

MEMÓRIA E APRENDIZAGEM EM ARANHAS

CESAR ADES

*Depto. de Psicologia Experimental, Instituto de Psicologia,
Universidade de São Paulo. Av. Prof. Mello Moraes, 1721,
05508 - São Paulo, S.P.*

RESUMO

As aranhas, pouco estudadas do ponto de vista da memória e da aprendizagem, constituem contudo um modelo interessante para uma análise destes processos que parta do comportamento em contextos ecológicamente relevantes. Apresenta-se um levantamento de estudos representativos mostrando, em diversas espécies de aranhas, a existência de habituação e sensibilização na caça e na defesa; aperfeiçoamento de seqüências instintivas com o treino, aprendizagem na escolha ou rejeição de presas. Aborda-se mais em detalhe, como estudo de caso, a memória espacial em aranhas, que tem aspectos aparentemente análogos à memória operacional e à memória de referência de outros animais. Relata-se o resultado de uma série de observações novas sobre os fatores que, na orbitela *Argiope argentata*, atuam no retorno ao centro da teia: fio de caminhada, geometria da teia, memória de dicas cinestésicas (memória "idiotética") e de dicas gravitacionais. O estudo dos efeitos da experiência passada em aranhas, feito dentro das estratégias naturalística e de análise experimental, contribui para a compreensão da aprendizagem e da memória enquanto fenômenos adaptativos.

*Versão de uma palestra apresentada no IV Encontro de Etologia, São Paulo, 1986. O texto, com pequenas modificações será publicado nos Anais do Encontro. Os experimentos relatados contaram com o apoio do CNPq (30.5618/78) e da FINEP (43.86.0779.02).

ABSTRACT

Memory and learning in spiders

Spider learning and memory, which attract relatively little attention, are nonetheless interesting objects for an ecologically oriented analysis. A number of representative studies are reviewed showing, in several species of spiders, habituation and sensitization in predatory or defensive behavior; increased efficiency of species-specific sequences through training, the learning to choose or reject specific prey items. Spatial memory is taken more in detail, as a special case. It is suggested that spiders have memory processes analogous to the "working" and "reference" memory of mammals. A series of observations about the factors at work during return to the center of the web in a tropical orb weaver, Argiope argentata, is reported. This spider achieves its orientation through the use of the dragline, discrimination of thread patterns, kinesthetic and gravitational memory, as alternative or integrated strategies. The experimental and naturalistic analysis of past experience effects in spiders has implications for the understanding of learning and memory as adaptive phenomena.

Impressiona, nas aranhas, a diversidade dos modos de vida. Scaptocosa raptoria, uma tarântula frequente em nossos jardins, captura insetos que passem perto dela, ou a toquem, por um bote rápido acompanhado de flexão de patas e mordida (Ades, 1969); já a aranha "cuspeira" Scytodes longipes, quando detecta a presa, sobre ela projeta, por uma abertura da quelícera, uma substância viscosa que a prende ao substrato (Nentwig, 1985); Dinopis longipes estica os fios de uma rede que segura nas patas dianteiras para apanhar formigas (Robinson e Robinson, 1971), etc.

Não há como deixar de reconhecer nestes comportamentos, típicos da espécie, o controle por pré-programas de origem genética. O teste crucial, que consiste em criar os animais sem oportunidade para o desempenho de uma certa atividade, favorece, quando aplicado, a hipótese instintivista. Impedidas de caçar e alimentadas desde pequenas com uma dieta de drosófilas mortas, as aranhas de teia Argiope argentata e Argiope aemula reagem, no primeiro contato com gafanhotos e mariposas, com as respostas de sua espécie: lançam jatos de seda, de longe, sobre os gafanhotos e atacam as mariposas prendendo-as com as patas e dando-lhes uma picada demorada (Robinson e Robinson, 1976).

Mas as aranhas não são apenas animais de automatismos e de reações estereotipadas. Uma observação atenta revela efeitos de experiência passada que modulam o desempenho e o ajustam aos aspectos variáveis do ambiente. Quando caçam, constroem sua teia, se espaçam de outros indivíduos da mesma espécie, reagem a sinais de perigo, etc., as aranhas podem aproveitar informações anteriormente adquiridas, integrando-as às informações que colhem no contexto presente. Aprendizagem e memória são, em aranhas como em outros animais, parte de uma estratégia geral de adaptação.

Por que aprendizagem, por que memória? Se o ambiente fosse inteiramente previsível, se cada evento carregasse um significado constante, o mais eficiente seria, para um animal, reagir de forma fixa e também previsível, como simples máquina estímulo-e-resposta. Uma quase fixidez das condições ambientais pode ser a regra em certas condições, havendo, então, fixidez comportamental. Mas a variabilidade predomina em muitas outras, na distribuição pelo habitat, na presença ou ausência de predadores, nas características propícias para a construção de um ninho ou de uma teia, etc. A informação relevante não está, nestes casos, toda contida no ambiente imediato e o desempenho adaptativo depende, então, do uso da experiência passada. A formação de associações entre estímulos que ocorrem em momentos diferentes, a preservação na memória de informações passadas, representam uma maneira de o organismo aproveitar tanto quanto possível a regularidade presente no meio de um ambiente aparentemente aleatório.

Talvez por aparentarem ser animais de instinto, ou pela dificuldade de manipulação experimental, as aranhas não têm sido muito estudadas do ponto de vista da memória e da aprendizagem. Muitas delas, predadoras do tipo "sentar-e-esperar", passam boa parte do tempo imóveis: dir-se-á que só reagem, quando lhes faltam os comportamentos apetitivos que, em outras espécies, servem de base para o condicionamento.

Tilquin (1942), arguto observador de aranhas, relatou seu fracasso em treinar orbitelas: "Tentei, em vão, com Argiope bruennichi, associar minha chegada à queda de drosófilas numa região determinada da teia. Embora os experimentos, realizados com quarenta aranhas, tenham tomado cinco meses de sua vida livre, eu nunca pude notar a

mais leve antecipação: longe de se precipitar, quando eu chegava, à região da teia em que deveria ter-se acostumado a encontrar suas presas, a aranha permanecia imóvel no centro de sua teia" (p.6).

Os resultados negativos de Tilquin são instrutivos. Não significam que a aranha seja incapaz de aprender, mas sim que não se pode associar eventos quaisquer na experiência do animal, que é preciso, como primeira estratégia de estudo, rastrear a aprendizagem no contexto onde tem sentido, do ponto de vista das adaptações ecológicas. Se uma aranha não consegue ligar a chegada do cientista ao aparecimento de uma mosca num local de sua teia (uma sequência de eventos deveras artificial), talvez possa demonstrar possuir flexibilidade comportamental se testada em circunstâncias mais próximas das que costumam vigorar em seu habitat.

Apresentarei aqui estudos que sugerem haver, em vários contextos adaptativos, um aproveitamento da experiência passada: na resposta a estimulações repetitivas que sinalizam alimento ou perigo, na maneira de capturar insetos ou construir a teia e, especialmente, na orientação espacial.

Em sua maioria, estes estudos não aplicam, de forma sistemática, os procedimentos utilizados no laboratório de condicionamento inclusive com invertebrados (Woody, 1986). Nada impede que a aranha venha a constituir-se em "preparação" para a investigação de processos básicos da memória e aprendizagem. Por enquanto, as observações com aranhas cumprem a primeira, e essencial, tarefa de descrever as mudanças comportamentais no contexto das estratégias típicas da espécie, no contexto do ecologicamente relevante (Ades, 1983).

Aprender a não responder

Uma teia, presa à vegetação, sofre uma série de perturbações aleatórias, sopros vibrações, impactos, às quais a aranha aprende a não reagir. Em meu laboratório, as aranhas A. argentata recém-capturadas exibem uma resposta defensiva típica (deixar-se cair da teia, na ponta do fio de caminhada) a quase qualquer sacudida de suas caixas. Com o manejo repetido, desaparece a fuga. Diz-se que houve habituação. A habituação é uma aprendizagem simples, porém genuína; seus efeitos perduram, às vezes, de forma permanente, como os de ou-

tras aprendizagens.

A fim de seguir de maneira precisa o desenvolvimento da habituação, Szlep (1964) punha um diapasão de 256 ou 512 ciclos por segundos a vibrar num dos fios da teia de Uloborus sp. ou de Araneus sp. As aranhas reagiam como a um inseto, e, quando alcançavam o ponto estimulado, frequentemente eram vistas sacudindo os raios, em "busca". Com a repetição, a sequência de caça se tornava morosa, interrompia-se nos elos iniciais, até o momento em que a aranha não mais reagia. Se mudasse o local da vibração, a aranha habituada voltava a reagir, uma prova de que o simples cansaço muscular não estava envolvido no decréscimo de desempenho; se fosse interrompida a estimulação por um tempo, a aranha voltava a ser sensível a ela (recuperação espontânea). A Figura 1 mostra resultados semelhantes, obtidos com A. argentata.

Aranhas saltícidas, como Epiblemum scenicum, também apresentam habituação em suas sequências predatórias, quando atraídas sucessivas vezes para modelos de insetos (Drees, 1952, em Lahue, 1973). O curioso é que certos elos da sequência podem inibir-se antes dos outros: a aranha que parou de pular sobre o modelo de inseto (resposta terminal da sequência), ainda se orienta em direção a ele e o segue (respostas iniciais). Isso indica que os estímulos envolvidos na segunda etapa da sequência diferem dos envolvidos na primeira: a aranha talvez reaja, de início, a feições relativamente simples do estímulo, contrastes entre uma mancha e o fundo mais escuro: entende-se que esta reação tarde a habituar-se, uma vez que, num ambiente variável como é o da saltícida, existe a eventualidade de um estímulo positivo surgir após outros neutros ou negativos. Na segunda etapa, a discriminação do estímulo seria mais precisa e levaria a uma habituação específica.

A estimulação repetida também pode predispor a aranha a responder com maior intensidade, uma habituação às avessas! Este fenômeno, chamado sensibilização, costuma aparecer em respostas defensivas. A uma sacudida brusca de um dos raios de sua teia, A. argentata reage balançando-se e à teia, tão intensa e rapidamente que seu contorno perde em nitidez: talvez seja uma maneira de a aranha se tornar menos localizável ou de desnorrear o predador. Descobri que a duração do comportamento aumenta ao invés de diminuir, se reapresentado o es-

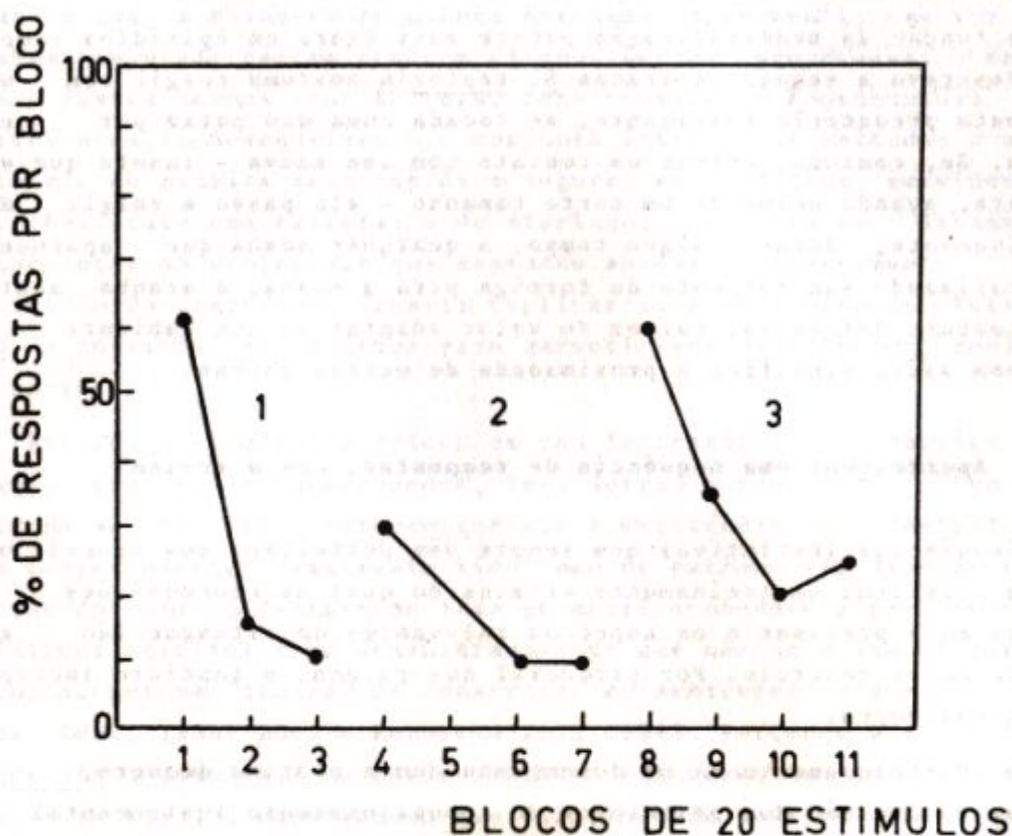


FIG. 1 - Frequência da resposta de orientação/locomoção de uma aranha *A. argentata* quando estimulada com um diapasão de 256 cps, colocado na teia, a intervalos de 30 segundos, próximo à extremidade distal da pata 1. (1) Decrêscimo inicial da frequência; (2) recuperação espontânea da resposta, após um intervalo de 10 minutos sem estimulação; (3) recuperação da resposta por mudança do ponto estimulado (diapasão colocado perto da pata 1 esquerda).

tímulo a intervalos. Qual seria o motivo ecológico desta intensificação? Será que a presença de um predador aumenta em probabilidade com a repetição de uma perturbação da teia? Não sabemos.

A função da sensibilização parece mais clara em episódios como o que descrevo a seguir. A aranha S. raptoria costuma reagir com uma resposta predatória fulminante, se tocada numa das patas por uma mosca. Se, contudo, entrar em contato com uma saúva - inseto que ela rejeita, quando acima de um certo tamanho - ela passa a reagir defensivamente, durante algum tempo, a qualquer mosca que aparecer. Generalizando sua resposta da formiga para a mosca, a aranha mantém uma postura defensiva, talvez de valor adaptativo num ambiente em que uma saúva significa a proximidade de outras saúvas.

Aperfeiçoar uma sequência de respostas, com o treino

Sequências instintivas nem sempre vêm perfeitas: sua própria execução constitui um treinamento através do qual as coordenações se tornam mais precisas e os aspectos relevantes da situação vão ganhando maior controle. Por paradoxal que pareça, o instinto incorpora aprendizagem.

O aperfeiçoamento de um desempenho com a prática decorre, em parte, da atuação dos princípios do condicionamento instrumental ou operante. Respostas seguidas de uma consequência positiva ou reforço aumentam em frequência, nas mesmas circunstâncias. O desempenho de tarefas complexas, como caçar ou construir a teia, é variável: através de "ensaios-e-erros" ou de variações sistemáticas do comportamento, vão sendo selecionadas e se tornando cada vez mais fortes, as respostas mais eficientes. Supõe-se que o animal tenha critérios para discriminar a consequência mais positiva da menos positiva e que disponha de mecanismos de memória para reter as alternativas comportamentais melhores.

Forster (1982) observou como filhotes de Trite auricoma (Salticidae) reagem à primeira presa de sua vida e às subsequentes. No primeiro contato com uma drosófila, 44% dos filhotes orientavam-se para a presa mas somente 5% a perseguiram: não havia pulos, nem capturas. Na segunda oportunidade, quase todas as aranhas se orientavam e metade exibiu perseguição e pulos, sendo completadas algumas cap-

turas. Mas a melhora era nítida depois da primeira captura: diminuía significativamente a taxa de orientações e pulos por captura até alcançar o grau ótimo da captura imediata. Escreve a autora: "Parece que os filhotes de aranha aprendem rapidamente; uma vez que tenham executado certos atos em circunstâncias apropriadas, o desempenho destes mesmos atos melhora, interconexões e coordenações com outros atos se desenvolvem e o conjunto inteiro das unidades é assim eliciado de maneira mais rápida e segura, em condições semelhantes" (p. 169). Cabe uma cautela: a de distinguir melhoras no desempenho decorrentes do treino das que dependem apenas do crescimento ou maturação do organismo. Caberia replicar as observações de Forster, com os controles necessários para garantir que os filhotes realmente aprendem.

Estudos preliminares feitos em meu laboratório, com Maurício M. Fraga, Jesus Landeira-Fernandez, Iara Borges e Francisco Dyonisio Cardoso Mendes (1986) parecem indicar a existência de flexibilidade num comportamento normalmente tido como de extrema rigidez: a construção da teia. A feitura da teia geométrica obedece a pré-programas genéticos estritos e há demonstrações de que não se deixa afetar, por exemplo, por um "treino" de construção em ambientes exíguos ou amplos (Ades, 1986; Ades e Rossetto Jr., 1984). Forçando a orbitela A. argentata a construir na horizontal (na natureza, sua teia é quase sempre vertical), constatamos que ela produzia teias de relativa irregularidade, mas que, com o construir repetido, estas teias se tornavam mais simétricas, com uma proporção menor de ângulos discrepantes, cada vez mais parecidas com as telas normais. Nossa hipótese é que, num contexto em que estímulos decorrentes da gravidade sofrem uma mudança drástica, por passagem de um espaço de construção vertical para um horizontal, a aranha aprende novas coordenações e tende a melhorar o produto final. Seria interessante verificar se, após longa permanência em suportes horizontais, A. argentata tem seu programa de construção perturbado ao voltar ao contexto vertical, que é a condição ecologicamente normal.

Aprender a escolher ou rejeitar uma presa

Turnbull (1960), registrando o tipo de presas que entravam na teia de Linyphia triangularis, notou que aranhas acostumadas a cap-

turar certas espécies, rejeitavam outras. Em outras épocas do ano, contudo, essas mesmas aranhas frequentemente passavam a rejeitar as presas anteriormente aceitas e a ingerir as que rejeitavam, uma indicação de que as preferências alimentares não são fixas e de que dependem de um ajustamento aprendido às características do habitat. Além disso, constatou Turnbull que os primeiros indivíduos da maioria das espécies de insetos a entrarem na teia não eram aceitos com tanta facilidade como os que nela percutiam mais tarde. A experiência que uma aranha tem com sua presa viesava-a a favor da mesma, um fenômeno que lembra a preferência de mamíferos por alimentos familiares e sua cautela (neofobia) em relação a alimentos novos.

Em situação de laboratório, Bays (1962) manipulou o paladar de moscas mortas oferecidas à aranha orbitela Araneus diadematus mergulhando algumas delas em água com açúcar e outras numa solução de quinino, substância bastante amarga. Usou uma vibração de 262 ciclos por segundos para atrair a aranha à mosca/doce e uma de 523 ciclos por segundos para atraí-la à mosca/amarga. Nota-se que a vibração desempenha o papel de um estímulo condicionado (CS) pareado com um estímulo incondicionado (US), o paladar da presa, num procedimento semelhante ao do condicionamento pavloviano ou respondente. Em experimentos pavlovianos, o CS costuma adquirir algumas das características eliciadoras do US. No começo, as aranhas picavam tanto a mosca/doce quanto a mosca/amarga; com o treino, passaram a sistematicamente lançar esta para fora da teia, sem sequer mordê-la. Quando se invertia os CSs (523 cps para a mosca/doce, 262 para a mosca/amarga) as aranhas rapidamente invertiam suas reações. Como teste conclusivo para uma hipótese de aprendizagem, Bays substituiu as moscas por contas de vidro: a conta de vidro sinalizada por um CS apetitivo era sempre mordida; a que era sinalizada por um CS aversivo sempre rejeitada.

Orientar-se de volta ao centro ou refúgio

O centro da teia é um referencial espacial básico para a aranha orbitela A. argentata. Para ele sempre volta a aranha após deslocamentos à periferia ou mesmo quando sai da teia durante episódios de fuga ou construção de ooteca. O centro talvez represente segurança; é certamente um ponto privilegiado para a captação de vibrações de

insetos enredados e para o início de ataques rápidos.

Minha curiosidade ficou despertada pela eficiência com a qual se efetua o retorno ao centro; em milhares de sequências predatórias, nunca vi A. argentata perder-se ou hesitar. Uma série de observações feitas em meu laboratório (Ades, 1983) permitiu-me entender o sistema de orientação da aranha como baseado em indicadores múltiplos que atuam de modo organizado. Verifiquei que alguns destes indicadores estão contidos na situação presente, funcionam como controles sensoriais e que outros, ao contrário, envolvem a retenção de informações obtidas no passado. A aranha que retorna ao centro usa um sistema de navegação duplamente determinado, o mnêmico estreitamente integrado à leitura dos estímulos presentes.

Uma mosca cai na faixa de fios viscosos que circunda o centro, se debate, vibra. A aranha se locomove em sua direção e efetua a captura, seja mordendo-a e arrancando-a, seja envolvendo-a em seda que as patas do quarto par vão puxando profusas, havendo, neste caso, necessidade de o casulo ser destacado, por corte dos fios que o prendem ao local, antes do transporte para o centro (Ades, 1973). São três os momentos do episódio predatório: a ida, a captura, a volta.

As observações mostram que a aranha é capaz de por em uso, ao voltar, informações sobre seu trajeto colhidas durante a ida. A utilidade destas dicas mnêmicas dura apenas enquanto dura o episódio de caça. Num episódio subsequente, outras informações serão colhidas, usadas e descartadas. Eu diria que a aranha possui uma memória operacional ("working memory") de natureza provisória e presa à tarefa, comparável, neste sentido, à memória operacional de roedores, ou de outros vertebrados, tal como se manifesta em tarefas repetitivas de aprendizagem espacial (Olton, 1979).

Além disso, como sugerem os resultados de Le Guelte (1969) com Zygiella x-notata, a aranha orbitela dispõe de uma memória de referência ("reference memory") mais duradoura, trans-episódica em sua utilização.

O fio de caminhada: um fio de Ariadne

Argiope sempre prende um fio ao centro da teia, um pouco acima do miolo e o estica e prolonga ao afastar-se do centro. Este fio de ca-

minhada, de acordo com a hipótese mais simples a respeito da orientação no retorno, indicaria o caminho, como uma espécie de fio de Ariadne. A hipótese é válida: se oferecermos uma mosca na parte inferior de uma teia suficientemente inclinada em relação à vertical, a aranha, após mordê-la, soltar-se-á na ponta do fio de caminhada e sobre ele subirá de volta ao centro.

A fim de verificar quão automático é o uso do fio, cortei (Observação 1) o fio de caminhada de aranhas em repouso, puxando em seguida com uma pinça sua extremidade ainda ligada às fiandeiras. A simples tração encomprida o fio, sem causar fuga. Grudava a extremidade distal do fio ao teto da caixa viveiro. As aranhas eram então atraídas para a parte de baixo da teia com uma mosca em vibração. As aranhas todas usaram o fio de caminhada para retornar e todas foram parar no teto da caixa, muito longe do centro. Através deste procedimento, é possível levar aranhas aos locais mais arbitrários: teias de outras aranhas, suportes situados a mais de um metro acima do centro, etc. O retorno sobre o fio de caminhada processa-se, portanto, cegamente.

Como seria a orientação de uma aranha privada do fio de caminhada? *Argiopes* (Observação 2) cujo fio é cortado e que são atraídas para a parte inferior da teia, têm todas um retorno reto e direto ao centro.

A geometria da teia como guia

Talvez possua a aranha, eximia discriminadora de estímulos tácteis, uma espécie de "conhecimento" dos aspectos estruturais da teia que lhe permite, de qualquer ponto, alcançar o centro. Por exemplo: seguir dois raios sucessivos, no sentido de sua convergência, leva sempre ao centro.

Aranhas (Observação 3) foram transportadas do centro para regiões periféricas (1) de sua própria teias; (2) da teia de outras aranhas da mesma espécie. Passada a fase de imobilização ou de fuga provocada pelo transporte, houve orientação correta seja na teia/própria, seja na teia/alheia. Algumas *argiopes* se dirigiam diretamente ao centro, outras andavam em trajetos irregulares antes de localizá-lo. *A. argentata* dispõe, aparentemente, de uma discriminação táctil de aspectos da geometria da teia que lhe permite, sem regis-

tro de memória nem fio de caminhada, resolver seu problema de orientação espacial.

Somente se esperaria que existisse uma discriminação dessas em aranhas orbitelas ou em aranhas que construíssem teias dotadas de uma estrutura regular. Agelena e Tegenaria, aranhas de teia com aspecto de "pano", sem raios, se desorientam totalmente se, em plena escuridão, forem levadas do refúgio a um ponto qualquer da teia. É verdade que, ao atingir casualmente a borda da teia, podem utilizá-la como guia até o refúgio (Mittelstaedt, 1985).

A memória dos passos já dados e das dicas de gravidade

A tentativa seguinte (Observação 4) consistiu em eliminar tanto o fio de caminhada como as dicas geométricas. Destruindo com uma agulha quente os segmentos de espira viscosa e alguns raios adjacentes, isolou-se, na parte inferior da teia, um raio que, em seguida, era posto a vibrar. A aranha era, assim, levada a caçar num fio único, não lhe sendo possível contar com dicas de sentido, como a convergência de raios. O acerto, que foi pleno, pode se explicar se supusermos que a aranha se deixa influenciar por uma informação colhida durante o trajeto de ida. Essa informação poderia, entre outras, provir das seguintes fontes: (1) da disposição das fontes de luz; (2) dos feedbacks proprioceptivos da locomoção (a aranha poderia, partindo de um registro interno de sua trajetória de ida, efetuar uma meia volta, no local de captura, pondo-se assim no rumo do centro); (3) dos feedbacks proprioceptivos específicos à locomoção num campo com polarização gravitacional (isto é, contendo "cima" e "baixo").

Para comprovar a existência do terceiro tipo de memória espacial, utilizei um procedimento semelhante ao que Peters (1932), há mais de cinquenta anos, empregou com A. diadematus. Em minha pesquisa (Observação 5), aranhas eram levadas a caçar uma mosca numa região pré-determinada da espiral viscosa na teia. No momento da captura, a teia (graças a um dispositivo inicial) recebia uma rotação de 45, 90 ou 180 graus, dentro de seu próprio plano. Essa rotação, é claro, não modificava a distância da aranha ao centro, nem a direção correta de retorno: alterava as dicas gravitacionais. Aranhas testadas sem rotação (Condição 0) serviam de controle.

Qual seria a trajetória de uma aranha privada do fio de caminhada cuja teia sofresse, por exemplo, uma rotação de 90 graus, logo após a ida ao inseto? Se houvesse uso de dicas geométricas ou se fosse evocada uma resposta de "meia-volta", a aranha deveria dirigir-se diretamente ao centro. Mas se houvesse, durante o trajeto de ida, armazenamento de uma informação a respeito do deslocamento relativamente à gravidade, e se este registro atuasse, na hora do retorno, a aranha deveria errar, no rumo. A informação "Eu estou descendo", registrada durante a ida, levaria ao comando "Subir" na hora da volta e a aranha não alcançaria o centro (Figura 2). Chamarei trajetória g, a trajetória oriunda de uma possível memória gravitacional e dicas g, os estímulos relativos à gravidade. A hipótese gravitacional prevê, para rotações da teia de 45, 90 e 180 graus, trajetórias de retorno com 45, 90 e 180 graus, respectivamente, de desvio em relação à direção do centro.

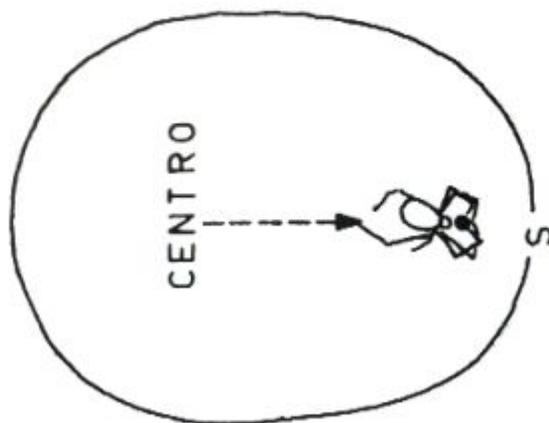
Os resultados do estudo mostram que as aranhas se deixam, de fato, influenciar por informações gravitacionais, de maneira mais marcada no início da trajetória de retorno. Quanto maior a rotação da teia, menor a porcentagem de retornos diretos para o centro e maior a porcentagem de trajetórias com desvios leves, desvios acentuados ou extravios.

Após rotação de 45 graus, a maioria das aranhas voltavam rápidas ao centro. Algumas apresentavam um desvio leve, ou seja, um giro do corpo sobre si-mesmo, apontando na direção g, logo seguido de uma correção de rumo. Este desvio podia, curiosamente, surgir mesmo que a aranha já se tivesse engajado na direção certa (Figura 3, aranha 88). Esta oscilação sugere que as tendências opostas (orientação pela estrutura dos fios e/ou por "meia-volta", de um lado; orientação por dicas g, de outro) podem atuar ao mesmo tempo.

Com 90 graus de rotação, desvios acentuados apareciam: aranhas se locomoviam, por uma distância razoável, a ângulo com a direção correta, chegando às vezes à periferia antes de corrigir o rumo (Figura 3, aranha 37). Trajetos irregulares, oscilações podiam surgir, indicando conflito.

Em 180 graus, as aranhas, optando todas pelo raio oposto ao raio correto, partiam para longe do centro (Figura 3, aranha 769). Algu-

1



2

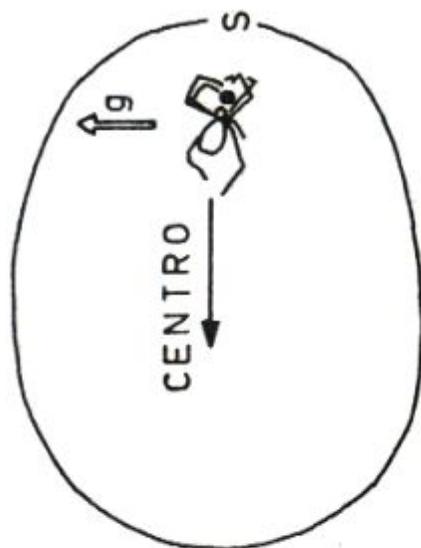


FIG. 2 - (1) teia em posição normal. A. argentata capturou uma presa na parte inferior S (sul) da teia. (2) Teia depois de uma rotação de 90 graus em seu próprio plano. Duas são as trajetórias possíveis de retorno: retorno direto guiado por dicas geométricas ou mediante reação de meia-volta (seta preta); retorno guiado por dicas mnêmicas gravitacionais, direção g (seta branca).

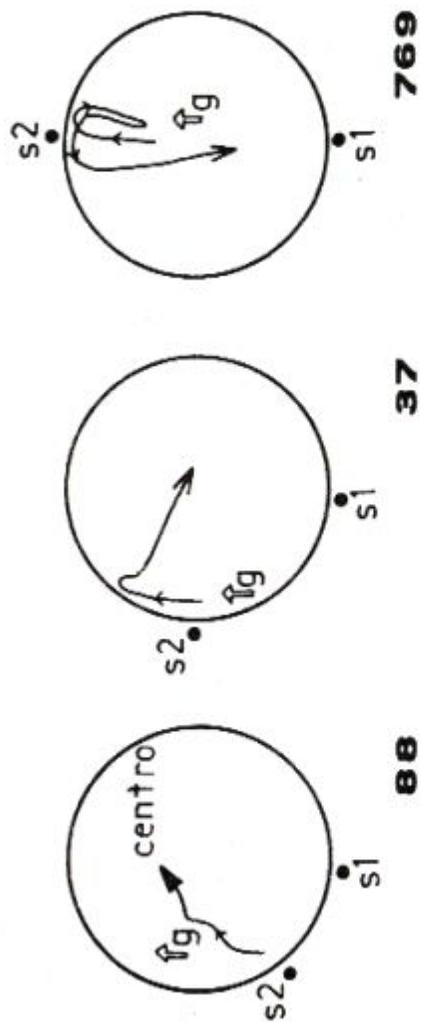


FIG. 3 - Trajetórias de retorno, com desvio, tomadas após rotações de 45, 90 ou 180 graus da teia, dentro de seu plano. Na posição inicial da teia, a presa era colocada perto de S1 e lá era capturada; S2 indica a posição da aranha e da presa após a rotação. A seta branca indica a direção g.

mas saindo da teia, estacionavam, por mais de uma hora, no retículo de fios irregulares que a circunda. Estes casos eram registrados como extravios.

Embora, no retorno, possa inicialmente predominar a orientação baseada em dicas g, nota-se que a maioria das aranhas que se desviaram acabam reencontrando o centro. Atribuo a correção de rumo à presença de dicas geométricas. Na situação normal, coincidem direção g e a que a estrutura de raios indica, o retorno é seguro, amparado por informação redundante. No contexto experimental, porém, há conflito. Poucos erros ocorrem em 45 graus por discreparem pouco as trajetórias conflitantes. Em 90 graus, a trajetória g corta transversalmente os raios, dando origem a uma locomoção difícil e a eventual colheita de informação geométrica sobre o rumo certo. Em 180 graus, o afastamento do centro é a regra absoluta porque a aranha não distingue - até alcançar o quadro - entre os sentidos centrípeto e centrífugo de um raio.

Natureza da informação sensorial relevante (dicas c e g)

As aranhas e outros aracnídeos possuem, no exoesqueleto, pequenas fendas que abrigam receptores especializados em detectar mudanças de pressão e distorções mecânicas, os receptores de fenda ("slit sensilla"). Encontram-se principalmente nas pernas e nos palpos, às vezes agrupados, perto das articulações, para formar os chamados órgãos liriformes. Cupiennius salei, por exemplo, uma aranha da América do Sul, tem aproximadamente 3.300 fendas, das quais 86% nas pernas e nos palpos (Barth e Libera, 1970).

Os órgãos liriformes fornecem à aranha "uma imagem muito precisa dos eventos mecânicos que ocorrem no exoesqueleto" (Barth, 1985); em particular, dos eventos cinestésicos, isto é, ligados à movimentação.

Quando afastada da mosca que, em superfície horizontal, acabou de atacar e picar, C. salei a ela retorna, mesmo que não possa usar dicas externas, controlada apenas pela memória dos movimentos previamente executados. Seu comportamento assemelha-se ao que, no caso de A. argentata, chamei de "resposta de meia-volta". Num experimento de Seyfarth, Hergenroder, Ebbes e Barth (1982), espécimes de C. salei, os olhos cobertos com verniz opaco para eliminar a possibilidade de

uma orientação visual ocorrer, eram levados a se afastar da presa, a distância de 20, 25, 30, 35, 40 e mais de 40 centímetros, em trajetória retilínea. Parte das aranhas tinham destruídos, por cauterização, os órgãos liriformes dos fêmures. C. salei costuma retornar à presa usando um caminho aproximadamente reto, feito de diversos segmentos, com pausas intervenientes. Quando nas cercanias do local de captura, começa a dar voltas, como se estivesse "buscando". Em aranhas intactas, as estimativas de direção e distância eram excelentes, após afastamento de 20cm: todas as aranhas chegavam a quase 3cm do local onde tinham abandonado a mosca. Os acertos diminuam com maiores afastamentos. O recorde foi um retorno de uma distância de 77cm! Nas aranhas operadas, o desempenho era significativamente pior, embora não casual de todo: erravam no ângulo de retorno e na distância percorrida. Os órgãos liriformes fornecem, portanto, parte da informação cinestésica que a aranha armazena, na ida, e usa quando volta. Chamarei, para facilitar a discussão, as dicas cinestésicas provenientes de uma locomoção em plano horizontal, de dicas *c* e a trajetória que lhes corresponde de trajetória *c*.

Embora não se disponha, até o momento, de informação experimental a respeito, é bem possível que os órgãos liriformes e/ou outros receptores proprioceptivos estejam também envolvidos no controle do retorno de A. argentata e de outras orbitelas que caçam em redes verticais. Se estes órgãos produzem as informações cinestésicas que decorrem de uma movimentação em plano horizontal, não há porque não pensar que registrem estimulações mecânicas provenientes do "subir" e do "descer". Dicas *c* e dicas *g* dependem, de acordo com a hipótese, de potenciais sensoriais gerados por órgãos de fenda.

Podéria A. argentata orientar-se num espaço sem "cima" nem "baixo"? Para neutralizar a assimetria cima/baixo, coloquei teias de aranhas em plano aproximadamente horizontal. Apesar de um tanto canhestramente, as aranhas conseguiam caçar nesta condição e, o que é relevante, orientar-se corretamente em relação ao centro. As dicas *g* não são, portanto, essenciais: cabe pensar que as orbitelas da teia vertical dispõem de um sistema, talvez mais primitivo e primordial, de orientação através de dicas *c*. Uma aranha colocada numa cápsula espacial, em condições de imponderabilidade, sairia do centro da teia e para ele voltaria sem maiores problemas.

A questão é saber se a orbitela registra um feedback específico em cada circunstância, dicas c em trajetórias horizontais, dicas g em trajetórias verticais, ou se obtém uma informação global que ela utilize de acordo com o contexto, na hora de voltar.

Para testar a hipótese de independência dos registros c e g, usei o seguinte procedimento (Observação 7): aranhas executavam a ida ao inseto com a teia na vertical; antes de volta, a teia era posta na horizontal. Se houvesse registro preferencial de dicas g durante a ida, elas deveriam desorientar-se no retorno. Em sua maioria, contrariando a hipótese, as aranhas tiveram um retorno rápido e certo ao centro. As oscilações que algumas apresentaram talvez resultassem de a teia não estar totalmente horizontal, o peso do animal a fazendo ceder, criando declives; assim, mesmo que enfraquecidas, estavam presentes indicações de "cima" e "baixo", indicando eventualmente um rumo contrário ao das dicas c.

É possível que A. argentata, assim como outras orbitelas de teia vertical, aproveita, no local de captura, tanto dicas c como dicas g em sua rotina comportamental de inversão de rumo. Normalmente, um tipo de controle reforça o efeito do outro, porque redundantes. Em caso de conflito, predomina o controle pelas dicas g, pelo menos no início do retorno.

Gorner e Claas (1985) expressaram recentemente dúvidas quanto ao valor das observações de Peters (1932) para a comprovação de uma orientação gravitacional genuína numa aranha orbitela. Não me parece justificada esta crítica: não é possível explicar, nem os resultados de Peters, nem os meus, sem supor que a aranha codifique e conserve em sua memória operacional informações sobre seus movimentos num campo em que atua a gravidade.

Integração de informações, na memória espacial

Um experimento simples mostra que a orientação de retorno da aranha envolve mais do que um fiel repisar nas próprias pegadas. Seyfarth et al. (1982) afugentaram espécimes de C. salei para longe da mosca capturada, forçando-os a correr numa trajetória semi-circular. Se as aranhas usassem a informação cinestésica de forma simples, repetiriam em sentido oposto a trajetória de ida, usando um trajeto curso. Mas descobriu-se que tomavam um atalho, quase reto, economi-

zando aproximadamente 50% da ida! Só se pode entender este encurtamento de caminho supondo que a aranha armazena uma informação relativa à curvatura de seu trajeto de ida e que dispõe de meios para compensá-la no desempenho subsequente. Há integração de uma sequência de estímulos.

Obtive resultados semelhantes com A. argentata. As aranhas eram atraídas até um ponto p1 (Figura 4) da periferia da teia. A fonte de vibração era então transferida de maneira a levar a aranha a se deslocar, seguindo um arco, até um p2. De p2 ao centro, dois trajetos se abriam: uma inversão simples, a aranha "pisando nas próprias pegadas", ou uma ida direta, pelo raio mais próximos a p2. Em 16 aranhas testadas, apenas 3 deram meia volta e 13 seguiram direto para o centro. Embora não seja possível eliminar de todo a hipótese de que as aranhas estivessem usando dicas geométricas locais, a velocidade da volta direta ao centro sugere que estivesse em jogo um processo de integração de estímulos.

Um outro caso interessante de integração de informação foi descrito por Hill (1979), a partir de observações da saltícida Phidippus. Esta aranha detecta sua presa visualmente, e a rastreia, por entre folhas e galhos, tendo muitas vezes que seguir trajetórias irregulares e, mesmo, caminhar durante trechos inteiros sem ver o alvo. Apesar disso, escreve Hill, a aranha conserva "a cada instante, a memória da posição relativa da presa". Ela usa sua direção presente de locomoção como referência, avalia os desvios que for levada a tomar e compensa por eles, reorientando-se na direção esperada da presa.

Inegavelmente, a capacidade de memorizar introduz ganhos de eficiência no comportamento predatório.

Memória de referência em aranhas

Os registros mnêmicos espaciais dos quais tratei até o momento, controlam o comportamento durante apenas um episódio de retorno à presa, ao centro. Findo o desempenho, a aranha deve estar pronta para novos registros. Contrastam com este funcionamento da memória (de curta duração, limitado à vigência de uma tarefa), registros mais ou menos permanentes, postos em uso numa situação recorrente e que se enquadram na chamada memória de referência. A pesquisa de Le Guelte

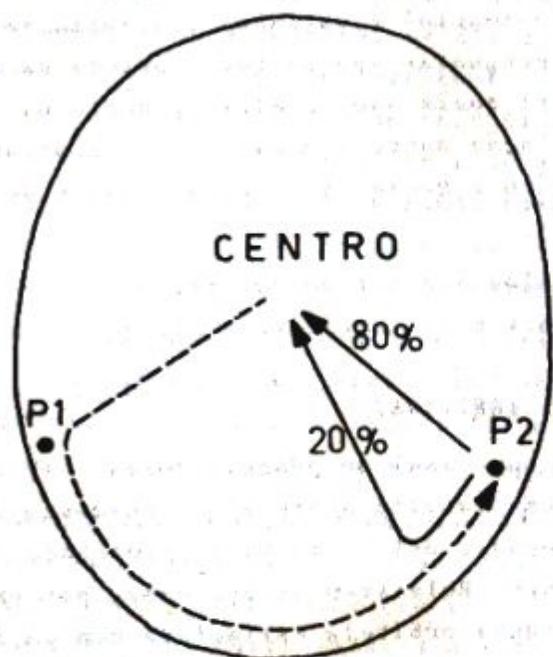


FIG. 4 - Aranhas A. argentata foram atraídas para o ponto p1, na periferia da teia e seguiram então uma trajetória curva até p2. As setas indicam o retorno direto, seguido por aproximadamente 80% das aranhas e o retorno (com reação de meia-volta) seguido pelo restante dos animais.

mento cada vez mais completo de como operam os mecanismos de flexibilidade na adaptação ao habitat.

A análise dos mecanismos básicos

Subjacentes à diversidade de episódios que podem ser observados em condições naturais estão mecanismos básicos, formas de condicionamento, modos de registro e retenção de informação, que cabe extrair e estudar a fundo. A análise se faz selecionando um episódio representativo (um episódio-modelo) e variando sistematicamente os fatores que nele atua. As perguntas são as que teóricos da memória e aprendizagem costumam fazer: quais são os efeitos deste ou daquele esquema temporal de estimulação sobre a mudança de comportamento? Qual a duração do controle mnêmico e quais os eventos capazes de nele interferir? etc.

O ideal é que esta análise e o estudo naturalístico estabeleçam entre si relações de feedback e de incentivo recíproco.

O poder mental das aranhas: 1887-1987

Há exatamente 100 anos, um casal de pesquisadores (Peckham e Peckham, 1887) publicavam um trabalho sobre o que chamavam de "poder mental das aranhas". Surpreende, nele, uma viva preocupação pela plasticidade do comportamento. Relatavam os Peckhams, por exemplo, que a queda defensiva de uma aranha orbitela estimulada com um diapasão, tornava-se menos e menos frequente com a repetição do estímulo, um efeito de habituação. Também se referiam à "memória" que tarântulas, papa-moscas e aranhas de canto de parede teriam a respeito da própria ooteca, ou seja, o fato de aceitarem-na de volta, se não demorasse demais o intervalo entre retirada e devolução.

Estes relatos, como outros da mesma época, pecam por serem pouco sistemáticos e por deixarem às vezes a interpretação mais solta do que o desejável. Mas instauram uma preocupação pelo que há de flexível no comportamento de animais geralmente tidos como autômatos completos. Esta preocupação merece, mais do que nunca, ser cultivada.

(1969) indica, no comportamento espacial da aranha Z. x-notata destes controles mnêmicos duradouros.

Z. x-notata é uma orbitela que tem como peculiaridade construir um refúgio fora da teia, ligado à mesma por um único raio. Se, na posição normal da teia (Figura 5.1), uma mosca cair na espiral viscosa, a aranha sai do refúgio, captura a presa e retorna muito rapidamente, em um ou dois segundos. Se a teia for girada em 180 graus dentro de seu próprio plano (Figura 5.2) antes de ser colocada a mosca, a aranha, após a captura, se dirige para cima, isto é, rumo à posição anterior do refúgio e somente reencontra este após extenso comportamento de busca. Este é um resultado surpreendente: se a aranha se orientasse a partir de dicas c ou g colhidas durante a ida ao inseto, ela deveria, também no segundo caso, retornar sem hesitação ao refúgio. A tendência de "ir para cima" provavelmente se deva à experiência passada da aranha com um refúgio sempre situado em cima.

Para confirmar a hipótese de aprendizagem, Le Guelte criou filhotes de Z. x-notata numa dentre duas condições: (1) sem experiência de construir teias nem de caçar; (2) com experiência de caça e de retorno a um refúgio situado na parte superior da teia.

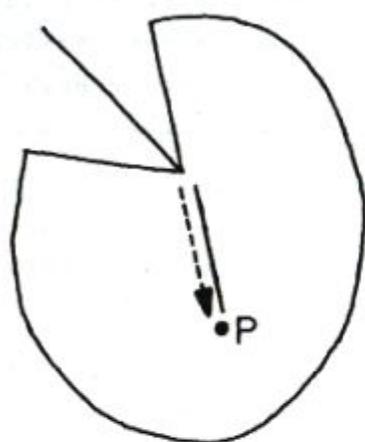
Deixava-se, quando tinha alcançado 45 dias de idade, que aranhas e ambas as condições construíssem uma teia e caçassem após rotação de 180 graus, isto é, com colocação do refúgio na parte inferior. Essa manipulação perturbou muito mais as aranhas que tinham experiência prévia de subir para retornar.

Verificou Le Guelte, além disso, que a perturbação causada por uma rotação da teia ia diminuindo com o treino, como se houvesse aprendizagem da nova localização do refúgio. Na medida em que esta aprendizagem sobrevive a intervalos razoáveis de tempo e na medida em que não depende da obtenção de informação - cinestésica ou outra - durante a ida, ela se qualifica como relativamente permanente, como um exemplo de memória de referência.

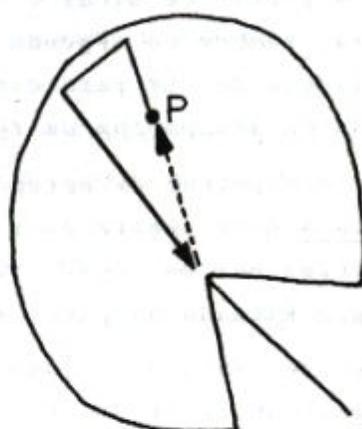
Uma dupla trajetória para a pesquisa

Há mais coisas, no trajeto de ida volta da aranha, do que prevê nossa ciência. As maneiras de retornar são várias: o fio de caminhada, como guia automático; a discriminação da posição dos fios c,

REFÚGIO



1



2

REFÚGIO

FIG. 5 - (1) Posição normal da teia de Z. x-notata. Se uma mosca for depositada em p, a aranha se locomove até ela, saindo do refúgio e passando pelo centro. O retorno (seta tracejada) é direto e rápido. (2) A teia foi girada em 180 graus antes de se colocar a mosca. O trajeto de volta (seta tracejada) começa para cima, na direção em que a aranha sempre encontrou o refúgio. Há desvio e demora na localização do refúgio (Segundo Le Guelte, 1969).

o que constitui o motivo do exemplo e deste capítulo, o controle por dicas c e g memorizadas. E há outros fatores envolvidos, que pesquisas poderão desvendar, no futuro (como a posição da luz, que aranhas de teia-de-funil retêm e usam como referências, Mittelstaedt, 1985).

Não deve causar surpresa esta multideterminação: a redundância do sistema o torna seguro e o protege de perturbações acidentais. Tampouco deve surpreender a convergência entre automatismo e estratégias mais "cognitivas", baseadas em memória ou aprendizagem. São respostas ao mesmo desafio de eficiência e adaptação.

Pela maneira como une, em seu comportamento, o plástico ao estereotipado, a aranha constitui um modelo interessante para uma análise que pode e deve ser ecológica e experimental.

O estudo naturalístico da memória e da aprendizagem

Os etólogos têm se preocupado principalmente em descrever os comportamentos típicos da espécie. Convém também descrever as formas pelas quais, na natureza, atua a experiência passada, e as circunstâncias em que se manifestam seus efeitos.

Um exemplo: Jackson (1986) nos fala de uma curiosa saltícida, Portia fimbriata que, além de construir teias, hábito nada comum entre aranhas de sua família, ataca outras saltícidas e orbitelas. P. fimbriata, na periferia da teia de uma orbitela, faz vibrar os fios de maneira a simular uma presa enredada; a aranha residente se aproxima e acaba sendo picada. Tenta fugir, se debate a alguma distância enquanto, como escreve Jackson "Portia fica atenta esperando que o veneno tenha efeito e abata a aranha. Atravessa então a teia para buscar sua presa" (p.110). O "ficar atenta" talvez esteja sob controle mnêmico, talvez tenha a aranha predadora um registro da direção onde, anteriormente, sentiu debater-se sua presa. Para saber se entra ou não memória, caberia experimentar, retirando, por exemplo, a orbitela picada do local para onde fugiu: iria Portia, assim mesmo, nesta direção, em busca?

A descrição e manipulação dos episódios da vida natural de uma espécie em que atuam memória e aprendizagem fornece um complemento imprescindível para o etograma (ou rol de padrões motores). Espécies diferentes ou a mesma espécie em ambientes diferentes podem ser estudadas comparativamente, sob este enfoque, obtendo-se um conheci-

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ades, C. (1969). A caça nas aranhas Argiope argentata e Lycosa erythrognatha. Trabalho apresentado durante a XXII Reunião Anual da SBPC, Porto Alegre, 1969. Ciência e Cultura (Resumos), 21, 306.
- Ades, C. (1973). A teia e a caça da aranha Argiope argentata. Tese de doutoramento apresentada ao Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo.
- Ades, C. (1983a). Experiência passada e integração do comportamento em invertebrados. Ciência e Cultura, 35, 137-147.
- Ades, C. (1983b). Memória em Argiope argentata (Araneae, Araneidae): o retorno ao centro da teia. Trabalho apresentado durante o X Congresso Brasileiro de Zoologia, Belo Horizonte, 1983. Resumos do X Congresso Brasileiro de Zoologia, 110-111.
- Ades, C. (1986). A construção da teia geométrica como programa comportamental. Ciência e Cultura, 38, 760-775.
- Barth, F.G. (1985). Slit sensilla and the measurement of cuticular strain. Em BARTH, F.G. (Org.) Neurobiology of arachnids. Berlim: Springer-Verlag.
- Barth, F.G. and Libera, W. (1970). Ein Atlas der Spaltsinnesorgane von Cupiennius salei Keys. Chelicerata (Araneae). Zeitschrift für Morphologie des Tiere, 68, 343-369.
- Bays, S.M. (1982). Training possibilities of Araneus diadematus. Experientia, 18, 423.
- Drees, O. (1952). Untersuchungen über die angeborenen Verhaltensweisen bei Sprigspinnen (Salticidae). Zeitschrift für Tierpsychologie, 9, 2-207.
- Forster, L. (1982). Vision and prey-catching strategies in jumping spiders. American Scientist, 70, 165-175.
- Fraga, M.M., Landeira-Fernandez, J., Borges, I., Mendes, F.D.C. e Ades, C. (1986). A teia de Argiope argentata (Araneae:Araneidae) em planos horizontais e verticais. Trabalho apresentado durante o IV Encontro de Etologia, São Paulo.
- Gorner, P. and Class, B. (1985). Homing behavior and orientation in the funnel-web spider Agelena labyrinthica Clerck. Em Barth, F.G. (Org.) Neurobiology of arachnids. Berlim: Springer-Verlag.
- Hill, D.E. (1978). Orientation by jumping spiders of the genus Phidippus (Araneae: Salticidae) during the pursuit of prey. Behavioral Ecology and Sociobiology, 7, 301-322.
- Jackson, R.R. (1985). A web-building jumping spider. Scientific American, 253, 106-113.

- Lahue, R. (1973). The chelicerates. Em Corning, W.C., Dyal, J.A. and Willows, A.O.D. (Org). Invertebrate learning, vol. 2: arthropods and gastropod mollusks. Nova Iorque: Plenum Press.
- Le Guelte, L. (1969). Learning in spiders. American Zoologist, 9, 145-152.
- Mittelstaedt, H. (1985). Analytical cybernetics of spider navigation. Em Barth, F.G. (Org.) Neurobiology of arachnids. Berlin: Springer-Verlag.
- Nentwig, W. (1985). Feeding ecology of the tropical spitting spider Scytodes longipes (Araneae, Scytodidae). Oecologia (Berlin), 65, 284-288.
- Peckham, G.W. and Peckham, E.G. (1987). Some observations on the mental power of spiders. Journal of Morphology and Physiology, 1, 383-419.
- Peters, H. (1932). Experimente uber die Orientierung der Kreuz-spinner Epeira diademata cl. Im Netz. Zoologische Jahrbuch Abteilung Allgemeine Zoologie und Physiologie, 51.
- Robinson, M.H. and Robinson, B. (1976). Discrimination between prey types: an innate component for the predatory behavior of araneid spiders. Zeitschrift fur Tierpsychologie, 41, 266-276.
- Robinson, M.H. and Robinson, B. (1971). The predatory behavior of the ogre-faced spider Dinopis longipes F. Cambridge (Araneae: Dinopidae). American Midland Naturalist, 85, 85-96.
- Seyfarth, E.A., Hergenroder, R., Ebbes, H. and Barth, F.G. (1982). Idiothetic orientation of wandering spider: compensation of detours and estimates of goal distance. Behavioral Ecology and Sociobiology, 11, 139-148.
- Szlep, R. (1964). Change in the response of spiders to repeated web vibrations. Behaviour, 23, 203-239.
- Tilquin, A. (1942). La toile géométrique des araignées. Presses Universitaires de France. Paris.
- Turnbull, A.L. (1966). The prey of the spider Linyphia triangularis (Clerck) (Araneae, Linyphiidae). Canadian Journal of Zoology, 38, 859-873.