOVIT A. D. A revision of the neotropical spider genus *Ancylometes* Bertkau (Araneae: Pisauridae). **Insect Systematics and Evolution**, v. 31, p. 323-360, 2000.

HÖFER H.; METZNER H. Ancylozetes: Arachnida, Araneae, Ctenidae, Worldwide database of giant fishing spiders. Disponível em: <<http://www.ancylozetes.com/>> Acesso em: junho de 2010

HOFFMAN, K. M.; BRUSHWEIN, J. R. Species of spider associated with the immature stage of *Mantispa pulchella*. **Journal of Arachnology**, v. 17, p. 7-14, 1989.

HUFFENBAECKER, C. **Evolução nos padrões de teias e análise comparativa do comportamento de autolimpeza em Mygalomorphae**. 2009, 102 f. Dissertação (Mestrado em Neurociências e Comportamento) – Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2009.

IMMELMANN, K. Ecological significance of imprinting and early learning. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 6, n. 1, p. 15-37, 1975.

IRWIN, D. E.; PRICE, T. Sexual imprinting, learning and speciation. **Heredity**, v. 82, p. 347-354, 1999.

JABLONKA E.; LAMB M. J. **Evolution in Four Dimensions: Genetic, Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life**. Cambridge: MIT Press. 2005

JACKSON, R.R. Prey preferences and visual discrimination ability of *Brettus*, *Cocalus* and *Cyrra*, araneophagic jumping spiders (Araneae: Salticidae) from Australia, Kenya and Sri Lanka **New Zealand Journal of Zoology**, v. 27, n. 1, p. 29–40, 2000.

JACKSON, R. R.; LI, D. One-encounter search-image formation by araneophagic spiders. **Animal cognition**, v. 7, n. 4, p. 247-54, 2004.

JACKSON, R. R.; NELSON, X. J.; SUNE, G. O. A spider that feeds indirectly on vertebrate blood by choosing female mosquitoes as prey. **PNAS**, v. 102, n. 42, p. 15155-15160, 2005.

JACOBUCCI, G. B.; MEDEIROS, L.; VASCONCELLOS-NETO, J.; ROMERO, G. Q.. Habitat selection and potential antiherbivore effects of *Peucetia flava* (Oxyopidae) on *Solanum thomasiifolium* (Solanaceae). **The Journal of Arachnology**, v. 37, p. 365-367, 2009.

JAPYASSÚ, H. F.; MACAGNAN, C. R.; KNYSAK, I. Eggsac Recognition in *Loxosceles gaucho* (Araneae, Sicariidae) and the Evolution of Maternal Care in Spiders. **Journal of Arachnology**, v. 31, n. 1, p. 90-104, 2003.

JOHNSON, M. H.; BOLHUIS, J. J.; HORN, G. Interaction between acquired preferences and developing predispositions during imprinting. **Animal Behaviour**, v. 33, p. 1000-1006, 1985.

KAIHOTSU, K.. On the Life History of *Cyspius orientalis* Yaginuma (Araneae: Pisauridae). **Acta Arachnologica**, v. 37, p. 13-22, 1988.

KANDEL, E. R. **Princípios da Neurociência**. Barueri: Manole, 2003.

KILLEBREW, D.W. Mantispa in a *Peucetia* egg case. **The Journal of Arachnology**, v. 10, p. 281-282, 1982.

KIM, K. W.; ROLAND, C.; HOREL, A. Functional Value of Matriphagy in the Spider *Amaurobius ferox*. **Ethology**, v. 106, p. 729-742, 2000.

LI, D. Prey preferences of *Phaeacius malayensis*, a spartaeine jumping spider (Araneae: Salticidae) from Singapore. **Canadian Journal of Zoology** v. 78, n. 12, p. 2218–2226, 2000.

LI, D.; JACKSON, R. R. A predator's preference for egg-carrying prey: a novel cost of parental care. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 55, n. 2, p. 129-136, 2003.

LI, D.; JACKSON, R. R. Prey specific capture behaviour and prey preference in myrmicophagic and araneophagic jumping spiders (Araneae: Salticidae). **Revue suisse de Zoologie**, v. hors série, p. 423-436. 1996.

LORENZ, K. The companion in the bird's world. **The Auk**, v. 54, n. 3, p. 245-273, 1937.

LORENZ, K – Companionship in bird life: fellow members of the species as releasers of social behavior. In: **Instinctive Behavior: the development of a modern concept**, SCHILLER C H; LASHLEY KS, New York: International Universities Press, 1964, part 2, cap1, p.83-129.

LORENZ K – **Os fundamentos da Etologia**. São Paulo: Editora UNESP, 1995.

LORENZ, K. **Here Am I – Where Are You? The behavior of the greylag goose**. New York: Harcourt Brace Jovanovich Publishers, 1991, 270p.

LUCAS, S. Aranhas da família Ctenidae, subfamília Phoneutrinae. IV Contribuição ao estudo da ooteca, dos ovos e a eclosão da aranha armadeira. **Memórias do Instituto Butantan**, v. 34, p. 37-41, 1969.

MERRETT, P. Notes on the biology of the neotropical pisaurid, *Ancylometes bogotensis* (Keyserling) (Araneae: Pisauridae). **Bull. Br. Arachnol. Soc.**, v. 7, n. 7, p. 197-201, 1988.

Morais-Filho, J. C.; Romero, G. Q. Microhabitat use by *Peucetia flava* (Oxyopidae) on the glandular plant *Rhyncanthera dichotoma* (Melastomataceae). **Journal of Arachnology**, v. 36, n. 2, p. 374-378, 2008.

MORAIS-FILHO, J. C.; ROMERO, G. Q. Natural history of *Peucetia flava* (Araneae, Oxyopidae): seasonal density fluctuation, phenology and sex ratio on the glandular plant *Rhyncanthera dichotoma* (Melastomataceae). **Journal of Natural History**, v. 43, n. 11, p. 701-711, 2009.

- MORSE, D. H. Interactions between the Crab Spider *Misumena vatia* (Clerck) (Araneae) and Its Ichneumonid Egg Predator *Trychosis cyperia* Townes (Hymenoptera). **Journal of Arachnology**, v. 16, n. 1, p. 132-135, 1988.
- MORSE, D. H. Some determinants of dispersal by crab spiderlings. **Ecology**, v. 74, n. 2, p. 427-432, 1993.
- MORSE, D. H. The effect of experience on the hunting success of newly emerged spiderlings. **Animal Behaviour**, v. 60, p. 827-835, 2000.
- NENTWIG, W. Non-webbuilding spiders: prey specialists or generalists? **Oecologia**, v. 69, p. 571-576, 1986.
- NIXON, K. C. **WinClada ver. 1.00.08**, Published by the author, Ithaca, NY. 2002
- NOLL, F. B. Behavioral Phylogeny of Corbiculate Apidae (Hymenoptera; Apinae), with Special Reference to Social Behavior. **Cladistics**, v. 18, p. 137-153, 2002.
- NYFFELER M.; DEAN D. A.; STERLING W. L. Predation by green lynx spider, *Peucetia viridans* (Araneae: Oxyopidae), inhabiting cotton and woolly croton plants in East Texas. **Environmental Entomology**, v. 16, n. 2, p. 355-359, 1987.
- NYFFELER M.; DEAN D. A.; STERLING W. L. Diets, feeding specialization, and predatory role of two lynx spiders, *Oxyopes salticus* and *Peucetia viridans* (Araneae: Oxyopidae), in Texas cotton agroecosystem. **Environmental Entomology**, v. 21, n. 6, p. 1457-1465, 1992.
- PENNY, N. D.; COSTA, C.A. Manríspídeos do Brasil (Neuroptera: Mantispidae). **Acta Amazonica**, v. 13, n. 3-4, p. 601-687, 1983.
- PERSONS, M. H.; UETZ, G. W. Wolf spiders vary patch residence time in the presence of chemical cues from prey (Araneae, Lycosidae). **The Journal of Arachnology**, v. 24, p.76-79, 1996.
- PERSONS, M. H.; RYPSTRA, A. L. Preference for chemical cues associated with recent prey in the wolf spider *Hogna helluo* (Araneae: Lycosidae). **Ethology**, v. 106, p. 27-35, 2000.
- PLATNICK, N. I. The world spider catalog, version 7.5. American Museum of Natural History, Disponível em: <<http://research.amnh.org/entomology/spiders/catalog/index.html>> Acesso em: Maio de 2010.
- PRESTON-MAFHAM, R. **The Encyclopedia of Land Invertebrate Behaviour**. Cambridge: MIT Press, 1993
- PUNZO, F. Leg autotomy and avoidance behavior in response to a predator in the wolf spider – **The Journal of Arachnology**, v. 25, p. 202-205, 1997.

- PUNZO, F. Food imprinting and subsequent prey preference in the lynx spider, *Oxyopes salticus* (Araneae: Oxyopidae). **Behavioural Processes**, v. 58, p. 177–181, 2002.
- PUNZO, F. Early experience and prey preference in the lynx spider, *Oxyopes salticus* Hentz (Araneae: Oxyopidae). **Journal of the New York Entomological Society**, v. 110, n. 2, p. 255–259, 2002.
- PUNZO, F.; KUKOYI, O. The effects of prey chemical cues on patch residence time in the wolf spider *Trochosa parthenus* (Lycosidae) and the lynx spider *Oxyopes salticus* (Oxyopidae). **Bulletin of The British Arachnological Society**, v. 10, n. 9, p. 323-326, 1997.
- PYKE, G. H. Optimal foraging theory: a critical review. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 15, n. 1, p. 523–575, 1984.
- RANDALL, J. Prey records of the green lynx spider, *Peucetia viridans* (Hentz) (Araneae, Oxyopidae). **Journal of Arachnology**, v. 10, n. 1, p. 19–22, 1982.
- RANDALL, J. New observations of maternal care exhibited by the green lynx spider, *Peucetia viridans* Hentz (araneida: oxyopidae). **Psyche**, v. 84, p. 286-291, 1977.
- REDBORG, K. E. Biology of the Mantispidae. **Annual Review of Entomology**, v. 43, p. 175-194, 1998.
- REMY, J. J.; HOBERT, O. Neuroscience: An interneuronal chemoreceptor required for olfactory imprinting in *C. elegans*. **Science**, v. 309, n. 5735, p. 787-790, 2005.
- ROBINSON, M. H.; LUBIN, Y. D. Specialists and generalists: the ecology and behavior of some web-building spiders from papua new guinea: IL *Psechrus argentatus* and *Fecenia* sp. (Araneae: Psechridae). **Pacific Insects**, v. 21, n. 2-3, p. 133-164, 1979.
- ROMERO, G. Q.; SOUZA, J. C.; VASCONCELLOS-NETO, J. Anti-Herbivore Protection By Mutualistic Spiders and the Role of Plant Glandular Trichomes. **Ecology**, v. 89, n. 11, p. 3105-3115, 2008.
- ROVNER, J. S.; HIGASHII, G. A.; FOELIX, R. F. Maternal Behavior in Wolf Spiders: The Role of Abdominal Hairs. **Science**, v. 182, n. 4117 p. 1153, 1973.
- SANTOS, A. J. A phylogenetic analysis of the nursery-web spider family Pisauridae, with emphasis on the genera *Architis* and *Staberius* (Araneae: Lycosoidea). **Zoologica Scripta**, v. 36, n. 5, p. 489-507, 2007.
- SANTOS, A. J.; BRESOVIT, A. D. A revision of the South American spider genus *Aglaoctenus* Tullgren, 1905 (Araneae, Lycosidae, Sosippinae). **Andrias**, v. 15, p. 75-90, 2001.

SANTOS, A. J.; BRESCOVIT, A. D. A revision of the Neotropical species of the lynx spider genus *Peucetia* Thorell 1869 (Araneae: Oxyopidae). **Insect Systematics & Evolution**, v. 34, n. 1, p.95-116, 2003.

SCHAUSBERGER, P. The predatory mite *Phytoseiulus persimilis* manipulates imprinting among offspring through egg placement. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, V. 58, p. 53–59, 2005.

SCHAUSBERGER, P.; WALZER, A.; HOFFMANN, D.; RAHMANI, H. Food imprinting revisited: early learning in foraging predatory mites. **Behaviour**, v. 147, p. 883-897, 2010.

SIEGEL S.; CASTELLAN N. J. **Estatística não-paramétrica para ciências do comportamento**. 2ª ed Artmed Bookman, 2006.

SIERWALD, P. Notes on the Behavior of *Thalassius spinosissimus* (Arachnida). **Psyche: A Journal of Entomology**, v. 95, p. 243-252, 1988.

SIERWALD P. Morphology and homologous features in the male palpal organ in Pisauridae and other spider families, with notes on the taxonomy of Pisauridae. **Nemouria**, v. 35, p. 1-59, 1990.

SIERWALD, P. Phylogenetic analysis of Pisaurine nursery web spiders, with revisions of *Tetragonophthalma* and *Perenethis* (Araneae, Lycosoidea, Pisauridae). **Journal of Arachnology**, v. 25, p. 361-407, 1997

SLUCKIN, W. **Estampagem e aprendizagem inicial**. São Paulo: Editora Perspectiva S.A., 1972, 169p.

SOKAL, R. R.; ROHLF, F. J. **Biometry: The preinciples and practice of statistics in biological research**. New York: WH Freeman, 1995.

SORDI, S. J.. **Ecologia de Populações da aranha *Porrmosa lagostis* (Lycosidae) nas reservas Mata de Santa Genebra, Campinas (SP) e Serra do Japi, Jundiá (SP)**. 1996, 108 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas – Ecologia) – Instituto de Biologia, Universidade de Campinas, Campinas, 1995

SOUZA; LORENZI **Botânica sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Fanerógamas nativas e exóticas no Brasil**. 2. ed. Nova Odessa: Imprensa, 2008, 703 p.

SUGIURA, S.; YAMAZAKI, K. Consequences of scavenging behaviour in a plant bug associated with a glandular plant. **Biological Journal of the Linnean Society** v. 88, p. 593–602, 2006.

THORPE, W. H. – **Some problems of animal learning** – Proceedings of Linnean Society of London, Vol. 156, p. 70-83, 1944.

TURNER, M. Diet and feeding phenology of the Green Lynx Spider, *Peucetia viridans* (Araneae : Oxyopidae). **Journal of Arachnology**. v. 7, p. 149-154, 1979.

van EMDEN, H.; STORECK, A. P.; DOULOUMPAKA, S.; ELEFThERIANOS, I.; POPPY, G. M.; POWELL, W. Plant chemistry and aphid parasitoids (Hymenoptera: Braconidae): Imprinting and memory. **European Journal of Entomology**, v. 105, n. 3, p. 477–483, 2008.

VALERIO, C. E. A Unique Case of Mutualism. **The American Naturalist**, v. 109, n. 966, p. 235-238, 1975.

VASCONCELLOS-NETO, J.; ROMERO, G. Q.; SANTOS, A. J.; DIPPENAAR-SCHOEMAN, A. S. Associations of spiders of the genus *Peucetia* (Oxyopidae) with plants bearing glandular hairs. **Biotropica**, v. 39 n. 2, p. 221–226, 2007.

VIEIRA C.; ROMERO G. Q. Maternal care in a neotropical jumping spider (Salticidae). **Journal of Zoology**, v. 276, n.3, p.237-241, 2008.

VOGELEI, A.; GREISSL, R. Survival strategies of the crab spider *Thomisus onustus* Walckenaer 1806 (Arachnida, Thomisidae) **Oecologia**, v. 80, p. 513-515, 1989.

WENZEL, J. W. Behavioral Homology and Phylogeny. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 23, n. 1, p. 361-381, 1992.

WHITCOMB, W. H. Egg sac construction and oviposition of the green lynx spider, *Peucetia viridans* (Oxyopidae). **The Southwestern Naturalist**, v. 7, n.3-4, p. 198-201, 1962.

WHITCOMB, W. H.; HITE, M.; EASON, R. Life history of the green lynx spider, *Peucetia viridans* (Araneidae: Oxyopidae), **Journal of Kansas Entomological Society**, v. 39, n. 2, p. 259-267, 1966.

Apêndice A

As tabelas deste apêndice mostram informações complementares dos experimentos apresentados no capítulo 2 desta dissertação.

Experimento 1 – Dados complementares

G1 (1ª alim. GRILO)			M2 (1ª alim. MOSCA)			GM3 (1ª alimentação GRILO/MOSCA)		
N=16			N=16			N=16		
indivíduo	1º teste	2º teste	indivíduo	1º teste	2º teste	indivíduo	1º teste	2º teste
1	Grilo	Grilo	11	Grilo	Mosca	21	Mosca	•
2	Grilo	Grilo	12	Mosca	•	22	Mosca	•
3	•	†	13	Mosca	Mosca	23	Mosca	Grilo
4	Mosca	•	14	Grilo	Mosca	24	Grilo	•
5	•	†	15	Grilo	•	25	Mosca	•
6	Mosca	Grilo	16	Grilo	†	26	Grilo	Mosca
7	Grilo	Grilo	17	Mosca	Grilo	27	Mosca	Mosca
8	•	•	18	Mosca	Mosca	28	Grilo	Grilo
9	•	Grilo	19	•	†	29	Grilo	Grilo
10	Grilo	†	20	Grilo	Mosca	30	Grilo	Mosca
31	•	•	37	Grilo	†	43	Grilo	•
32	Mosca	Grilo	38	Grilo	Mosca	44	Mosca	•
33	Mosca	Grilo	39	Grilo	•	45	Mosca	•
34	Grilo	•	40	Mosca	Mosca	46	•	Mosca
35	Grilo	Mosca	41	•	•	47	•	•
36	•	†	42	•	Mosca	48	Mosca	Mosca

† indica o animal que morreu ao longo do experimento.

Experimento 2 – Dados complementares

G1 (1ª alim. GRILO – 1 presa – idade 5 dias – alim. 5 dias)				
N=14				
indivíduo	1º teste	tempo (min)	2º teste	tempo (min)
2	∅	∅	Grilo	65
8	Grilo	5	Grilo	9
10	∅	∅	Grilo	205

M2 (1ª alim. MOSCA – 1 presa – idade 5 dias – alim. 5 dias)				
N=14				
indivíduo	1º teste	tempo (min)	2º teste	tempo (min)
1	Mosca	480	∅	∅
2	∅	∅	Grilo	235
6	∅	∅	Mosca	105
10	∅	∅	Grilo	235
11	∅	∅	Mosca	65
13	∅	∅	Mosca	37

G3 (1ª alim. GRILO – 1 presa – idade 15 dias – alim. 5 dias)				
N=11				
indivíduo	1º teste	tempo (min)	2º teste	tempo (min)
1	Mosca	3	∅	∅
3	Mosca	386	∅	∅
6	∅	∅	Grilo	98
7	Grilo	387	∅	∅
8	Mosca	398	Grilo	60
9	∅	∅	Mosca	180

M4 (1ª alim. MOSCA – 1 presa – idade 15 dias – alim. 5 dias)				
N=13				
indivíduo	1º teste	tempo (min)	2º teste	tempo (min)
1	Mosca	7	Mosca	210
2	Grilo	387	Grilo	75
3	Grilo	4	Mosca	75
6	∅	∅	Grilo	24
9	Mosca	24	Grilo	2
11	Mosca	7	Mosca	10

continuação...

G5 (1ªalim. GRILO – 1 presa – idade 5 dias – alim. 10 dias)				
N=14				
indivíduo	1º teste	tempo (min)	2º teste	tempo (min)
1	Grilo	1	Ø	Ø
2	Mosca	263	Mosca	Ø
3	Grilo	3	Grilo	14
4	Mosca	30	Mosca	6
5	Grilo	300	Ø	Ø
6	Mosca	8	Ø	Ø
7	Grilo	95	Ø	Ø
8	Grilo	30	Ø	Ø
9	Grilo	2,5	Ø	Ø
10	Grilo	8	Grilo	120
11	Mosca	4	Mosca	120
12	Mosca	3	Grilo	15
13	Mosca	3	Ø	Ø
14	Grilo	4	Mosca	1

M6 (1ªalim. MOSCA – 1 presa – idade 5 dias – alim. 10 dias)				
N=14				
indivíduo	1º teste	tempo (min)	2º teste	tempo (min)
1	Mosca	6	Ø	Ø
2	Grilo	30	Ø	Ø
3	Mosca	285	Grilo	10
4	Grilo	6	Mosca	10
5	Mosca	150	Mosca	70
7	Grilo	30	Ø	Ø
8	Grilo	30	Ø	Ø
9	Ø	Ø	Mosca	167
10	Grilo	6	Grilo	1
11	Mosca	30	Grilo	3
12	Ø	Ø	Grilo	70
13	Grilo	6	Grilo	23
14	Mosca	6	Ø	Ø

G7 (1ªalim. GRILO – 1 presa – idade 15 dias – alim. 10 dias)				
N=14				
indivíduo	1º teste	tempo (min)	2º teste	tempo (min)
1	Grilo	1	Grilo	1
2	Mosca	17	Ø	Ø
3	Mosca	73	Grilo	9
4	Grilo	11	Ø	Ø
5	Mosca	8	Ø	Ø
7	Mosca	1	Ø	Ø
8	Grilo	166	Mosca	317
10	Mosca	73	Ø	Ø
11	Mosca	1	Ø	Ø

M8 (1ªalim. MOSCA – 1 presa – idade 15 dias – alim. 10 dias)				
N=14				
indivíduo	1º teste	tempo (min)	2º teste	tempo (min)
1	Grilo	2	Grilo	1
2	Mosca	1	Grilo	230
3	Grilo	138	Ø	Ø
4	Mosca	74	Ø	Ø
5	Grilo	76	Ø	Ø
6	Grilo	12	Grilo	160
7	Grilo	70	Grilo	60
8	Grilo	1	Grilo	45
9	Grilo	19	Ø	Ø

G9 (1ªalim. GRILO – 2 presa – idade 15 dias – alim. 5 dias)				
N=10				
indivíduo	1º teste	tempo (min)	2º teste	tempo (min)
7	Ø	Ø	Mosca	79

M10 (1ªalim. MOSCA – 2 presa – idade 15 dias – alim. 5 dias)				
N=11				
indivíduo	1º teste	tempo (min)	2º teste	tempo (min)
1	Ø	Ø	Grilo	30
5	Ø	Ø	Grilo	263
8	Ø	Ø	Grilo	330

G11 (1ªalim. GRILO – 2 presa – idade 15 dias – alim. 10 dias)				
N=12				
indivíduo	1º teste	tempo (min)	2º teste	tempo (min)
1	Grilo	5	Mosca	320
2	Ø	Ø	Grilo	14
4	Mosca	120	Grilo	70
5	Grilo	93	Ø	Ø
6	Grilo	30	Grilo	4
9	Mosca	78	Ø	Ø
10	Mosca	450	Mosca	69
11	Ø	Ø	Grilo	1
12	Grilo	330	Mosca	388

M12 (1ªalim. MOSCA – 2 presa – idade 15 dias – alim. 10 dias)				
N=11				
indivíduo	1º teste	tempo (min)	2º teste	tempo (min)
3	Grilo	80	Grilo	120
4	Ø	Ø	Mosca	120
6	Mosca	375	Ø	Ø
7	Grilo	50	Grilo	14
10	Grilo	50	Grilo	14
11	Grilo	5	Ø	Ø

G13 (1ªalim. GRILO – 2 presa – idade 5 dias – alim. 5 dias)				
N=9				
indivíduo	1º teste	tempo (min)	2º teste	tempo (min)
1	Mosca	7	Mosca	36
2	Grilo	40	Ø	Ø
3	Ø	Ø	Mosca	34
4	Mosca	204	Mosca	7
5	Mosca	7	Mosca	480
6	Ø	Ø	Grilo	7
7	Ø	Ø	Grilo	2
8	Ø	Ø	Mosca	180
9	Grilo	8	Mosca	3

M14 (1ªalim. MOSCA – 2 presa – idade 5 dias – alim. 5 dias)				
N=10				
indivíduo	1º teste	tempo (min)	2º teste	tempo (min)
1	Ø	Ø	Grilo	28
2	Ø	Ø	Mosca	120
3	Mosca	380	Grilo	23
4	Ø	Ø	Mosca	180
5	Grilo	17	Mosca	23
6	Grilo	110	Mosca	2
7	Ø	Ø	Mosca	3
9	Mosca	160	Grilo	22
10	Ø	Ø	Mosca	80

Continuação...

G15 (1ªalim. GRILO – 2 presa – idade 5 dias – alim. 10 dias)					M16 (1ªalim. MOSCA – 2 presa – idade 5 dias – alim. 10 dias)				
N=12					N=10				
indivíduo	1º teste	tempo (min)	2º teste	tempo (min)	indivíduo	1º teste	tempo (min)	2º teste	tempo (min)
2	Ø	Ø	Mosca	140	1	Grilo	1	Mosca	298
3	Grilo	8	Ø	Ø	2	Grilo	2	mosca	9
4	grilo	8	Ø	Ø	3	Grilo	1	mosca	258
5	Ø	Ø	Mosca	120	4	Mosca	10	Ø	Ø
6	Mosca	257	Grilo	13	5	Grilo	1	Ø	Ø
8	mosca	257	Ø	Ø	6	Grilo	27	Ø	Ø
9	mosca	257	Mosca	180	7	Mosca	120	Ø	Ø
10	Ø	Ø	Mosca	300	8	Mosca	220	Grilo	258
11	mosca	54	Ø	Ø	9	Mosca	180	mosca	1
12	Ø	Ø	Mosca	13	10	Grilo	1	Ø	Ø

Experimento 3 – Dados complementares

1º Teste de Escolha

Grupo 1 (escassez de alimento)						
Ooteca	G1 (1ª alimentação Grilo)			M2 (1ª alimentação Mosca)		
	G	M	n	G	M	n
#10	4	9	19	1	13	19
#11	9	5	19	9	3	19
#12	10	5	21	6	4	18
#13 + #14	9	7	18	13	4	18
#15	11	6	20	7	7	20
#16	8	5	16	4	9	15
#17	11	2	15	8	5	15
#18	10	7	19	8	9	19
#19	7	1	9	5	4	12
Total	79	47	156	61	58	155

Grupo 2 (bem alimentado)						
Ooteca	G3 (1ª alimentação Grilo)			M4 (1ª alimentação Mosca)		
	G	M	n	G	M	n
#10	2	6	19	0	5	19
#11	2	0	19	0	2	19
#12	4	7	19	1	2	15
#13 + #14	3	6	20	1	8	17
#15	6	4	20	0	5	19
#16	0	3	12	1	2	15
#17	5	1	14	4	3	13
#18	6	5	19	2	4	19
#19	0	1	12	0	6	12
Total	28	33	154	9	37	148

Continuação...

2º Teste de Escolha

Grupo 1 (escassez de alimento)						
Ooteca	G1 (2ª alimentação Mosca)			M2 (2ª alimentação Grilo)		
	G	M	n	G	M	n
#10	8	3	15	10	3	17
#11	4	4	16	5	5	17
#12	6	0	15	3	1	12
#13 + #14	8	6	17	6	4	17
#15	9	5	20	8	10	20
#16	8	5	16	2	7	16
#17	1	4	14	1	6	12
#18	6	9	21	1	9	20
#19	7	1	9	2	3	11
Total	57	37	143	38	48	142

Grupo 2 (bem alimentado)						
Ooteca	G3 (2ª alimentação Mosca)			M4 (2ª alimentação Grilo)		
	G	M	n	G	M	n
#10	2	1	18	2	4	19
#11	0	0	18	0	1	21
#12	0	0	16	0	1	16
#13 + #14	3	5	20	2	11	17
#15	4	3	20	2	9	19
#16	3	9	14	4	6	15
#17	1	3	13	2	1	13
#18	2	13	22	3	11	23
#19	0	2	12	0	4	12
Total	15	36	153	15	48	155

Apêndice B

Este apêndice apresenta as árvores de consenso estrito resultantes das análises filogenéticas realizadas com os caracteres delimitados no capítulo 3 sobre o comportamento de cuidado materno de 7 espécies de aranhas da superfamília Lycosoidea e também a matriz de caracteres utilizada para essas análises.

Árvores de consenso estrito das análises filogenéticas realizadas no presente estudo

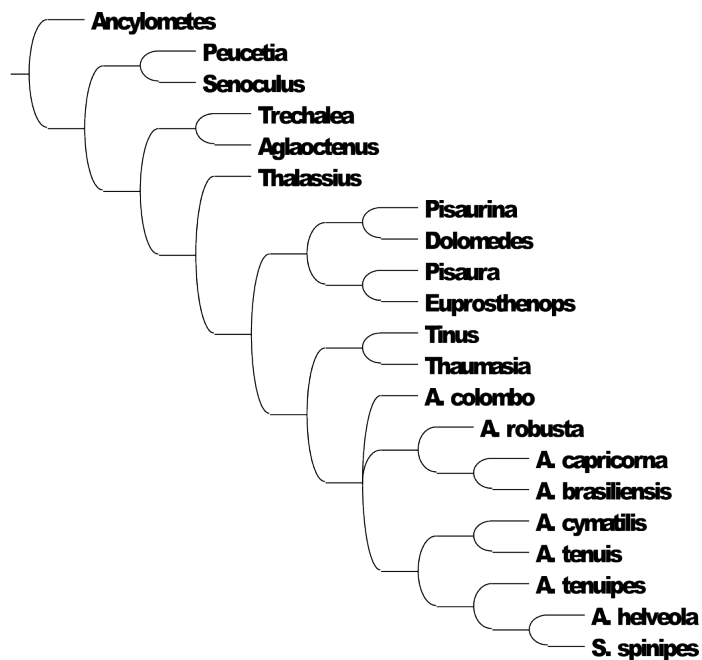


Figura 22 - Árvore de consenso estrito obtido através de uma busca heurística no programa Winclada/Nona seguindo os parâmetros apresentados no texto (capítulo 3) utilizando a matriz original de caracteres do trabalho de Santos (2007)

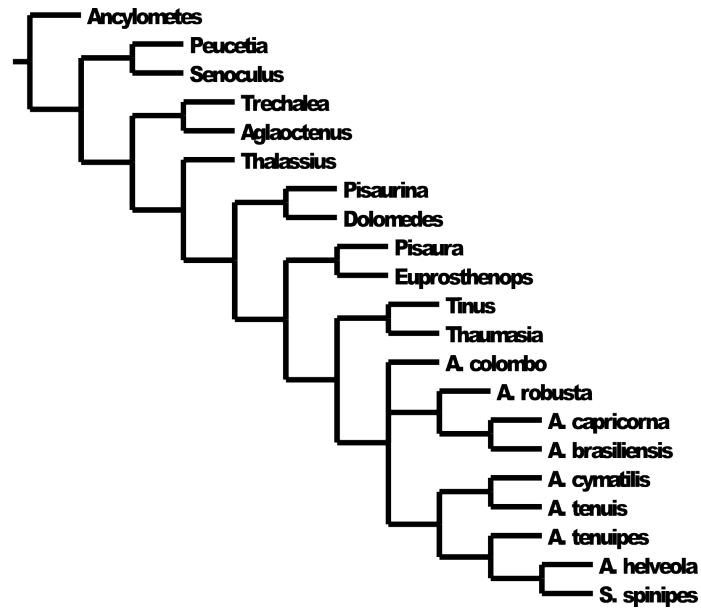


Figura 23 - Árvore de consenso estrito obtido através de uma busca heurística no programa Winclada/Nona seguindo os parâmetros apresentados no texto (capítulo 3) utilizando a matriz de Santos (2007) incluindo os 4 caracteres de cuidado materno delimitados na presente análise.

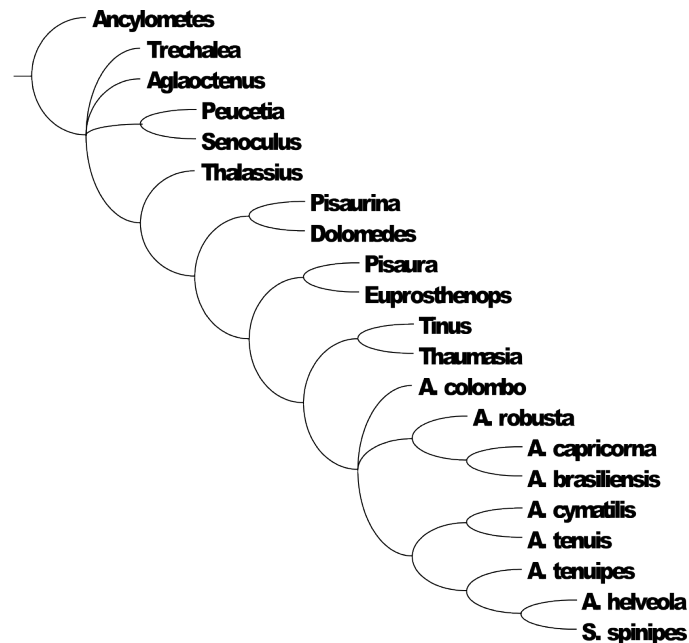


Figura 24 - Árvore de consenso estrito obtido através de uma busca heurística no programa Winclada/Nona seguindo os parâmetros apresentados no texto (capítulo 3) utilizando a matriz de Santos (2007) incluindo os 4 caracteres de cuidado materno delimitados na presente análise incluindo o caráter referente a construção da teia berçário (caráter 65)

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](#)