

Descrição do comportamento agonístico de *Loxosceles laeta*, *L. hirsuta* e *L. intermedia* (Araneae: Sicariidae)

Marta L. Fischer

Núcleo de Estudos do Comportamento Animal, Departamento de Biologia, Pontifícia Universidade Católica do Paraná. Avenida Silva Jardim 1664/1101, 80250-200 Curitiba, Paraná, Brasil. E-mail: marta.fischer@puccpr.br

ABSTRACT. Description of the agonistic behaviors of *Loxosceles laeta*, *L. hirsuta*, and *L. intermedia* (Araneae: Sicariidae). The evolutionary groups of species of *Loxosceles* Heinecken & Lowe, 1835, besides having morphological characters in common, may also show similar behaviors. The present study describes the agonistic behavior of males of members of the *spadicea* group – *Loxosceles intermedia* Mello-Leitão, 1934 and *L. hirsuta* Mello-Leitão, 1931 – and the *laeta*-group – *L. laeta* (Nicolet, 1849) – that occur in the state of Paraná. In experiments with paired males, an intruder male was placed in the web of a resident male web, and the motor patterns displayed were described and quantified. Males of all three species showed confrontation, defense and combat behaviors. The combat was ritualized and related to peculiarities of each species, while sharing the signaling of strength and size. The motor patterns shown during agonistic behavior were similar to those used in sexual behavior. The motor patterns of *L. intermedia* and *L. hirsuta* were more similar to each other and different from *L. laeta*, suggesting a relationship to the evolutionary group radiation.

KEY WORDS. Haplogynae spiders; *laeta* group; sexual behavior; *spadicea* group.

RESUMO. Os grupos de radiação evolutiva de *Loxosceles* Heinecken & Lowe, 1835 além de compartilharem caracteres morfológicos aparentemente também apresentam comportamentos semelhantes. Assim, o presente estudo objetivou descrever o comportamento agonístico dos machos das espécies do grupo *spadicea* – *Loxosceles intermedia* Mello-Leitão, 1934 e *Loxosceles hirsuta* Mello-Leitão, 1931 – e *laeta* – *Loxosceles laeta* (Nicolet 1849) – ocorrentes no estado do Paraná. Para tal, os machos foram pareados, sendo o invasor colocado nas teias do residente, descritos e quantificados os padrões motores exibidos. O comportamento agonístico de machos de *L. laeta*, *L. intermedia* e *L. hirsuta* foi caracterizado pelo afrontamento, defesa e combate, sendo apenas o último ritualizado e relacionado com peculiaridades de cada espécie, tendo em comum a sinalização de tamanho e força. Além dos padrões motores exibidos durante o comportamento agonístico serem semelhantes com aqueles utilizados no comportamento sexual, os padrões motores de *L. intermedia* e *L. hirsuta* foram mais semelhantes entre si e diferentes de *L. laeta*, sugerindo relação com o grupo de radiação evolutiva.

PALAVRAS-CHAVE. Aranhas haplóginas; comportamento sexual; grupo *laeta*; grupo *spadicea*.

A disputa entre os machos de inúmeras espécies é caracterizada pela exibição de padrões motores ritualizados cuja função primária é a sinalização do tamanho, força e capacidade de luta (KREBS & DAVIES 1996). O combate é mais intenso e duradouro nas interações em que as diferenças entre os oponentes são pequenas e demandam mais tempo para avaliação (KREBS & DAVIES 1996). Em aranhas, o comportamento agonístico é mais elaborado no macho (FOELIX 1996) e ocorre em dois contextos básicos: disputa pela fêmea e defesa territorial (HODGE 1987). No início do conflito as aranhas parecem avaliar o peso e tamanho da oponente para então ajustar seus comportamentos (FERNÁNDEZ-MONTROVETA & ORTEGA 1993, REICHERT 1986), sendo a determinação do vencedor influenciada pela residência (JACKSON & COOPER

1991), tamanho, peso (HODGE & UETZ 1995) ou experiência prévia (WHITHOUSE 1997).

O estado do Paraná, em especial o município de Curitiba, apresenta uma situação atípica em termos mundiais, quanto ao número de acidentes loxoscélicos (MARQUES-DA-SILVA *et al.* 2006) e com relação ao tamanho da população dessas aranhas. No Paraná, o gênero é representado por quatro espécies: *Loxosceles gaucho* Gertsch, 1967, *Loxosceles intermedia* Mello-Leitão, 1934, *Loxosceles laeta* (Nicolet, 1849) e *Loxosceles hirsuta* Mello-Leitão, 1931, sendo *L. intermedia* a mais abundante e amplamente distribuída pelo Estado (MARQUES-DA-SILVA & FISCHER 2005).

A estrutura da genitália das aranhas *Loxosceles* Heinecken & Lowe, 1835 é primitiva, sendo as fêmeas haplóginas, com o

receptáculo seminal em fundo cego e separado do ducto uterino (GERTSCH 1967). Existe uma relação entre a estrutura da genitália e o comportamento sexual e agonístico, uma vez que para as aranhas haplóginas, os primeiros espermatozoides a serem utilizados para fertilização dos óvulos serão prioritariamente do último macho que copulou, ao contrário das aranhas enteleginas, em que o primeiro macho a copular é favorecido (FOELIX 1996). Assim, na primeira situação, o macho não precisa amadurecer antes da fêmea para fazer sua guarda, corroborando com a biologia de espécies de *Loxosceles*, em que machos amadurecem ao mesmo tempo e possuem tamanho similar ao da fêmea (HITE *et al.* 1966, GALIANO 1967, FISCHER & MARQUES-DA-SILVA 2001, FISCHER & VASCONCELLOS-NETO 2005a). No entanto, é esperado que o macho exiba interações agonísticas ritualizadas e que impeça a ocorrência de novas cópulas, pelo menos antes da oviposição.

No continente americano *Loxosceles* é dividido em cinco grupos de radiação evolutiva: *reclusa*, *laeta*, *gaucho*, *spadicea* e *amazonica*, sendo os quatro últimos representados no Brasil. Os grupos se distinguem principalmente por características morfológicas (e.g. coloração, proporções corporais e genitália) (GERTSCH 1967), embora seja possível de haver, também, diferenças ecológicas e comportamentais (e.g. hábitos generalistas ou especialistas, natureza sedentária ou errante). Apesar do comportamento sexual ter sido descrito para apenas cinco espécies do gênero é possível verificar maiores semelhanças entre espécies de um mesmo grupo de radiação (e.g. *L. intermedia* e *L. hirsuta*: FISCHER & VASCONCELLOS-NETO 2000, FISCHER & MARQUES-DA-SILVA 2001) quando comparadas com espécies de grupos distintos (e.g. *Loxosceles reclusa* Gertsch & Mulaiik, 1940: HITE *et al.* 1966, *L. laeta*: GALIANO 1967 e *L. gaucho*: RINALDI & STROPA 1998). Assim, é esperado que os machos também apresentem padrão de ritualização do comportamento agonístico em associação com seu grupo de radiação.

Além de não ter sido descrito o comportamento agonístico dos machos de nenhuma das espécies de *Loxosceles*, não são conhecidas as relações filogenéticas dos padrões motores utilizados nessas interações. A descrição e quantificação dos padrões motores utilizados durante os encontros agonísticos, além de caracterizar a espécie, é um importante subsídio para estudos que visem entender processos reprodutivos como competição espermática, seleção sexual, disputa pela fêmea e isolamento reprodutivo dos grupos de radiação. Desta forma, objetivou-se descrever o comportamento agonístico de machos de *L. laeta*, *L. intermedia* e *L. hirsuta*.

MATERIAL E MÉTODOS

O estudo foi realizado na Seção de Artrópodos Peçonhentos do Centro de Produção e Pesquisa de Imunobiológicos (CPPI-SESAPR) durante o segundo semestre de 1998. Utilizou-se 150 *L. laeta*, 180 *L. intermedia* e 130 *L. hirsuta*, coletadas nos municípios de Lauro Müller (Santa Catarina), Curitiba e região metropolitana e a partir lotes de criação, respectivamente. As ara-

nhas foram mantidas em uma sala com temperatura constante de $25 \pm 3^\circ\text{C}$ e umidade relativa de $77 \pm 7\%$, individualizadas em recipiente plástico de 120 ml (6 x 8 cm) forrados internamente (substrato para construção de teia e para locomoção). A alimentação semanal consistiu de uma larva de *Tenebrio molitor* Linnaeus, 1785 (Insecta: Coleoptera: Tenebrionidae) ou uma ninfa de *Pycnoscelus surinamensis* (Linnaeus, 1767) (Insecta: Blattariae: Blaberidae).

A formação dos pares intraespecíficos (*L. laeta*: 70; *L. intermedia*: 80 e *L. hirsuta*: 73), bem como o *status* de residente ou invasor, foram aleatórios. A aranha invasora foi colocada na borda da teia da residente, a qual estava ocupando o recipiente a pelo menos um mês (período para construção de teias e alimentação). O recipiente foi mantido aberto e na horizontal, de maneira que qualquer uma das aranhas pudesse facilmente sair. Observações diretas à luminosidade ambiente tiveram a duração mínima de 30 min. Caso neste período as aranhas não interagissem, o teste foi considerado como negativo. A duração foi cronometrada em segundos, considerando-se o início da interação a introdução da aranha invasora e o final a saída de um dos machos ou a morte. Nenhuma aranha foi testada mais de uma vez no período mínimo de duas semanas. As interações foram filmadas em VHS e as análises realizadas através das observações das filmagens.

A denominação dos padrões motores foi baseada em estudos de FISCHER & VASCONCELLOS-NETO (2000) e FISCHER & MARQUES-DA-SILVA (2001). Assim, no presente estudo os padrões motores foram quantificados e agrupados em categorias comportamentais. A frequência absoluta de cada padrão motor em cada categoria foi comparada entre residentes e invasores e entre as espécies através do teste do qui-quadrado, calculando-se o valor esperado de cada padrão motor exibido pela aranha invasora através da frequência dos padrões motores exibidos pela residente, logo comparando a frequência dos padrões compartilhados entre residente e invasor. Para comparação da duração média e número médio de confrontos em uma mesma interação foi utilizado o teste não paramétrico Kruskal-Wallis (teste H), devido aos dados não apresentarem distribuição normal.

A coleção de referência foi tombada na coleção científica Dra Vera Regina Von Eickstedt do Centro de Produção e Pesquisa de Imunobiológicos (CPPI-SESAPR) sob os números 1724, 1725 e 1726.

RESULTADOS

O comportamento agonístico de machos de *L. laeta*, *L. intermedia* e *L. hirsuta* foi caracterizado pelo afrontamento, defesa e combate, sendo apenas o último ritualizado e relacionado com peculiaridades de cada espécie. Os padrões motores exibidos por *L. intermedia* e *L. hirsuta* foram mais semelhantes entre si e diferentes de *L. laeta* (Figs 1-3).

As interações agonísticas entre os machos de espécies de *Loxosceles* foram divididas em quatro categorias comportamentais: reconhecimento, pré-confronto, confronto e pós-confronto.

Reconhecimento

O residente exibe o reconhecimento assim que o invasor é colocado em sua teia, suspendendo o corpo lentamente, direcionando uma ou mais pernas, aproximando-se com as pernas anteriores e os pedipalpos afastados e/ou em movimento e tocando-a.

O invasor, além do reconhecimento da aranha residente, apresenta o reconhecimento de território, o qual é exibido antes da detecção da aranha e caracterizado pelo deslocamento lento pelo recipiente com as pernas anteriores tocando sucessivamente o substrato e fixação de fios de seda.

Na fase do reconhecimento, a frequência de exibição dos padrões motores diferiu entre residentes e invasores nas três espécies, porém o número total de atos comportamentais exibidos no reconhecimento pelo invasor e pelo residente não diferiu (Tab. I).

Pré-confronto

Após o reconhecimento, a aranha pode afrontar ou se defender. O afrontamento, tanto do residente quanto do invasor, foi caracterizado por padrões motores comuns às três espécies: em que a aranha suspende o corpo lentamente, eleva as pernas anteriores direcionadas para o oponente e se aproxima movimentando-as, culminando no toque. A aranha em afrontamento movimenta suas pernas no sentido antero-posterior puxando a oponente em sua direção, podendo atacá-la. Caso a oponente se afaste, a agressora persegue-a acompanhando-a com movimentação das pernas anteriores. Em qualquer fase do afrontamento pode ocorrer, também, a fixação de fios de seda no recipiente e o afastamento e a movimentação dos pedipalpos, sendo os dois últimos exibidos apenas por *L. intermedia* e *L. hirsuta*. O macho de *L. laeta* afronta direcionando o primeiro par de pernas estiradas anteriormente e tocando-as

no cefalotórax do oponente e através da exibição do golpeio, em que se posiciona de frente para o oponente ou para sua teia e apoiado no quarto par de pernas, eleva os três primeiros pares, deslocando o corpo para frente e rapidamente levando uma combinação de lados alternados desses três pares pernas até a teia, as quais são estendidas e dobradas rapidamente, então volta o corpo para a posição original. Os machos de *L. intermedia* também colocam as extremidades das pernas anteriores em contato com a teia suspendendo-as e abaixando-as em movimentos curtos e rápidos e mantendo seus pedipalpos estirados e em contato com os pedipalpos da aranha oponente (Tab. II).

Nas três espécies a defesa foi exibida após qualquer um dos padrões motores da aranha agressora. A defesa foi composta por diferentes períodos de imobilidade, deslocamento na direção contrária da aranha agressora, afastando-se e deslocamento da aranha agressora empurrando-a com suas pernas, as quais são dobradas e estendidas rapidamente (Tab. III).

A frequência de exibição dos padrões motores relativos ao afrontamento diferiu entre residentes e invasores apenas para *L. hirsuta* e *L. intermedia* (Tab. II), enquanto a relativa à defesa diferiu nas três espécies (Tab. III). Apenas machos de *L. hirsuta* residentes afrontaram mais do que os invasores ($\chi^2_{(1)} = 4,6$; $p < 0,05$). A frequência de afrontamento e defesa na fase de pré-confronto diferiu entre as espécies, sendo que os machos residentes e invasores de *L. hirsuta* afrontaram mais do que defenderam quando comparados com os respectivos machos de *L. laeta* ($\chi^2_{(1)} = 38,5$; $p < 0,01$ e $\chi^2_{(1)} = 10,1$; $p < 0,05$); e os machos residentes de *L. hirsuta* quando comparados com os de *L. intermedia* ($\chi^2_{(1)} = 13,7$; $p < 0,01$) (Tabs II e III).

Confronto

Uma vez iniciado o confronto os padrões motores foram exibidos de forma seqüencial e específica. O confronto dos

Tabela I. Frequência relativa dos padrões motores exibidos por machos de *L. hirsuta*, *L. laeta* e *L. intermedia* residentes e invasores durante a fase de reconhecimento. As frequências absolutas dos padrões motores foram comparadas entre residentes e invasores através do teste do qui-quadrado, sendo os valores significativamente diferentes acompanhados pelo asterisco.

Padrões motores	<i>L. hirsuta</i>		<i>L. intermedia</i>		<i>L. laeta</i>	
	Residente	Invasor	Residente	Invasor	Residente	Invasor
Suspensão do corpo	28,0*	4,2	19,2*	–	9,6	8,7
Direcionamento de perna	16,3*	–	6,5*	–	20,8*	–
Aproximação	11,3	7,4	2,6	7,5*	16,8	9,8
Afastamento dos pedipalpos	10,5	5,8	18,0	8,7	20,0*	–
Movimentação dos pedipalpos	3,7	3,7	11,5*	1,3	7,2*	–
Elevação e movimentação das pernas anteriores	13,0*	17,9	32,0	12,5	7,2	19,6*
Toca primeiro o oponente	17,2*	23,0	10,2	46,2*	18,4	44,5*
Deslocamento lento pelo recipiente	–	30,6	–	20,0	–	11,9
Toque no substrato	–	6,8	–	2,5	–	5,5
Fixação de fios seda	–	–	–	1,3	–	–
Total de eventos (N)	240	189	78	80	125	92
Qui-quadrado entre residente e invasor	$\chi^2_{(6)} = 91,5$ $p < 0,01$		$\chi^2_{(6)} = 222$ $p < 0,01$		$\chi^2_{(6)} = 118,5$ $p < 0,01$	

Tabela II. Frequência relativa dos padrões motores exibidos por machos de *L. hirsuta*, *L. laeta* e *L. intermedia* residentes e invasores durante o confronto na fase de pré-confronto (valor fora dos parênteses) e pós-confronto (valor entre parênteses). As frequências absolutas dos padrões motores foram comparadas entre residentes e invasores através do teste do qui-quadrado, sendo os valores significativamente diferentes acompanhados pelo asterisco.

Padrões motores	<i>L. hirsuta</i>		<i>L. intermedia</i>		<i>L. laeta</i>	
	Residente	Invasor	Residente	Invasor	Residente	Invasor
Suspensão do corpo	1,3 (4,3)	1 (6,7*)	– (5,6)	– (–)	2,3 (5)	5,5 (1,2)
Elevação e Movimentação das pernas anteriores	33,5* (–)	4,2 (19*)	7,1 (5,6)	4,5 (–)	27,1 (20)	38 (41,8*)
Aproximação	22,7 (25,3)	34,8*(21,9)	23 (33,8)	32 (5)	14 (15)	20 (24,5*)
Toque	21,9 (11,1)	24,9 (12,4)	8,6 (–)	12 (–)	15,5 (7,5)	18,6 (24,4)
Perseguição	1,3 (7,4)	0,5 (4,7)	28,6* (–)	8 (90)	3,9 (17,5)	4,8 (3,5)
Puxão	– (32)	10,7* (24)	– (1,4)	8* (–)	23,2 (2,5)	– (4,6)
Ataque	– (0,8)	– (0,5)	1,4 (–)	3 (–)	– (–)	1,4 (–)
Afastamento dos pedipalpos	15,9 (10,5)	20 (10,8)	22,8 (22,5)	25 (–)	– (–)	– (–)
Movimentação dos pedipalpos	2,6 (8,6*)	2,9 (–)	1,4 (26,8)	6* (–)	– (–)	– (–)
Fixação de fios de seda	0,8 (–)	1 (–)	1,4 (–)	– (–)	2,3 (–)	– (–)
Golpeio	– (–)	– (–)	– (–)	– (–)	4,6 (7,5*)	6,2 (–)
Toque das pernas anteriores no cefalotórax do oponente	– (–)	– (–)	– (–)	– (–)	3,9 (25*)	5,5 (–)
Toques curtos nas teias	– (–)	– (–)	4,3 (4,3)	1,5 (5)	– (–)	– (–)
Toque simultâneo dos pedipalpos	– (–)	– (–)	1,4 (–)	– (–)	3,2 (–)	– (–)
Total de eventos (N)	233 (162)	189 (210)	70 (71)	65 (20)	129 (40)	145 (86)
Qui-quadrado entre residente e invasor pré-confronto	$\chi^2_{(7)} = 513,5; p < 0,01$		$\chi^2_{(7)} = 33,8; p < 0,01$		NS	
Qui-quadrado entre residente e invasor pós-confronto	$\chi^2_{(7)} = 26; p < 0,01$		NS		$\chi^2_{(7)} = 513,5; p < 0,01$	

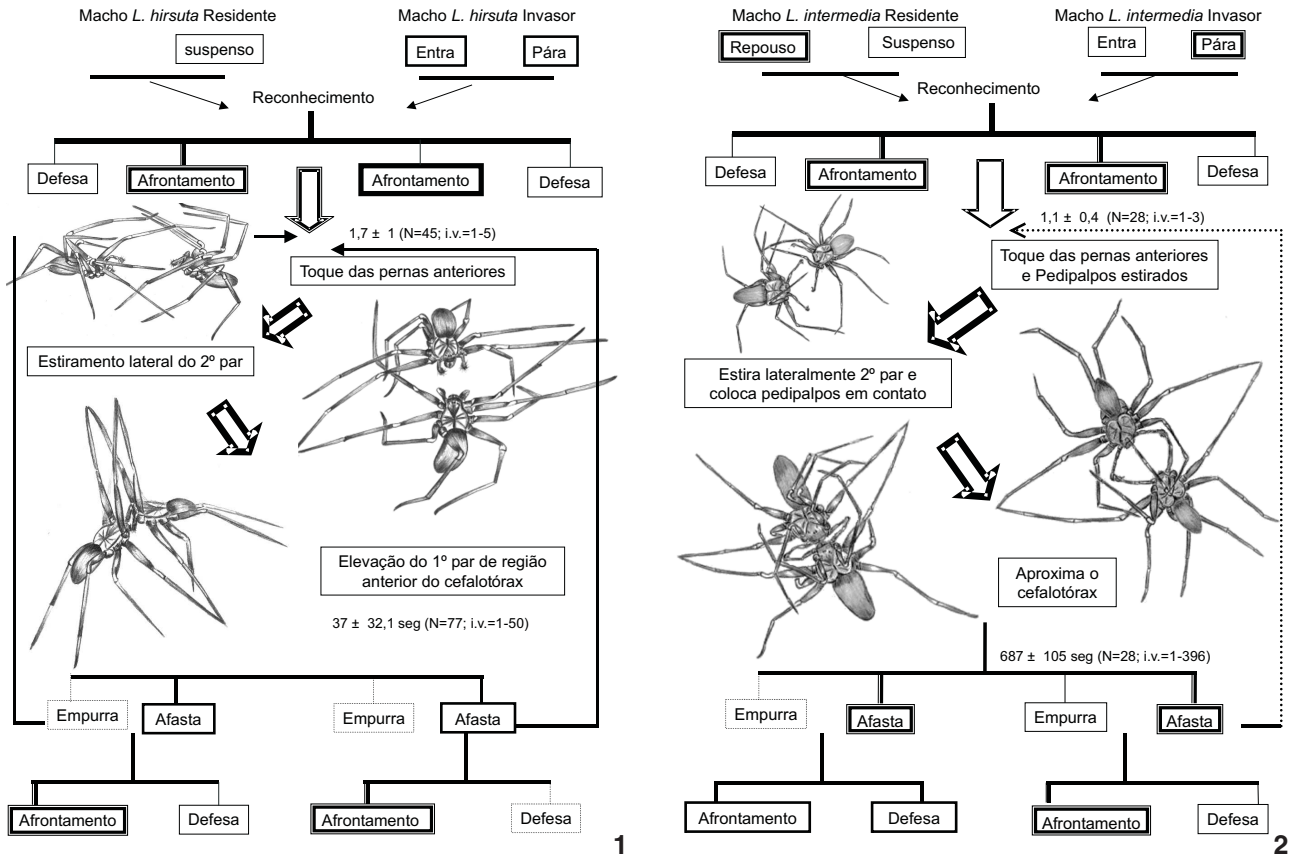
Tabela III. Frequência relativa dos padrões motores exibidos por machos de *L. hirsuta*, *L. laeta* e *L. intermedia* residentes e invasores durante a defesa na fase de pré-confronto (valores fora dos parênteses) e pós-confronto (valores entre parênteses). As frequências absolutas dos padrões motores foram comparadas entre residentes e invasores através do teste do qui-quadrado, sendo os valores significativamente diferentes acompanhados pelo asterisco.

Padrões motores	<i>L. hirsuta</i>		<i>L. intermedia</i>		<i>L. laeta</i>	
	Residente	Invasor	Residente	Invasor	Residente	Invasor
Imobilidade	44 (11,1)	35,2 (18)	70* (10)	15 (–)	25,2 (4,6)	30 (8,6)
Afastamento	46(73)	62* (77)	22 (80)	77,5* (58)	58,5* (30,2)	43 (17,4)
Empurrão	10*(15,9)	2,8 (5)	8 (10)	7,5 (42*)	16,3 (65,2)	27* (74)
Total (N)	59 (63)	108 (39)	37 (10)	40 (7)	111 (43)	84 (23)
Qui-quadrado entre residente e invasor pré-confronto	$\chi^2_{(2)} = 513,5; p < 0,01$		$\chi^2_{(2)} = 75; p < 0,01$		$\chi^2_{(2)} = 12; p < 0,01$	
Qui-quadrado entre residente e invasor pós-confronto	NS		$\chi^2_{(2)} = 10,2; p < 0,01$		NS	

machos de *L. laeta* inicia-se após um dos machos tocar o cefalotórax do oponente com seu primeiro par de pernas estirado anteriormente, desencadeando padrão motor semelhante na outra aranha. As pernas anteriores são mantidas nesta posição com as aranhas exercendo força e pressionando o cefalotórax da oponente para baixo. Caso uma das aranhas possua pernas mais longas, as mesmas podem ultrapassar o cefalotórax tocando o abdome. Se a aranha conseguir dobrar a articulação metatarso/tarso, contornando a região posterior do abdome, desloca a oponente em sua direção. Ambos os machos também forçam a oponente na direção contrária ao seu

deslocamento, assim a aranha mais forte faz com que a outra se desloque para trás. Depois de colocado o primeiro par de pernas estirado sobre o cefalotórax, a aranha estira para frente o segundo par de pernas, o qual é colocado paralelo ao corpo da oponente, tocando-o nas bases de suas pernas, deslocando-a em sua direção. A aranha pode afastar as pernas da agressora para cima, enquanto distancia-se. A interação pode terminar ou haver novos confrontos, sendo registrados até seis confrontos consecutivos em uma mesma interação (Fig. 1).

O confronto dos machos de *L. intermedia* é iniciado com a aproximação de ambos os machos com os pedipalpos afasta-



Figuras 1-2. Fluxogramas do comportamento agonístico de machos de *L. hirsuta* (1) e de *L. intermedia* (2). A frequência de exibição de cada comportamento foi representada por: (· · ·) 1-20%, (—) 21-40%, (—) 41-60%, (—) 61-80% e (—) 81-100%. Duração média do confronto e número médio de confrontos consecutivos (média ± desvio padrão – amostra, intervalo de variação).

dos e/ou em movimento e tocando simultaneamente as pernas anteriores em diferentes partes do corpo da oponente, estimulando-a a se posicionar de frente. Ambos os machos estiram lateralmente o segundo par de pernas e colocam suas extremidades em contato. O primeiro par de pernas é elevado e também colocado em contato. As aranhas aproximam-se, abaixam o cefalotórax e tocam as extremidades dos pedipalpos, em seguida deslocam-nos lateralmente, aproximando a extremidade anterior do cefalotórax. Ambos os machos exercem força no sentido contrário ao do movimento da oponente, até que uma das aranhas volte os pedipalpos e pernas para posição original e se afaste, ou desloque a oponente para trás, empurrando-a. O confronto de *L. intermedia* possuiu uma longa duração quando comparado com os de *L. laeta* e *L. hirsuta*, porém geralmente a definição da interação se dá após poucos confrontos (Fig. 2).

O confronto dos machos de *L. hirsuta* é iniciado com a aproximação dos machos com o corpo suspenso e tocando as pernas anteriores, estimulando a oponente a se posicionar de frente. Então, os machos elevam a região anterior do corpo e deslocam seus pedipalpos lateralmente mantendo a tibia e o

tarso direcionados para baixo. O segundo par de pernas é estirado lateralmente e suas extremidades colocadas em contato, enquanto que o primeiro par de pernas é estirado para cima e também colocado em contato com os da outra aranha. Os machos aproximam a região anterior do cefalotórax e em seguida, elevam a região anterior do corpo, mantendo-o na posição vertical, sustentado apenas pelo quarto par de pernas. Os machos exercem força no sentido contrário ao deslocamento da oponente, enquanto o terceiro par de pernas em contato com as pernas da oponente é movimentado no sentido antero-posterior, ocasionando o desequilíbrio da mesma. A aranha pode abaixar e voltar as pernas e pedipalpos para posição original, se afastar ou empurrar a oponente, deslocando para trás. O confronto é reiniciado freqüentemente, sendo registrados até cinco em uma mesma interação (Fig. 3).

O confronto foi mais freqüente em interações entre machos de *L. hirsuta* do que em *L. laeta* e *L. intermedia* ($\chi^2_{(2)} = 27$; $p < 0,01$). A duração do confronto ($H = 10,5$; $p < 0,01$) foi significativamente maior em *L. intermedia* do que em *L. laeta*, já o número médio de confrontos em uma mesma interação ($H =$

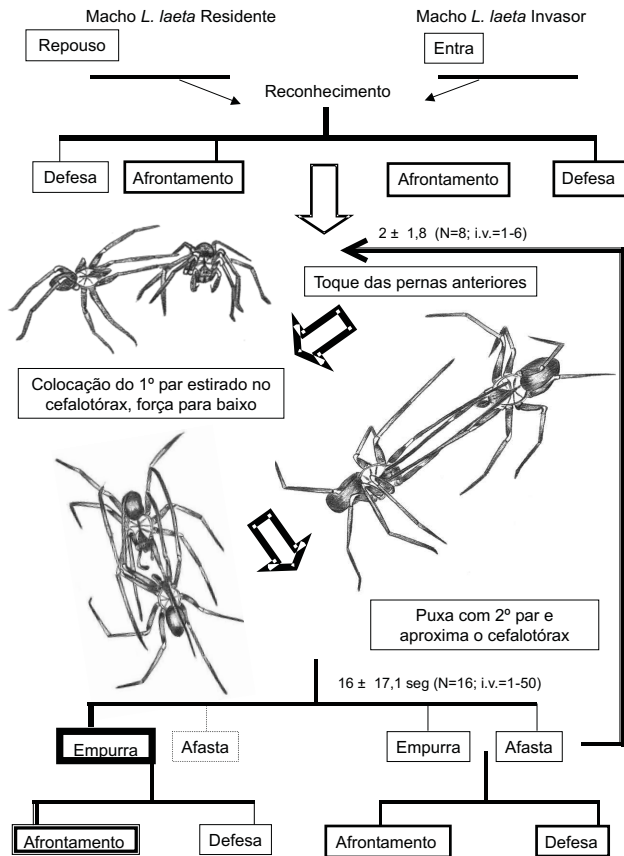


Figura 3. Fluxograma do comportamento agonístico de machos de *L. laeta*. A frequência de exibição de cada comportamento foi representada por: (· ·) 1-20%; (—) 21-40%; (—) 41-60%; (—) 61-80% e (—) 81-100%. Duração média do confronto e número médio de confrontos consecutivos (média ± desvio padrão – amostra, intervalo de variação).

8,3; $p < 0,01$) foi significativamente menor em *L. intermedia* (Figs 1-3). Não foi registrada nenhuma morte em interações com *L. intermedia* e *L. hirsuta*, enquanto que para *L. laeta* um invasor foi picado.

Pós-confronto

Imediatamente após a exibição dos padrões motores do confronto, as aranhas podem se afastar, deslocar a oponente para trás, empurrando-a ou apresentar novamente o comportamento de afrontamento ou de defesa. A frequência de exibição dos padrões motores do afrontamento entre residentes e invasores diferiu em machos de *L. hirsuta* e *L. laeta* e de defesa em *L. intermedia* (Tabs II e III). A frequência de afrontamento e defesa na fase de pós-confronto diferiu entre as espécies, sendo que os machos residentes de *L. intermedia* afrontaram mais do que os invasores ($\chi^2_{(1)} = 9,8$; $p < 0,01$) e os invasores de *L. hirsuta* ($\chi^2_{(1)} = 82$; $p < 0,01$) e *L. intermedia* ($\chi^2_{(1)} = 7,2$; $p < 0,01$) mais do que os residentes (Tabs II e III).

DISCUSSÃO

O comportamento agonístico do macho de *L. laeta*, *L. intermedia* e *L. hirsuta* foi caracterizado por atos comportamentais ritualizados que tiveram em comum a sinalização de força e tamanho, sendo a maioria dos padrões motores e dos comportamentos compartilhados, diferenciando-se principalmente pelos padrões motores utilizados no confronto.

A existência de um padrão comportamental ritualizado para confrontos sugere que os machos das três espécies usam este comportamento para disputa de recursos. Sendo o tamanho sinalizado através do comprimento das pernas (estiradas para frente: *L. laeta* e para os lados e para cima: *L. intermedia* e *L. hirsuta*) e a força sinalizada através do deslocamento da aranha (para baixo e para frente: *L. laeta* e para trás: *L. intermedia* e *L. hirsuta*). No entanto, a baixa ocorrência do confronto em *L. intermedia* e *L. laeta* nas condições do presente estudo, sugere que o mesmo pode ser mais efetivo em outras situações como na presença da fêmea, não sendo, aparentemente, a defesa territorial tão importante para o seu desencadeamento, o que vem de encontro com a pequena longevidade dos machos e sua vida errante em busca da fêmea (GALIANO 1967, FISCHER & VASCONCELLOS-NETO 2000). Por outro lado, a maioria das interações com *L. hirsuta* apresentou o confronto, o que leva a questionar a relação do comportamento a um hábito mais sedentário, em que a defesa territorial é mais intensa. Embora se deva considerar que o tamanho e a força dos machos de *L. hirsuta* possam ter sido mais equivalentes e necessitarem de diferentes mecanismos para definir a interação (KREBS & DAVIES 1996).

Os sinais utilizados no confronto pelas aranhas *Loxosceles* foram semelhantes aos exibidos no cortejo. FOELIX (1996) apresenta dados para Salticidae, em que algumas espécies ancestrais exibem o comportamento agonístico idêntico ao comportamento de cortejo, provavelmente por não conseguirem diferenciar machos de fêmeas a uma longa distância. Espécies de *Loxosceles*, grupo primitivo de Araneomorphae, compartilham três padrões motores no comportamento reprodutivo: toque das pernas, movimentação dos pedipalpos e pulsação abdominal e a variação na frequência de exibição desses elementos parece estar relacionada com o isolamento reprodutivo das espécies. Tanto no comportamento sexual quanto no agonístico o toque das pernas anteriores parece ser um ato comportamental essencial no reconhecimento de todas as espécies, provavelmente relacionado com reconhecimento químico. Já a movimentação dos pedipalpos (GALIANO 1967, FISCHER & VASCONCELLOS-NETO 2000, FISCHER & MARQUES-DA-SILVA 2001, FISCHER 2007) supõe a comunicação sonora, uma vez que as aranhas *Loxosceles* possuem uma estrutura de estridulação composta por um pino nos pedipalpos e ranhuras na face retrolateral das quelíceras (GALIANO 1967, UETZ & STRATTON 1982). Essas estruturas ocorrem em ambos os sexos e em jovens, assim provavelmente a produção sonora ultrapassa o contexto sexual podendo ser utilizado também na defesa (GALIANO 1967).

Apesar dos machos invasores de *Loxosceles* spp.

interagirem com as teias do residente durante a fase de pré-confronto, o mecanismo foi mais relevante para *L. laeta*, em que provavelmente o golpeio tem um contexto importante na identificação (GALIANO 1967, FISCHER 2007), similar à movimentação dos pedipalpos para as demais espécies. Provavelmente essa diferença se deva às características ecológicas e comportamentais, com *L. laeta* se mostrando mais sedentária e agressiva do que *L. intermedia*, refletindo na maior concentração de teias e interações mais cautelosas (FISCHER & VASCONCELLOS-NETO 2005b). Esse padrão é refletido tanto no comportamento sexual quanto no agonístico. Enquanto o cortejo de *L. laeta* é mais demorado do que o de *L. intermedia*, o período que os êmbolos permanecem inseridos são significativamente menores (GALIANO 1967, FISCHER & VASCONCELLOS-NETO 2000, FISCHER 2007). De maneira similar, o confronto de *L. laeta* foi o mais rápido e apresentou padrões motores que favoreciam a manutenção de uma maior distância entre os combatentes.

O padrão comportamental exibido no combate entre os machos mostrou uma relação com o grupo de radiação, uma vez que os comportamentos de *L. intermedia* e *L. hirsuta* foram mais semelhantes entre si e diferenciados de *L. laeta*. Padrão similar pode ser visto no comportamento copulatório (GALIANO 1967, FISCHER & VASCONCELLOS-NETO 2000 e FISCHER & MARQUES-DASILVA 2001, FISCHER 2007), em que as interações de *L. intermedia* e *L. hirsuta* são caracterizadas pelo toque de pernas anteriores, afastamento e movimentação dos pedipalpos e toque simultâneo dos pedipalpos, enquanto que *L. laeta* é caracterizada por golpeios dos machos e colocação pelo macho do 1º par de pernas estirados no cefalotórax da fêmea. No entanto, apesar da semelhança entre *L. intermedia* e *L. hirsuta* cada espécie apresentou peculiaridades sugerindo que o comportamento agonístico é tão conservativo quanto o sexual e possível de ser utilizado em estudos filogenéticos.

Os resultados do presente estudo confirmam a existência do comportamento de confronto ritualizado para cada espécie revelando relações tanto com o grupo de radiação quanto com características da espécie. No entanto, a variação na frequência de ocorrência e número médio de confrontos por interação pode estar relacionado com a agressividade e pré-disposição para o combate ao invés da fuga, sugerindo que a sua eficácia na partilha de recursos e na proteção da fêmea contra cópulas com outros machos depende de outras estratégias como duração da cópula, cópulas seqüências, poliandria, poligenia, competição espermática e seleção sexual.

AGRADECIMENTOS

A Emanuel M. da Silva e equipe do Centro de Produção e Pesquisa de Imunobiológicos (CPPI/SESA-PR).

LITERATURA CITADA

FERNÁNDEZ-MONTRAVETA, C. & J. ORTEGA. 1993. Sex differences in the agonistic behavior of a lycosid spider (Araneae; Lycosidae). *Ethology Ecology Evolutionary* 5: 293-301.

- FISCHER, M.L. 2007. Comportamento sexual de *Loxosceles laeta* (Nicolet) (Araneae, Sicariidae): influência da idade da fêmea. *Revista Brasileira de Zoologia* 24: 865-872.
- FISCHER, M.L. & E. MARQUES-DA-SILVA. 2001. Comportamento sexual de *Loxosceles hirsuta* Mello-Leitão, 1931 (Araneae; Sicariidae). *Estudos de Biologia* 47: 7-14.
- FISCHER, M.L. & J. VASCONCELLOS-NETO. 2000. Comportamento sexual de *Loxosceles intermedia* Mello-Leitão, 1934 (Araneae; Sicariidae). *Revista de Etologia* 2: 31-42.
- FISCHER, M.L. & J. VASCONCELLOS-NETO. 2005a. Development and life tables of *Loxosceles intermedia* Mello-Leitão, 1934 (Araneae; Sicariidae). *The Journal of Arachnology* 33: 758-766.
- FISCHER, M.L. & J. VASCONCELLOS-NETO. 2005b. Microhabitats Occupied by *Loxosceles intermedia* and *Loxosceles laeta* (Araneae: Sicariidae) in Curitiba, Paraná, Brazil. *Journal of Medical Entomology* 42: 756-765.
- FOELIX, R.F. 1996. *Biology of spiders*. New York, Oxford University Press, 2nd ed., 330p.
- GALIANO, M.E. 1967. Ciclo biológico e desarrollo de *Loxosceles laeta* (Nicolet, 1849). *Acta Zoologica Lilloana* 23: 431-464.
- GERTSCH, W.J. 1967. The spider genus *Loxosceles* in South America. *Bulletin American Museum Natural History* 136: 121-182.
- HITE, M.J.; W.J. GLADNEY; J.L. LANCASTER JR & W.H. WHITCOMB. 1966. Biology of brown recluse spider. *Arkansas Agricultural Experimental Station Bulletin* 711: 2-26.
- HODGE, M.A. 1987. Agonistic interaction between female bowl and doily spiders (Araneae; Linyphiidae) owner biased outcomes. *The Journal of Arachnology* 15: 241-247.
- HODGE, H.A. & G.W. UETZ. 1995. A comparison of agonistic behavior of colonial web building spider from desert and tropical habitats. *Animal Behaviour* 50: 963-972.
- JACKSON, R.R. & K.J. COOPER. 1991. The influence of body size and prior residency on the outcome of male-male interactions of *Marpissa marina*, a New Zealand jumping spider (Araneae; Salticidae). *Ethology Ecology Evolutionary* 3: 79-82.
- KREBS, J.R. & N.B. DAVIES. 1996. *Introdução à Ecologia Comportamental*. São Paulo, Atheneu, 420p.
- MARQUES-DA-SILVA, E. & M.L. FISCHER. 2005. Distribuição das espécies do gênero *Loxosceles* Heineken & Lowe, 1835 (Araneae; Sicariidae) no Estado do Paraná. *Revista da Sociedade Brasileira de Medicina Tropical* 38: 331-335.
- MARQUES-DA-SILVA, E.; R.S. SANTOS; M.L. FISCHER & G. RÚBIO. 2006. *Loxosceles* spider bites in the State of Paraná, Brazil: 1993-2000. *Journal of Venomous Animals and Toxins* 12: 110-123.
- RIECHERT, S.E. 1986. Spider fights as test of evolutionary games theory. *American Science* 74: 604-610.
- RINALDI, I.M.P. & A.A. STROPA. 1998. Sexual behaviour in *Loxosceles gaucho* Gertsch (Araneae; Sicariidae). *Bulletin of the British Arachnological Society* 11: 57-61.
- UETZ, G.W. & G.E. STRATTON. 1982. Acoustic communication and reproduction isolation in spiders, p. 123-159. *In*: P.N. WITT

& J.S. ROVNER (Eds). **Spider communication: mechanisms and ecological significance**. Princeton, Princeton University Press, 441p.

WHITWHOUSE, M.E. 1997. Experience influences male-male contests in the spider *Argyrodes antipodiana* (Theridiidae: Araneae). **Animal Behaviour** 53: 913-923

Submitted: 18.II.2008; Accepted: 25.XI.2008.
Editorial responsibility: Georgina Bond-Buckup