



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE OURO PRETO – UFOP**

Instituto de Ciências Exatas e Biológicas – ICEB

Departamento de Evolução, Biodiversidade e Meio Ambiente – DEBIO

Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Biomas Tropicais



Fernanda de Souza Sá

# **FORRAGEIO SOCIAL EM CATETOS: TÁTICAS, DOMINÂNCIA, HABILIDADE COMPETITIVA E SUCESSO**

Orientação: Prof. Dr. Robert John Young

Co-orientação: Prof. Dr. Cristiano Schetini de Azevedo

Dr. Danusa Guedes.

OURO PRETO

2017.

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE OURO PRETO - UFOP**

Instituto de Ciências Exatas e Biológicas – ICEB

Departamento de Evolução, Biodiversidade e Meio Ambiente – DEBIO

Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Biomas Tropicais

**FORRAGEIO SOCIAL EM CATETOS: TÁTICAS, DOMINÂNCIA, HABILIDADE  
COMPETITIVA E SUCESSO**

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Biomas Tropicais do Instituto de Ciências Exatas e Biológicas da Universidade Federal de Ouro Preto, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre.

Área de concentração: Comportamento animal

Orientador: Orientação: Prof. Dr. Robert John Young

Co-orientação: Prof. Dr. Cristiano Schetini de Azevedo e Dr. Danusa Guedes.

**Fernanda de Souza Sá**

S111f Sá, Fernanda Souza de.  
Forrageio social em catetos [manuscrito]: táticas, dominância, habilidade competitiva e sucesso / Fernanda Souza de Sá. - 2017.  
39f.: il.: grafs; tabs.

Orientador: Prof. Dr. Robert John Young.  
Coorientador: Prof. Dr. ' Azevedo, Cristiano Schetini de ; Guedes, Danusa.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Ouro Preto. Instituto de Ciências Exatas e Biológicas. Departamento de Biodiversidade, Evolução e Meio Ambiente. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Biomas Tropicais .  
Área de Concentração: Evolução e Funcionamento de Ecossistemas.

1. Modelo produtor-usurpador. 2. Sucesso de forrageio. 3. Habilidade competitiva. 4. Forrageio social. 5. Centralidade. I. John Young, Robert. II. Azevedo, Cristiano Schetini de ; Guedes, Danusa, '. III. Universidade Federal de Ouro Preto. IV. Título.

CDU: 574



**MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO**  
**UNIVERSIDADE FEDERAL DE OURO PRETO**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE**  
**BIOMAS TROPICAIS**



**ATA DE DEFESA DE DISSERTAÇÃO**

Aos 31 dias do mês de março do ano de 2017, às 09:00 horas, nas dependências do Departamento de Biodiversidade, Evolução e Meio Ambiente (Debio), foi instalada a sessão pública para a defesa de dissertação da mestrandia Fernanda de Souza Sá, sendo a banca examinadora composta pelo Prof. Cristiano Schetini de Azevedo (Presidente - UFOP), pelo Prof. Flávio Henrique Guimarães Rodrigues (Membro - Externo), pela Prof. Reisla Oliveira (Membro - UFOP). Dando início aos trabalhos, o presidente, com base no regulamento do curso e nas normas que regem as sessões de defesa de dissertação, concedeu à mestrandia Fernanda de Souza Sá 30 minutos para apresentação do seu trabalho intitulado "Forrageio Social em Catetos: Táticas, Dominância, Habilidade Competitiva e Sucesso.", na área de concentração: Evolução e Funcionamento de Ecossistemas. Terminada a exposição, o presidente da banca examinadora concedeu, a cada membro, um tempo máximo de 30 minutos, para perguntas e respostas à candidata sobre o conteúdo da dissertação, na seguinte ordem: Primeiro, Prof. Flávio Henrique Guimarães Rodrigues; segundo, Profa. Reisla Oliveira; terceiro, Prof. Cristiano Schetini de Azevedo. Dando continuidade, ainda de acordo com as normas que regem a sessão, o presidente solicitou aos presentes que se retirassem do recinto para que a banca examinadora procedesse à análise e decisão, anunciando, a seguir, publicamente, que a mestrandia foi aprovada por unanimidade, sob a condição de que a versão definitiva da dissertação deva incorporar todas as exigências da banca, devendo o exemplar final ser entregue no prazo máximo de 60 (sessenta) dias à Coordenação do Programa. Para constar, foi lavrada a presente ata que, após aprovada, vai assinada pelos membros da banca examinadora e pela mestrandia. Ouro Preto, 31 de março de 2017.

Presidente: Cristiano Schetini de Azevedo

Membro: Flávio Henrique Guimarães Rodrigues

Membro: Reisla Oliveira

Mestrandia: Fernanda de Souza Sá

## **AGRADECIMENTOS**

Nenhuma jornada é construída sozinha, nenhum obstáculo é vencido sozinho, nenhuma história é escrita sozinha! Aqui estou eu, subindo mais um degrauzinho na minha vida! Será minha a vitória? Uma única certeza eu levo disso tudo, gravada no meu peito e alma: sozinha eu não teria conseguido nada! Se há vitória é porque sempre tive anjos ao meu lado!

Agradeço a Deus, que todos os dias confortou meu coração e meu deu forças para seguir em frente. Aos meus pais, Eliane e Joel, por simplesmente serem os responsáveis por isso tudo! O que eu realizo hoje é fruto da educação, amor e dedicação que vocês sempre tiveram por mim! Aos meus irmãos queridos, Gui e Vi, por me apoiarem. A toda a minha família, que torce por mim a cada passo que eu dou e entende com paciência as minhas ausências. AMO VOCÊS!

Agradeço a UFOP e ao Laboratório de Zoologia de Vertebrados por me proporcionar a oportunidade de ensino e pela estrutura.

A Ouro Preto, por me receber com tanto carinho e por ser palco de infinitos momentos de felicidade na minha vida!

Não existem palavras para agradecer aos colegas de mestrado. Vocês, sem dúvida, foram a melhor parte disso tudo. Meus colegas de sala Céres, Stellinha, Marcelinha, Victor,

Túlaci, João Victor e Brehna, vocês foram meu suporte. Obrigada por tudo! Pelas risadas, companhia, conselhos, paciência, pela ajuda e por sempre estarem dispostos a ouvir meus desabaços. Carlos, além de tudo, você foi meu super companheiro de campo! Nosso trabalho foi ficando mais leve à medida que nossa amizade foi ganhando uma carga mais pesada! Aos demais colegas do BIOMAS, meu eterno agradecimento por sempre me renderem ótimos momentos.

A Nara que me mostrou que é ainda mais bela do que o nome que carrega. Obrigada por estar ao meu lado nas maiores roubadas no campo e mesmo assim ser o motivo das gargalhadas mais gostosas. Foi muito bom morar na floresta com você, amiga! Ao Fifi, pelo apoio no campo, amizade e por ser um biólogo tão apaixonado, que me espelha.

Ao pessoal do Tripuí, que sempre me deu suporte e me trataram com tanto carinho!

A equipe catetos, pelo apoio e companheirismo no campo e a todo o pessoal da fazenda Engenho D'Água. Marcia e a Lindaura, obrigada por tudo, vocês são muito queridas (obs: nunca vou me esquecer da comida de vocês). Um agradecimento mais que especial ao meu querido amigo Vando. Sem sua ajuda, seria impossível chegar onde cheguei. Você sem dúvidas foi meu anjo da guarda neste projeto! **MUITO OBRIGADA!**

A equipe do Biomass, professores e funcionários, muito obrigada por contribuírem tanto para a minha formação! Fábio e Maria Rita, obrigada por se tornarem amigos.

Agradeço as MM's, sempre sensacionais, aos puros e aos papas, aos demais amigos que fiz em OP, a Lika, por ser a melhor sempre, a Mary e as Gatas da Bio por toda a amizade!

Agradeço ao Tom, que entrou em minha vida no meio de toda a loucura que é um mestrado e me trouxe paz! Obrigada por me fazer sentir o amor maior do mundo! Com você do meu lado foi muito mais fácil!

Agradeço aos membros da banca por todas as considerações de suma importância.

Ao Robert, por me orientar e acreditar em mim. Obrigada por toda a contribuição acadêmica! Agradeço a Danusa, por toda a dedicação, orientação, paciência e por me mostrar que eu era capaz! Ao Cris, por todo suporte, orientação, conselhos, pelo exemplo de profissional e principalmente, por se tornar um grande amigo! A vocês, meu muitíssimo obrigada!

A todos que de alguma forma cruzaram meu caminho nessa trajetória e me ajudaram, com simples gestos, a torna-la menos cansativa meu ETERNO AGRADECIMENTO!

**"A felicidade só é real quando partilhada"**

**(H. David Thoreau)**



## FORRAGEIO SOCIAL EM CATETOS: TÁTICAS, DOMINÂNCIA, HABILIDADE COMPETITIVA E SUCESSO

Fernanda de Souza Sá<sup>1</sup>, Danusa Guedes<sup>1</sup>, Cristiano Schetini de Azevedo<sup>1</sup>, Carlos Magno de Faria<sup>1</sup>, Dhiordan Deon Lovenstain Costa<sup>1</sup>, Mariane Mendes da Silva<sup>1</sup>, Beatriz Cristiana da Silva<sup>1</sup>, Robert John Young<sup>2</sup>

*1: Departamento de Evolução, Biodiversidade e Meio Ambiente, Instituto de Ciências Exatas e Biológicas, Universidade Federal de Ouro Preto, Minas Gerais, Brasil. Campus Morro do Cruzeiro, s/n, Bauxita. Cep: 35400-000. Ouro Preto, Minas Gerais, Brasil. Phone: 55 31 3559-1598.*

*2: [University of Salford Manchester](http://www.salford.ac.uk), Peel Building - Room G21, Salford, M5 4WT, United Kingdom. E-mail: [r.j.young@salford.ac.uk](mailto:r.j.young@salford.ac.uk)*

\*Corresponding author: C.S. Azevedo, Departamento de Evolução, Biodiversidade e Meio Ambiente, Instituto de Ciências Exatas e Biológicas, Campus Morro do Cruzeiro, s/n, Bauxita, CEP: 35400-000, Ouro Preto, MG, Brasil.

Endereço de e-mail: cristianoroxette@yahoo.com

### RESUMO:

O Modelo Produtor-Usurpador (PS) é uma importante ferramenta para avaliar as estratégias de forrageio utilizadas por membros de grupos sociais, podendo existir diferenças individuais nas escolhas e investimento na procura do alimento. Essas escolhas se relacionam à capacidade dos indivíduos em associar informações ecológicas e sociais, sendo possivelmente alteradas em respostas a condições ambientais extremas e a fatores intrínsecos. O objetivo do presente trabalho foi avaliar as táticas de forrageio social de

catetos cativos (produzir e usurpar), identificando se características ambientais (imprevisibilidade alimentar) e individuais (dominância, hierarquia e centralidade) influenciam nas decisões tomadas. Para isso, dois grupos de catetos, com 10 indivíduos cada, foram submetidos a uma situação de imprevisibilidade alimentar que consistia na diminuição do número de manchas alimentares acessíveis aos animais dentro do recinto (6 bacias dispostas dentro do recinto, somente duas com alimentos acessíveis) e na alteração diária dos locais das bacias com alimentos acessíveis. Os resultados encontrados mostraram que a maioria dos catetos não alterou a tática de forrageio quando submetidos a essa situação. O sucesso do forrageio dos produtores foi maior do que o dos usurpadores (no experimento controle do grupo 1). Não foi observada relação entre a dominância e a tática de produzir com a habilidade competitiva, e nem com o sucesso de forrageio, entretanto, houve relação entre o sucesso de forrageio individual e a habilidade competitiva, onde os mais hábeis forragearam mais. Finalmente, as taxas de interações agonísticas não aumentaram com a redução do recurso alimentar, exceto durante o forrageio social, onde os conflitos aumentaram com a diminuição da oferta alimentar. Concluímos que catetos utilizam o modelo produtor-usurpador, ainda que a escolha das táticas de forrageio e o sucesso de forrageio não sejam influenciados pelas condições ambientais, mas sim pela personalidade dos catetos. As táticas de forrageio escolhidas pelos catetos podem ter relação com a centralidade dos indivíduos e o fator determinante para garantir o sucesso de forrageio dos indivíduos foi a habilidade competitiva no momento do forrageio social. Nossos resultados destacam a importância de incluir a variação comportamental individual nos modelos de jogos de produtor usurpador.

**Palavras-chave:** modelo produtor-usurpador, sucesso de forrageio, habilidade competitiva, forrageio social, táticas de forrageio, centralidade.

# 1 INTRODUÇÃO

Um dos fatores determinantes para o *fitness* dos animais é a alimentação (Garber, 1987) e, visto que várias espécies de animais realizam a procura pelos recursos energéticos em grupo (forrageio social) (Giraldeau e Caraco, 2000), é necessário se conhecer e explicar melhor as estratégias adotadas pelos indivíduos quando deparados com ocasiões em que outros indivíduos estão envolvidos (Giraldeau & Caraco, 2000).

O forrageio social, embora aumente a competição por recursos, possibilita que os indivíduos do grupo utilizem de informações públicas, aumentem a taxa de encontro de manchas alimentares, aumentem a possibilidade de divisão de tarefas e garantam maior proteção contra predação (Giraldeau & Caraco, 2000). Durante o forrageio social, os membros do grupo compartilham informações do ambiente, facilitando o encontro e divisão dos itens alimentares entre eles (Barnard & Sibly, 1981; Bicca-Marques & Garber, 2005). De acordo com a Teoria de Forrageio Social, alguns animais são capazes de associar informações ecológicas e sociais, podendo assim adotar diferentes táticas durante o forrageio social, possibilitando-os diminuir a competição intra-específica e ainda obter vantagens de forragear em grupo (Bicca-Marques & Garber, 2005). Neste caso, o sucesso das táticas individuais depende não só de suas escolhas, mas também das escolhas e do sucesso das estratégias utilizadas pelos demais indivíduos que estão interagindo com ele, compondo a ideia principal da Teoria de Jogos (Smith, 1978; Giraldeau & Caraco, 2000).

Animais sociais podem escolher entre diferentes estratégias para obter recursos de forma mais vantajosa e inserido na Teoria dos Jogos, o Modelo Produtor-Usurpador (PS) é uma importante ferramenta para testar a capacidade de tomada de decisões dos indivíduos baseada nas informações ambientais e sociais obtidas (Giraldeau & Caraco, 2000). Os

indivíduos podem se comportar como produtores, procurando seu próprio alimento, ou como usurpadores, procurando oportunidades de explorar os alimentos encontrados por outros membros do grupo (Beauchamp & Giraldeau, 1996). Os produtores gastam energia na procura do alimento, mas obtêm a vantagem de ingerir alimento sozinho na mancha antes da chegada dos usurpadores (vantagem do produtor) (Giraldeau & Caraco, 2000). A permanência sem competidores na mancha pode diminuir o tempo de forrageio do indivíduo, uma vez que ele não necessitará gastar muito tempo procurando comida pelo ambiente (Beauchamp & Giraldeau, 1996). Por sua vez, os indivíduos que adotam a tática de usurpador investem no monitoramento do comportamento social dos demais indivíduos do seu grupo, economizando assim energia durante o forrageio, porém, a quantidade e a qualidade energética dos alimentos obtidos pelos mesmos podem ser inferiores às obtidas pelos produtores (Giraldeau & Caraco, 2000).

Variáveis ecológicas, como o tamanho das manchas alimentares (King, et al. 2009), a abundância de alimento (Beauchamp, 2008) e a imprevisibilidade de alimento (Garber et al., 2009; Nogueira et al., 2014) podem afetar o sucesso de forrageio das táticas de produzir e usurpar e, conseqüentemente, o investimento individual em cada uma das táticas (Afshar & Giraldeau, 2014). Sob condições de imprevisibilidade alimentar, os indivíduos que encontrarem o recurso primeiro podem obter a vantagem do produtor por reduzir o tempo que precisam compartilhar o alimento (Giraldeau & Caraco, 2000). Espera-se então que os indivíduos adotem nesta situação adotem mais a tática de produzir.

A escolha da tática de forrageio também pode estar relacionada à habilidade competitiva dos indivíduos de um grupo, principalmente para aqueles em que exista uma linearidade na hierarquia de dominância dos membros do grupo (Barta & Giraldeau, 1998). Alguns autores sugerem que indivíduos de diferentes níveis de hierarquia social podem

adotar táticas diferenciadas (Ranta et al, 1996; Barta & Giraldeau, 1998). Essas táticas são determinadas de acordo com a habilidade que cada um tem de competir por alimentos (Arbilly et al., 2014). Os indivíduos de níveis hierárquicos maiores tendem a adotar mais a tática de usurpador, devido a sua maior habilidade competitiva (Barta & Giraldeau, 1998; Bicca-Marques & Garber, 2005; Ceacero et al., 2012).

Outro fator que pode determinar a escolhas das táticas de forrageio é a centralidade dos indivíduos dentro de um grupo. Embora todos os indivíduos de um grupo possam se relacionar com todos os demais, isso necessariamente não ocorre, refletindo em uma estrutura social complexa, onde membros de um mesmo grupo podem ocupar papéis sociais diferentes (Croft et al., 2008). Através da análise das redes sociais podem-se obter indivíduos mais centrais (quanto maior o número de relações que o indivíduo possui, mais central no grupo ele é), que são mais propensos a serem centros de fluxo de informação e exercerem maior influência no grupo (Wey et al., 2008; Makagon et al., 2012;). Um estudo realizado com três espécies (chapim-azul *Cyanistes caeruleus*, chapim-real *Parus major* e chapim-palustre *Poecile palustris*) mostrou uma correlação entre a posição dos indivíduos na rede social e a probabilidade de descoberta de manchas alimentares, com os indivíduos centrais demonstrando maior probabilidade de encontrar novas manchas do que aqueles com conexões sociais limitadas (Aplin et al., 2012). Isso indica que a maior probabilidade de receber informações sociais sobre manchas confere um benefício a indivíduos mais socialmente conectados (Aplin et al., 2012). Aplin e Morand-Ferron (2017) também demonstraram em um estudo com aves que os indivíduos que ocupavam posições mais centrais possuíam maior tendência em usurpar.

A alteração da tática de forrageio individual é reportada para algumas espécies (*Sturnus vulgaris*: Koops & Giraldeau: 1996; *Quiscalus lugubris*: Morand-Ferron et al.,

2007; *Taeniopygia guttata*: Afshar et al., 2015). Essa alteração pode ocorrer em consequência da aprendizagem individual com eventos passados (Ranta et al, 1996; Afshar & Giraldeau, 2014). No entanto, outros estudos demonstram que os animais podem persistir em determinada tática, independente das condições ambientais (Beauchamp, 2001; David et al., 2011a, David et al., 2012).

O estudo do modelo produtor/usurpador é uma importante fonte de informações sobre a evolução da cognição e adaptações para a vida em grupo (Giraldeau & Caraco, 2000). Entretanto, estudos com mamíferos sociais nesta área ainda são escassos. Um trabalho realizado com javalis demonstra que estes animais podem ajustar suas estratégias de forrageio quando se encontram em grupos sociais, e que estes animais são hábeis em tomar decisões quando confrontados com situações adversas (Held et al., 2010).

Neste trabalho foi avaliado o investimento das táticas de produzir e usurpar em grupos de catetos cativos, com o intuito de verificar se eles alteram ou persistem na tática de forrageio em resposta a alterações ambientais de imprevisibilidade e redução da quantidade alimentar.

Os catetos (*Pecari tajacu* Linnaeus, 1758) são mamíferos da Ordem Artiodactyla, pertencentes à família Tayassuidae. São animais territorialistas, que vivem em grupos sociais de até 32 indivíduos, com machos e fêmeas de diferentes faixas etárias (Bissonette, 1982; SOWLS, 1997). A cooperação entre os indivíduos dos grupos ocorre tanto no cuidado com os jovens, quanto na proteção contra predação e nos comportamentos de forrageio, quando indivíduos se alimentam próximo uns aos outros e até quando utilizam da mesma fonte alimentar (Byers & Bekoff, 1981).

Por todas as características sociais citadas e por ser um animal que se adapta facilmente ao cativeiro, os catetos se mostram excelentes objetos de estudo para testar aspectos do forrageio social em mamíferos (Furtado & Kashwakura, 2007).

O objetivo geral deste trabalho foi avaliar as táticas de forrageio social de catetos cativos, identificando se características ambientais e individuais influenciam nas decisões tomadas, sendo os objetivos específicos e predições: 1) Verificar se os indivíduos alteram o investimento na tática de forrageio sob condições de imprevisibilidade alimentar, com aumento do número de indivíduos no recurso. Se os indivíduos alterarem o investimento nas táticas de forrageio, como previsto pelo modelo PS de aprendizagem, espera-se que, sob condições onde exista a imprevisibilidade do alimento, mais indivíduos adotem a tática de produtor. Por outro lado, se os indivíduos investirem na tática de forrageio persistentemente, espera-se que alguns utilizem mais e outros menos a tática de produtor, independente da condição experimental. 2) Verificar se o sucesso de forrageio dos produtores e usurpadores difere em condições de imprevisibilidade alimentar, com aumento do número de indivíduos no recurso. Em condições de imprevisibilidade alimentar, com aumento do número de indivíduos no recurso, pode ocorrer um aumento na competição pelos recursos. Deste modo, produzir pode ser uma tática vantajosa devido à vantagem de produtor (quantidade de alimento consumido por este indivíduo antes da chegada dos usurpadores) e espera-se que estes tenham maior sucesso de forrageio do que os usurpadores sob esta condição. 3) Verificar se o índice de centralidade individual influencia no investimento da tática de produtor. Espera-se que os indivíduos mais centrais nas redes sociais, por se relacionarem com mais membros do grupo, sejam mais tolerados nas manchas alimentares e tendam a utilizar menos a tática de produtor, uma vez que podem se alimentar em uma mancha que já se encontra ocupada com um menor risco de que ocorram



comportamentos agonísticos contra eles. 4) Verificar se existe uma correlação entre a dominância, o sucesso de produtor e tática de forrageio e se existe uma correlação entre as táticas de produtor, sucesso de forrageio e a habilidade competitiva sob condições de redução de recurso. Espera-se que os indivíduos com maiores classificações hierárquicas possuam maiores habilidades competitivas durante o forrageio social e que adotem menos a tática de produtor (usurpadores), por terem uma maior probabilidade de suplantar coespecíficos do local de alimentação. Sob condições de redução do recurso alimentar, espera-se que os indivíduos de maiores classificações hierárquicas e com maiores habilidades competitivas tenham maior sucesso de forrageio. 5) Verificar se a taxa de interações agonísticas é influenciada pelo contexto de forrageio social e condições experimentais. Espera-se que a taxa de interações agonísticas seja maior durante o contexto de forrageio social (maior habilidade competitiva). Durante o forrageio social espera-se que a taxa de interações agonísticas seja maior sob condições de redução de locais e quantidade de recurso alimentar.

## **2 MATERIAIS E MÉTODOS**

### **2.1 Local e animais de estudo**

O estudo foi realizado na Fazenda Engenho D'Água, localizada no município de Ouro Preto e distrito de São Bartolomeu (20°15'41" S, 43°36'34" W), inserida na Área de Proteção Ambiental das Andorinhas. A fazenda é cadastrada no IBAMA sob o nº 002/2003, processo 02015.002962/2003-02, como uma Área de Soltura de Animais Silvestres (ASAS).

A fazenda possui um grande grupo de catetos, com cerca de 70 indivíduos nascidos em cativeiro, de onde foram retirados os nossos grupos de estudos.

Foram formados dois grupos de catetos para o presente estudo, contendo 10 indivíduos cada. Estes grupos foram formados dois meses antes do início do estudo.

O grupo 1 (GR1) consistia em: oito adultos, sendo seis fêmeas (MA, QB, AM, DE, BO, NA) e dois machos (CB, MO), e dois jovens, sendo uma fêmea (DO) e um macho (IN). O grupo 2 (GR2) consistia em: sete adultos, sendo cinco fêmeas (NA, PA, RO, VD, VE) e dois machos (RI, AZ), e três jovens, sendo duas fêmeas (BA, TO) e um macho (CI). Os indivíduos foram identificados individualmente por suas características morfológicas durante um período de habituação à presença do pesquisador.

Os grupos de estudo foram mantidos em dois recintos externos de 625 m<sup>2</sup> cada, cercados por cerca de arames com 1,5 m de altura. Os dois recintos distanciavam-se um do outro por cerca de 10 m. Cada recinto possuía um comedouro e dois bebedouros posicionados em locais cobertos. Os animais eram alimentados uma vez ao dia, sempre às 07:00h, com uma mistura de ração para suínos marca CCPR e farelo de soja (10kg por recinto).

## **2.2 Desenho experimental**

Para o experimento, seis bacias de metal, de 40 centímetros de diâmetro cada, foram dispostas no recinto, equidistantes 6 metros. As bacias continham recompensa alimentar e eram fixadas por parafusos presos no chão apenas durante a sessão amostral. Para a execução dos experimentos foi escolhido o grão de milho como recompensa alimentar, uma vez que foi constatado através de experimentos anteriores que este era o alimento de maior

preferência dos catetos estudados. Os animais foram privados de se alimentar durante a noite anterior aos experimentos, a fim de aumentar o estímulo ao forrageio durante os testes.

Foi montado um sistema de circuito fechado de tv (CFTV), composto por seis câmeras (Infravermelho AHD-M Luxvision) em cada recinto. Cada câmera foi posicionada na frente das bacias e conectada a um DVR Stand Alone 8 Ch AHD-M Luxvision, de modo que fosse possível filmar e gravar o comportamento dos animais diariamente. Ao fim de cada sessão amostral, as câmeras foram desconectadas do DVR e as gravações geradas foram salvas em HD externo Samsung 1Tb. Todas as bacias foram filmadas concomitantemente e as filmagens foram analisadas *a posteriori*, em laboratório.

### **2.3 Experimentos**

Foi realizado um experimento controle e um experimento de imprevisibilidade com redução do número de locais para acessar o recurso e redução da quantidade alimentar para cada grupo. Os experimentos ocorreram entre os meses de junho e setembro de 2016, cinco dias na semana, sempre na parte da manhã. Apenas uma sessão de uma hora foi realizada por dia para cada grupo, totalizando 30 horas em cada recinto (15h para o experimento controle, 15h para o experimento de imprevisibilidade). Os grupos foram submetidos ao experimento alternadamente, mas ambos foram testados diariamente. Na semana anterior ao início dos experimentos, seis bacias foram colocadas dentro dos recintos para que os animais se habituassem à presença deste novo objeto (não foi colocado milho nas bacias durante o processo de habituação).

No experimento controle, as bacias foram afixadas ao solo e cada uma delas foi abastecida com 200 gramas de grãos de milho. A quantidade total de milho fornecido era suficiente para que todos os catetos do grupo fossem alimentados. Todas foram mantidas abertas durante uma hora, permitindo livre acesso dos indivíduos à recompensa alimentar.

O experimento de imprevisibilidade alimentar, com diminuição do número de manchas e recompensa alimentar, consistiu na redução da quantidade de manchas alimentares dentro do recinto (de seis bacias com alimentos acessíveis para duas bacias) e na alteração diária dos locais onde o alimento estava acessível aos animais. Diariamente foram sorteadas duas bacias dentre as seis. Nestas bacias, o alimento ficou normalmente acessível aos animais (bacias abertas), como nos experimentos controle, porém, nas demais bacias, os alimentos ficaram inacessíveis aos animais, já que possuíam tampas que evitavam o consumo do milho pelos animais (bacias com tampas). Foram confeccionadas tampas com telas de metal, que se prendiam à bacia, impedindo o acesso dos animais ao alimento. Este procedimento foi realizado para controlar as dicas olfativas. Todas as bacias, com e sem tampa eram abastecidas com 200g de milho.

#### **2.4 Coleta de dados comportamentais**

Os comportamentos exibidos durante os experimentos foram registrados utilizando-se o método focal, com registro contínuo, durante 1 hora (Martin & Bateson, 2007). Para cada indivíduo foi registrado o horário de chegada e saída de cada bacia, além do tempo em que ele permaneceu alimentando.

Simultaneamente ao período dos experimentos foram coletados dados de associação e interação dos grupos de estudo. Esses dados foram coletados em sessões amostrais de

uma hora, durante todo o período do dia (8:00h às 16:00h), duas vezes por semana. Em cada sessão amostral, os dados de associação foram registrados anotando os indivíduos que estavam próximos (dentro do raio de 3 metros), em intervalos de 10 minutos. Os dados de interação foram registrados pelo método “behaviour sampling”, que consistia em registrar todas as interações agonísticas observadas (tabela 1), registrando os autores e receptores de cada interação (Martin & Bateson, 2007). Sessões consecutivas do mesmo grupo foram realizadas em intervalos de uma hora, com o objetivo de manter a independência dos dados (Martin & Bateson, 2007).

**Tabela 1.** Comportamentos agonísticos exibidos

COMPORTAMENTO	DESCRIÇÃO
Mordida ar	Um animal faz um movimento rápido de mordida em direção ao outro sem entrar em contato físico
Mordida	O animal morde o outro
Dar cabeçada	Um animal atinge o outro com seu focinho ou "testa"
Focinhar dorso	Animal aproxima o focinho e mexe a cabeça encostando no outro
Empurrar para o lado	Animal empurra o outro para para os lados
Empurrar para baixo	Animal empurra o outro para baixo até este ter uma posição abaixada
Deitar (intimidado)	Um animal se deita quando abordado por outro
Eriçar os pelos	O animal eriça os pelos ao se sentir ameaçado
Mexida rápida da cabeça com a boca fechada	Animal balança a cabeça rapidamente em frente ao outro com a boca fechada

Tenso locomovendo	O animal que aborda ou abordado por outro assume uma postura reta, com a cabeça reta, e se locomove em direção ao outro
Tenso	O animal que aborda ou abordado por outro assume uma postura reta, com a cabeça reta, quatro patas no chão
Mostrar dentes	Animal que aborda ou abordado por outro abre a boca e mostra os dentes
Aproximação correndo	Animal se aproxima do outro correndo
Atacar	O animal corre em direção ao outro com os pelos eriçados.

Os indivíduos foram classificados como produtores quando foram os primeiros a chegar a uma bacia e considerados usurpadores quando se aproximaram ou se alimentaram nas bacias previamente visitadas por um produtor. Em uma única sessão amostral, um indivíduo poderia utilizar ambas as táticas (usurpar e produzir), desde que em bacias diferentes. Para estabelecer o sucesso de forrageio, o tempo de alimentação de cada indivíduo foi contabilizado por bacia e por sessão amostral. A dominância foi determinada utilizando os dados de interações agonísticas durante os períodos em que o experimento não estava ocorrendo. A habilidade competitiva de cada indivíduo foi estimada utilizando os dados de interação agonística observados apenas durante os experimentos.

## 2.5 Análises estatísticas

O investimento individual na tática de produtor foi mensurado utilizando os resíduos padronizados dos valores observados e esperados do uso da tática de produtor em cada bacia (Siegel & Castellan, 2006). Como a probabilidade de um indivíduo ser produtor em

cada bacia em uma sessão amostral é 0.1 (1 bacia/10 indivíduos) e foram disponibilizadas ao todo 90 bacias (6 bacias x 15 sessões amostrais), é esperado que eles produzam aleatoriamente 9 bacias em todas as sessões amostrais (0.1 x 90). O valor observado foi o número total de bacias produzidas pelo indivíduo.

Para testar se a dica visual (tampa) no experimento de imprevisibilidade não foi relevante e que os indivíduos procuravam a bacia com recompensa, foi comparado o investimento individual na tática de produtor entre as bacias com e sem tampa utilizando o teste Mann-Whitney (Sokal & Rohlf, 1995).

Para verificar se o investimento na tática de produtor aumentou no experimento de imprevisibilidade, o número de diferentes indivíduos atuando como produtor em cada sessão amostral foi comparado entre os experimentos utilizando-se o teste Mann-Whitney (Sokal & Rohlf, 1995). Foi considerado o valor de “p” unilateral.

Para verificar se o sucesso dos produtores diferiu dos usurpadores, a média do sucesso de forrageio (tempo alimentação) dos produtores e usurpadores em cada bacia foram comparados utilizando o teste Mann-Whitney. Foi considerado o valor de “p” bilateral (Sokal & Rohlf, 1995).

A centralidade do indivíduo foi medida utilizando o índice “eigenvector”, que considera o número de vizinhos e seus valores de centralidade (Borgatti et al., 2002). A centralidade foi calculada utilizando a matriz dos índices de associação no programa UCINET (Borgatti et al., 2002). A matriz foi gerada no programa SOCPROG (Whitehead, 2009) utilizando os dados de associação.

A habilidade competitiva de cada indivíduo foi estimada em cada condição (fora do contexto do forrageio e dentro do contexto do forrageio) pelo índice de dominância (MDS) de deVries et al. (2006), com o auxílio do programa SOCPROG (Whitehead, 2008). Este

índice considera o número de interações entre os pares de indivíduos e o número de interações nas quais um determinado indivíduo foi autor e receptor da interação (deVries et al., 2006).

Para verificar a relação da centralidade, da dominância e da habilidade competitiva com o sucesso de forrageio e o investimento na tática de produtor foi utilizado o teste de correlação de Pearson (Sokal & Rohlf, 1995).

O teste Mann-Whitney foi utilizado para comparar as taxas de interações agonísticas (número de interações/1 hora) entre as condições experimentais e entre as condições de forrageio social e fora do forrageio social. As sessões amostrais que não tiveram interações agonísticas foram desconsideradas das análises.

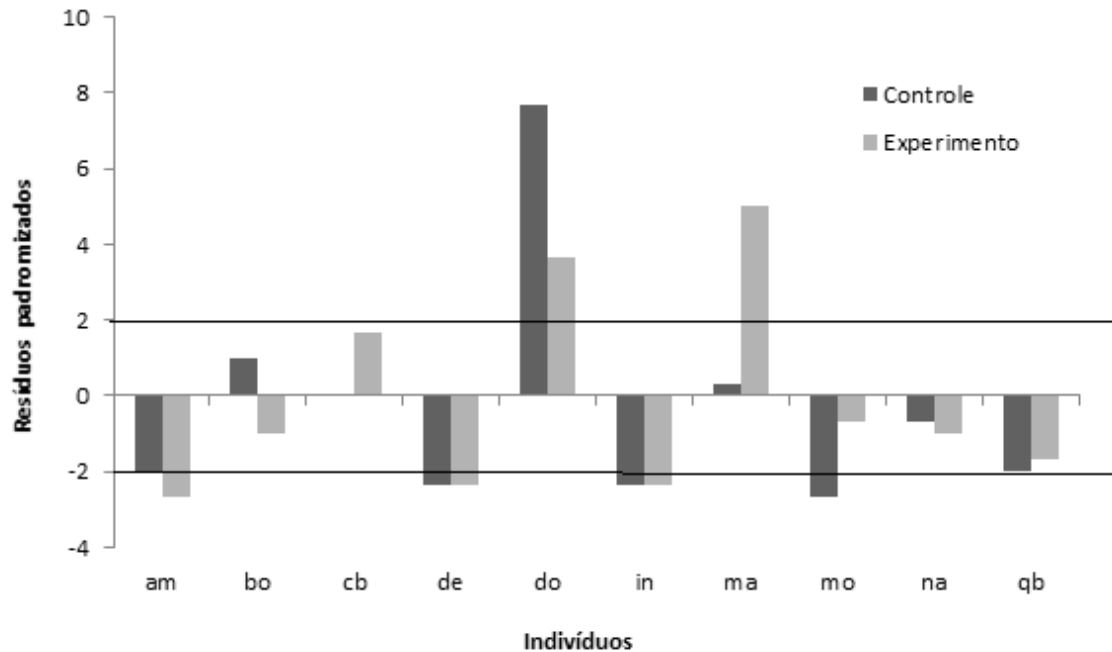
Todos os testes foram realizados ao nível de significância de 95%.

### **3 RESULTADOS**

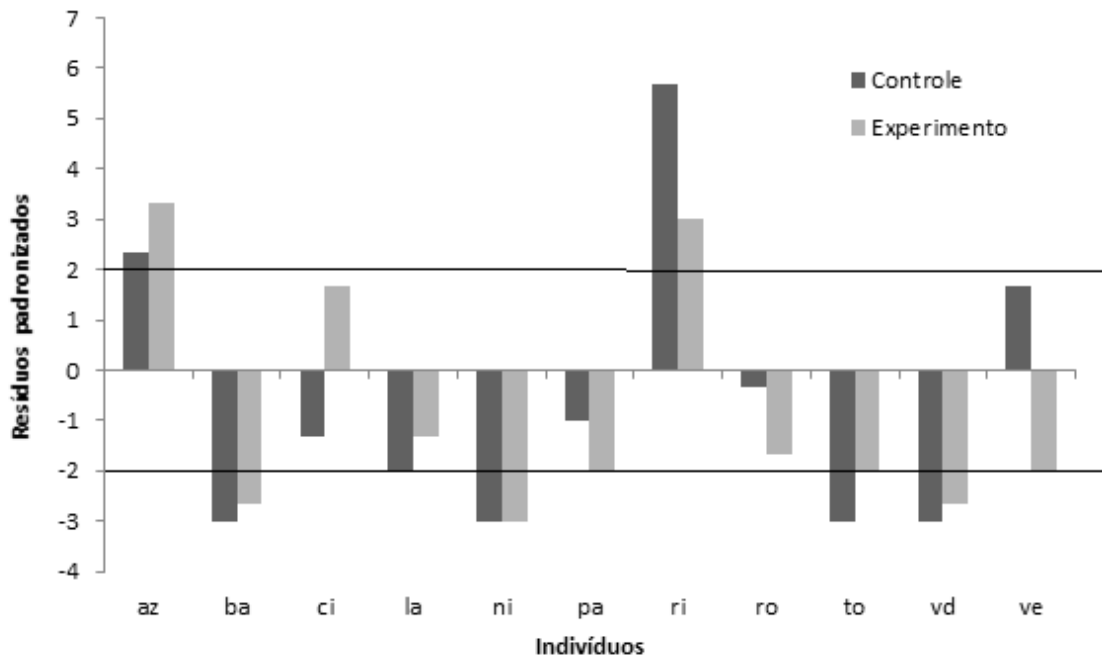
O investimento individual na tática de produzir não diferiu entre as bacias abertas e as bacias tampadas na condição de imprevisibilidade alimentar (GR1: média  $\pm$  DP: sem tampa =  $-0.1 \pm 2$ , com tampa =  $-0.6 \pm 1.4$ ,  $W = 24$ ,  $n = 10$ ,  $p = 0.36$ ; GR2: média  $\pm$  DP sem tampa =  $0.2 \pm 1.5$ , com tampa =  $-0.1 \pm 2.4$ ,  $W = 15$ ,  $n = 10$ ,  $p = 0.18$ ). O número de indivíduos que adotaram a tática de produtor foi similar entre o experimento controle e experimento de imprevisibilidade, tanto para o grupo 1 (média  $\pm$  DP: controle =  $4.2 \pm 1.11$ , experimento =  $3.8 \pm 1.11$ ,  $W = 0.80$ ,  $n = 15$ ,  $p = 0.21$ ), quanto para o grupo 2 (média  $\pm$  DP: controle =  $3.25 \pm 1.03$ , experimento =  $3.25 \pm 1.39$ ,  $W = 59$ ,  $n = 15$ ,  $p = 0.46$ ). No entanto, as análises de resíduo mostraram que para ambos os grupos alguns indivíduos persistiam no investimento da tática, independente da condição experimental (Figuras 1 e 2). No grupo 1, os indivíduos DO e MA adotaram mais a tática de produtor do que o esperado e os indivíduos AM, DE,



IN, MO, menos do que o esperado (Figura 1). No grupo 2, os indivíduos AZ e RI adotaram mais a tática de produtor do que o esperado e os indivíduos NI, BA, TO, VD, menos do que o esperado (Figura 2).



**Figura 1.** Valores dos resíduos padronizados no investimento da estratégia de produtor pelos membros do grupo 1 no experimento controle e no experimento de imprevisibilidade alimentar, com diminuição do número de manchas e recompensa alimentar. As linhas representam os limites de significância: valores acima de +2 e abaixo de -2 indicam que o indivíduo investiu mais ou menos na tática de produtor, respectivamente.



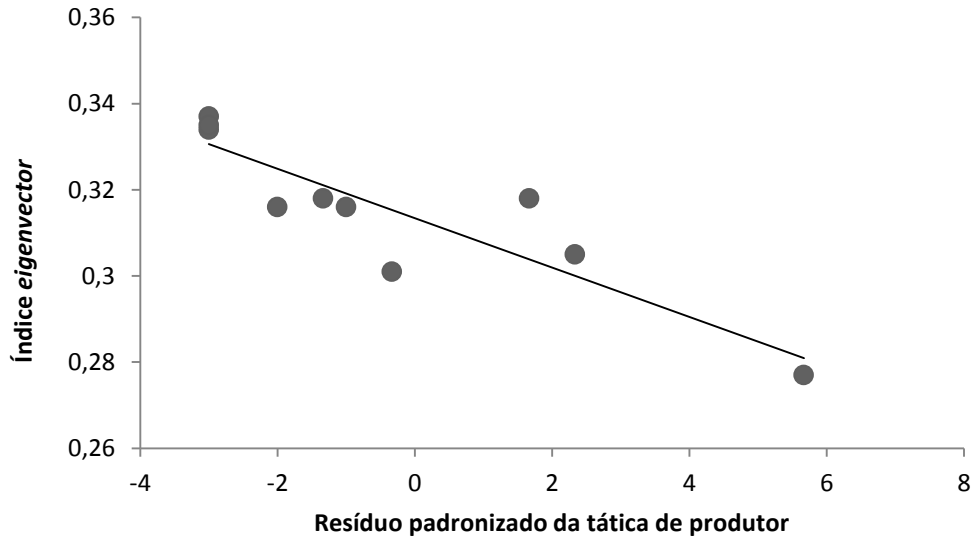
**Figura 2.** Valores dos resíduos padronizados no investimento da estratégia de produtor pelos membros do grupo 2 no experimento controle e no experimento de imprevisibilidade alimentar com diminuição do número de manchas e recompensa alimentar. As linhas representam os limites de significância: valores acima de +2 e abaixo de -2 indicam que o indivíduo investiu mais ou menos na tática, respectivamente.

O sucesso de forrageio dos produtores e usurpadores em cada bacia diferiu apenas no experimento controle do grupo 1, onde os produtores obtiveram um maior sucesso de forrageio (Tabela 2). Nas outras condições experimentais, o sucesso de forrageio foi similar para produtores e usurpadores em ambos os grupos (Tabela 2).

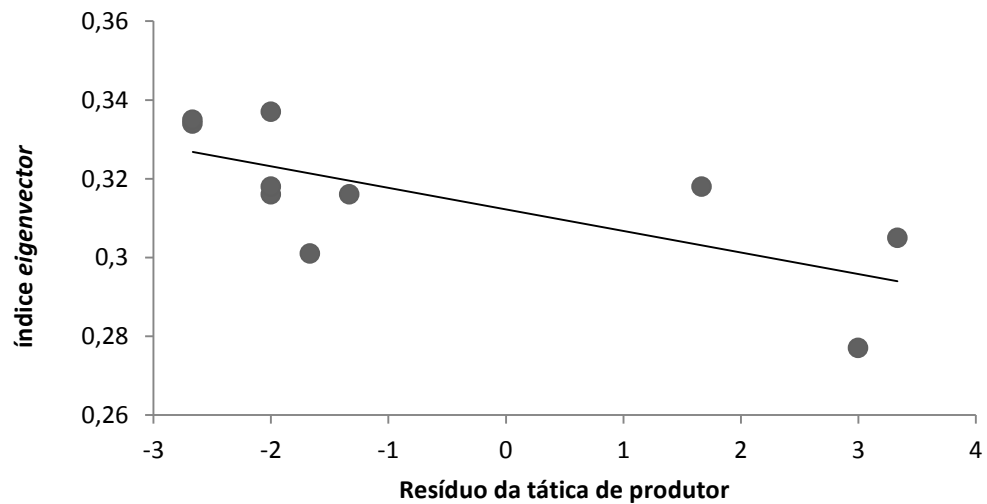
**Tabela 2.** Sucesso de forrageio dos produtores e usurpadores nos grupos 1 e 2 durante o experimento controle e durante o experimento de forrageio (média  $\pm$  desvio padrão).

<b>Grupo</b>	<b>Condição</b>	<b>Produtor</b>	<b>Usurpador</b>	<b>Resultado Mann-Whitney</b>
<b>GR1</b>	Experimento	518.97 $\pm$ 624.51	349.89 $\pm$ 142.54	U= 397; N= 30; p= 0.21
	Controle	774.35 $\pm$ 1304.69	287.42 $\pm$ 213.30	U= 2536.5; N= 81; p< 0.01
<b>GR2</b>	Experimento	227.62 $\pm$ 267.65	137.17 $\pm$ 68.68	U= 333; N= 26; p= 0.46
	Controle	293.92 $\pm$ 695.31	201.26 $\pm$ 403.04	U= 2528.5; N= 72; p= 0.40

Não foi encontrada relação entre o índice de centralidade e o investimento na tática produtor para o grupo 1 em nenhum dos experimentos (GR1 controle:  $r= 0.06$ ,  $t= 0.19$ ,  $n= 10$ ,  $p= 0.85$ ; GR1 experimento:  $r= 0.12$ ,  $t= 0.35$ ,  $n= 10$ ,  $p= 0.73$ ). Foi encontrada uma correlação negativa entre o índice de centralidade e o investimento na tática produtor para o grupo 2, tanto para o experimento controle (Figuras 3), quanto para o experimento de imprevisibilidade (Figuras 4) (GR2 controle:  $r= -0.89$ ,  $t= -5.57$ ,  $n= 10$ ,  $p< 0.01$ ; GR2 experimento:  $r= -0.70$ ,  $t= -2.80$ ,  $n=10$ ,  $p< 0.05$ ).



**Figura 3.** Correlação entre o índice de centralidade (índice *eigenvector*) e os valores dos resíduos padronizados no investimento da estratégia de produtor pelos membros do grupo 2 no experimento controle.



**Figura 4.** Correlação entre o índice de centralidade (índice *eigenvector*) e os valores dos resíduos padronizados no investimento da estratégia de produtor pelos membros do grupo 2

no experimento de imprevisibilidade alimentar com diminuição do número de manchas e recompensa alimentar

Não foi observada uma correlação entre o índice de dominância e a habilidade competitiva durante o forrageio social para os membros dos grupos 1 e 2 (GR1:  $r= 0.20$ ,  $t= 0.60$ ,  $p= 0.56$ ,  $n= 10$ ; GR2:  $r= 0.1$ ,  $t= 0.28$ ,  $n= 10$ ,  $p= 0.78$ ) (os valores dos índices de dominância MDS dos indivíduos de catetos dos dois grupos, dentro e fora do forrageio social, pode ser observada na Tabela 2).

**Tabela 2.** Valores dos índices de dominância MDS dos indivíduos de catetos dentro (habilidade competitiva) e fora (dominância) do forrageio social.

Grupo	Indivíduos	MDS forrageio social	MDS fora do forrageio social
1	ma	14.88	5.65
1	in	4.76	3.94
1	na	3.77	-8.28
1	bo	3.03	-3.48
1	mo	1.34	-0.33
1	am	1.14	-1.27
1	do	-3.51	7.78
1	qb	-2.76	0.97
1	cb	-10.3	-6.92
1	de	-12.35	1.93

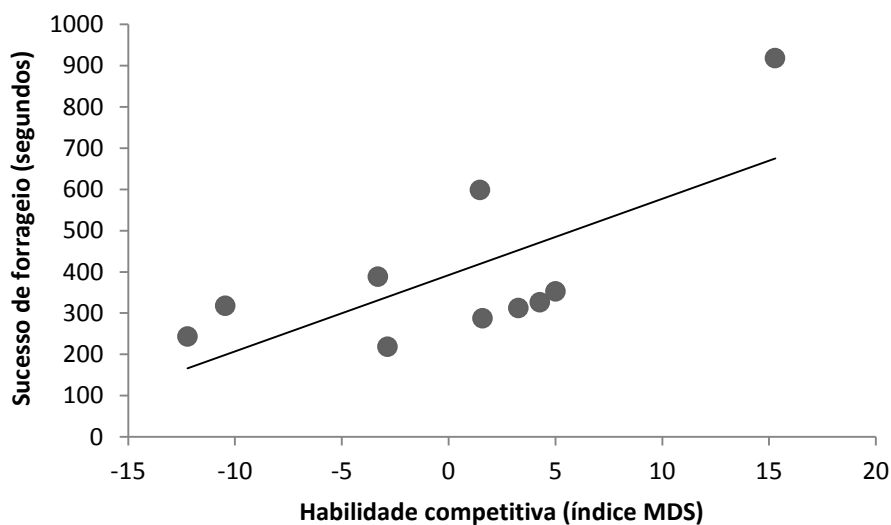
2	ci	8.9	1.52
2	vd	2.46	3.69
2	ba	2.51	-7.19
2	ri	2.17	-1.54
2	pa	-1.85	4.73
2	la	-1.57	0.54
2	ro	-0.45	4.73
2	to	-3.52	0.24
2	ve	-3.74	-5.69
2	az	-4.91	-1.04

---

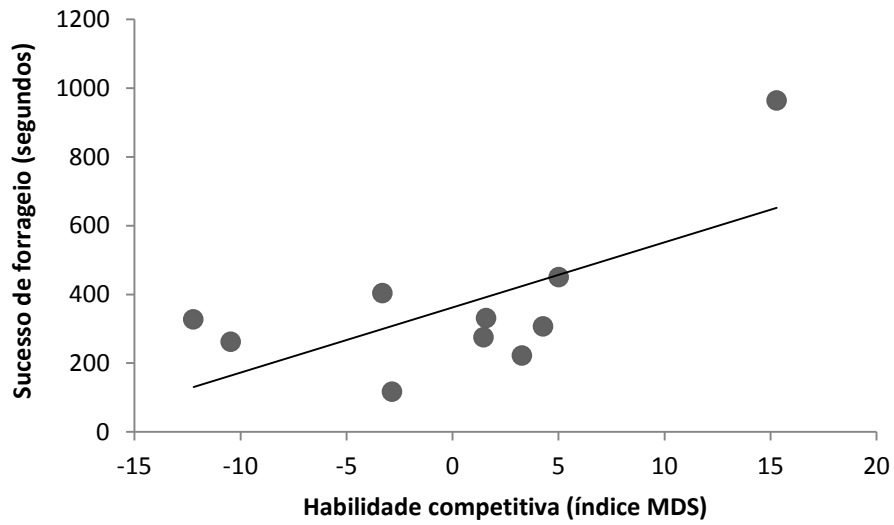
O índice de dominância individual não se correlacionou ao investimento na tática de produtor em nenhum dos dois experimentos (GR1 controle:  $r = 0.36$ ,  $t = 1.07$ ,  $n = 10$ ,  $p = 0.31$ ; GR1 experimento:  $r = 0.36$ ,  $t = 1.10$ ;  $n = 10$ ,  $p = 0.30$ , GR2 controle:  $r = -0.20$ ,  $t = -0.56$ ,  $n = 10$ ,  $p = 0.59$ ; GR2 experimento:  $r = -0.03$ ,  $t = -0.11$ ,  $p = 0.91$ ,  $n = 10$ ). O investimento na tática de produtor também não se correlacionou com a habilidade competitiva do indivíduo (GR1 controle:  $r = -0.16$ ,  $t = -0.45$ ,  $n = 10$ ,  $p = 0.67$ ; GR1: experimento:  $r = 0.15$ ,  $t = 0.42$ ,  $n = 10$ ,  $p = 0.69$ ; GR2 controle:  $r = -0.02$ ,  $t = -0.05$ ,  $n = 10$ ;  $p = 0.96$ ; GR2 experimento:  $r = 0.29$ ,  $t = 0.87$ ,  $n = 10$ ,  $p = 0.41$ ).

O índice de dominância não se correlacionou ao sucesso de forrageio do indivíduo para o experimento controle e para o experimento de imprevisibilidade (GR1 experimento:  $r = 0.51$ ,  $t = 1.67$ ,  $n = 10$ ,  $p = 0.13$ ; GR1 controle:  $r = 0.34$ ,  $t = 1.05$ ,  $n = 10$ ,  $p = 0.33$ ; GR2 experimento:  $r = 0.20$ ,  $t = 0.59$ ,  $n = 10$ ,  $p = 0.57$ ; GR2 controle:  $r = 0.04$ ,  $t = 0.11$ ,  $n = 10$ ,  $p = 0.91$ ). Já a relação entre o sucesso de forrageio individual e a habilidade competitiva se

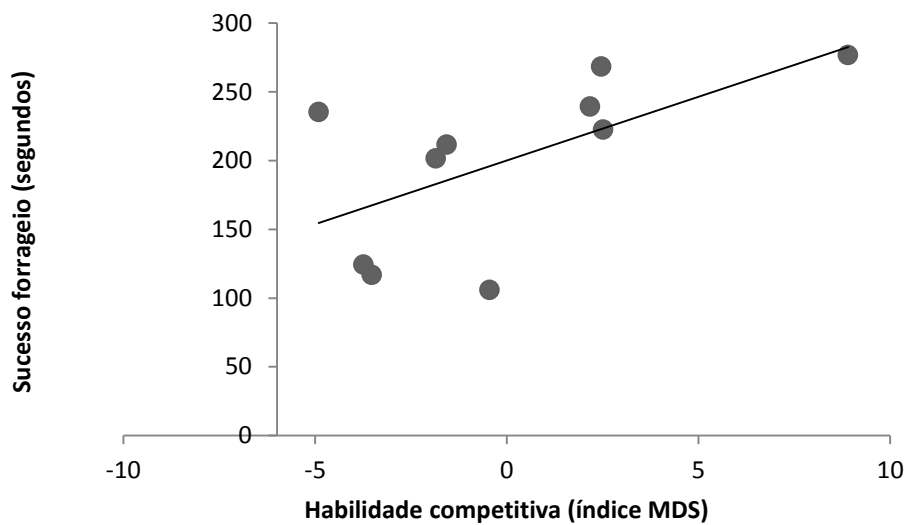
mostrou correlacionada para os dois grupos e nos dois experimentos, sendo que catetos com maiores habilidades competitivas obtiveram maiores sucessos de forrageio (GR1 experimento:  $r= 0.65$ ,  $t= 2.47$ ,  $n= 10$ ,  $p< 0.05$ ; GR1 controle:  $r= 0.69$ ,  $t= 2.75$ ,  $n= 10$ ,  $p< 0.05$ ) (Figuras 5 e 6); (GR2 experimento:  $r= 0.76$ ,  $t=3.35$ ,  $n=10$ ,  $p<0.05$ ; GR2 controle:  $r= 0.61$ ,  $t= 2.16$ ,  $n=10$ ,  $p<0.05$ ) (Figuras 7 e 8).



**Figura 5.** Correlação entre o sucesso de forrageio e a habilidade competitiva (índice MDS) para os membros do grupo 1 no experimento controle.

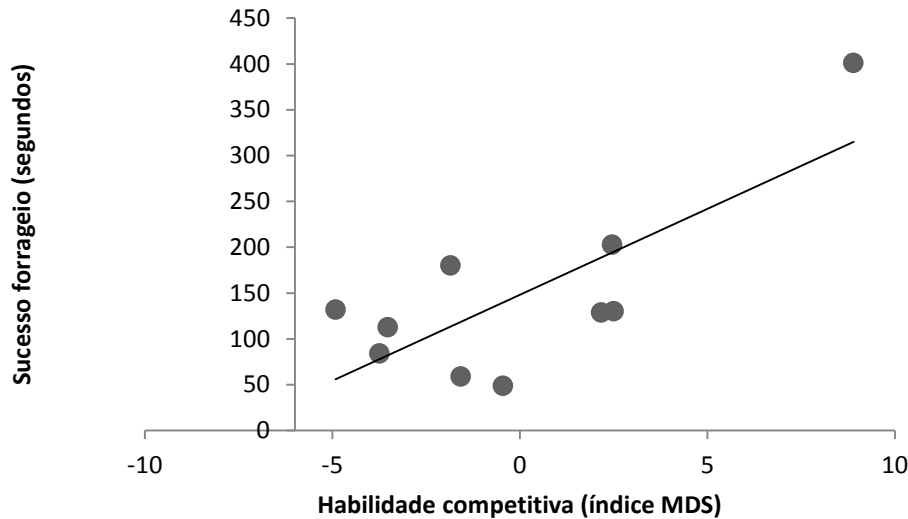


**Figura 6.** Correlação entre o sucesso de forrageio e a habilidade competitiva (índice MDS) para os membros do grupo 1 no experimento de imprevisibilidade alimentar com diminuição do número de manchas e recompensa alimentar.





**Figura 7.** Correlação entre o sucesso de forrageio e a habilidade competitiva (índice MDS) para os membros do grupo 2 no experimento controle.



**Figura 8.** Correlação entre o sucesso de forrageio e a habilidade competitiva (índice MDS) para os membros do grupo 2 no experimento de imprevisibilidade alimentar com diminuição do número de manchas e recompensa alimentar.

A taxa de interações agonísticas não aumentou sob condições de redução do recurso alimentar (GR1: Média  $\pm$  DP: controle=7.5  $\pm$  5.1; experimento= 7.7  $\pm$  5.1 U=89.5, N1=13, N2=15, p=0.35; GR2: Média  $\pm$  DP: controle=6.7  $\pm$  3.9; experimento: 6.4  $\pm$  7.9, U=36.5, N1=8, N2=14, p=0.09). Mas, durante o contexto de forrageio social, os animais aumentaram a taxa de interações agonísticas (GR1: Média  $\pm$  DP: fora= 2.1  $\pm$  1.8; dentro= 7.1  $\pm$  4.9; U=70, N1=18, N2=28, p<0.01; GR2: Média  $\pm$  DP: fora= 2.3  $\pm$  1.1; dentro= 6.4  $\pm$  5.7; U=116, N1=24, N2=22, p<0.01).

#### 4 DISCUSSÃO

Os dois grupos de catetos estudados foram submetidos a uma situação de imprevisibilidade alimentar com redução de locais de acesso e redução da quantidade de alimento. Mesmo sob a nova condição ambiental, os grupos não apresentaram diferenças nas escolhas das táticas de forrageio, o que sugere uma consistência individual nas táticas utilizadas pelos membros do grupo. Afshar & Giraldeau (2014) desenvolveram um modelo de simulação que explorou os resultados de grupos de indivíduos usando a regra da aprendizagem linear dentro da teoria dos jogos. Este modelo mostrou que situações ecológicas complexas podem provocar alterações nas taxas de produzir e usurpar dos indivíduos. Trabalhos como os de Caraco & Giraldeau (1991), Giraldeau & Livoreil (1998) e Hamilton (2002) também encontram resultados em que ocorrem essas mudanças nas taxas. Um estudo realizado com queixadas (*Tayassu pecari*) mostrou que quando submetidos a situações de imprevisibilidade alimentar, a taxa de animais que adotaram comportamentos exploratórios aumentou, afirmando a influência das mudanças ambientais no comportamento (Nogueira et al., 2014). Entretanto, em alguns grupos animais pode ser observado um investimento individual de forma persistente na tática de forrageio, sendo que, independente das condições ecológicas expostas a eles, alguns irão utilizar mais e outros menos a tática de produtor (Krause et al., 2010). Possivelmente, foi o que ocorreu no presente estudo.

Em situações de complexidade ambiental, a influência da personalidade sobre o comportamento individual pode ser maior pelo fato dos indivíduos estarem enfrentando uma situação nova (David et al., 2011b), como é o caso do experimento de imprevisibilidade em que os catetos foram submetidos. Quando isso acontece, os

indivíduos podem exibir comportamentos ditados por tendência intrínseca, como a personalidade (David et al., 2011a; David et al., 2012).

Um trabalho realizado com javalis (*Sus scrofa*), espécie que forrageia socialmente, demonstrou uma persistência dos indivíduos em relação as táticas de forrageio, sendo que os machos e os indivíduos mais jovens foram, nos grupos estudados, os mais propensos a produzir (Focardi et al, 2015). Esses resultados se mostram similares ao encontrado no presente estudo e ao trabalho realizado com tentilhões (*Taeniopygia guttata*), que utilizando o modelo produtor-usurpador, mostrou que os tentilhões apresentam diferenças individuais consistentes nas táticas de forrageio (David et al., 2011a). Croft et al. (2009) encontraram evidência de que a estrutura social de uma população selvagem de *guppies* (*Poecilia reticulata*) era moldada por fenótipos comportamentais. Gansos (*Branta leucopsis*) estudados por Kurvers et al. (2010) também demonstraram padrões comportamentais em situação de forrageio social, e aves (*Lonchura punctulata*) observadas por Morand-Ferron et al. (2011a) e Morand-Ferron et al. (2011b) mostraram diferenças individuais significativas no uso tática, que persistiram sob diferentes distribuições de alimentos. Embora no presente estudo não tenham sido realizados testes de personalidade, estes trabalhos e a persistência da tática encontrada para catetos indicam que, para algumas espécies, a personalidade animal pode ser o principal fator que dita as escolhas das táticas de forrageio. Um estudo aprofundado sobre a personalidade dos indivíduos estudados já está sendo desenvolvido.

Como já observado em outros trabalhos (estorninho-comum, *Sturnus vulgaris*: Koops & Giraldeau, 1996; Macaco-prego, *Sapajus nigritus* : Di Bitetti & Janson, 2001; *Saguinus fuscicollis* e *S. imperator*: Garber et al., 2009; *Callithrix penicillata*: Guedes, 2012) e previsto pelo modelo produtor-usurpador (Giraldeau & Caraco, 2000), era esperado

que durante a condição experimental de imprevisibilidade alimentar e diminuição do número de manchas alimentares, os indivíduos que chegassem antes às bacias (produtores) obtivessem maiores sucessos de forrageio, devido à vantagem de poderem se alimentar sozinhos antes da chegada dos coespecíficos. Beauchamp (2006) demonstrou que tentilhões (*Taenopygia guttata*) que adotavam a tática de produzir possuíam maior sucesso de forrageio e Bicca-Marques & Garber (2005), estudando saguis (*Saguinus imperator* e *Saguinus fuscicollis*), demonstraram que, embora o sucesso de forrageio de todos os indivíduos do grupo tenha sido alto, existia um aumento significativo na proporção do sucesso de alimentação dos indivíduos que chegaram à bacia primeiro, corroborando a ideia da vantagem do produtor. No entanto, no presente estudo, o sucesso de forrageio em cada bacia independeu da tática de forrageio empregada pelos indivíduos. Este resultado está provavelmente relacionado à habilidade competitiva dos catetos, que influencia o sucesso de forrageio individual. Os indivíduos com maiores habilidades competitivas permaneceram mais tempo se alimentando na bacia sem serem substituídos, o que os conferiu um maior sucesso de forrageio.

Usualmente, estudos em que os animais são submetidos a situações de forrageio social, que aumentam a competição, e que envolvam o índice de dominância dos indivíduos, utilizam dados de comportamento agonísticos apenas durante as observações do forrageio. No presente trabalho, observou-se que em situações de forrageio social os índices de dominância individual (habilidade competitiva) diferiu dos observados durante situações cotidianas dos catetos (dominância). Este resultado indica que as relações de dominância dentro do grupo é modificada quando os animais precisam competir pelo recurso. Percebemos que a dominância não é um fator determinante para o sucesso de forrageio de

catetos, mas a maior habilidade competitiva durante o forrageio social aumenta o sucesso de forrageio dos catetos. Em diversas espécies, os indivíduos se comportam de maneira mais agressiva durante situações de forrageio social e podem formar novas hierarquias de dominância neste contexto (Liker & Barta). O aumento da agressividade dos catetos durante o forrageio social foi importante para a permanência do indivíduo nas bacias, pois os animais mais agressivos expulsavam os demais membros do grupo ou eram mais tolerados, ingeriram assim maior quantidade alimentos. Estes resultados corroboram estudos anteriores. Kidjo et al. (2016), ressaltou em um trabalho com muflão (*Ovis ammon musimon*), sobre a relação da dominância com o acesso ao recurso alimentar, que indivíduos dominantes não monopolizaram as fontes de recurso disponíveis, mesmo em situações de competição aguda, sendo o seu sucesso de forrageio menor que de seus subordinados. Um estudo sobre o forrageio social em macacos-prego (Di Bitetti & Janson, 2001) demonstrou que o sucesso de forrageio está relacionado com a habilidade competitiva. Animais com maior habilidade competitiva podem excluir os demais membros das manchas de alimentação e podem ter menor probabilidade de serem suplantados e assim obterem maior sucesso de forrageio. A diferença encontrada entre a dominância (situação ecológica normal) e habilidade competitiva (situação de competição pelo alimento) mostrou a importância de se realizar pesquisas considerando este fator. Outros trabalhos, entretanto, demonstraram uma relação entre o índice de dominância e sucesso de forrageio. King et al. (2009) demonstrou que babuíños (*Papio cynocephalus*) de vida livre que ocupavam posições hierárquicas mais altas, permaneceram mais tempo nas manchas alimentares do que os produtores, obtendo assim, maior sucesso de forrageio. Um outro trabalho com veados-vermelhos (*Cervus elaphus*) também apresentou uma correlação entre

a classificação hierárquica e o tempo gasto alimentando, sendo que dominantes obtiveram vantagens, se alimentando por mais tempo (Ceacero et al., 2012).

Sobre a escolha das táticas de forrageio, esperava-se que existisse uma relação entre a tática de produzir e a dominância dos indivíduos (David et al., 2011c), com os catetos mais dominantes utilizando menos a tática de produzir e indivíduos subordinados utilizando mais a tática de produzir. Isso concordaria com o experimento com veados-vermelhos (*Cervus elaphus*) realizado por Ceacero et al. (2012), em que indivíduos dominantes não acessaram os recursos alimentares primeiro, e com King et al. (2009), que demonstrou através de experimentos com babuínos (*Papio cynocephalus*) de vida livre, que em habitats com apenas pequenas manchas alimentares, indivíduos em uma posição superior na classificação de dominância usurpavam mais dos que os indivíduos com posições hierárquicas inferiores à dele. No presente estudo, essa relação não foi observada, possivelmente porque a estrutura de dominância dos indivíduos, que foi determinada em um contexto geral, foi alterada durante o experimento, ou seja, durante a situação de imprevisibilidade de alimentos, os dominantes necessariamente suplantaram os demais indivíduos que já estavam se alimentando; se o indivíduo possuísse maior habilidade competitiva, ele permaneceria na bacia independente da sua classificação hierárquica. A tática de usurpar não foi relacionada aos dominantes durante o forrageio social. Dubuc & Chapais (2007), em um estudo com *Macaca fascicularis*, também não encontraram essa relação, onde a ordem de chegada dos indivíduos às manchas alimentares não se correlacionava com a classificação de dominância dos mesmos.

Em relação à rede social, esperava-se que os indivíduos mais centrais nas redes sociais, por se relacionarem com mais membros do grupo, seriam mais tolerados nas manchas alimentares e, deste modo, tenderiam a utilizar menos a tática de produtor, uma

vez que poderiam se alimentar em manchas já ocupadas sem sofrerem ataques agonísticos (Makagon et al., 2012). Os resultados encontrados para o grupo 1 não corroboraram essa predição, mas os resultados para o grupo 2 a corroboraram. Os indivíduos mais centrais estabelecem maiores ligações com seus coespecíficos e desta forma recebem um maior fluxo de informações. Desse modo, são capazes de detectar maiores oportunidades de forrageio, além de serem mais aceitos pelos demais membros do grupo em uma mancha que já se encontrava ocupada. Produzir neste caso não se torna vantajoso energeticamente, podendo os catetos que ocupam posições mais centrais escolher mais a tática de usurpar. Barta et al. (1997) utilizou um modelo de simulação para o forrageio social e mostrou que indivíduos mais centrais tendem a usurpar mais. Mólus & Barta (2008), em um estudo realizado em campo, mostraram que pardais que ocupavam a posição mais central do grupo, utilizavam com mais frequência a tática de usurpar do que os que ocupavam as posições mais periféricas. O mesmo foi observado por Flynn & Giraldeau (2001), com *Lonchura punctulata*, e por King et al. (2009), com babuínos (*Papio cynocephalus*) de vida livre. Um estudo recente realizado com aves silvestres também encontrou resultados similares, sendo que os indivíduos que ocupavam um nível de centralidade mais alto, usurpavam mais (Aplin & Morand-Ferron, 2017).

O fato da correlação entre produzir e centralidade só ter sido observada para o grupo 2, indica que possivelmente existam, além da personalidade individual, personalidades atribuídas ao grupo como um todo e que estas possam influenciar as táticas adotadas.

Concluimos que catetos utilizam o modelo produtor-usurpador, sendo que uns indivíduos optam por produzir mais e outros por produzir menos. Ainda, que a escolha das

táticas de forrageio e o sucesso de forrageio não foram influenciados pelas condições ambientais. Mesmo submetidos a um experimento de imprevisibilidade alimentar, as táticas utilizadas para forragear se mantiveram de forma consistente nos indivíduos de catetos, sugerindo a influência da personalidade no uso das táticas. As táticas de forrageio escolhidas pelos catetos não são determinadas pela dominância e nem pela habilidade competitiva, mas podem ter relação com a centralidade dos indivíduos. A classificação individual de dominância muda durante o forrageio e esta é determinante para o sucesso de forrageio. Isso pode acontecer porque os indivíduos investem energia na disputa apenas quando é necessário, como no contexto de forrageio em que os animais precisam competir pelo recurso. Por fim, concluímos que a competição aumenta durante o forrageio independente das variações de quantidade alimentar e número de indivíduos por recurso.

Os resultados do presente estudo destacam a importância de incluir a variação comportamental individual nos modelos de jogos de produtor-usurpador.



## 5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Afshar, M. & Giraldeau, L. A. (2014). A unified modelling approach for producer–scrounger games in complex ecological conditions. *Animal Behaviour*, *96*, 167-176.

Afshar, M., Hall, C. L. & Giraldeau, L. A. (2015). Zebra finches scrounge more when patches vary in quality: experimental support of the linear operator learning rule. *Animal Behaviour*, *105*, 181-186.

Aplin, L. M., Farine, D. R., Morand-Ferron, J. & Sheldon, B. C. (2012). Social networks predict patch discovery in a wild population of songbirds. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *279*(1745), 4199-4205.

Aplin, L. M. & Morand-Ferron, J. (2017, April). Stable producer–scrounger dynamics in wild birds: sociability and learning speed covary with scrounging behaviour. In *Proc. R. Soc. B* (Vol. 284, No. 1852, p. 20162872). The Royal Society.

Arbilly, M., Weissman, D. B., Feldman, M. W. & Grodzinski, U. (2014). An arms race between producers and scroungers can drive the evolution of social cognition. *Behavioral Ecology* *25*(3), 487-495.

Barnard, C. J. & Sibly, R. M. (1981). Producers and scroungers: a general model and its application to captive flocks of house sparrows. *Animal behaviour*, *29*(2), 543-550.

Barta, Z., Flynn, R. & Giraldeau, L. A. 1997. Geometry for a selfish foraging group: a genetic algorithm approach. *Proceedings of the Royal Society B*, *264*, 1233–1238.

- Barta, Z. & Giraldeau, L. A. (1998). The effect of dominance hierarchy on the use of alternative foraging tactics: a phenotype-limited producing-scrounging game. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 42(3), 217-223.
- Beauchamp, G. (2001). Consistency and flexibility in the scrounging behaviour of zebra finches. *Canadian Journal of Zoology*, 79(3), 540-544.
- Beauchamp, G. (2006). Phenotypic correlates of scrounging behavior in zebra finches: role of foraging efficiency and dominance. *Ethology*, 112(9), 873-878.
- Beauchamp, G. (2008). A spatial model of producing and scrounging. *Animal Behaviour*, 76(6), 1935-1942.
- Beauchamp, G. & Giraldeau, L. A. (1996). Group foraging revisited: information sharing or producers-scrounger game? *The American Naturalist*, 148, 738-743.
- Bicca-Marques, J. C. & Garber, P. A. (2005). Use of social and ecological information in tamarin foraging decisions. *International Journal of Primatology*, 26(6), 1321-1344.
- Bissonette, J. A. (1982). Ecology and social behavior of the collared peccary in Big Bend National Park, Texas. *Scientific Monograph Series*, 6, 1-95.
- Borgatti, S. P., Everett, M. G. & Freeman, L. C. (2002). *Ucinet for Windows: Software for Social Network Analysis*. Harvard, MA: Analytic Technologies.
- Byers, J. A. & Bekoff, M. (1981). Social, spacing, and cooperative behavior of the collared peccary, *Tayassu-tajacu*. *J. Mammal*, 62, 767-785.

Caraco, T. & Giraldeau, L. A. (1991). Social foraging: producing and scrounging in a stochastic environment. *Journal of Theoretical Biology*, 153(4), 559-583.

Carere, C. & Maestripieri, D. (2013). Animal personalities: behavior, physiology, and evolution. University of Chicago Press.

Ceacero, F., García, A. J., Landete-Castillejos, T., Bartošová, J., Bartoš, L. & Gallego, L. (2012). Benefits for dominant red deer hinds under a competitive feeding system: food access behavior, diet and nutrient selection. *PloS one*, 7(3), e32780.

Croft, D. P., James, R., & Krause, J. (2008). Exploring animal social networks. *Princeton University Press*.

Croft, D. P., Krause, J., Darden, S. K., Ramnarine, I. W., Faria, J. J. & James, R. (2009). Behavioural trait assortment in a social network: patterns and implications. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63(10), 1495-1503.

David, M., & Giraldeau, L. A. (2011b). Zebra finches in poor condition produce more and consume more food in a producer–scrounger game. *Behavioral Ecology*, 171.

David, M., Auclair, Y., Giraldeau, L. A. & Cézilly, F. (2012). Personality and body condition have additive effects on motivation to feed in Zebra Finches *Taeniopygia guttata*. *Ibis*, 154(2), 372-378.

David, M., Cézilly, F. & Giraldeau, L. A. (2011a). Personality affects zebra finch feeding success in a producer–scrounger game. *Animal Behaviour*, 82(1), 61-67.

David, M., Auclair, Y. & Cézilly, F. (2011c). Personality predicts social dominance in female zebra finches, *Taeniopygia guttata*, in a feeding context. *Animal Behaviour*, 81(1), 219-224.

De Vries, H., Stevens, J. M. G. & Vervaecke, H. (2006). Measuring and testing the steepness of dominance hierarchies. *Animal Behaviour*, 71: 585-592.

Di Bitetti, M. S. & Janson, C. H. (2001). Social foraging and the finder's share in capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Animal Behaviour*, 62(1), 47-56.

Dubuc, C. & Chapais, B. (2007). Feeding competition in *Macaca fascicularis*: an assessment of the early arrival tactic. *International Journal of Primatology*, 28(2), 357-367.

Flynn, R. E. & Giraldeau, L. A. (2001). Producer–scrounger games in a spatially explicit world: tactic use influences flock geometry of spice finches. *Ethology*, 107(3), 249-257.

Focardi, S., Morimando, F., Capriotti, S., Ahmed, A. & Genov, P. (2015). Cooperation improves the access of wild boars (*Sus scrofa*) to food sources. *Behavioural processes*, 121, 80-86.

Furtado, M. M. & Kashwakura, C. K. (2007). Tayassuidae e Suidae (cateto, queixada e javali), PP: 615-629. In: C.S. Cubas, J.C.R. Silva, J.L. Catão-Dias (Eds.). *Tratado de Animais Selvagens: medicina veterinária*. São Paulo: Roca.

Garber P. A. (1987). Foraging strategies among living primates. *Annual review of Anthropology*, 16: 339-364.

Garber, P. A., Bicca-Marques, J. C. & Azevedo-Lopes, M. A. D. O. (2009). Primate cognition: integrating social and ecological information in decision-making. *South American Primates* (pp. 365-385). Springer New York.

Giraldeau, L. A. & Caraco, T. (2000). Social foraging theory. Princeton University Press.

Giraldeau, L. A., & Livoreil, B. (1998). Game theory and social foraging. *Game theory and animal behavior*, 16-37.

Giraldeau, L. A., Soos, C., & Beauchamp, G. (1994). A test of the producer-scrouter foraging game in captive flocks of spice finches, *Lonchura punctulata*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 34(4), 251-256.

Guedes, D. (2012). Estratégias de forrageio em micos-estrela (*Callithrix penicillata*): os micos usam jogos durante o forrageio social?

Hamilton, I. M. (2002). Kleptoparasitism and the distribution of unequal competitors. *Behavioral Ecology*, 13, 260 e 267.

Held, S. D. E., Byrne, R. W., Jones, S., Murphy, E., Friel, M. & Mendl, M. T. (2010). Domestic pigs, *Sus scrofa*, adjust their foraging behaviour to whom they are foraging with. *Animal Behaviour*, 79(4), 857–862.

Kidjo, N., Serrano, E., Bideau, E., & Gonzalez, G. (2016). Is dominance the only factor determining access to food in an agonistic context? An experiment with captive male mouflon. *Acta ethologica*, 19(1), 69-79.

King, A. J., Isaac, N. J. B. & Cowlshaw, G. (2009). Ecological, social, and reproductive factors shape producer-scrouter dynamics in baboons. *Behavioral Ecology*, 20, 1039-1049.

Koops, M. A. & Giraldeau, L. A. (1996). Producer–scrounger foraging games in starlings: a test of rate-maximizing and risk-sensitive models. *Animal Behaviour*, 51(4), 773-783.

Krause, J., James, R., & Croft, D. P. (2010). Personality in the context of social networks. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 365(1560), 4099-4106.

Kurvers, R. H., Prins, H. H., Van-Wieren, S. E., Van-Oers, K., Nolet, B. A. & Ydenberg, R. C. (2010). The effect of personality on social foraging: shy barnacle geese scrounge more. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277(1681), 601-608.

Makagon, M. M., McCowan, B. & Mench, J. A. (2012). How can social network analysis contribute to social behavior research in applied ethology? *Applied animal behaviour science*, 138(3), 152-161.

Martin, P. R. & Bateson, P. P. G. (2007). *Measuring behaviour: an introductory guide*. Cambridge University Press.

Mónus, F. & Barta, Z. (2008). The Effect of Within- Flock Spatial Position on the Use of Social Foraging Tactics in Free- Living Tree Sparrows. *Ethology*, 114(3), 215-222.

Morand-Ferron, J., Varennes, E. & Giraldeau, L. A. (2011a) Individual differences in plasticity and sampling when playing behavioural games. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 278 (1709), 1223-1230.

Morand-ferron, J., Wu, G. M. & Giraldeau, L. A. (2011b). Persistent individual differences in tactic use in a producer–scrounger game are group dependent. *Animal behaviour*, 82(4), 811-816.

Morand-ferron, J., Giraldeau, L. A. & Lefebvre, L. (2007). Wild Carib grackles play a producer–scrounger game. *Behavioral Ecology*, 18(5), 916-921.

Nogueira, S. S., Abreu, S. A., Peregrino, H. & Nogueira-Filho, S. L. (2014). The effects of feeding unpredictability and classical conditioning on pre-release training of white-lipped peccary (Mammalia, Tayassuidae). *PloS one*, 9(1), 86080.

Ranta, E. S. A., Peuhkuri, N., Laurila, A., Rita, H. & Metcalfe, N. B. (1996). Producers, scroungers and foraging group structure. *Animal Behaviour*, 51(1), 171-175

Ruxton, G. D., Hall, S. J. & Gurney, W. S. C. (1995). Attraction toward feeding conspecifics when food patches are exhaustible. *The American Naturalist*, 145: 653-660.

Siegel, S., & Castellan, N. J., Jr. (2006). Estatística não-paramétrica para as ciências do comportamento. Porto Alegre, RS: Artmed.

Sih, A. (2013). Frontiers on the interface between behavioral syndromes and social behavioral ecology. In: Carere, C., Maestripieri, D. *Animal personalities*. The University of Chicago press, 221-251.

Smith, J. M. (1978). Optimization theory in evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31-56.

Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. (1995). Biometry. Freeman and company, New York.

Sowls, L. K. (1997). *Javelinas and the other peccaries: their biology, management and use*. 2ª edição. College Station: *Texas A&M University Press*.

Whitehead, H. (2008). *Analyzing Animal Societies: Quantitative Methods for Vertebrate Social Analysis*. The University of Chicago Press, London.

Wey, T., Blumstein, D. T., Shen, W. & Jordán, F. (2008). Social network analysis of animal behaviour: a promising tool for the study of sociality. *Animal behaviour*, 75(2), 333-344.

Wolf, M., Van-Doorn, S., Leimar, O. & Weissing F. (2013). The evolution of animal personalities. In: Carere, C., Maestripieri, D. *Animal personalities*. The University of Chicago press, 252-275.