

Estratégias de Forrageio em Micos-Estrela
(*Callithrix penicillata*):
Os Micos usam Jogos Durante o Forrageio Social?

Danusa Guedes

Orientador: Prof. Dr. Júlio César Bicca-Marques

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL
FACULDADE DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

**ESTRATÉGIAS DE FORRAGEIO EM MICOS-ESTRELA (*Callithrix penicillata*):
OS MICOS USAM JOGOS DURANTE O FORRAGEIO SOCIAL?**

DANUSA GUEDES

ORIENTADOR: PROF. DR. JÚLIO CÉSAR BICCA-MARQUES

TESE DE DOUTORADO
2012

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO.....	1
A teoria do Forrageio Ótimo.....	4
A teoria do Forrageio Social e a Teoria dos Jogos.....	5
Forrageio social em primatas.....	18
Os primatas do gênero <i>Callithrix</i>	24
OBJETIVOS.....	30
Objetivo geral	30
Objetivos específicos e predições.....	30
METODOLOGIA.....	38
Local de estudo.....	38
Grupos de estudo e habituação.....	38
Desenho experimental.....	41
Coleta de dados e período amostral.....	47
Experimentos.....	49
Registro de comportamentos.....	53
Análise dos dados.....	55
RESULTADOS.....	63
Aspectos gerais das visitas dos membros dos grupos nas estações de alimentação.....	63
Comportamentos gerais	65
Padrão de forrageio Produtor-Usurpador versus Divisão de Informações.....	66

Comparações entre condições de mesma densidade de recursos (teste do Modelo de Maximização).....	71
Sucesso de forrageio individual.....	71
Vantagem do produtor.....	73
Estrategistas puro produtores, puro usurpadores e oportunistas dentro do grupo....	76
Investimento individual nas estratégias de produtor e usurpador.....	77
Latência do primeiro usurpador entre diferentes produtividades de recursos.....	81
Comparação entre diferentes densidade de recursos (teste do Modelo para Ambientes Estocásticos).....	82
Variância da quantidade de alimento consumido pelos produtores e usurpadores..	82
Sucesso de forrageio das estratégias de produtor e usurpador entre diferentes densidades de recursos.....	83
Latência do primeiro usurpador entre diferentes densidades de recursos.....	84
Taxa do consumo de goma.....	85
Estratégias de forrageio entre diferentes condições de densidade de recursos.....	86
Análise individual.....	88
Interações agonísticas.....	91
Análises em relação às classes sexo-etárias.....	92
Sucesso de forrageio entre as classes sexo-etárias.....	92
Estratégias de forrageio entre as classes sexo-etárias.....	93
Posição hierárquica versus sucesso de forrageio.....	98
Posição hierárquica versus estratégias de forrageio.....	102
DISCUSSÃO.....	116
Variação da produtividade dos recursos (testes do Modelo de Maximização).....	117
Variação da densidade de recursos (testes do Modelo para Ambientes Estocásticos).....	124
Interações agonísticas.....	130

Diferenças entre as classes sexo-etárias e posição hierárquica.....	131
Diferenças entre os grupos	134
Importância do uso do jogo PU no forrageio social de primatas.....	136
Dificuldades e perspectivas.....	137
CONCLUSÃO.....	139
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	140

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Mico-estrela de vida livre se alimentando de exsudado (goma) em uma árvore.26
- Figura 2.** Mapa da distribuição geográfica de ocorrência de *Callithrix penicillata*, mostrando a referência geográfica do local de estudo e a imagem de satélite da Fazenda Cauaia, onde estão destacados os locais onde foram construídas as estações de alimentação dos grupos A e B. Fonte: Google maps.....39
- Figura 3.** Indivíduos habituados consumindo goma arábica nos potes distribuídos nas árvores de sua área de forrageio.....44
- Figura 4.** Indivíduo adulto jovem. Observe o órgão genital desenvolvido e os tufos das orelhas pequenos.....44
- Figura 5.** Estação de alimentação na área de vida do grupo A.....46
- Figura 6.** Indivíduo se alimentando de goma arábica no aparato alimentar.....46
- Figura 7.** Aparatos alimentares com goma arábica utilizados no estudo com capacidade para (a) 120 ml e (b) 250 ml.....47
- Figura 8.** (a) Caixa de proteção, (b) caixa de proteção fixada à estaca de madeira e à plataforma de alimentação e (c) câmera profissional com lente 6-60mm utilizada para filmar as visitas dos grupos de estudo nas plataformas de alimentação.....49
- Figura 9.** Equipamentos protegidos da chuva e raios solares na barraca montada dentro da estação de alimentação.....50
- Figura 10.** Exemplo de gravação obtida pelas câmeras e DVR nas condições de (a) alta densidade (cinco plataformas) e (b) baixa densidade (duas plataformas).....52
- Figura 11.** Exemplo do comportamento agonístico de agarrar e/ou puxar entre dois indivíduos jovens do grupo B.....56
- Figura 12.** Comportamentos registrados no presente trabalho pelo método focal contínuo.....56
- Figura 13.** Média \pm desvio padrão da proporção do tempo gasto nos comportamentos sob as condições experimentais pelos membros do grupo A. As letras indicam a semelhança ($p > 0,05$) entre os pares. Tamanho da amostra de cada condição: AD-AP= 9; AD-BP= 11; BD-AP= 10; BD-BP= 11.....67

- Figura 14.** Média \pm desvio padrão da proporção do tempo gasto nos comportamentos sob as condições experimentais pelos membros do grupo A. As letras indicam a semelhança ($p > 0,05$) entre os pares. Número de sessões em cada condição experimental: AD-AP=8; AD-BP=9; BD-AP=6; BD-BP=6.....68
- Figura 15.** Média \pm desvio padrão da ingestão de goma arábica pelos membros dos grupos A e B quando adotaram a estratégia de produtor e usurpador sob as duas condições de produtividade com alta e baixa densidade de recursos. Os asteriscos indicam a diferença significativa ($p < 0,05$) entre as estratégias de produtor e usurpador.....74
- Figura 16.** Comparação entre a vantagem do produtor e a média do sucesso de forrageio dos usurpadores nas duas condições de produtividade com alta e baixa densidade de recursos pelos membros dos grupos A e B.....75
- Figura 17.** Média \pm desvio padrão da proporção de indivíduos produtores, usurpadores e oportunistas nos grupos A e B nas duas condições de produtividade com alta e baixa densidade de recursos. Os asteriscos indicam a diferença significativa entre as condições experimentais ($p < 0,05$).....78
- Figura 18.** Média \pm desvio padrão da taxa do consumo de goma (ml/minuto) pelos membros dos grupos A e B, quando adotaram as estratégias de produtor e usurpador, nas duas condições de densidade com alta e baixa produtividade de recursos. Os asteriscos indicam diferenças significativas ($p < 0,05$) entre as estratégias.....87
- Figura 19.** Proporção observada e esperada de usurpadores nos grupos A e B nas duas condições de densidade com alta e baixa produtividade de recursos. Os asteriscos indicam diferenças significativas entre o observado e o esperado ($p < 0,05$).....89
- Figura 20.** Valores dos resíduos padronizados no investimento da estratégia de produtor pelos membros dos grupos A e B nas condições de alta e baixa densidade com alta e baixa produtividade de recursos.....90
- Figura 21.** Média \pm desvio padrão da taxa (número de interações/hora) de interações agonísticas observadas em cada plataforma nas quatro condições experimentais. As letras indicam semelhança ($p > 0,05$) entre os pares.....93
- Figura 22.** Sociogramas das interações agonísticas entre os membros do grupo A em cada condição experimental. A espessura da linha é proporcional à taxa de interação.....94

Figura 23. Sociogramas das interações agonísticas entre os membros do grupo B em cada condição experimental. A espessura da linha é proporcional à taxa de interação.	95
Figura 24. Comparação da porcentagem de investimento nas estratégias de forrageio pelas classes sexo-etárias do grupo A nas condições de alta (a, b, c) e baixa (d, e, f) produtividades com alta densidade de recursos. As letras indicam semelhança ($p > 0,05$) entre as classes sexo-etárias.....	105
Figura 25. Comparação da porcentagem de investimento nas estratégias de forrageio pelas classes sexo-etárias do grupo A nas condições de alta (a, b, c) e baixa (d, e, f) produtividades com baixa densidade de recursos. As letras indicam semelhança ($p > 0,05$) entre as classes sexo-etárias.....	106
Figura 26. Comparação da porcentagem de investimento nas estratégias de forrageio pelas classes sexo-etárias do grupo B nas condições de alta (a, b, c) e baixa (d, e, f) produtividades com alta densidade de recursos. As letras indicam semelhança ($p > 0,05$) entre as classes sexo-etárias.....	108
Figura 27. Comparação da porcentagem de investimento nas estratégias de forrageio pelas classes sexo-etárias do grupo B nas condições de alta (a, b, c) e baixa (d, e, f) produtividades com baixa densidade de recursos. As letras indicam semelhança ($p > 0,05$) entre as classes sexo-etárias.....	109
Figura 28. Correlação da taxa “p/u” individual dos membros do grupo A e o índice de dominância normalizado (MDSN) nas quatro condições experimentais (AD-AP; AD-BP; BD-AP; BD-BP).....	114
Figura 29. Correlação da taxa “p/u” individual dos membros do grupo B e o índice de dominância normalizado (MDSN) nas quatro condições experimentais (AD-AP; AD-BP; BD-AP; BD-BP).....	115

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1.** Exemplo de como os sucessos dos indivíduos (1 e 2) podem ser expressos quando se confrontam e precisam escolher entre duas estratégias (A e B).....8
- Tabela 2.** Modelo de matriz do jogo pombo-gavião, mostrando os sucessos do indivíduo A.....17
- Tabela 3.** Porcentagem do consumo de exsudado (goma) por grupos de *Callithrix* spp. ..26
- Tabela 4.** Composição do grupo A nas quatro condições experimentais, mostrando a classe sexo-etária dos indivíduos e os dados demográficos de cada experimento.....43
- Tabela 5.** Composição do grupo B nas quatro condições experimentais, mostrando a classe sexo-etária dos indivíduos e os dados demográficos de cada experimento.....44
- Tabela 6.** Quantidade de goma oferecida (ml) em cada plataforma e em cada sessão amostral nas quatro condições experimentais.....53
- Tabela 7.** Número de sessões amostrais, com a duração média \pm desvio padrão, mínima e máxima (em minutos) e o número de indivíduos e plataformas visitadas em cada condição experimental por cada grupo de estudo.....64
- Tabela 8.** Resultados do teste *t* de Student da comparação dos comportamentos entre as condições experimentais pelos membros do grupo A.....67
- Tabela 9.** Resultados do teste *t* de Student da comparação dos comportamentos entre as condições experimentais pelos membros do grupo B.....68
- Tabela 10.** Investimento individual na estratégia de produtor pelos membros do grupo A nas quatro condições experimentais.....69
- Tabela 11.** Investimento individual na estratégia de produtor pelos membros do grupo B nas quatro condições experimentais.....70
- Tabela 12.** Investimento individual nas estratégias de produtor, usurpador e oportunista pelos membros do grupo A e B nas condições de alta densidade de recursos.....79
- Tabela 13.** Investimento individual nas estratégias de produtor, usurpador e oportunista pelos membros do grupo A e B nas condições de baixa densidade de recursos..80
- Tabela 14.** Média \pm desvio padrão do consumo de goma (ml) pelos membros dos grupos A e B em cada plataforma e o coeficiente de variação desse consumo (CV). Também são mostrados o resultado do teste do coeficiente de variação (*z*) e o valor de *p*.....83

Tabela 15. Média \pm desvio padrão do consumo de goma (ml) na sessão amostral (s) e na plataforma (p) em relação à classe sexo-etária no grupo A.....	98
Tabela 16. Matriz dos resultados (teste post-hoc Dunn) da comparação entre os sucessos de forrageio das classes sexo-etárias do grupo A na sessão amostral (s) e na plataforma (p),.....	99
Tabela 17. Média \pm desvio padrão do consumo de goma (ml) na sessão amostral (s) e na plataforma (p) em relação à classe sexo-etária no grupo B.....	100
Tabela 18. Matriz dos resultados (teste post-hoc Dunn) da comparação entre os sucessos de forrageio das classes sexo-etárias do grupo B na sessão amostral (s) e na plataforma (p),.....	101
Tabela 19. Resultados do teste qui-quadrado de partição do grupo A nas quatro condições experimentais (AD-AP; AD-BP; BD-AP; BD-BP).....	107
Tabela 20. Resultados do teste qui-quadrado de partição do grupo B nas quatro condições experimentais (AD-AP; AD-BP; BD-AP; BD-BP).....	110
Tabela 21. Índice de dominância (MDS), índice de dominância normalizado (MDS N) e posição hierárquica dos membros do grupo A nas quatro condições experimentais (AD-AP;AD-BP;BD-AP;BD-BP).....	111
Tabela 22. Índice de dominância (MDS), índice de dominância normalizado (MDS N) e posição hierárquica dos membros do grupo B nas quatro condições experimentais (AD-AP;AD-BP;BD-AP;BD-BP).....	112
Tabela 23. Resultado dos testes de correlação do índice de dominância normalizado (MDS N) vs. média do sucesso de forrageio quando os membros dos grupos A e B adotavam a estratégia de produtor e usurpador e média do sucesso total obtido em cada sessão amostral e em cada plataforma nas quatro condições experimentais (AD-AP; AD-BP; BD-AP; BD-BP).....	113
Tabela 24. Resumo das predições e resultados da pesquisa.....	118

GLOSSÁRIO DOS TERMOS TÉCNICOS

Produtor- Indivíduo que chega primeiro ao recurso alimentar e se alimenta.

Usurpador- Indivíduo que se alimenta em um recurso descoberto por um produtor.

Oportunista- Indivíduo que usa a estratégia de produtor e usurpador em uma mesma visita à mancha de alimentação (estação de alimentação).

Sucesso de forrageio- Quantidade de alimento ingerido pelo indivíduo.

Sucesso de forrageio dos produtores- quantidade de alimento que os indivíduos ingerem quando adotam a estratégia de produtor.

Sucesso de forrageio dos usurpadores- quantidade de alimento que os indivíduos ingerem quando adotam a estratégia de usurpador.

Vantagem do produtor- Quantidade de alimento ingerido pelo produtor antes da chegada dos usurpadores.

Produtividade do recurso- quantidade de alimento total contido na mancha de alimentação. Neste trabalho, a estação de alimentação simulava uma mancha de alimentação e ela podia ter uma alta ou uma baixa produtividade, se a quantidade de alimento na mancha fosse maior ou menor do que a média que o grupo consumia durante uma visita à estação de alimentação, respectivamente.

Densidade do recurso- quantidade de locais onde o recurso divisível está disponível dentro da mancha de alimentação. Nesse trabalho essa simulação era feita pelo número de plataformas com recompensa alimentar dentro da estação de alimentação. A densidade poderia ser alta ou ser baixa se a estação de alimentação tivesse cinco ou duas plataformas com recompensa alimentar, respectivamente.

RESUMO

Os primatas antropóides destacam-se dentre os mamíferos por sua elevada capacidade cognitiva decorrente da evolução de um cérebro relativamente maior. A habilidade em usar táticas sociais para resolver problemas ecológicos e da vida em grupo tem sido apontada por alguns especialistas como a maior pressão seletiva que direcionou a evolução do cérebro e o aumento da capacidade cognitiva nestes primatas. Contudo, pouco se sabe sobre a influência da inteligência social no fitness dos primatas, incluindo as espécies neotropicais. Estudos prévios fornecem evidências de que os primatas dos gêneros *Saguinus* (soins) e *Sapajus* (macacos-prego) podem integrar informações ecológicas e sociais na tomada de decisões durante o forrageio em grupo, sugerindo que estes primatas possuem mecanismos cognitivos eficientes para lidar com a rede social. No entanto, estes estudos não utilizaram a perspectiva da Teoria dos Jogos, a qual fornece o arcabouço teórico adequado para explorar decisões individuais num contexto social. Nesta pesquisa testamos se os micos-estrela (*Callithrix penicillata*) são capazes de integrar informações sociais e ecológicas para tomar decisões econômicas de forrageio como predito pelo modelo do Jogo Produtor-Usurpador. Testamos, especificamente, se os membros de grupos sociais ajustam suas estratégias de forrageio (produtor e usurpador) em resposta a mudanças na produtividade e densidade de recursos alimentares e se a classe sexo-etária e a posição hierárquica influenciam a escolha da estratégia individual e o sucesso na obtenção de alimento. O estudo foi realizado com dois grupos de vida livre em um fragmento florestal na Fazenda Cauaia, Matozinhos, Minas Gerais, no período de outubro de 2009 a outubro de 2011. O desenho experimental envolveu a construção de duas estações de alimentação, uma para cada grupo, com cinco plataformas dispostas em círculo. O comportamento dos animais, incluindo a quantidade de recompensa alimentar (goma arábica) ingerida por cada membro, foi registrado por gravações com um circuito fechado de televisão (CFTV). Foram conduzidos quatro experimentos, nos quais foram controlados a quantidade de alimento disponível na estação (produtividade) e o número de aparatos com recompensa alimentar (densidade). As condições experimentais foram: baixa densidade-baixa produtividade, baixa densidade-alta produtividade, alta densidade-baixa produtividade e alta densidade-alta produtividade. Ao longo do estudo foram observadas diferenças individuais no investimento dos micos-estrela de cada grupo na produção de recursos (ou seja, na busca pelas recompensas alimentares nas plataformas), indicando o uso do Jogo Produtor-Usurpador. Conforme previsto por este modelo, a vantagem do produtor (quantidade de alimento ingerida antes da chegada dos usurpadores), o sucesso de forrageio dos produtores e a proporção de produtores foi maior sob condições de baixa produtividade. A variação na densidade de recursos também afetou a proporção de indivíduos adotando cada estratégia nos grupos, sendo observado um maior número de produtores sob condições de baixa densidade. A latência para a chegada do primeiro usurpador foi menor sob condições de baixa densidade e de baixa produtividade. Os machos adultos também adotaram mais a estratégia de usurpador do que as fêmeas adultas sob estas condições. A posição hierárquica não apresentou relação significativa com o sucesso e o investimento individual em determinada estratégia. É possível concluir que os micos-estrela usam informações ecológicas e sociais para tomar decisões durante o forrageio social e sugerir que a estratégia é escolhida antes dos indivíduos chegarem à mancha de alimentação. Por fim, confirmou-se que a Teoria dos Jogos e o modelo Produtor-Usurpador são ferramentas úteis para avaliar as decisões individuais dos micos-estrela num contexto social.

ABSTRACT

Anthropoid primates stand out among mammals because of their advanced cognitive skills resulting from the evolution of a relatively larger brain. Their ability to use social tactics to solve ecological and group-living challenges has been proposed by some experts as the major selective pressure that drove their brain evolution and increase in cognitive skills. Yet, little is known about how differences in social intelligence affect individual fitness within primate groups, including those of New World species. Previous studies have shown that tamarins (*Saguinus*) and capuchin monkeys (*Sapajus*) integrate ecological and social information in their group foraging decision-making, thereby suggesting that they adopt efficient cognitive mechanisms for coping with the social network. However, these studies did not analyze individual behavior from a Game Theory perspective, which provides an appropriate theoretical framework for evaluating individual decisions within a social context. In this research we tested whether black tufted-ear marmosets (*Callithrix penicillata*) are capable of integrating social and ecological information for making economical foraging decisions as predicted by the Producer-Scrounger Game. Specifically, we tested whether the members of social groups adjust their foraging strategies (producer and scrounger) in response to changes in the productivity and density of food resources and whether the individual choice of strategy and foraging success are age-sex and social rank dependent. The study was conducted with two wild groups living in a forest fragment at Fazenda Cauaia, Matozinhos, State of Minas Gerais, Brazil, from October 2009 to October 2011. The experimental design involved the establishment of two feeding stations (one in the home range of each group) composed of five platforms in a circular arrangement. The behavior of the marmosets, including the amount of food reward (arabic gum) eaten by each individual, was recorded with a closed-circuit television (CCTV). We ran four experiments controlling the amount of food available in the station (productivity) and the number of rewarded feeding apparatuses (density). The experimental conditions were: low density-low productivity, low density-high productivity, high density-low productivity and high density-high productivity. Individuals differed in their investment in producing resources (that is, searching for food rewards in platforms) in both groups throughout the study, indicating the use of the Producer-Scrounger Game. As predicted by this model, the finder's advantage (amount of food eaten by the producer of a resource before the arrival of scroungers), the foraging success of producers and the proportion of individuals playing producer in the group were higher under conditions of low productivity. Changes in resource density also influenced the proportion of individuals adopting each strategy. Again, more individuals played producer under conditions of low resource density. The latency to the arrival of the first scrounger was lower under conditions of low density and low productivity. Adult males also tended to play scrounger more often than adult females under these circumstances. Social rank did not have a significant relationship with individual foraging strategy and success. We conclude that black tufted-ear marmosets use ecological and social information to make foraging decisions within their groups and suggest that the strategy to be played is chosen by the individual prior to the arrival of the group at the food patch. Finally, we confirmed that the Game Theory and the Producer-Scrounger model are useful theoretical frameworks for analyzing the individual foraging decisions of black tufted-ear marmosets within a social context.

Dedicatória

*Dedico essa tese ao meu filho, Gabriel Pereira Guedes,
por todo amor e compreensão durante todo o trabalho.*

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador, Dr. Júlio César Bicca Marques, por ter aceitado me orientar, pelo incentivo, pela confiança, pela paciência e por todo conhecimento passado durante todo o trabalho. Ainda, agradeço ao Bicca por ter sido um exemplo de pesquisador que sempre me incentivou a trabalhar com bom humor, mesmo em momentos difíceis, e que nunca me deixou esquecer que “o sucesso só vem antes do trabalho no dicionário”.

Ao dono da fazenda Cauaia, José Hein, por ter permitido que o estudo fosse conduzido nas florestas de sua propriedade, pela hospedagem em sua fazenda, e por toda ajuda (que foram tantas que não é possível descrever aqui) durante os três anos de campo. Agradeço também ao José Hein por todo conhecimento trocado nas conversas, pelo incentivo quando a coleta não ocorria como previsto e por incentivar a pesquisa e nunca desistir de preservar a natureza!

Ao Varlei e ao Valtair da fazenda Cauaia por toda ajuda durante o período de coleta de dados e também pela amizade. Ainda, agradeço ao Varlei por ter me mostrado soluções práticas quando tudo parecia muito difícil.

Aos amigos que conheci na fazenda: “Perusca”, “Du” (em memória) e Ilton. As boas risadas nas conversas (junto com Varlei, Valtair e José Hein) contribuíram muito para que eu sempre persistisse no trabalho, mesmo nos momentos em que “tudo dava errado”.

A todos os funcionários da fazenda Cauaia pela amizade e por sempre estarem dispostos a ajudar no que fosse necessário: Giovane, Júlia, “Seu Peba”, Dona Nida, Antônio, Seu João, Dona Cleusa, Jânio, Dona Tina, César, Jotinha e Guga. Agradeço em especial ao “Seu Baiano” e à Cida que além da amizade sempre ofereciam sua casa para eu me hospedar.

Ao Lorival que construiu as estações de alimentação e as barracas utilizadas no trabalho. Sua criatividade e sua disposição foram essenciais para que as estações ficassem melhores do que o projeto. Agradeço também ao Lorival e à Michele pela amizade, que me incentivaram durante o trabalho.

Ao Rodrigo pela amizade e por toda ajuda na montagem e manutenção de todos equipamentos utilizados no trabalho. Se não fosse o Rodrigo, que rapidamente me ajudava na manutenção dos equipamentos, a coleta de dados não seria concluída dentro do previsto.

Ao Sérgio pela amizade, incentivo e toda ajuda no trabalho que foram tantas que não dá para descrever aqui.

Ao Fernando Jardim pela amizade e pelo auxílio na coleta de dados.

À Julia pelo auxílio na coleta de dados e à Manuella pelo auxílio na habituação dos animais de estudo.

Ao Dr. Robert J. Young, da PUC-Minas, que sugeriu a utilização de gravações em um CFTV nos experimentos de campo e o local de estudo e que também sempre esteve disposto a me ajudar em temas novos, como a Teoria dos Jogos.

À bióloga Marina Duarte pela ajuda no campo durante o estudo-piloto e durante a fase de habituação dos animais, além de sempre me incentivar quando conversamos.

Aos amigos biólogos Miguel Assis e a Camila Torquetti pela amizade e por toda ajuda durante o trabalho. Agradeço ainda ao Miguel pela ajuda durante o estudo-piloto e pela ajuda na tentativa de proteger os equipamentos de assaltantes.

Ao amigo biólogo Dr. Marcos Tokuda pela ajuda com o programa SOCPROG.

Ao Hermano Nunes pela ajuda com algumas análises estatísticas.

Às minhas grandes amigas Luciana Werneck e Sandra Quadros pela ajuda quando eu precisava consertar os equipamentos e pelo apoio durante todo o trabalho.

À Dra. Sonia Talamoni, da PUC-Minas, pelo empréstimo de materiais no trabalho.

À Goretti e ao Jorge pela paciência em escutar meus desabafos em momentos de estresse na fase final do trabalho. E pelas conversas que me ajudaram a nunca perder o foco do trabalho.

Aos meus pais pelo apoio financeiro que foram indispensáveis para que eu concluísse esse trabalho e por ajudar na educação e cuidado do meu filho durante o período de coleta de dados.

Aos meus primos queridos, Rafael Toda e Rosângela Toda, por toda amizade, incentivo e ajuda, que foram indispensáveis neste trabalho. Ainda, agradeço ao Rafinha, que junto com o meu filho, Gabriel, me proporcionaram muitos momentos de alegria que foram essenciais principalmente na fase final do trabalho.

Ao meu filho, Gabriel, pela compreensão da minha ausência durante a coleta de dados e pelo amor incondicional que faz com que eu me esforce e dedique mais a cada dia em todas minhas tarefas.

Ao meu irmão, Daniel H. Guedes e ao meu pai, Nilton Guedes, pelas valiosas dicas nas planilhas do EXCEL.

Ao Ricardo Pereira pela ajuda e apoio na fase inicial do doutorado.

À CAPES pelo apoio financeiro concedido através da bolsa de doutorado.

À Leakey Foundation pelo financiamento concedido para a construção das estações de alimentação e despesas em campo (“2007/2008 general grant”).

À FAPERN pelo financiamento concedido para compra dos equipamentos (PRONEX - "Estratégias Sociais de Primatas Humanos e Não-humanos" - Coordenadora: Dra. Maria Emília Yamamoto/UFRN).

INTRODUÇÃO

A questão de por que os primatas antropóides (subordem Anthroidea), incluindo os humanos, desenvolveram um grande cérebro ao longo da evolução, tem sido o foco de debates há décadas (Byrne, 1998; Falk, 2006; Zuberbühler & Byrne, 2006). Como o cérebro é energeticamente dispendioso, as pressões seletivas que direcionaram um aumento cerebral e suas consequências cognitivas devem ter tido impactos significativos na sobrevivência e reprodução dos primatas (Aiello & Wheeler, 1995; Byrne, 2006; Byrne & Bates, 2010).

Existem três hipóteses para explicar a evolução do cérebro ou da cognição nos primatas: a ecológica (Barton, 1996), a social (Byrne, 1998; Byrne & Corp, 2004; Kudo & Dunbar, 2001) e a técnica (Lefebvre et al., 2004; Reader & Laland, 2002). De acordo com a hipótese social, os desafios para lidar com uma rede social via mecanismos cognitivos, como o reconhecimento de membros do grupo e da memória de suas interações passadas, seria a principal pressão seletiva que direcionou o aumento cerebral nos primatas (Byrne, 2006). A relação alométrica positiva entre a complexidade social, medida pelo esforço em reforçar laços sociais (Kudo & Dunbar, 2001), e pela frequência de informações falsas que beneficiam o agente (“tactical deception”) (Byrne & Corp, 2004) e o tamanho relativo do neocórtex dão suporte à hipótese social. Por outro lado, a hipótese ecológica pressupõe que para viver em um ambiente ecológico dinâmico, os primatas poderiam ter evoluído mecanismos cognitivos que maximizam a eficiência do forrageio, como a cognição espacial (Barton, 1996). A terceira hipótese, a técnica, sugere que as habilidades para inovação, aprendizagem social e uso de ferramentas poderiam explicar as diferenças cognitivas entre as espécies de primatas antropóides (Lefebvre et al., 2004, Reader & Laland, 2002). Apesar de estas hipóteses terem sido abordadas como divergentes e

incompatíveis em alguns estudos (Barton, 1996; Kudo & Dunbar, 2001), diversos pesquisadores sugerem que elas contribuíram em conjunto para a evolução da cognição nos primatas (Bicca-Marques & Garber, 2005; Visalberghi & Tomasello, 1998; Zuberbühler & Byrne, 2006). Dunbar & Shultz (2007) propuseram que apesar de tanto as características sociais como ecológicas serem relacionadas ao tamanho relativo do neocórtex, as variáveis de complexidade social foram as que mais explicaram essa relação numa escala alométrica. Apesar dos esforços nessa linha de pesquisa terem tido um crescimento exponencial nas últimas décadas, ainda existe uma escassez de dados sobre como as habilidades cognitivas poderiam aumentar a aptidão (*fitness*) dos primatas não-humanos de vida livre, incluindo os primatas do Novo Mundo (Byrne & Bates, 2010; Garber, 2004; MacKinnon & Fuentes, 2011; Rodman, 1999; Sueur et al., 2011).

Praticamente todas as espécies de primatas diurnos vivem em grupos sociais estáveis. Consequentemente, os indivíduos no grupo enfrentam problemas semelhantes para lidar com a rede social em um ambiente ecológico dinâmico (Silk, 2007). A capacidade de armazenar e processar informações sobre o ambiente físico e social simultaneamente na tomada de decisões seria uma condição indispensável para o sucesso de forrageio e reprodução nos grupos de primatas não-humanos (Byrne, 2000; Jones, 2005; Lee, 2008; Maynard Smith, 1982). Os seres humanos, que representam o caso mais extremo de complexidade social e o maior tamanho cerebral, são aptos a viverem em grandes grupos e sociedades porque sua complexa e bem desenvolvida inteligência permite avaliar rapidamente as dicas físicas e sociais, além de recordar eventos passados, na tomada de decisões (Lee, 2008). Tal habilidade propicia o uso das relações sociais como uma ferramenta para lidar com as mudanças ecológicas (MacKinnon & Fuentes, 2011). Esta habilidade tem sido demonstrada por experimentos da Teoria dos Jogos, a qual, à semelhança de um jogo, avalia o sucesso de cada estratégia comportamental considerando

o sucesso e a frequência de uso das outras estratégias adotadas pelos indivíduos que estão interagindo (Maynard Smith, 1982). Assim, a Teoria dos Jogos mostra-se uma ferramenta adequada na avaliação da complexidade social dos primatas não-humanos (Lee, 2008), já que ainda pouco se sabe como eles integram as informações na tomada de decisões (Byrne & Bates, 2010; Cunningham & Janson, 2007; Sueur et al., 2011). O cenário do forrageio social é apropriado para avaliar como os primatas tomam decisões no contexto social à medida que as dicas do ambiente social e ecológico influenciam o sucesso do forrageio individual dentro do grupo (Giraldeau & Caraco, 2000).

A alimentação dos animais é um dos fatores mais importantes para seu *fitness*, principalmente porque é através dela que eles adquirem energia e asseguram sua sobrevivência. Além disso, a alimentação também está relacionada aos processos reprodutivos e à evolução do padrão social em diversas espécies animais (Byrne, 2000; Hartwing, 2007; Wrangham, 1980). Por isso, há décadas os pesquisadores se interessam em conhecer, explicar e prever as estratégias de forrageio dos animais. A Teoria do Forrageio Ótimo, por exemplo, forneceu um arcabouço teórico para avaliar e prever as adaptações e estratégias dos animais para conseguirem o recurso alimentar de maneira econômica. No entanto, os modelos de Forrageio Ótimo desconsideram os fatores sociais (Garber, 1987; Giraldeau & Caraco, 2000; Pyke et al., 1977). Por isso, existe atualmente um crescente interesse na Teoria do Forrageio Social, a qual baseando-se na Teoria dos Jogos prediz que o comportamento individual de animais que vivem em grupos é influenciado pelo comportamento de coespecíficos (Giraldeau & Caraco, 2000).

A Teoria do Forrageio Ótimo

Os modelos de Forrageio Ótimo abordam as diversas adaptações dos animais para maximizar o forrageio (Charnov, 1976ab; Pyke et al., 1977). Esses modelos são direta ou indiretamente aplicados à Teoria do Forrageio Social como ferramentas para medir o sucesso das estratégias individuais. Os principais modelos da Teoria do Forrageio Ótimo são: Modelo de Captura de Presas, Modelo de Manchas e Modelo do Risco-Sensitivo (Pyke et al., 1977). O Modelo de Captura de Presas foi elaborado visando explicar porque os animais em certos momentos atacam a presa e em outros a ignoram (Charnov, 1976b). Neste modelo, a maximização da energia líquida obtida (EL) ocorre quando a energia total ingerida (E) é maior do que a energia gasta para manipular (TM) e procurar a presa (TP) ($EL = E / (TM + TP)$). Por exemplo, um experimento realizado em laboratório mostrou que aves da espécie *Parus major* predavam presas grandes, que requerem um maior tempo de manipulação, apenas quando a taxa de encontro de presas era pequena (baixo tempo de procura) (Krebs et al., 1977). O Modelo de Captura de Presas também tem sido chamado de Modelo de Dieta Ótima por prever a maximização do ganho líquido (Charnov, 1976b). O Modelo de Manchas, elaborado para descrever a otimização por animais que precisam se deslocar de uma mancha de alimentação para outra para conseguirem alimento é também chamado de “Teoria do Valor Marginal” (Charnov, 1976a). Este modelo prevê o tempo de permanência do animal na mancha de alimentação, considerando que a energia líquida obtida é inversamente proporcional ao tempo gasto na procura pelo alimento e a taxa de depleção dos recursos alimentares dentro da mancha (Charnov, 1976a). Especificamente, tal modelo sugere que o animal abandona a mancha para procurar outra quando o total de energia contida nos alimentos disponíveis na mesma é menor do que a energia média do habitat. Outro modelo de grande interesse é o do Risco-Sensitivo, o qual prevê que as

necessidades energéticas individuais determinam a estratégia de forrageio adotada (Stephens & Krebs, 1986). Segundo este modelo, indivíduos com baixas necessidades energéticas são aversos ao risco de inanição e preferem forragear em locais onde eles consumirão pequenas quantidades de alimento numa taxa constante (baixa variância na taxa de ingestão de alimento) (Stephens & Krebs, 1986). Por outro lado, indivíduos com elevadas necessidades energéticas são propensos ao risco de inanição e preferem forragear em locais de alta variabilidade de ingestão alimentar, onde eles podem encontrar um recurso que irá suprir sua alta necessidade energética ou nenhum recurso alimentar, já que para eles o consumo de pequenas quantidades de alimento não seria suficiente para suprir suas necessidades energéticas.

A Teoria do Forrageio Social e a Teoria dos Jogos

A Teoria do Forrageio Social se sustenta na Teoria dos Jogos, que por sua vez explica e prediz o uso das diversas estratégias de comportamento utilizadas pelos animais quando precisam se relacionar com outros indivíduos (Giraldeau & Caraco, 2000; Maynard Smith, 1982; 1979). A Teoria dos Jogos, desenvolvida na década de 1950, tinha como propósito inicial explicar e entender matematicamente como os humanos tomavam suas decisões racionais entre as diversas alternativas disponíveis, particularmente aplicadas à economia. Mas, como as estratégias comportamentais dos animais são também baseadas em economia de energia (benefício-custo energético), esta teoria passou a ser uma ferramenta na área do comportamento animal para explicar e prever a evolução das estratégias comportamentais e como essas são usadas para aumentar o sucesso reprodutivo (Maynard Smith, 1979). Essa teoria também fornece subsídios para cobrir lacunas que os

modelos provindos da Teoria de Otimização não conseguiam explicar por ignorar o ambiente estocástico e as relações sociais entre os indivíduos (Maynard Smith, 1978).

O conceito essencial da Teoria dos Jogos se baseia no fato de que o sucesso da estratégia de um indivíduo depende da escolha e do sucesso das estratégias adotadas pelos outros indivíduos que estão interagindo com ele. Ou seja, o sucesso da estratégia de um jogador depende da estratégia utilizada pelo jogador adversário. A estratégia, de acordo com Maynard Smith (1979), é a especificação do que o jogador vai fazer em qualquer situação em que ele se encontre, isto é, o seu comportamento num determinado contexto. A estratégia pode ser pura, quando o jogador adota apenas uma estratégia, ou mista, quando o jogador pode utilizar mais de uma estratégia durante uma partida do jogo (por exemplo, utilizar a estratégia A com a probabilidade “p” e a estratégia B com a probabilidade (1-p), sendo A e B as estratégias puras) (Maynard Smith, 1979). Na Teoria dos Jogos ainda é importante considerar as diferentes habilidades dos animais. Por exemplo, tanto em relações intraespecíficas, como interespecíficas, alguns indivíduos podem ter maiores habilidades competitivas ou privilégios decorrentes de diferenças na sua morfologia ou posição hierárquica (Maynard Smith, 1979). Por isso, é importante considerar na Teoria dos Jogos se os jogadores possuem as mesmas habilidades competitivas (jogo simétrico) ou não (jogo assimétrico) (Prestwich, 1999).

De acordo com John Nash, as estratégias dos jogadores num jogo com repetidas partidas tendem a um equilíbrio evolutivamente estável, o qual foi chamado de Equilíbrio de Nash (Prestwich, 1999). A partir desse conceito, Maynard Smith (1982) criou o conceito de Estratégia Evolutivamente Estável (EEE), o qual prediz que de maneira similar ao equilíbrio evolutivamente estável, os comportamentos dos animais mantêm-se na população com frequências constantes durante o tempo, as quais não são alteradas com a inclusão de uma nova estratégia na população (Maynard Smith, 1972; Prestwich, 1999). A

EES também pode ser pura, quando apenas uma estratégia é estável, ou mista, quando “n” estratégias são estáveis num mesmo ambiente (Maynard Smith, 1979; Prestwich, 1999).

Diversas estratégias comportamentais quando aplicadas à Teoria dos Jogos podem ser análogas ao clássico modelo de Jogo de Cooperação e Traição (Maynard Smith, 1979; Ridley, 1996). Os primeiros pesquisadores da Teoria dos Jogos verificaram que o jogador que utiliza a estratégia de “enganar” numa disputa de apenas uma partida sempre consegue um maior sucesso se o seu adversário cooperar. Interessado em descobrir o valor da cooperação, Robert Axelrod promoveu um torneio de programas de computador em 1970. O programa vitorioso no fim do torneio, chamado “tit-for-tat”, ganhou praticamente de todos os outros programas e, posteriormente, de novos programas criados para disputar com ele. O segredo do “tit-for-tat” era sempre cooperar com o adversário e apenas enganar se o adversário começasse a enganar, mas depois voltava a cooperar. A partir de então, os pesquisadores chegaram à conclusão de que a estratégia de cooperação num jogo em que existem várias partidas é a estratégia mais vantajosa (Ridley, 1996). Essas descobertas rapidamente começaram a elucidar os comportamentos de cooperação e o complexo padrão comportamental de animais que vivem em grupos. Posteriormente, uma terceira estratégia foi incluída no jogo, a estratégia de “retaliador”. O estrategista retaliador entra no jogo adotando uma determinada estratégia, mas pode alterá-la dependendo do contexto do jogo. Essa estratégia pode ser a mais eficiente numa disputa do que a estratégia de cooperar e enganar o adversário, visto que ela se comporta como o “tit-for-tat” (Ridley, 1996).

Uma maneira de prever o sucesso das estratégias utilizadas pelos indivíduos durante uma competição é elaborar uma matriz usando a seguinte equação: [(probabilidade de ganhar a disputa)*(valor do recurso-custo se ganhar a disputa)]+[(probabilidade de perder a disputa)*(custo se perder a disputa)] (Tabela 1) (Maynard Smith, 1979).

Tabela 1. Exemplo de como os sucessos dos indivíduos (1 e 2) podem ser expressos quando se confrontam e precisam escolher entre duas estratégias (A e B).

		Indivíduo 2	
		A	B
Indivíduo 1	A	$S_{1,2}(A,A)$	$S_1(A,B); S_2(B,A)$
	B	$S_1(B,A); S_2(A,B)$	$S_{1,2}(B,B)$

O sucesso de cada indivíduo (S_1 e S_2), é calculado para cada combinação de estratégia (A e B) pela equação: [(probabilidade de ganhar a disputa)*(valor do recurso-custo se ganhar a disputa)]+[(probabilidade de perder a disputa)*(custo se perder a disputa)].

Quando diversos indivíduos competem por um mesmo recurso a predição do sucesso de cada estratégia é influenciada pela frequência das diversas estratégias existentes na população (Maynard Smith, 1979). No caso do exemplo da Tabela (1) o sucesso de cada estratégia pode ser medido pela equação: Sucesso da estratégia (A) = $f_A * S(A, A) + (1 - f_A) * S(A, B)$; Sucesso da estratégia (B) = $f_B * S(B, A) + (1 - f_B) * S(B, B)$, onde f é a frequência da estratégia na população e S é o sucesso calculado pela matriz (Prestwich, 1999).

Os modelos da Teoria do Forrageio Social

O Modelo de Divisão de Informações (DI) prediz que todos os indivíduos do grupo investem na procura pelo alimento (indivíduos *searchers*) enquanto procuram oportunidades para se alimentar em recursos previamente encontrados por coespecíficos (Giraldeau & Beauchamp, 1999; Giraldeau & Caraco, 2000; Ranta et al., 1993; Ruxton et al., 1995). Tal modelo é baseado na premissa de que os indivíduos se unem para forragear em grupos a fim de aumentar a probabilidade de encontrar manchas alimentares, e que o indivíduo pode abandonar o grupo quando o benefício é menor do que o custo imposto

pela competição (Ranta et al., 1993). Muitas vezes, o forrageio em grupo é vantajoso à medida que, apesar da presença de coespecíficos aumentar a competição intraespecífica, este diminui a variância da quantidade de alimento ingerido, o que pode ser favorável para animais com “aversão ao risco” de inanição (Ranta et al., 1993; Ruxton et al., 1995). Ainda, Ruxton et al. (1995) relacionam o Modelo DI ao do Teorema do Valor Marginal, propondo que apesar do aumento do número de indivíduos no grupo diminuir o tempo de permanência na mancha, em decorrência do aumento da taxa de depleção alimentar, este aumenta a probabilidade de “movimentos direcionados”. Ruxton et al. (1995) definem “movimento direcionado” como o deslocamento de um indivíduo em direção a outro que está se alimentando em uma mancha. O Modelo DI define que quando um membro do grupo encontra uma mancha alimentar (*finder*), todos os outros indivíduos do grupo se unem para se alimentar (*joiners*). Portanto, o número de indivíduos *joiners* (J) numa mancha alimentar será o número de indivíduos no grupo (G) menos o indivíduo *finder* (F) ($J=G-1$) (Giraldeau & Beauchamp, 1999; Giraldeau & Caraco, 2000; Ranta et al., 1993). As taxas de ingestão alimentar dos indivíduos do grupo podem variar dependendo de suas habilidades competitivas e da “vantagem do encontro do alimento”. Se a distância dos membros do grupo durante o forrageio for grande, o indivíduo que encontra a mancha pode obter a “vantagem do encontro” do alimento por ter a oportunidade de se alimentar sozinho do recurso antes da chegada dos *joiners*. Em um grupo simétrico onde todos os membros do grupo possuem as mesmas habilidades competitivas, o modelo prevê que todos os indivíduos possuem a mesma probabilidade de ser um *finder* ou *joiner* e que o sucesso de forrageio dos *joiners* tende a ser semelhante (Giraldeau & Caraco, 2000). Já num grupo assimétrico, onde, por exemplo, existem diferenças nas habilidades competitivas devido ao dimorfismo sexual ou à posição hierárquica, o modelo prevê que alguns indivíduos podem

obter uma taxa de alimentação maior do que outros (Giraldeau & Beauchamp, 1999; Giraldeau & Caraco, 2000; Ranta et al., 1993).

Por outro lado, o Modelo Produtor-Usurpador (PU, *Producer-Scrounger* em inglês) considera que os membros de um grupo escolhem entre duas estratégias independentes:

- 1) produtor: indivíduo que investe energia na procura do alimento e o encontra,
- 2) usurpador: indivíduo que investe energia parasitando um produtor e comendo (usurpando ou roubando) o alimento encontrado por ele (Barnard & Sibly, 1981; Giraldeau & Caraco, 2000). A estratégia de produtor impõe ao indivíduo o custo da procura, mas pode ser vantajosa à medida que o primeiro indivíduo que encontra o alimento pode consumi-lo sozinho antes da chegada dos usurpadores (“vantagem do produtor”). Já a estratégia de usurpador possui como maior benefício a economia de energia envolvida na procura do alimento e uma menor variância da quantidade de alimento ingerido (Giraldeau & Caraco, 2000). Barnard & Sibly (1981), os quais propuseram o Modelo PU, salientaram que a maior restrição desse modelo era que o indivíduo nunca poderia utilizar as duas estratégias simultaneamente (incompatibilidade de estratégias), como geralmente ocorre no Modelo DI. No entanto, modificações desse modelo original propuseram que a flexibilidade individual no uso das estratégias pode ocorrer em algumas espécies (Beauchamp & Giraldeau, 1996; Giraldeau & Caraco, 2000). Atualmente é proposto que as estratégias podem ser fixas quando determinadas geneticamente, mas flexíveis quando os animais possuem flexibilidade comportamental e capacidade de aprendizagem. Quando os indivíduos possuem a capacidade de tomar decisões com base em experiências anteriores, o modelo prevê que, em oposição ao Modelo DI, ocorrerá uma flexibilidade individual no uso das estratégias de produtor e usurpador em resposta às mudanças ecológicas e sociais (Beauchamp & Giraldeau, 1996).

Tal flexibilidade pode ser prevista pelo modelo da Teoria dos Jogos devido ao fato de que o sucesso individual é dependente das frequências das estratégias na população (Giraldeau & Caraco, 2000). As frequências das estratégias na população podem ser reguladas por emigrações e imigrações quando a característica é determinada geneticamente na população ou pela flexibilidade do indivíduo em alterar sua estratégia com base na aprendizagem (Giraldeau & Caraco, 2000). Beauchamp (2000) realizou uma simulação de um Modelo PU e DI na qual foi incluída a capacidade de aprendizagem dos animais. Essa simulação indica que os animais que possuem baixa capacidade de memória e aprendizagem apresentam baixa performance no jogo PU. Por outro lado, animais com elevada capacidade de aprendizagem possuem uma alta performance no jogo PU, pois podem mudar sua estratégia com base em eventos passados (Beauchamp, 2000). Estudos recentes também revelaram que a plasticidade comportamental do indivíduo pode estar relacionada à sua personalidade, onde os indivíduos pró-ativos geralmente tem uma maior plasticidade em alterar entre as estratégias de produtor e usurpador (David et al., 2011, 2012).

O Modelo PU também é análogo ao modelo da Teoria dos Jogos em que um jogador coopera (produtor) e o outro engana (usurpador). Durante o forrageio em grupo, quanto maior o número de indivíduos usando a estratégia de produtor, maior será a probabilidade de localizar uma mancha alimentar (taxa de encontro do alimento), o que, conseqüentemente, aumenta o sucesso dos indivíduos que usam a estratégia de usurpador (Giraldeau & Caraco, 2000). Com o aumento de estrategistas usurpadores no grupo, o sucesso de ambas as estratégias tende a diminuir devido ao aumento do número de indivíduos dividindo um mesmo recurso alimentar e a diminuição da taxa de encontro das manchas (Giraldeau & Caraco, 2000). De acordo com a Teoria dos Jogos, as frequências das estratégias tendem a se equilibrar de forma que o sucesso de forrageio dos indivíduos

seja similar, independente da estratégia utilizada (Coolen et al., 2007). Giraldeau et al. (1994) mostraram num experimento em laboratório que aves da espécie *Lonchura punctulata* podiam alterar suas estratégias de produtor e usurpador baseando-se na experiência de acordo com o custo de “produzir o alimento” e com o número de indivíduos utilizando cada estratégia. Quando animais treinados a utilizar a estratégia de usurpador eram inseridos numa população estável, o sucesso dos indivíduos utilizando essa estratégia era menor, o que proporcionou a alteração da estratégia de alguns indivíduos para produtor no experimento. Quando o custo para produzir o alimento na população estável foi aumentado, Giraldeau et al. (1994) observaram que alguns indivíduos que utilizavam a estratégia de produtor tinham alterado sua estratégia para usurpador até o final do experimento. Mottley & Giraldeau (2000) também mostraram que o sucesso dos usurpadores da mesma espécie de ave foi afetado negativamente por um aumento na sua frequência na população, mas que essa estratégia conferiu maior sucesso do que a de produtor quando ela era rara no grupo.

Num ambiente de laboratório, se controladas as variáveis ecológicas de distribuição e abundância do recurso alimentar, o equilíbrio evolutivamente estável das estratégias de forrageio pode ser alcançado e mantido constante (Coolen et al., 2007). No entanto, os recursos alimentares na natureza possuem uma variação espaço-temporal em relação à produtividade e à distribuição, o que exige dos animais uma flexibilidade comportamental para a sobrevivência. Existem dois modelos principais da Teoria do Forrageio Social que vêm sendo testados com animais de laboratório e vida livre: (1) o Modelo de Maximização (Giraldeau & Caraco, 2000; Vickery et al., 1991) e (2) o Modelo para Ambientes Estocásticos ou Modelo do Risco-Sensitivo (Caraco & Giraldeau, 1991; Giraldeau & Caraco, 2000).

O Modelo de Maximização considera que os indivíduos alteram entre as estratégias de produtor e usurpador dependendo da vantagem do produtor, do tamanho do grupo e das frequências das estratégias no grupo. O modelo prediz em relação à vantagem do produtor e à frequência das estratégias que: 1) o aumento da disponibilidade de alimento e, conseqüentemente, a redução da vantagem do produtor aumenta o sucesso de ambas as estratégias, produtor e usurpador; 2) o sucesso da estratégia de produtor não é dependente de sua frequência na população; 3) o sucesso da estratégia de usurpador é afetado negativamente pelo aumento de sua frequência na população, a qual pode gerar uma maior competição, e positivamente pelo aumento da estratégia de produtor, já que aumenta a chance de “parasitar” um coespecífico. Vickery et al. (1991) ainda propuseram uma terceira estratégia para o Modelo PU, que é a oportunista, na qual o indivíduo usa as estratégias de produtor e usurpador simultaneamente. O oportunista é baseado na estratégia do “retaliador” da Teoria dos Jogos, na qual o indivíduo entra no jogo utilizando uma determinada estratégia e, dependendo do contexto, ele pode alterar sua estratégia (Vickery et al., 1991). Vickery et al. (1991) descrevem que os indivíduos de um grupo podem utilizar a estratégia de oportunista junto com a de produtor quando a vantagem do produtor é alta; quando a vantagem é média, espera-se encontrar apenas a estratégia oportunista; e quando a vantagem é pequena, espera-se encontrar tanto oportunistas como usurpadores.

O Modelo do Risco-Sensitivo considera também a disponibilidade (densidade de manchas de uma determinada área) e a produtividade das manchas alimentares, as quais possuem efeitos significativos na “vantagem do encontro do alimento” (vantagem do produtor) e na quantidade de alimento dividido entre os usurpadores. Koops & Giraldeau (1996) sugerem que a estratégia de usurpador está relacionada à “aversão ao risco” de inanição, e, portanto, um indivíduo que aumente o uso de tal estratégia poderá diminuir a variância de alimento ingerido (Koops & Giraldeau, 1996). Por outro lado, animais

“propensos ao risco” tendem ao uso da estratégia de produtor, a qual apesar de ter uma maior variância na quantidade de alimento ingerido possui o benefício da vantagem do produtor (Giraldeau & Caraco, 2000). Existem evidências da maior variância no consumo de alimento pelos produtores do que pelos usurpadores (Koops & Giraldeau, 1996; Lendvai et al., 2004; Wu & Giraldeau, 2005) e também de que animais com menores necessidades energéticas investem mais na estratégia de produtor (David & Giraldeau, 2012; Wu & Giraldeau, 2005).

Em um experimento com aves da espécie *Sturnus vulgaris*, Koops & Giraldeau (1996) verificaram que além da produtividade do recurso, sua densidade na mancha também influenciava a frequência das estratégias de produtor e usurpador dentro do grupo. Especificamente, eles verificaram que, como previsto pelo Modelo do Risco-Sensitivo, os indivíduos utilizavam mais a estratégia de usurpador em experimentos que simulavam maiores densidades e produtividades alimentares, onde a variância na quantidade de alimento ingerido pelos indivíduos usurpadores era menor.

Em relação ao tamanho do grupo, o Modelo PU prevê que quanto maior o número de indivíduos no grupo, maior será a taxa de encontro das manchas alimentares, favorecendo a estratégia de usurpador (Giraldeau & Caraco, 2000). Riecau et al. (2010) conduziram um experimento em que mostraram que as aves reduziram o tempo de vigilância e aumentaram a taxa de forrageio com o aumento do tamanho do grupo. Para ambientes estocásticos o modelo prevê que o aumento do tamanho do grupo provoca uma redução da quantidade de alimento ingerido por cada indivíduo e sua variância, o que também favorece a estratégia de usurpador (Beauchamp & Giraldeau, 1996).

A maioria das pesquisas sobre os modelos de forrageio social, principalmente o do PU, foram realizadas apenas com simulações de computador e com aves em laboratório. No entanto, o modelo de PU foi recentemente aplicado para aves de vida livre da espécie

Quiscalus lugubris, as quais possuem o comportamento de mergulhar o alimento na água antes de comê-lo (Morand-Ferron et al., 2007). Tal pesquisa mostrou resultados consistentes com os modelos e experimentos realizados em laboratório, revelando que as aves conseguiam a maior parte do alimento usurpando-o, quando o custo para produzir o alimento (mergulhar o alimento na água) era alto e vice-versa (Morand-Ferron et al., 2007). Esse trabalho ainda mostrou que devido à flexibilidade dos indivíduos em alterarem seus comportamentos com a experiência, as frequências das estratégias no grupo tendiam a se equilibrar de forma que o sucesso de forrageio das aves era similar quando usavam a estratégia de produtor ou usurpador (Morand-Ferron et al., 2007).

Também é preciso considerar, em relação ao Modelo PU, se o grupo de forrageio é simétrico ou assimétrico. A assimetria devido às habilidades competitivas resultantes da hierarquia de dominância é bem descrita em trabalhos que testaram este modelo (Barta e Giraldeau 1998; King et al., 2009; Liker & Barta, 2002; McCormack et al., 2007). Indivíduos com altas habilidades competitivas, os quais possuem um maior nível hierárquico, tendem a ser usurpadores, já que podem facilmente deslocar os subordinados do recurso alimentar. Usando tal estratégia, o indivíduo, além de economizar o tempo de procura e poder investir em outros comportamentos, como os reprodutivos e sociais, pode forragear numa posição mais central no grupo, aumentando sua proteção contra predadores (Barta & Giraldeau, 1998; Lendvai et al., 2006; Liker & Barta, 2002). Barta & Giraldeau (1998) propuseram um modelo do jogo PU incluindo o efeito da dominância dentro de um grupo pequeno ($G < 20$), considerando que as habilidades competitivas dos membros do grupo podem ser relacionadas à sua posição hierárquica e que indivíduos dominantes têm prioridade de acesso aos recursos alimentares. Esta simulação mostrou que: (1) quanto maior a habilidade competitiva ou nível hierárquico do indivíduo, maior é a proporção de alimento que ele ingere, (2) com exceção do indivíduo com maior posição hierárquica, a

proporção do uso da estratégia usurpador decai linearmente com o aumento da vantagem do encontro do produtor. Hamilton (2000) propôs um modelo que aborda a questão do indivíduo dominante no dilema entre monopolizar o alimento ou permitir que o subordinado se alimente. Em tal modelo, quanto maior for o grupo, maior será a chance de localizar e fugir de um predador. Portanto, pode existir dentro do grupo uma divisão de tarefas, onde o dominante controla a divisão de alimento e os subordinados auxiliam na detecção de predadores. A probabilidade do indivíduo dominante monopolizar o alimento está diretamente relacionado ao valor do recurso alimentar e inversamente relacionado ao grau de ameaça de predação (Hamilton, 2000). Experimentos em laboratório com aves da espécie *Taeniopygia gullata* mostraram que a estratégia de usurpador era favorecida quando havia ameaça de predação, pois os indivíduos que utilizavam essa estratégia, por manter uma posição central no grupo, podiam aumentar o tempo de forrageio ao diminuir o tempo de vigilância (Mathot & Giraldeau, 2007).

Os fatores que regulam as estratégias competitivas nos animais, incluindo a agressão, podem ser compreendidos sob duas perspectivas: 1) simplista, onde a espécie sempre usa táticas comportamentais para defender os recursos; e 2) via predições do Jogo Pombo-Gavião, onde as estratégias de defesa e agressividade mudam com variações ecológicas e sociais (Dubois et al., 2002; Dubois & Giraldeau, 2003, 2007). O Modelo Pombo-Gavião foi elaborado com o intuito de explicar e prever a evolução das agressões físicas entre os animais, de maneira análoga ao Modelo de Cooperação-Traição (Maynard Smith, 1979). As predições extraídas desse modelo consideram um contexto em que dois indivíduos querem o mesmo recurso e podem utilizar duas estratégias: gavião (G), quando ameaça, podendo lutar fisicamente com o adversário; e pombo (P), quando o indivíduo pode exibir algumas ameaças, mas recua frente ao risco de brigar fisicamente com o adversário. Os sucessos das estratégias podem ser expressos através de uma matriz, em que

são possíveis quatro combinações (Tabela 2): (1) G-G: se o indivíduo escolhe a estratégia G, e seu oponente também, apenas um deles irá ficar com o recurso; a disputa ocorrerá por comportamentos agressivos, os quais podem trazer consequências para o estado físico de um ou ambos competidores; (2) P-G: se o indivíduo escolhe P e encontra um oponente G, ele irá recuar com a ameaça do adversário e perde o recurso; (3) G-P: se o indivíduo escolhe G e seu oponente P, ele ganha todo o recurso, pois o oponente irá recuar; (4) P-P: se o indivíduo escolhe P e encontra outro P, eles não irão brigar, mas pagam um custo por ter que dividir o recurso (Maynard Smith, 1979). Portanto, a melhor estratégia a ser adotada é dependente do valor do recurso e do custo imposto para ganhar e perder. Por exemplo, a estratégia de gavião é vantajosa apenas se o valor do recurso foi maior do que a soma dos custos impostos de ganhar e perder a disputa com outro gavião (Maynard Smith, 1979; Prestwich, 1999). Dubois et al. (2002) propuseram um modelo relacionado ao cleptoparasitismo utilizando o Jogo Pombo-Gavião. Nesse modelo foi considerado que os indivíduos têm conhecimento do valor do recurso e dos custos impostos pelas estratégias, e, assim, a escolha do indivíduo em utilizar a estratégia de pombo ou gavião é influenciada

Tabela 2. Modelo de matriz do Jogo Pombo-Gavião, mostrando os sucessos do indivíduo A.

		B	
		Gavião	Pombo
A	Gavião	-5	10
	Pombo	0	5

Equação para construção da matriz: [(probabilidade de ganhar a disputa)*(valor do recurso-custo se ganhar a disputa ou se dividir o recurso)]+[(probabilidade de perder a disputa)*(custo se perder a disputa)] (Maynard Smith, 1979). Valores utilizados na matriz: valor recurso: 20; probabilidade do pombo perder para gavião e do gavião ganhar do pombo: 1; probabilidade do gavião ganhar ou perder do gavião: 0,5; custo energético se o gavião ganhar a disputa: -10; custo energético se o gavião perder a disputa: -20; custo energético pago pelo pombo pela divisão do recurso quando disputa com outro pombo: -5.

pela vantagem do encontro do alimento; isto é, quando a vantagem é grande os indivíduos usam mais a estratégia de gavião (Dubois et al., 2002; Dubois & Giraldeau, 2003).

Forrageio social em primatas

Como citado anteriormente, a evolução do cérebro grande nos primatas foi direcionada por pressões seletivas ecológicas e sociais (Zuberbühler & Byrne, 2006). Os principais fatores ecológicos que favoreceram a evolução do neocórtex dos primatas provavelmente são a diversificação da dieta e a necessidade de processar informações ambientais (Barton, 1996). Os primeiros primatas eram insetívoros e noturnos. Ao longo da evolução essa linhagem passou a ocupar outros nichos devido à diversificação da dieta, que passou a conter também frutos, folhas e exsudatos (Hartwig, 2007). Com exceção de alguns prossímios (por exemplo, *Tarsius* spp. e *Loris* spp.) os primatas atuais extraem a maior parte da energia necessária ao seu metabolismo de plantas (Lambert, 2007). Conseqüentemente, a maioria dos primatas forrageia em manchas com uma variação espaço-temporal na qualidade e taxa de renovação do recurso. Barton (1996) analisou dados relativos à ecologia e ao tamanho cerebral de diversas espécies de primatas e mostrou que (1) as espécies diurnas possuem maior tamanho relativo do neocórtex do que as noturnas, e que (2) existe uma correlação positiva entre o tamanho relativo do neocórtex e o grau de frugivoria da espécie. O grau de frugivoria, por sua vez, tem sido relacionado à capacidade dos animais em utilizar de forma eficiente a informação espacial na localização de recursos alimentares em florestas (Barton, 1996; Garber, 1987). Pesquisas em cativeiro (*Callithrix jacchus*: MacDonald et al., 1994; *Gorilla*: Gibeault & MacDonald, 2000) e em ambiente natural indicam que a maioria dos primatas é provavelmente capaz de localizar manchas alimentares utilizando a informação espacial (por exemplo, *Aotus*, *Callicebus* e

Saguinus: Bicca-Marques & Garber, 2005; Bicca-Marques & Garber 2004; *Pithecia*: Cunningham & Janson, 2007b; *Ateles* e *Lagothrix*: Di Fiore & Suarez, 2007; *Callithrix*: Nunes, 2006; *Sapajus*: Gomes & Bicca-Marques, 2012; Janson, 1998; *Papio*: Noser & Byrne, 2007). Em suma, as habilidades cognitivas para aquisição, processamento e armazenamento de informações ecológicas e sociais se integram para aumentar a eficiência do forrageio e, assim, as chances de sobrevivência do indivíduo (Byrne 2000; Cunningham & Janson, 2007a).

A capacidade de aprender, memorizar e lembrar eventos passados aumenta o sucesso de forrageio de diversas espécies de primatas à medida que ela maximiza o uso de manchas produtivas (Garber, 1987). Por exemplo, para lidar com as variações temporais e de renovação das manchas alimentares, algumas regras de forrageio juntamente com as informações espaciais podem ser utilizadas pelos primatas, como *win-stay* e *win-shift*. A adoção da regra *win-stay* pode ser vantajosa quando o alimento na mancha é abundante ou possui uma alta taxa de renovação e o animal, então, retorna várias vezes a essa mancha. A regra *win-shift* é utilizada quando o recurso alimentar na mancha é rapidamente reduzido e possui baixa taxa de renovação, o que faz com que o animal evite retornar à mancha depois de utilizá-la (Garber, 1987). A regra *win-shif* e *win-stay* foi utilizada durante o forrageio por *Callithrix jacchus* em cativeiro (MacDonald et al., 1994). A regra *win-stay* também utilizada por primatas neotropicais na natureza (*Saguinus imperator*, *Saguinus fuscicollis*, *Callicebus cupreus*: Bicca-Marques, 2005).

A vantagem do uso de regras de forrageio, como *win-stay* e *win-shift*, bem como da informação espacial era visto até recentemente como benéfico para os primatas devido ao fato de que esses diminuíaam o custo da procura do alimento por saber qual recurso estava mais próximo (Garber, 1987). No entanto, estudos recentes têm fornecido evidências de que ao invés de simples mecanismos de aprendizagem, os macacos do Novo Mundo

podem ter uma complexa representação mental acerca do recurso alimentar (Cunningham & Janson, 2007a,b; Valero & Byrne, 2007). Cunningham & Janson (2007b) mostraram que o movimento entre árvores de uma mesma espécie pelos parauacus (*Pithecia pithecia*) em épocas de abundância alimentar não é determinado pela distância entre as árvores, mas pela sua produtividade. Este estudo mostrou que os parauacus tomam as decisões de forrageio não apenas utilizando-se das informações de “onde” se encontram as manchas alimentares; eles também utilizam informações de “quando” e “qual” mancha está mais produtiva. Valero & Byrne (2007) mostraram que os trajetos percorridos pelos macacos-aranha (*Ateles geoffroyi*) em ambiente natural apresentam rotas de forrageio eficientes, as quais indicam que o grupo provavelmente escolhe uma mancha alimentar prevendo a próxima mancha que será visitada. Janson (2007) mostrou em experimento em ambiente natural que os indivíduos de um grupo de macacos-prego (*Sapajus nigritus*) ignoram recursos próximos pouco produtivos para atingirem um recurso mais produtivo, mesmo que para isso tenham que percorrer maiores distâncias.

Apesar desse crescente interesse em explicar como os primatas escolhem seus recursos alimentares e como eles utilizam suas habilidades cognitivas para aumentar a eficiência do forrageio, ainda pouco se sabe sobre os efeitos da aprendizagem, memorização e tomada de decisões de forrageio dos primatas com base nos eventos sociais. Verificar se os primatas forrageiam conforme o Modelo Produtor-Usurpador pode contribuir para apoiar a hipótese de que eles são capazes de processar as informações ecológicas e sociais para escolherem uma estratégia de forrageio. Se os primatas forem capazes de alterar o uso das estratégias de forrageio em resposta às variações ecológicas num contexto social, pode-se sugerir que eles estejam usando suas experiências para tomar decisões de forrageio. Contudo, poucos trabalhos exploraram o uso dessas estratégias de produzir e usurpar em primatas. Experimentos na natureza com primatas neotropicais, os

quais analisaram o investimento dos indivíduos do grupo em inspecionar plataformas de alimentação, sugerem que alguns indivíduos do grupo investem mais na procura do alimento do que o esperado, enquanto outros investem menos do que o esperado considerando um investimento esperado igual para todos os membros do grupo (Bicca-Marques & Garber, 2005; Garber et al., 2009). Bicca-Marques & Garber (2005) mostraram que indivíduos de grupos do gênero *Saguinus* podem ser classificados em relação ao uso de informações ecológicas, quando procuram pelo alimento, ou sociais, quando procuram pouco pelo alimento, mas se juntam para se alimentar num recurso encontrado por um coespecífico. Os indivíduos que investiam mais na procura do alimento do que o esperado foram chamados de batedores (ou *searchers*), os que investiam menos do que o esperado, usurpadores (ou *joiners*), e os que procuravam como esperado, oportunistas. Como o Modelo de Divisão de Informações prediz que todos os indivíduos do grupo procuram pelo alimento igualmente, Bicca-Marques & Garber (2005) sugeriram que o padrão de forrageio desses primatas pode estar mais relacionado ao Modelo PU. Na tentativa de investigar a flexibilidade no uso das estratégias de forrageio pelas mesmas espécies, *Saguinus fuscicollis* e *Saguinus imperator*, Garber et al. (2009) manipularam a quantidade de alimento e o número de plataformas na estação de alimentação, as quais simulavam manchas alimentares. Apesar da Teoria dos Jogos não ter sido aplicada para explicar as diferentes estratégias de forrageio utilizadas por esses primatas, os resultados encontrados por Garber et al. (2009) são consistentes com os modelos do jogo PU. Especificamente, Garber et al. (2009) mostraram que em manchas com alta produtividade, o sucesso de indivíduos batedores, usurpadores e oportunistas foi similar, enquanto os batedores obtiveram um sucesso maior em manchas com baixa produtividade. O número de indivíduos usurpadores foi maior em condições de alta produtividade de manchas, onde a “vantagem do encontro” era menor (Garber et al., 2009). Portanto, de maneira similar ao

jogo PU, os indivíduos de *Saguinus* spp. alteraram suas estratégias de forrageio em resposta à variação ecológica. Tal resultado sugere que os primatas podem ser capazes de integrar as informações ecológicas e sociais para escolher a estratégia a ser utilizada durante o forrageio social (Garber et al., 2009).

Di Bitetti & Janson (2001) analisaram a vantagem do encontro do alimento em experimentos com *Sapajus nigritus* na natureza. A vantagem do encontro do alimento para esses primatas estava relacionada ao tempo que o indivíduo que encontrava o alimento podia comer sozinho antes da chegada dos outros indivíduos do grupo, sugerindo que a diminuição da coesividade do grupo favorecia o sucesso de forrageio dos produtores. De maneira similar aos *Saguinus*, Gomes (2006) verificou que os indivíduos de outro grupo de *Sapajus nigritus* também integraram as informações ecológicas e sociais na tomada de decisões de forrageio, e os indivíduos do grupo puderam ser classificados como batedores, usurpadores ou oportunistas. A “vantagem do encontro” também foi verificada nesse grupo de macacos-prego (Gomes, 2006). Experimento similar ao realizado com primatas dos gêneros *Saguinus* (Bicca-Marques & Garber, 2005; Garber et al., 2009) e *Sapajus* (Gomes, 2006), mostrou que os indivíduos também investiam diferentemente na procura pelo alimento em um grupo de híbridos de *Callithrix penicillata* e *C. jacchus* (Nunes, 2006). No entanto, em nenhum desses trabalhos com primatas neotropicais foi confirmado se eles alteram entre as estratégias de maneira econômica, pois os dados não foram analisados sob a perspectiva da Teoria dos Jogos.

Por outro lado, o uso do jogo PU por babuínos foi analisado conforme descrito pelo modelo da Teoria dos Jogos (King et al., 2009). King et al. (2009) analisaram os fatores sociais e ecológicos que poderiam influenciar o uso das estratégias de produzir e usurpar em dois grupos de babuínos (*Papio ursinus*) de vida livre. Como previsto pelo Modelo de Maximização do jogo PU, os babuínos usaram mais a estratégia de usurpador em manchas

grandes do que pequenas, mas a taxa de usurpação foi similar entre grupos de tamanhos diferentes. No entanto, os usurpadores adotaram uma posição central no grupo, o que poderia aumentar a proteção contra predadores. Em conjunto com esses dados, King et al. (2009) verificaram que as fêmeas dominantes usaram mais a estratégia de usurpador e geralmente usurpavam de fêmeas subordinadas e machos. Assim, além de alterarem a estratégia de forrageio em resposta às alterações ecológicas, os babuínos também possuem uma assimetria no jogo determinada pela hierarquia.

Diferente dos babuínos, Bicca-Marques & Garber (2005) mostraram que os machos alfa de grupos de *Saguinus* spp. adotaram a estratégia de usurpador. Bicca-Marques (2003) desenvolveu uma hipótese baseada na teoria da seleção sexual para explicar as diferenças comportamentais entre machos e fêmeas adultos de *Callithrix* spp. e *Saguinus* spp.. Tal hipótese considera que devido ao alto investimento dos machos adultos em carregar os filhotes e atuar na vigilância contra predadores, o tempo que eles devotam no forrageio é reduzido. No entanto, investindo no cuidado e proteção dos filhotes, os machos podem aumentar seu sucesso reprodutivo e se beneficiarem pelo uso da estratégia de usurpador (Bicca-Marques, 2003). Diferentemente de *Saguinus* spp., Di Bitetti & Janson (2001) mostraram que o indivíduo dominante de *Sapajus nigritus* obteve maior quantidade alimentar do que os subordinados, independente da estratégia utilizada. Nesta espécie, um indivíduo dominante pode monopolizar o alimento ao adotar a estratégia de produtor ou suplantando os subordinados ao adotar a estratégia de usurpador (Di Bitetti & Janson, 2001).

Apesar desses resultados com *Saguinus* spp. (Bicca-Marques & Garber, 2005) e *S. nigritus* (Di Bitetti & Janson, 2001) mostrarem que o sistema social da espécie pode influenciar o sucesso de forrageio devido à frequência do uso da competição por exploração ou interferência, essas duas estratégias de competição podem variar em

resposta às mudanças ecológicas numa mesma espécie. Por exemplo, as interações agonísticas nos experimentos de Bicca-Marques & Garber (2005) e Garber et al. (2009) foram mais frequentes sob condições de baixa produtividade e a tolerância (número de indivíduos na mesma plataforma) foi mais comum sob condições de alta produtividade (Garber et al., 2009).

Os primatas do gênero *Callithrix*

Os primatas neotropicais do gênero *Callithrix* pertencem à família Callitrichidae, na qual também são incluídos os gêneros *Cebuella*, *Callibela*, *Callimico*, *Leontopithecus*, *Mico* e *Saguinus* (Rylands & Mittermeier, 2009). O sistema de acasalamento e os comportamentos sociais dos calitriquídeos são características marcantes desses primatas. Os grupos de *Callithrix* spp. podem variar de 2 a 20 indivíduos e entre grupos ou entre populações de uma mesma espécie é observada uma flexibilidade no sistema de acasalamento entre monogínico, pseudo-poligínico e poligínico (Arruda et al., 2005; Yamamoto et al., 2009). Ainda não são bem conhecidos os fatores que modulam o sistema de acasalamento nas diferentes populações e espécies dos primatas do gênero *Callithrix*. Trabalhos de longo prazo com grupos de *C. jacchus* de vida livre mostram que na maioria dos grupos (85%) há apenas uma fêmea reprodutora, a qual também é dominante, embora possa haver duas ou mais fêmeas subordinadas reproduzindo (Yamamoto et al., 2009). No entanto, estudos de longo prazo com esse espécie sugerem que as fêmeas subordinadas possuem um maior intervalo entre nascimentos e que a taxa de mortalidade de seus filhotes é maior do que a da fêmea dominante (Arruda et al., 2005; Yamamoto et al., 2009). Duas hipóteses são propostas para explicar a reprodução de fêmeas subordinadas em grupos de *Callithrix* spp.: a de controle de relação de parentesco e a de controle comportamental

(Yamamoto et al., 2009). De acordo com a hipótese de relação de parentesco as fêmeas subordinadas podem não reproduzir devido à falta de machos não aparentados no grupo, mas podem aumentar sua aptidão ajudando no cuidado dos filhotes aparentados. Sabe-se que os membros de grupos de *C. jacchus* são aparentados (Nievergelt et al., 1999). Já a hipótese comportamental sugere que a fêmea reprodutora determina se a subordinada poderá ou não reproduzir. Caso seja vantajoso para a fêmea dominante manter a subordinada no grupo, ela pode permitir que essa reproduza (Yamamoto et al., 2009).

Outra característica marcante desses primatas é a cooperação no cuidado parental, onde praticamente todos os membros do grupo ajudam a carregar os filhotes (Stevenson & Rylands, 1988). Tal comportamento poderia estar relacionado ao alto grau de parentesco dos membros do grupo (Faukes et al., 2009). Numa perspectiva evolutiva, a cooperação no cuidado da prole reduz o investimento energético das fêmeas, permitindo que essas tenham gêmeos e que reduzam o intervalo entre nascimentos sucessivos (Digby et al., 2007).

Apesar dessas características do sistema social e reprodutivo serem similares entre os gêneros de callitriquídeos, os indivíduos de *Callithrix* spp. e *Cebuella pygmaea* se destacam por suas adaptações morfológicas e fisiológicas para a eficiente exploração de goma das árvores (Taylor et al., 2009; Vinyard et al., 2009) (Figura 1). Alguns estudos em cativeiro sugerem que a goma é um item alimentar essencial para o metabolismo de *Callithrix* spp. (Power & Oftedal, 1996) e que os saguís deste gênero também possuem características fisiológicas que aumentam a eficiência da absorção da glicose da goma. Apesar de também consumirem frutos e insetos, o exsudado é um item alimentar de destaque na dieta de *Callithrix* spp. (Tabela 3). Tais adaptações alimentares permitem que as espécies de *Callithrix* habitem diferentes habitats, desde florestas com grande umidade e produtividade, como a Mata Atlântica, até ambientes secos e de pouca produtividade, como o Cerrado e a Caatinga (Digby et al., 2007). Apesar de alguns estudos observarem

que o consumo de goma pode ser diminuído em alguns meses do ano, quando o consumo de frutos ou insetos é maior, as diferenças não são significativas (*C. aurita*: Martins & Setz, 2000; *C. geoffroyi*: Passamani & Rylands, 2000; *C. jacchus*: Martins, 2007). A importância dos exsudados na dieta de *Callithrix* spp. permite classificá-los como gomívoros (Digby et al., 2007).



Figura 1. Mico-estrela de vida livre se alimentando de exsudado (goma) em uma árvore.

Tabela 3. Porcentagem do consumo de exsudado (goma) por grupos de *Callithrix* spp..

Espécie	% goma na dieta	Bioma	Referências
<i>C. aurita</i>	50%	Mata Atlântica	Martins & Setz (2000)
<i>C. flaviceps</i>	83%	Mata Atlântica	Corrêa et al. (2000)
<i>C. geoffroyi</i>	69%	Mata Atlântica	Passamani & Rylands (2000)
<i>C. jacchus</i>	45%	Caatinga	Martins (2007)
<i>C. kuhlii</i>	52%	Mata Atlântica	Raboy et al. (2008)
<i>C. penicillata</i>	70%	Cerrado	Fonseca & Lacher (1984)

As espécies *C. jacchus* e *C. penicillata*, conhecidas popularmente como mico-estrela ou sagui do Cerrado e sagui da Caatinga, respectivamente, são as que habitam os ambientes mais extremos em relação à baixa umidade e produtividade de frutos (Digby et al., 2007). Tais espécies também são conhecidas por se adaptarem a ambientes impactados e urbanos, sendo comum sua ocorrência dentro de cidades (Digby et al., 2007). Assim como *Saguinus* spp., *Callithrix* spp. forrageia em grupos coesos, nos quais os indivíduos possuem um alto nível de tolerância, sendo raros os eventos de agressão (Digby, 1995). Devido à sua dieta gomívora com rápida taxa de renovação, a área de vida desses primatas pode ser menor do que a de outros calitriquídeos que se alimentam de uma maior quantidade de frutos (Stevenson & Rylands, 1988). A alimentação desses primatas é restrita a algumas árvores dentro de sua área de vida, nas quais eles podem se alimentar várias vezes em um único dia (Lacher et al., 1984; Miranda & Faria, 2001). Após a alimentação em uma árvore, é comumente observado o indivíduo marcar com suas glândulas de cheiro ou com urina o buraco feito para a extração de goma, o qual geralmente é o mesmo utilizado na próxima visita (Stevenson & Rylands, 1988). No entanto, ainda não se sabe se essa marcação tem um papel de defesa intra- ou interespecífica ou outra função (Stevenson & Rylands, 1988).

Apesar de não haver dimorfismo sexual em *Callithrix* spp. (Marroig & Cheverud, 2009), diversos trabalhos relatam as diferenças de comportamento entre machos e fêmeas adultos. Um estudo que comparou os comportamentos de defesa territorial entre casais das espécies *Saguinus fuscicollis*, *S. oedipus* e *Callithrix jacchus* mostrou que nos casais de *Saguinus* spp. o macho é mais agressivo contra intrusos, enquanto nos casais de *C. jacchus* as fêmeas também eram agressivas e tinham uma participação efetiva na defesa do território (Harrison & Tardif, 1994). Michels (1998) sugeriu que a defesa territorial exibida na natureza pelas fêmeas de *C. jacchus* pode estar relacionada ao fato de que os saguis

enfocam em poucas árvores dentro de sua área de vida, o que teoricamente gera uma maior competitividade nos membros do grupo. Apesar dos comportamentos agonísticos entre os membros de grupos de *Callithrix* spp. serem raramente observados (Stevenson & Rylands, 1988), Digby (1995) observou que as interações agressivas entre adultos e subordinados de *C. jacchus* aconteciam principalmente durante o consumo de goma. Diversos trabalhos apresentaram evidências de que as fêmeas reprodutoras dos grupos de *Callithrix* spp. são dominantes e têm prioridade de acesso aos recursos alimentares (Box, 1997; Box et al., 1995; Michels, 1998; Yamamoto et al., 2004).

Voelkl & Huber (2007) mostraram num experimento de laboratório que, ao contrário do previsto pela Teoria do Forrageio Social, a presença de coespecíficos não aumenta a eficiência da localização dos recursos alimentares. Porém, esses autores levantam a hipótese de que a presença de indivíduos dominantes inibe o comportamento exploratório de coespecíficos. Yamamoto et al. (2004) também mostraram que a fêmea dominante de um grupo cativo de *C. jacchus* foi mais persistente em obter alimento e procurá-lo do que os outros indivíduos do grupo. Werdenich & Huber (2002) realizaram um experimento para testar se indivíduos de *C. jacchus* podiam cooperar para conseguir um recurso alimentar. Seus resultados verificaram que duplas de indivíduos apenas cooperavam para adquirir um recurso alimentar quando o indivíduo dominante adotava a tarefa que lhe conferia prioridade de alimentação no aparato experimental.

A tolerância dos indivíduos dominantes durante o forrageio, bem como as baixas taxas de agressividade direcionadas aos subordinados, têm sido vistas por alguns autores como uma forma do casal reprodutor aumentar seu sucesso reprodutivo e dos indivíduos subordinados de aumentarem suas chances de sobrevivência (Ferrari & Digby, 1996; Stevenson & Rylands, 1988). A presença de indivíduos subordinados no grupo é vantajosa para os dominantes devido ao seu papel no auxílio do transporte dos filhotes e no aumento

da proteção contra predadores (Ferrari & Digby, 1996). Por sua vez, sua permanência no grupo natal pode ser vantajosa por aumentar seu sucesso de forrageio e a proteção contra predadores, enquanto se preparam para emigrar ou para subir na hierarquia (Ferrari & Digby, 1996). Além disso, o provável alto grau de parentesco entre os membros dos grupos de *Callithrix* spp. favorece a tolerância e a cooperação (Dunbar, 1995; Ferrari & Digby, 1996).

Os primatas do gênero *Callithrix* possuem um dos menores cérebros entre os primatas antropóides (Isler et al., 2008). Segundo Lefebvre et al. (2004) eles também possuem baixos níveis de aprendizagem e inovação. No entanto, estudos em cativeiro mostraram que esses primatas são capazes de aprender observando coespecíficos (Bugnyar & Huber, 1997; Rosati et al., 2006; Voelkl & Huber, 2000) e lembrar-se de eventos passados para tomar suas decisões de forrageio (MacDonald et al., 1994). Essa contradição salienta a escassez de estudos sobre o comportamento e a cognição desses primatas, principalmente em ambiente natural.

Recentes revisões sobre socioecologia enfatizam a importância de mais estudos sobre a maximização do forrageio pelo uso de habilidades cognitivas dos primatas neotropicais (Janson & Byrne, 2007). Janson & Byrne (2007) sugerem que a dificuldade de controlar variáveis, como a produtividade e a densidade das manchas alimentares é um dos fatores que dificultam o estudo da socioecologia de primatas na natureza. Neste sentido, o experimento de campo tem sido empregado em alguns estudos com primatas de vida livre (por exemplo: Bicca-Marques, 2003, 2005; Bicca-Marques & Garber, 2005; Garber & Bicca-Marques, 2007).

OBJETIVOS

Objetivo geral

O presente trabalho teve por objetivo analisar o investimento de micos-estrela (*Callithrix penicillata*) nas estratégias de produzir e usurpar durante o forrageio social em diferentes condições de produtividade e densidade de recursos. Especificamente, o trabalho verificou se os modelos baseados na Teoria dos Jogos, como o Modelo Produtor-Usurpador, podem ser aplicados para explicar as estratégias de forrageio social desses primatas. Os termos produtor e usurpador usados no presente trabalho se referem ao uso das estratégias adotadas pelos indivíduos e não a uma característica individual fixa (Koops and Giraldeau, 1996).

Objetivos específicos e predições

(1) Verificar se o padrão de forrageio social dos micos-estrela se adequa ao Modelo de Divisão de Informações (DI) ou ao Modelo Produtor-Usurpador (PU).

P(1.1) Espera-se que o padrão de forrageio dos grupos de estudo seja similar ao Modelo PU em todas as condições de densidade e produtividade de recursos. Segundo esse modelo o investimento na estratégia de produtor pelos membros do grupo não ocorre de forma aleatória (Giraldeau & Caraco, 2000). Assim, espera-se que alguns indivíduos invistam mais e outros menos na estratégia de produtor. Por outro lado, se todos os membros do grupo investirem na estratégia de produtor de forma aleatória, o Modelo DI será adequado para explicar o padrão de forrageio dos micos-estrela.

(2) Testar se o sucesso de forrageio de produtores e usurpadores é diferente sob condições de alta e de baixa produtividade do recurso alimentar como previsto pelo Modelo PU de Maximização (Vickery et al., 1991).

Se o sucesso de forrageio dos produtores e usurpadores se adequar ao Modelo PU de Maximização espera-se que:

P(2.1) Sob condições de alta produtividade, onde a quantidade de alimento é maior do que a média consumida pelo grupo, o sucesso dos usurpadores seja semelhante ou maior do que o dos produtores.

P(2.2) Sob condições de baixa produtividade, onde a quantidade de alimento disponível é menor do que a média consumida pelo grupo, o sucesso dos produtores seja menor do que o dos usurpadores.

Como o Modelo PU de Maximização prediz que apenas a produtividade do recurso e o número de indivíduos no grupo influenciam o sucesso de forrageio (Vickery et al., 1991), as predições (2.1) e (2.2) são esperadas para ambas as condições de densidade de recursos.

(3) Verificar se a vantagem do produtor difere do sucesso de forrageio dos usurpadores nas duas condições de produtividade de recursos como previsto pelo Modelo PU de Maximização.

O Modelo PU de Maximização prevê que a vantagem do produtor é maior sob condições de baixa produtividade, assim espera-se que:

P(3.1) A vantagem do produtor seja menor do que a média do sucesso de forrageio dos usurpadores sob condições de alta produtividade, mas seja maior ou semelhante à média do sucesso de forrageio dos usurpadores sob condições de baixa produtividade.

(4) Testar se os micos-estrela ajustam as estratégias de produtor, usurpador e oportunista em resposta à variação na produtividade do recurso como previsto pelo Modelo PU de Maximização.

As análises do Modelo PU podem ser conduzidas tanto em nível de grupo em relação ao número de indivíduos adotando cada estratégia, como em nível individual pela comparação do investimento de cada membro do grupo na estratégia de produtor e usurpador (Giraldeau & Caraco, 2000; Koops & Giraldeau, 1996). Nesse trabalho foram realizados os dois tipos de análise, pois se dentro do grupo houver uma grande variação interindividual, as análises de investimento individual por si só podem mascarar as alterações da frequência das estratégias no grupo.

P(4.1) Para as análises em nível de grupo, espera-se que a proporção de indivíduos adotando a estratégia de produtor, usurpador ou oportunista varie entre as condições de alta e de baixa produtividade como previsto pelo Modelo PU de Maximização. Especificamente, espera-se que: (4.1.1) a proporção de indivíduos adotando a estratégia de usurpador seja maior nas condições de alta do que de baixa produtividade; (4.1.2) a proporção de indivíduos adotando a estratégia de produtor seja menor na condição de alta produtividade; (4.1.3) a proporção de indivíduos adotando a estratégia de oportunista seja maior nas condições de alta produtividade.

P(4.2). Se todos os membros do grupo aumentarem o investimento em uma estratégia específica (produtor ou usurpador), como predito pelo Modelo PU de Maximização, espera-se que, nas análises em nível individual: (4.2.1) o investimento individual na estratégia de oportunista seja maior sob condições de alta produtividade; (4.2.2) o investimento na estratégia de usurpador seja maior sob condições de alta produtividade; (4.2.3) o investimento na estratégia de produtor seja maior sob condições de baixa produtividade. Por outro lado, se houver uma grande assimetria

no investimento nas estratégias pelos membros do grupo, espera-se que a média da proporção do investimento individual nas estratégias de produtor, usurpador e oportunista seja equitativa entre as condições de alta e baixa produtividade.

Assim como citado para o sucesso de forrageio, essas previsões são esperadas para ambas as condições de densidade de recursos.

(5) Testar se a latência de chegada do primeiro usurpador é influenciada pela variação na produtividade do recurso.

P(5.1) Espera-se que a latência do primeiro usurpador em ambas condições de densidade seja menor nas condições de baixa produtividade de recursos.

(6) Analisar se a variância na quantidade de alimento ingerido pelos produtores difere da variância dos usurpadores e se as variâncias diferem entre as condições de alta e de baixa densidade de recursos.

P(6.1) Como previsto pelo Modelo para Ambientes Estocásticos espera-se que a variância da quantidade de alimento ingerido pelos produtores em cada recurso alimentar seja maior do que a dos usurpadores.

P(6.2) Espera-se que a variância na quantidade de alimento ingerido pelos usurpadores seja maior sob condições de baixa densidade de recursos.

(7) Analisar se o sucesso de forrageio dos produtores e usurpadores é influenciado pela densidade de recursos como previsto pelo Modelo para Ambientes Estocásticos.

P(7.1) Se o sucesso de forrageio dos membros do grupo variar como previsto pelo Modelo para Ambientes Estocásticos espera-se que: (7.1.1) o sucesso individual dos produtores seja maior sob condições de alta densidade de recursos, já que a

probabilidade do produtor ter seu alimento usurpado é maior sob condições de baixa densidade devido à redução da taxa de encontro do alimento; (7.1.2) o sucesso individual dos usurpadores seja maior sob condições de alta densidade de recursos.

(8) Verificar se a latência de chegada do primeiro usurpador é influenciada pela alteração na densidade de recursos.

P(8.1) Espera-se que a latência do usurpador seja menor sob condições de baixa densidade, pois cada plataforma tenderá a ser ocupada por um maior número de indivíduos e, conseqüentemente, haverá uma maior competição pelo acesso ao recurso alimentar.

(9) Verificar a taxa de ingestão de alimento pelos membros do grupo e pelos produtores e usurpadores nas condições de alta e baixa densidade de recursos.

P(9.1) Como o número de indivíduos compartilhando um mesmo recurso indivisível deve ser maior sob condições de baixa densidade, quando o número de locais de alimentação é menor, espera-se que (9.1.1) os indivíduos apresentem uma maior taxa de ingestão de alimento (quantidade de alimento ingerido por tempo de permanência na plataforma) na condição de alta do que de baixa densidade de recursos, independente da estratégia de forrageio utilizada. Em relação a cada estratégia espera-se que: (9.1.2) a taxa de ingestão de alimento pelos usurpadores seja menor sob condições de baixa do que de alta densidade de recursos, quando o número de indivíduos explorando o mesmo recurso alimentar deve ser maior; (9.1.3) se os micos forem capazes de processar a informação da quantidade e distribuição do recurso, espera-se que a taxa de ingestão de alimento pelos produtores seja maior na condição de baixa do que de alta densidade de recursos,

pois o aumento na competição pelo acesso ao recurso com baixa densidade requer uma ingestão mais rápida para manter ou aumentar a vantagem do produtor.

(10) Testar se os micos-estrela ajustam as estratégias de produtor e usurpador em resposta a variações na densidade de recursos como previsto pelo Modelo PU para Ambientes Estocásticos.

À semelhança das condições de produtividade, esse objetivo foi analisado em nível de grupo e individual.

P(10.1) Em nível de grupo espera-se que o número de usurpadores seja maior do que o esperado aleatoriamente sob condições de alta densidade de recursos e abaixo ou igual ao esperado aleatoriamente sob condições de baixa densidade.

P(10.2) Em nível individual espera-se que os membros dos grupos aumentem o investimento na estratégia de produtor sob condições de baixa densidade de recursos.

(11) Verificar se a taxa de interações agonísticas muda em resposta às mudanças na produtividade e densidade de recursos.

P(11.1) Se os membros dos grupos de micos-estrela aumentam o investimento na competição por interferência em resposta à redução na produtividade de alimento, espera-se que a taxa de interações agonísticas seja maior nas condições de baixa produtividade.

P(11.2) Se uma redução do número de recursos indivisíveis aumentar o investimento na competição por interferência, espera-se que a taxa de interações agonísticas seja menor sob condições de alta densidade com mesma produtividade de recursos. Sob condições de baixa densidade, espera-se que o número de indivíduos explorando o

mesmo recurso seja maior, o que pode aumentar a competição pelo acesso ao recurso e, assim, aumentar a taxa de interações agonísticas (Ferreira et al., 2008; Garber et al., 2009).

(12) Verificar se o sucesso de forrageio dos micos-estrela difere entre as classes sexo-etárias.

P(12.1) Sob condições de alta produtividade, quando a quantidade de alimento é maior do que a média do que o grupo consome, espera-se que, com exceção dos filhotes, o sucesso de forrageio seja semelhante entre as classes sexo-etárias. Espera-se que o consumo de goma pelos filhotes seja menor devido ao seu menor tamanho.

P(12.2) Sob condições de baixa produtividade, quando a quantidade de alimento é menor do que a média do que o grupo consome, espera-se que (12.2.1) os adultos (machos e fêmeas) tenham um maior sucesso de forrageio do que as outras classes sexo-etárias; e (12.2.2) as fêmeas adultas reprodutivas tenham um maior sucesso de forrageio do que os machos adultos, pois podem ter prioridade de acesso ao recurso alimentar (Box et al., 1995; Yamamoto et al., 2004), enquanto os machos podem investir menos no forrageio em decorrência do seu papel na vigilância contra predadores, cuidado parental e deferência às fêmeas reprodutivas (Bicca-Marques, 2003).

(13) Verificar se o investimento nas estratégias de produtor, usurpador e oportunista varia entre as classes sexo-etárias.

P(13.1) Espera-se que (13.1.1) o macho de maior posição hierárquica use mais a estratégia de usurpador, enquanto a fêmea adulta reprodutora use mais a estratégia de produtor (Bicca-Marques, 2003). Devido a ausência de evidências do investimento nas

estratégias por outras classes sexo-etárias, a previsão da hipótese nula é que (13.1.2) o investimento nas estratégias de produtor, usurpador e oportunista pelas demais classes sexo-etárias seja semelhante.

(14) Verificar se o índice de dominância individual está relacionado ao sucesso de forrageio como previsto pelo Modelo PU.

P(14.1) Se o índice de dominância individual influenciar o sucesso de forrageio, espera-se encontrar uma correlação positiva entre estas variáveis, principalmente sob condições de baixa produtividade e densidade de recursos, quando a competição pelo acesso ao recurso deve ser maior.

(15) Verificar se o índice de dominância individual influencia no investimento individual nas estratégias de produtor e usurpador.

P(15.1) Se o índice de dominância individual influenciar o uso das estratégias de forrageio, espera-se encontrar uma correlação positiva entre este índice e o investimento na estratégia de usurpador, principalmente sob condições de alta produtividade e densidade de recursos, quando se prevê que a vantagem do produtor seja menor (Barta & Giraldeau, 1998).

METODOLOGIA

Local de Estudo

O estudo foi realizado na Fazenda Cauaia, município de Matozinhos, a aproximadamente 53 km de Belo Horizonte, Minas Gerais (19°29'00,59"S, 44°00'57,77"O). A fazenda possui uma área de 1760 ha, dos quais 600 ha são cobertos por fragmentos de cerradão e floresta estacional semi-decidual, cercados por pastagens e plantações.

O estudo foi conduzido com dois grupos de *Callithrix penicillata* habitantes de um fragmento florestal de aproximadamente 11 ha (Figura 2). O fragmento é protegido pelo proprietário e o contato dos micos-estrela com humanos é raro. Como consequência, os grupos de estudo não estavam habituados à presença humana.

Grupos de estudo e habituação

O fragmento onde o estudo foi conduzido é habitado por seis grupos de micos-estrela. Quatro desses grupos foram habituados à presença dos pesquisadores no período de outubro de 2009 a outubro de 2010. A habituação foi realizada seguindo o grupo assim que esse era localizado, adotando o método de condicionamento operante por estímulo neutro (Wynne, 2001). Segundo esse método, os animais precisam relacionar a presença dos pesquisadores como um estímulo neutro (Willianson & Feistner, 2011; Wynne, 2001). Assim, no início da habituação, quando os grupos apenas exibiam comportamentos agonísticos e de fuga, eles eram seguidos por, no máximo, 10 minutos por dia, com o objetivo de interferir o mínimo possível nas suas atividades.



Figura 2. Mapa da distribuição geográfica de ocorrência de *Callithrix penicillata*, mostrando a referência geográfica do local de estudo e a imagem de satélite da Fazenda Cauaia, onde estão destacados os locais onde foram construídas as estações de alimentação dos grupos A e B. Fonte: Google maps

O tempo diário de habituação de cada grupo foi definido de acordo com a reação dos animais e a exibição de comportamentos de estresse (vocalizações, fuga rápida, comportamentos de ameaça etc.). O tempo de acompanhamento dos grupos aumentou à medida que os comportamentos de estresse diminuíram e que os micos passaram a apresentar comportamentos normais. Foram considerados comportamentos normais aqueles que são exibidos pela espécie quando não há interferência antrópica (McPhee & Carlstead, 2010; Young, 2003), ou seja, qualquer comportamento não relacionado à influência dos pesquisadores, como os comportamentos de estresse e a observação dos pesquisadores pelo micos. Os grupos eram facilmente encontrados devido à reduzida área

de vida, o que permitiu o avanço diário no processo de habituação. Contudo, o período necessário para habituação de cada grupo variou de 3 a 4 meses.

Após a habituação aos pesquisadores foi oferecida goma arábica em potes plásticos amarrados a árvores próximas dos locais onde os micos forrageavam para acostumá-los a consumi-la (Figura 3). Esse período durou, no máximo, sete dias.

Dois grupos (A e B) foram escolhidos para a realização do estudo com base na área de vida que ocupavam dentro do fragmento. Ambos os grupos habitavam locais onde não havia influência antrópica próxima, como estradas e casas. Durante o período de habituação à presença dos pesquisadores e ao consumo de goma arábica foram definidos os locais das estações de alimentação na área de vida dos dois grupos. Os locais foram escolhidos por estarem na rota diária dos micos ou por se tratarem de áreas de forrageio comumente utilizadas.

O tamanho do grupo A variou de 8 a 10 indivíduos, enquanto o grupo B variou de 11 a 12 indivíduos (Tabelas 4 e 5). Os membros dos grupos foram identificados quanto à classe sexo-classe etária em fêmeas adultas, machos adultos, adultos jovens, jovens, filhotes velhos e filhotes novos. A determinação do sexo foi realizada visualmente pela morfologia da genitália. A classificação etária foi realizada de acordo com Yamamoto (1993) e Stevenson & Rylands (1998): infantes novos (1 a 2 meses); infantes velhos (3 a 5 meses); juvenis (6 a 10 meses); subadultos (10 a 15 meses), adultos jovens (>15 meses), adultos (>20 meses). Os membros dos grupos foram classificados no início da pesquisa de acordo com sua categoria etária com base em suas características morfológicas e comportamentais. Além dos adultos, ambos os grupos continham indivíduos com órgãos reprodutores desenvolvidos, mas sem os tufos das orelhas bem desenvolvidos. De acordo com Yamamoto (1993) e Stevenson & Rylands (1998) esses indivíduos foram classificados como adultos jovens (Figura 4).

As possíveis mães dos recém-nascidos foram identificadas pela mama inchada, observação do filhote mamando e o grande investimento em carregar os filhotes. Os filhotes começavam a se alimentar nos aparatos durante as sessões amostrais quando atingiam, em média, 54 ± 10 dias de vida (N=7). Todos os filhotes começaram a usar a estratégia de produtor quando atingiam quatro meses de idade. Portanto, os filhotes com menos de quatro meses de idade foram excluídos das análises que incluíam a comparação das estratégias de forrageio entre os experimentos. Assim, o número de indivíduos analisados foi diferente do número total indivíduos em ambos os grupos de estudo (Tabelas 4 e 5). As datas de nascimento dos filhotes foram consideradas aquelas nas quais os mesmos foram detectados pela primeira vez. No grupo A havia dois filhotes que passavam todo o período de tempo nas costas dos adultos no início do trabalho, os quais tiveram o período de nascimento estimado com base nos comportamentos de alimentação nos aparatos e uso da estratégia de produtor, segundo parâmetros calculados para os filhotes cujas datas de nascimento era conhecida.

Desenho Experimental

A metodologia para a coleta de dados foi adaptada dos trabalhos de Bicca-Marques & Garber (2004, 2005). Cada estação de alimentação era composta por cinco plataformas dispostas em círculo a uma altura de aproximadamente 1,5 m do chão e próximas a árvores a fim de facilitar o acesso dos animais à plataforma e o seu deslocamento entre elas. As plataformas adjacentes foram instaladas a uma distância de cerca de 3 m (Figura 5). Cada plataforma continha um suporte onde um aparato alimentar era fixo diariamente (bebedouro para pássaros, transparente e com capacidade para 120 ou 250 ml). Como o

Tabela 4. Composição do grupo A nas quatro condições experimentais, mostrando a classe sexo-etária dos indivíduos e os dados demográficos de cada experimento.

Indivíduo	Classe sexo-etária	Data de nascimento dos filhotes	Possíveis mães	Idade dos filhotes (meses) e o mês de desaparecimento em cada experimento (período do experimento)			
				AD-AP (13/11/10-30/1/11)	AD-BP (14/2/11-7/5/11)	BD-AP (18/5/11-6/8/11)	BD-BP (18/8/11-15/10/11)
GU	FA						
QU	FA						
IV	MA						
AV*	FSA					Julho/11	
BR	MSA						
HE	FSA						
WR*	MSA				Abril/11		
YA	MSA				Março/11		
F1		10/10**	GU	1 a 4 (F)	5 a 7 (J)	7 a 10 (J)	10 a 12 (SA)
F2*		10/19**	GU	1 a 4 (F) Janeiro/11			
F3		27/07/11	GU			0-0,5 (F)	0,5 a 2 (F)
F4		27/07/11	GU			0-0,5 (F)	0,5 a 2 (F)
F5		19/08/11	QU				0 a 2 (F)
F6		19/08/11	QU				0 a 2 (F)
FA				2	2	2	2
MA				1	1	1	1
AJ				5	5	2	2
SA							1
J				0	1	1	0
FV				0	0	0	0
FN				2	0	2	4
Total G				10	9	8	10
Total N				8	9	6	6

* Animais que desapareceram do grupo; ** Primeira quinzena do mês. Classificação sexo-etária: FA= fêmea adulta; MA= macho adulto; MAJ e FAJ= macho (M) e fêmea (F) adultos jovens; SA= subadultos; J= jovem; FV= filhote velho; FN= filhote novo. Os meses e o ano nas colunas das condições experimentais referem-se ao último mês no qual o indivíduo foi avistado no grupo. As datas dos experimentos referem-se ao período no qual foi oferecido o alimento de acordo com cada condição experimental. Total G= Número total de indivíduos do grupo; Total N= Número de indivíduos utilizados nas análises.

Tabela 5. Composição do grupo B nas quatro condições experimentais, mostrando a classe sexo-etária dos indivíduos e os dados demográficos de cada experimento.

Indivíduos	Categoria sexo-etária	Data de nascimento dos filhotes	Possíveis mães	Idades dos filhotes (meses) e o mês de desaparecimento em cada experimento (período do experimento)			
				AD-AP (11/10/10 - 16/12/2010)	AD-BP (5/1/11 - 3/4/11)	BD-AP (10/4/11 - 7/6/11)	BD-BP (15/7/11 - 30/9/11)
JU*	FA			Março/11			
KA	FA						
PL	FA						
VE	FA						
CA	MA						
DA	MA						
SE*	MA			Janeiro/11			
JN	MAJ						
ME	FAJ						
F1	F	30/09/10	KA	0 a 3 (F)	3 a 6 (F)	6 a 8 (J)	9 a 12 (J)
F2*	F	30/09/10	KA	0 a 3 (F)	3 a 6 (F)	Abril/11	
F3*	F	30/09/10	JU	0 a 3 (F)	3 a 6 (F)	Abril/11	
F4	F	25/12/10	VE		0 a 3	3 a 5 (F)	6 a 9 (J)
F5	F	25/12/10	VE		0 a 3	3 a 5 (F)	6 a 9 (J)
F6	F	10/03/11	KA		0 a 1	1 a 3 (F)	4 a 6 (J)
FA				4	4	3	3
MA				3	2	2	2
AJ				2	2	2	2
J						1	4
FV					3	2	
FN				3	3	1	
Total G				12	14	11	11
Total N				9	11	10	11

* Animais que desapareceram do grupo. Classificação sexo-etária: FA= fêmea adulta; MA= macho adulto; MAJ e FAJ= macho (M) e fêmea (F) adultos jovens SA= subadultos; J= jovem; FV= filhote velho; FN= filhote novo. Os meses e ano nas colunas das condições experimentais referem-se ao último mês no qual o indivíduo foi avistado no grupo. As datas dos experimentos referem-se ao período no qual foi oferecido o alimento de acordo com cada condição experimental. Total G= Número total de indivíduos do grupo; Total N= Número de indivíduos utilizados nas análises.



Figura 3. Indivíduos habituados consumindo goma arábica nos potes distribuídos nas árvores de sua área de forrageio.

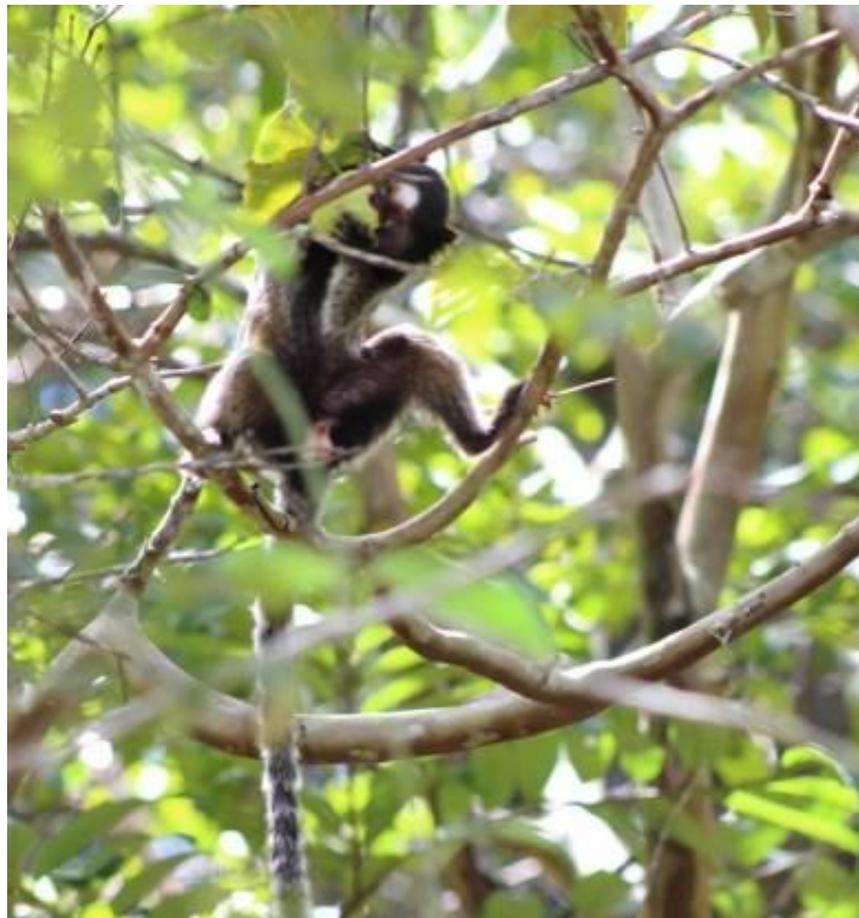


Figura 4. Indivíduo adulto jovem. Observe o órgão genital desenvolvido e os tufos das orelhas pequenos.

diâmetro do aparato variava de 2,5 a 3,0 cm ao longo de sua altura, uma fita com graduação a cada 2,5 ml foi elaborada com o auxílio de uma pipeta para fixação nos potes (Figuras 6 e 7). Desta forma, foi possível medir a quantidade de alimento consumida por cada membro do grupo com uma precisão de 2,5 ml. O aparato continha um recipiente de 2,5 cm de comprimento x 1,5 cm de largura x 1,5 cm de profundidade e capacidade para 5 ml de goma arábica, onde os animais tinham acesso ao alimento (Figura 6). O diâmetro da abertura do aparato impedia que mais de um indivíduo se alimentasse simultaneamente. À semelhança de experimentos com *Callithrix jacchus* em laboratório (Caldwell & Whiten, 2004; Voelkl & Huber, 2007), cada aparato continha uma tampa plástica que precisava ser removida pelos animais para acessar o alimento. O alimento escolhido para a realização dos experimentos foi a goma arábica, a qual é uma goma desidratada em pó e solúvel em água (Anderson, 1978). A goma arábica foi diluída em água na proporção de 1/3, gerando um líquido marrom claro viscoso. A oferta de goma permitiu medir a quantidade de alimento que cada indivíduo ingeriu em cada visita a um aparato alimentar. A goma arábica é proveniente da planta *Acacia senegal* e, por não ser tóxica, é amplamente utilizada pelas indústrias alimentícia e farmacêutica (Verbeken et al., 2003). Este alimento também é amplamente utilizado em zoológicos para complementação alimentar dos calitriquídeos e como forma de enriquecimento ambiental (McGrew et al., 1986; Power & Oftedal, 1996) e não alteram o peso de animais em cativeiro (Pupe et al., 2011). Esses dados indicam que o oferecimento da recompensa alimentar durante o estudo terá uma interferência mínima no peso dos indivíduos.



Figura 5. Estação de alimentação na área de vida do grupo A.



Figura 6. Indivíduo se alimentando de goma arábica no aparato alimentar.

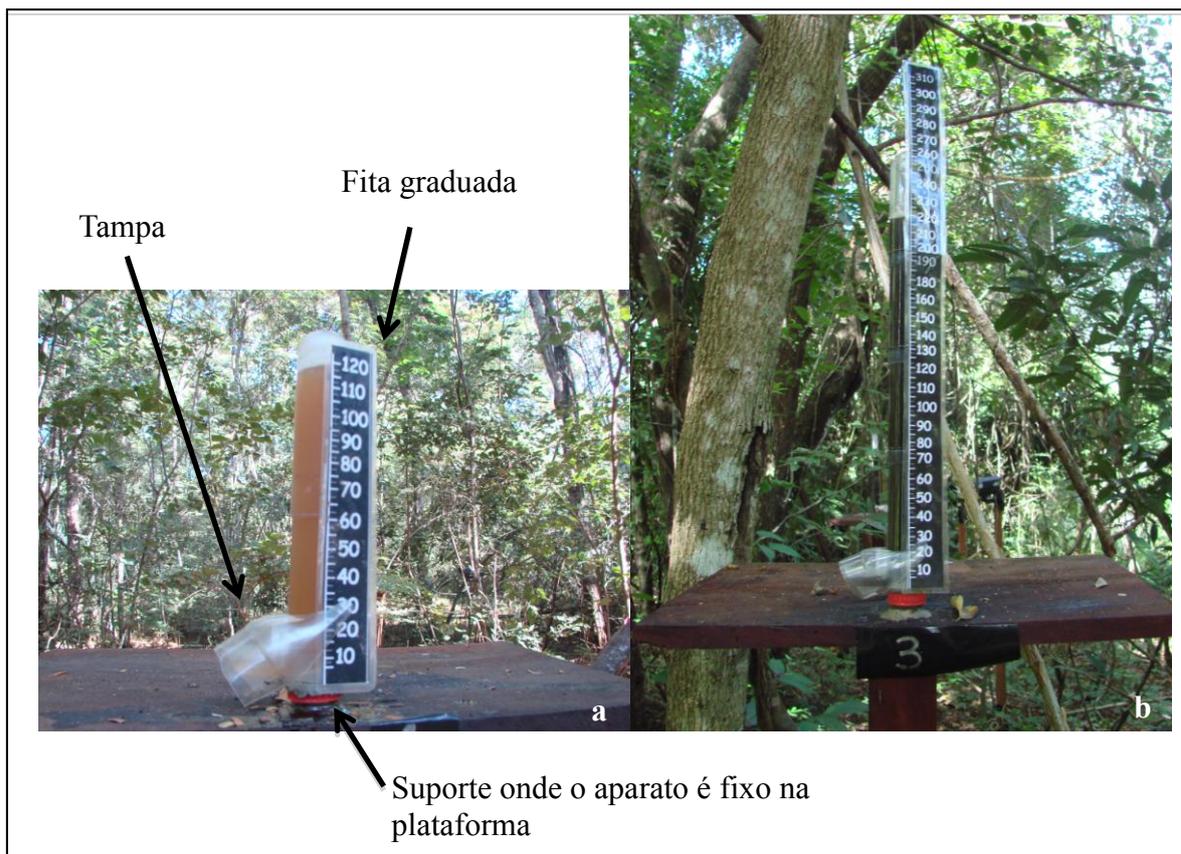


Figura 7. Aparatos alimentares com goma arábica utilizados no estudo com capacidade para (a) 120 ml e (b) 250 ml.

Coleta de Dados e Período Amostral

O período de coleta de dados foi de novembro de 2010 a outubro de 2011. As visitas dos grupos nas estações de alimentação foram filmadas com equipamentos de circuito fechado de televisão (CFT). Cada plataforma era filmada com uma câmera de segurança profissional (modelo 312 Sony) e uma lente de 6-60 mm, as quais ficavam dentro de caixas de proteção (Figura 8). Em experimentos que requeriam apenas duas plataformas, nos quais o aparato alimentar era maior, foram utilizadas duas câmeras por plataforma; uma câmera com menor zoom para a filmagem de todo o aparato e outra com maior zoom para uma filmagem mais próxima à plataforma. A filmagem mais próxima a plataforma facilitava a identificação dos indivíduos. As caixas de proteção foram fixadas a

estacas de madeira a cerca de 1,5 m de distância da plataforma. Cada câmera era ligada a um aparelho que gravava as imagens das cinco câmeras simultaneamente em um HD interno, chamado de DVR (*digital video recorder*) ou *stand alone*. Uma tela de 25 polegadas era ligada ao DVR, o que permitia ao pesquisador conferir o funcionamento e o posicionamento das câmeras e a configuração do aparelho. Os aparelhos de gravação ficavam protegidos da chuva e dos raios solares em uma barraca localizada a cerca de 5 m da estação de alimentação (Figura 9). Diariamente era feito o backup das gravações para um HD externo. A energia para os equipamentos era produzida em um gerador a gasolina (marca Branco-1600W-110V) instalado a cerca de 50 m da estação de alimentação (Figura 10). Como as duas estações ficavam próximas à borda do fragmento florestal, foi possível instalar o gerador em uma área aberta, fora da mata, para reduzir a influência do ruído do gerador (50 db) no comportamento dos micos. Esse ruído era praticamente inaudível ao pesquisador na estação de alimentação.

Diariamente, pela manhã, entre 6:00 e 8:00, os equipamentos eram ligados, conferidos e a goma arábica era colocada nos aparatos das plataformas conforme o protocolo de cada experimento. A goma arábica era oferecida apenas uma vez ao dia com o objetivo de reduzir sua interferência no comportamento dos grupos de estudo.

Cada estação era inspecionada aproximadamente a cada 3 h. Se o grupo já tivesse visitado a estação de alimentação, era feito o backup da gravação, os potes eram recolhidos e os equipamentos desligados. Os potes eram lavados diariamente com água e sabão.



Figura 8. (a) Caixa de proteção, (b) caixa de proteção fixada à estaca de madeira e à plataforma de alimentação e (c) câmera profissional com lente 6-60 mm utilizada para filmar as visitas dos grupos de estudo nas plataformas de alimentação.

Experimentos

A quantidade de goma arábica oferecida em cada condição experimental foi definida com base no consumo pelos membros do grupo durante a fase de habituação ao aparato alimentar.



Figura 9. Equipamentos protegidos da chuva e raios solares na barraca montada dentro da estação de alimentação e o gerador utilizado como fonte de energia para os equipamentos.

Foram realizados quatro experimentos adaptados dos trabalhos de Garber et al. (2009) e Koops & Giraldeau (1996), nos quais a produtividade (quantidade total de alimento disponível na estação) e a densidade (número de plataformas com recompensa alimentar) de manchas alimentares foram manipuladas (Figura 10). Cada estação de alimentação simulou uma mancha alimentar e cada plataforma, o recurso indivisível na mancha, já que apenas um animal poderia se alimentar no aparato por vez. Sob condições de alta produtividade havia mais alimento do que a média que o grupo consumia em uma visita à estação, enquanto sob condições de baixa produtividade havia menos alimento do que a média. Essas quantidades de alimento poderiam estar distribuídas em cinco (alta densidade) ou em dois (baixa densidade) aparatos.

Os experimentos combinaram as duas condições de produtividade e densidade das manchas alimentares: (1) alta densidade com alta produtividade (AD-AP), (2) alta densidade com baixa produtividade (AD-BP), (3) baixa densidade com alta produtividade (BD-AP) e (4) baixa densidade com baixa produtividade (BD-BP). A quantidade média de goma arábica consumida durante as visitas às respectivas estações na fase de habituação pelos membros do grupo A foi de 110 ± 32 ml (N=7) e pelos membros do grupo B foi de 200 ± 10 ml (N=5). O experimento com maior produtividade e densidade de recursos foi conduzido em primeiro lugar com ambos os grupos de estudo para auxiliar na definição da quantidade a ser disponibilizada nas condições de baixa produtividade com base no consumo dos grupos. Mesmo com a base inicial da quantidade de alimento a ser oferecida em cada condição experimental, antes do início de cada experimento foi realizado um teste para verificar se a quantidade de alimento definida era adequada à condição testada. Para as condições AP era utilizada uma quantidade de alimento que resultava na sobra de goma arábica nos aparatos após a saída dos animais da estação de alimentação, enquanto que para as condições BP era utilizada uma quantidade de goma arábica que era esgotada pelo

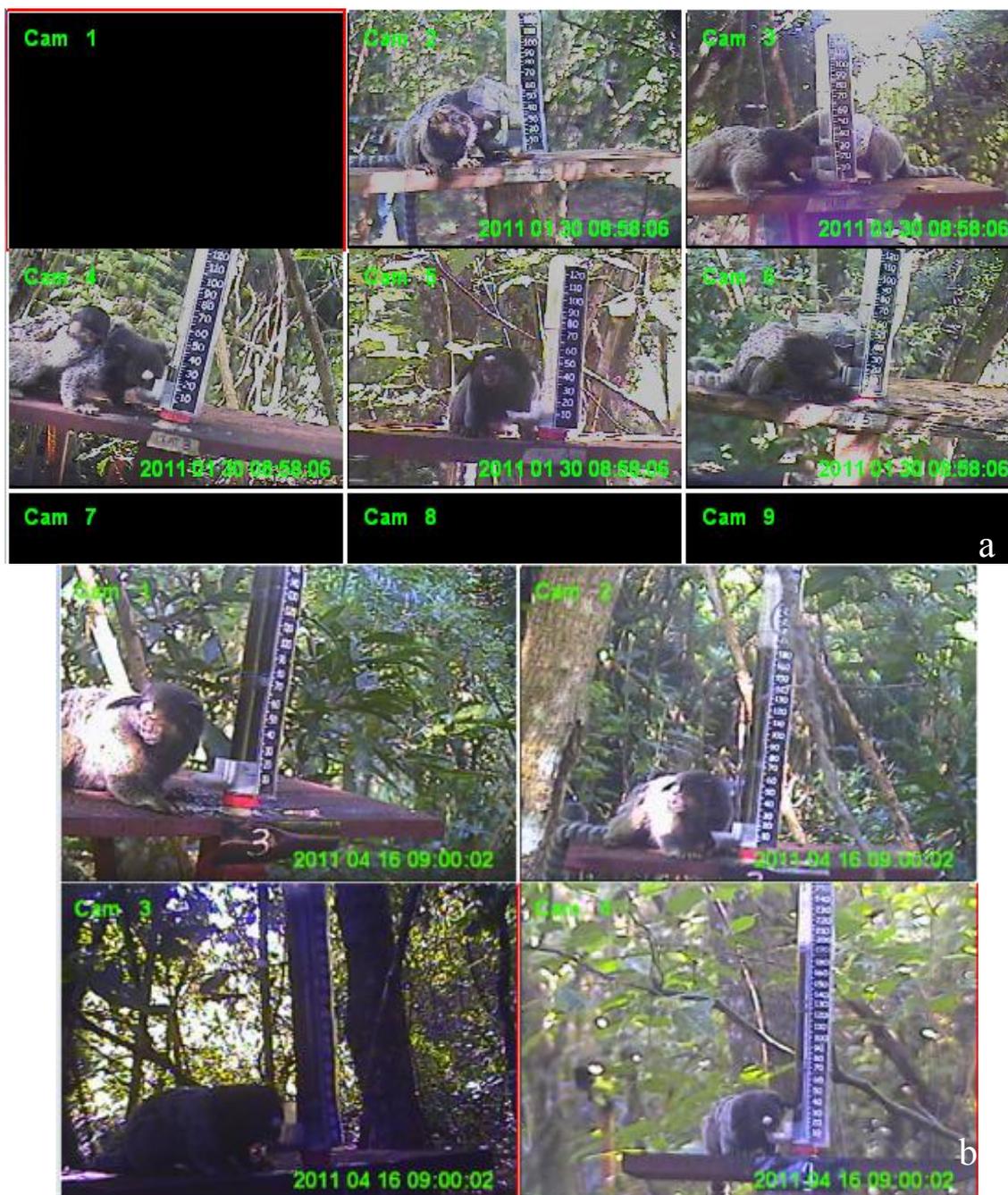


Figura 10. Exemplo de gravação obtida pelas câmeras e DVR nas condições de (a) alta densidade (cinco plataformas) e (b) baixa densidade (duas plataformas).

grupo antes deles abandonarem a estação e que alguns indivíduos continuavam procurando alimento nos potes vazios. Com isso, a quantidade de goma arábica oferecida variou entre as condições de mesma produtividade e entre os grupos de estudo (Tabela 6).

Os experimentos eram realizados diariamente e, mesmo que a sessão não fosse gravada por problemas técnicos (defeito em algum equipamento), o alimento era oferecido

Tabela 6. Quantidade de goma oferecida (ml) em cada plataforma e em cada sessão amostral nas quatro condições experimentais.

Grupos/ Condições	AD-AP		AD-BP		BD-AP		BD-BP	
	Plataforma	Sessão	Plataforma	Sessão	Plataforma	Sessão	Plataforma	Sessão
Grupo A	110 x 5=	550	20 x 5=	100	220 x 2=	440	40 x 2=	80
Grupo B	200 x 5=	1000	30 x 5=	125	225 x 2=	450	60 x 2=	120

AD= alta densidade; BD= baixa densidade; AP= alta produtividade; BP=baixa produtividade.

de acordo com o protocolo experimental. Cada experimento foi conduzido até atingir 40 dias de gravação por grupo. Um período de cinco dias sem gravação foi realizado entre experimentos consecutivos. Durante este período, a quantidade de goma arábica era verificada como já descrito anteriormente a fim de garantir sua adequação às condições previstas de produtividade. O alimento era colocado pela manhã e a estação era monitorada em um intervalo de aproximadamente 4 horas, o que garantiu que o grupo não visitasse a estação duas vezes ao dia. Este intervalo também permitia que os animais se familiarizassem e, se possível, ajustassem o seu comportamento ao novo experimento.

Registro de Comportamentos

As gravações das visitas dos sujeitos de estudo nas estações de alimentação foram analisadas com o auxílio de software para CFTV (*Backup Viewer*). A sessão amostral tinha início quando o primeiro indivíduo chegava em alguma plataforma e era finalizada quando o último indivíduo saía da estação de alimentação. Quando os indivíduos permaneciam forrageando próximo à estação e revistando as plataformas, estipulou-se que a sessão era encerrada quando nenhuma plataforma era visitada por um período de 10 minutos. O comportamento dos micos foi registrado nas análises das gravações pelo método focal contínuo, o qual permite medir frequências, durações e sequências do comportamento de cada indivíduo (Martin & Bateson, 1993). As gravações também permitiram focar no

comportamento de cada membro do grupo por vez. Portanto, em cada sessão amostral foi realizado um focal de cada indivíduo do grupo que visitou a estação de alimentação. Comportamentos rápidos, tais como as interações agonísticas, foram registrados através do método de “todas as ocorrências” (Martin & Bateson, 1993). Os comportamentos agonísticos mais comumente registrados eram estapear, agarrar e/ou puxar, empurrar do aparato e perseguir (Figura 11). As identidades do autor e do receptor de interações agonísticas também foram registradas.

Os comportamentos registrados pelo método contínuo foram (Figura 12):

- (1) Alimentação no aparato: Indivíduo ingerindo goma no aparato alimentar. O registro incluía a quantidade ingerida.
- (2) Parado: animal sentado ou deitado na plataforma.
- (3) Inspeção do aparato: Indivíduo cheira ou mexe no aparato, cheio ou vazio.
- (4) Tentativa de alimentação: Indivíduo tenta comer em um aparato que está sendo utilizado por um coespecífico.
- (5) Outros: Cuidado parental (pegar o filhote), autocatãção, urinar ou outro comportamento não relacionado ao forrageio.

Estratégias de Produtor e Usurpador

O indivíduo foi classificado como produtor quando ele abriu um aparato e como usurpador quando se alimentava em um aparato aberto por um coespecífico. Um mesmo indivíduo poderia usar a estratégia de produtor e usurpador numa mesma sessão amostral, mas não em uma mesma plataforma.

Sucesso de Forrageio e Vantagem do Produtor

O sucesso de forrageio foi medido pela quantidade de alimento ingerida por cada membro do grupo, na plataforma ou na sessão amostral. A vantagem do produtor foi determinada pela quantidade de alimento que o produtor obteve antes da chegada do primeiro usurpador, conforme estabelecido por Giraldeau & Caraco (2000).

Análise dos dados

Para analisar se o investimento na estratégia de produtor pelos membros dos grupos diferiu do esperado, o investimento individual esperado foi comparado ao observado em cada condição experimental. A probabilidade esperada ao acaso de cada indivíduo utilizar a estratégia de produtor (p) em cada sessão amostral, isto é, de abrir um aparato, seria o número de aparatos/número de indivíduos do grupo participando da respectiva sessão. Portanto, para cada membro do grupo, o valor esperado do uso da estratégia de produtor em cada condição experimental foi calculado somando-se as probabilidades das sessões (p) nas quais ele participou. A proporção esperada individual foi calculada dividindo o valor esperado de plataformas produzidas pelo total de plataformas visitadas (total de amostras). O número de vezes observado que cada membro do grupo usou a estratégia de produtor foi a soma das plataformas visitadas adotando a estratégia de produtor durante a respectiva condição experimental. O número de plataformas produzidas esperada (total observado) foi comparado com o esperado pelo teste binomial (Sokal & Rohlf, 1995).



Figura 11. Exemplo do comportamento agonístico de agarrar e/ou puxar entre dois indivíduos jovens do grupo B.

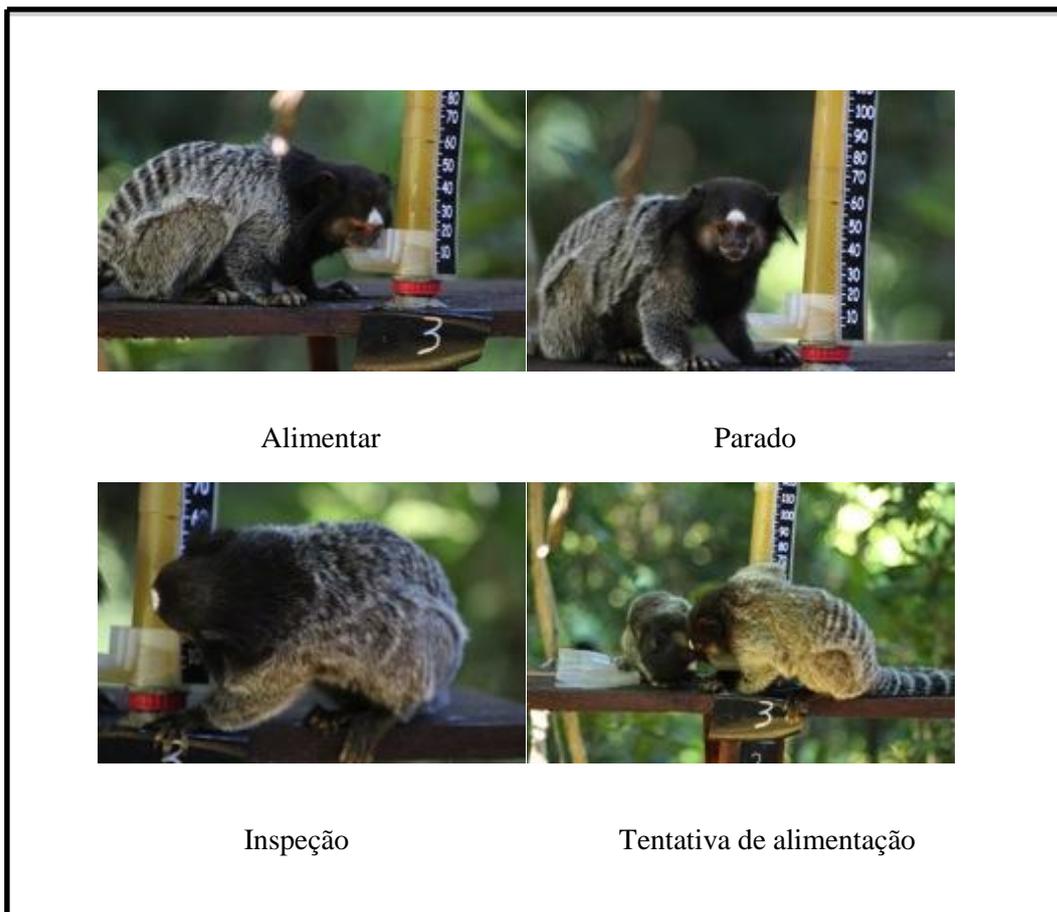


Figura 12. Comportamentos registrados no presente trabalho pelo método focal contínuo.

Para todas as comparações das médias dos sucessos de forrageio, vantagem do produtor e das proporções do uso das estratégias, a normalidade dos dados foi inicialmente avaliada considerando que os mesmos deveriam estar contidos dentro de 95% da curva de distribuição normal (Sokal & Rohlf, 1995). Quando os dados eram não-paramétricos tentou-se normalizá-los pela transformação pelo logaritmo ou raiz quadrada ($\sqrt{+0,5}$), dependendo da frequência de zeros na amostra (Sokal & Rohlf, 1995). Quando os dados foram normalizados deu-se preferência pelo uso de testes paramétricos. No entanto, quando não foi possível normalizá-los, as comparações foram realizadas por testes não-paramétricos (Siegel & Castellan, 2006).

As análises dos comportamentos registrados durante as sessões amostrais foram realizadas utilizando-se a média da proporção individual de cada comportamento em cada sessão. As comparações dos comportamentos entre os experimentos foram realizadas pelo teste *t* de Student para amostras pareadas (Sokal & Rohlf, 1995).

A comparação do sucesso de forrageio entre as estratégias de produtor e usurpador foi feita utilizando-se as médias do sucesso de forrageio individual em cada plataforma quando os membros do grupo adotavam a estratégia de produtor e usurpador. As médias dos sucessos de cada membro do grupo foram comparadas usando o teste *t* para amostras pareadas (Sokal & Rohlf, 1995). Como foram utilizadas amostras pareadas, considerou-se apenas os indivíduos que participaram de ambos os experimentos.

A vantagem do produtor (quantidade de alimento consumida pelo produtor antes da chegada do primeiro usurpador) foi analisada em cada experimento pela sua comparação com a média dos sucessos dos usurpadores em cada plataforma pelo teste de Mann-Whitney (Siegel & Castellan, 2006; Sokal & Rohlf, 1995). Para essa análise considerou-se apenas as plataformas visitadas por um produtor e por, pelo menos, um usurpador.

Para verificar se a produtividade do recurso afetou a proporção de indivíduos produtores, usurpadores e oportunistas dentro do grupo foram comparadas as médias das proporções de indivíduos usando cada estratégia na sessão amostral entre as condições de alta e baixa produtividade para ambas as densidades de recursos. Como os dados não apresentavam distribuição normal foi usado o teste de Mann-Whitney (Siegel & Castellan, 2006).

Para verificar se o investimento individual no forrageio pelos membros do grupo variou entre as condições de alta e baixa produtividades foram comparadas as proporções de dias (sessões amostrais) em que os membros do grupo adotaram a estratégia de produtor, usurpador e oportunista. A fim de verificar se apenas as estratégias de produtor e usurpador (excluindo a estratégia de oportunista) mudaram entre as condições de alta e baixa produtividades comparou-se a taxa de uso individual da estratégia de produtor e usurpador (taxa p/u) (Giraldeau et al., 1994). Como os indivíduos poderiam produzir e usurpar diferentes plataformas em uma mesma sessão amostral (indivíduos oportunistas), utilizou-se uma equação (taxa p/u = $(pp+op)/(pu+ou)$) que considera o número de sessões nas quais os indivíduos foram puro produtores (pp) e puro usurpadores (pu), isto é, adotam apenas uma das estratégias na sessão, e a proporção de plataformas produzidas e usurpadas quando os indivíduos adotam a estratégia de oportunista, à semelhança de Giraldeau et al. (1994). Para calcular a taxa p/u foi calculado, inicialmente, o número de sessões nas quais cada membro foi puro produtor (pp), puro usurpador (pu) e oportunista (o). Posteriormente, foi calculada a média da proporção de plataformas produzidas (Mpo) e usurpadas (Mu) nas sessões nas quais o indivíduo adotava a estratégia de oportunista. Essas proporções foram multiplicadas pelo número de sessões nas quais o indivíduo utilizava a estratégia de oportunista gerando os valores ($op=o*Mpo$ e $ou=o*Mpu$). As taxas

dos membros dos grupos foram comparadas entre os experimentos através do teste *t* de Student.

A latência do primeiro usurpador em cada plataforma foi o tempo entre a chegada do produtor e a chegada do primeiro usurpador em cada plataforma. A comparação da latência em cada plataforma entre os experimentos foi realizada pelo teste de Mann-Whitney (Siegel & Castelan, 2006). Para essa análise foram consideradas, novamente, apenas as plataformas que foram visitadas por um produtor e, pelo menos, um usurpador.

Para verificar se a variância na quantidade de alimento ingerida por produtores e usurpadores foi diferente foi conduzido um teste de covariância (Ayres et al., 2007) entre a quantidade de alimento consumida pelos produtores e a média do consumo dos usurpadores em cada plataforma.

A taxa de consumo individual de goma foi calculada pela divisão da quantidade de goma ingerida pelo indivíduo focal em cada aparato pelo tempo que ele permaneceu na respectiva plataforma. A comparação das médias das taxas individuais entre os experimentos foi realizada pelo teste *t* de Student para amostras pareadas.

Como havia um menor número de plataformas do que indivíduos no grupo em todos os experimentos, a comparação da proporção de indivíduos produtores, usurpadores e oportunistas e o investimento individual entre as condições de densidade provocaria um viés para um aumento na estratégia de usurpador na condição de baixa densidade. Enquanto na condição de alta densidade até cinco indivíduos poderiam ser produtores, na condição de baixa densidade no máximo dois indivíduos poderiam adotar esta estratégia. Para evitar esse viés, as análises para verificar se os membros dos grupos alteraram o investimento nas estratégias de produtor e usurpador entre as duas condições de densidade, foram comparados apenas os valores observados e esperados de uso da estratégia de usurpador. Considerando que todos os indivíduos que chegam à estação tendem a ocupar

um aparato vazio, ou seja produzir um aparato, o valor esperado de usurpadores nas condições de alta e baixa densidade em cada sessão amostral foi calculado pelo número de indivíduos que participaram da sessão (G) menos o número de plataformas com recompensa ($AD=G-5$; $BD=G-2$). Se o número de indivíduos fosse menor que o de plataformas ($G<5$ ou $G<2$ para alta e baixa densidade, respectivamente), o valor esperado de usurpadores seria zero. Apesar desse cálculo não ser completamente realista para o padrão de forrageio dos animais, assim como os outros modelos matemáticos da Teoria dos Jogos (Livorelli & Giraldeau, 1998), ele permite a comparação entre as duas condições de densidade. O valor observado de usurpadores em cada sessão amostral foi calculado considerando-se o número de indivíduos usurpadores e a proporção de plataformas usurpadas por aqueles que adotaram uma estratégia oportunista, como no cálculo para a taxa p/u descrita anteriormente. No entanto, utilizou-se aqui o cálculo do número de usurpadores por sessão amostral ao invés do investimento individual na estratégia. Por exemplo, se dois indivíduos foram oportunistas na sessão e usurparam 80% das plataformas, o número total de usurpadores foi “ $2*0,80$ ” mais o número de puro usurpadores. As medianas dos números de indivíduos usurpadores observado e esperado nas sessões amostrais foram comparadas em cada condição experimental pelo teste binomial.

O investimento individual entre as diferentes condições de densidade foi avaliado pela análise dos resíduos padronizados do teste qui-quadrado (Siegel & Castellan, 2006) usando os valores observados e esperados no adoção da estratégia de produtor por cada membro do grupo. Os valores dos resíduos mostram o desvio do valor esperado, sendo os resíduos >2 ou <-2 considerados significativos. Além disso, também foi realizada uma comparação dos resíduos individuais entre as diferentes condições de densidade pelo teste t de Student para amostras pareadas.

As análises das interações agonísticas levaram em consideração as taxas de ocorrência de interação observadas em cada plataforma: número total de interações agonísticas ocorridas na plataforma/tempo total de permanência na plataforma. A média das taxas de ocorrência em cada plataforma em cada sessão amostral foram comparadas entre os experimentos através do teste de Mann-Whitney.

As médias dos sucessos de forrageio individuais nas plataformas e nas sessões amostrais foram comparados pelo teste de Kruskal-Wallis para verificar se o sucesso de forrageio foi afetado pela classe sexo-etária. Quando esse teste revelou diferenças significativas ($p < 0,05$) foi aplicado o teste post-hoc de Dunn para identificar as classes que diferiram.

A influência da classe sexo-etária no investimento nas estratégias de produtor e usurpador foi analisada utilizando-se os dias nos quais os indivíduos foram observados usando a estratégia de produtor, usurpador e oportunista. A comparação entre as classes sexo-etárias foi realizada pelo teste qui-quadrado de partição (Siegel & Castellan, 2006). O teste qui-quadrado de contingência foi utilizado como um teste *post-hoc* do teste de partição na comparação entre pares de amostras caso não fosse possível identificar diferenças significativas neste teste (Siegel & Castellan, 2006).

A posição hierárquica de cada indivíduo foi estimada em cada condição experimental 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). Utilizou-se o índice MDS padronizado (MDSN) nas análises, o qual ajusta o índice individual de acordo com o maior índice de dominância observado e o número de indivíduos no grupo (deVries et al., 2006). Os valores de MDS obtidos pelo programa SOCPROG foram ajustados para MDSN no

programa EXCEL[®]. Para verificar a linearidade na hierarquia de dominância foi usado o valor de h' de DeVries (1995) e o valor do teste de permutação, considerando valores significativos aqueles com $p < 0,05$. Como os dados representavam amostras heterocedásticas, foi utilizado o teste de correlação por postos de Spearman para verificar se a habilidade competitiva influenciou o sucesso de forrageio dos membros do grupo na plataforma e na sessão amostral (Sokal & Rohlf, 1995). Esse teste também foi aplicado para verificar se a habilidade competitiva apresentou correlação com a taxa “p/u” individual. Os sociogramas de cada condição experimental foram elaborados utilizando o índice de associação de taxa simples (“simple ratio”) para os dados das díades de interações agonísticas no programa SOCPROG (Whitehead, 2008).

RESULTADOS

Aspectos gerais das visitas dos membros dos grupos às estações de alimentação

O esforço de campo (número de dias em que foi oferecida recompensa alimentar nas estações de alimentação) foi de 298 dias para os grupos A e B. Durante esse período, os membros dos grupos A e B visitaram as estações de alimentação em 267 (90%) e 253 (87%) dias, respectivamente. No entanto, o esforço de gravação foi de 125 (47%) dias para o grupo A e 142 (56%) dias para o grupo B. Os dias sem esforço de gravação se referem aqueles nos quais os equipamentos apresentaram defeitos, ou as gravações foram desconsideradas devido à impossibilidade de registrar os dados necessários. Por exemplo, um grande número de gravações foi excluída devido ao deslocamento da câmera após algum indivíduo pular sobre a mesma, o que impediu o correto registro do comportamento e da quantidade de alimento individual ingerida na plataforma.

O número de sessões amostrais em cada experimento variou de 24 (condição BD-AP, grupo B) a 43 (condição BD-BP, grupo B). O número de sessões amostrais do grupo A foi menor do que o do grupo B devido ao grande número de exclusões de gravações. O tempo que os animais permaneceram na estação de alimentação apresentou grande variação diária (Tabela 7). A moda do número de indivíduos que participou das sessões foi menor que o número total de indivíduos nos grupos, indicando que alguns indivíduos não visitaram as plataformas na maioria das sessões amostrais (Tabela 7). No entanto, esse parâmetro também pode ter sido influenciado pelo desaparecimento de membros dos grupos ao longo do estudo.

Tabela 7. Número de sessões amostrais, com a duração média, mínima e máxima e o número de indivíduos e plataformas utilizadas em cada condição experimental para ambos os grupos de estudo.

Grupos/Condições experimentais	Número sessões	Duração da sessão (Média ± DP)	Duração da sessão (Mín-Máx)	Número médio de plat. produzidas	Número de indivíduos por sessão (Média ± DP)	Número de indivíduos por sessão (Mín-Máx (Moda))	Número indivíduos no grupo*
Grupo A							
AD-AP	N=31	28,9 ± 45,3	4,8-241,3	4,5 ± 0,9	7,1 ± 0,9	6-8 (7)	8
AD-BP	N=33	13,0 ± 19,0	1,1-107,0	3,9 ± 1,1	5,8 ± 1,8	2-9 (5)	9
BD-AP	N=31	17,7 ± 21	1,1-89,5	1,9 ± 0,3	5,1 ± 1,5	2-7 (6)	6
BD-BP	N=30	24,7 ± 29,5	3,5-115,2	1,3 ± 0,3	5,4 ± 0,7	4-6 (6)	6
Grupo B							
AD-AP	N=35	28,5 ± 17,9	7,0-94,0	4,6 ± 0,7	7,5 ± 1,1	4-9 (8)	9
AD-BP	N=40	18,1 ± 28,9	4,6-183,2	4,9 ± 0,3	8,1 ± 1,1	6-10(8)	11
BD-AP	N=24	24,6 ± 17,2	5,3-80,1	2	9,3 ± 2,1	3-11 (10)	10
BD-BP	N=43	40,3 ± 58,6	3,5-218,5	1,90±0,4	9,2 ± 2,7	2-11 (11)	11

* Número de indivíduos que participaram da sessão amostral(não foram inseridos os filhotes com menos de 4 meses)

Comportamentos gerais

Durante as visitas às estações de alimentação, os membros dos grupos A e B ficaram a maior parte do tempo se alimentando ou “parados”. Este padrão foi observado nas quatro condições experimentais.

Os membros do grupo B não variaram o tempo dedicado à alimentação em resposta à mudança na produtividade de recursos em ambas as condições de densidade. O tempo gasto em alimentação pelos membros do grupo A foi semelhante entre as condições de alta e baixa produtividade com baixa densidade de recursos. Sob condições de alta densidade de recursos, por outro lado, eles passaram mais tempo se alimentando quando a produtividade era alta. Sob condições de mesma produtividade, os indivíduos dos grupos A e B gastaram mais tempo em alimentação sob condições de alta densidade do recurso (Figuras 13 e 14; Tabelas 8 e 9).

Os micos também investiram um tempo semelhante no comportamento parado nas condições de alta e baixa produtividade com baixa densidade de recursos. Porém, sob condições de alta densidade, o tempo parado foi menor na condição de alta produtividade de recursos em ambos os grupos. Sob condições de mesma produtividade, os membros do grupo A passaram mais tempo parados quando havia apenas dois aparatos (baixa densidade) com alta produtividade. Por sua vez, os membros do grupo B também passaram mais tempo parados na plataforma quando havia apenas dois aparatos. Porém, isto ocorreu em ambas as condições de produtividade (Figuras 13 e 14; Tabelas 8 e 9).

Sob condições de mesma densidade de recursos, os micos de ambos os grupos passaram um maior tempo inspecionando o aparato na condição de alta produtividade, indicando que os micos paravam de procurar alimento nos aparatos esgotados quando a produtividade era baixa. Sob condições de mesma produtividade de recursos, os micos do

grupo B devotaram mais tempo na inspeção quando havia um maior número de aparatos com recompensa. Os membros do grupo A também passaram mais tempo inspecionando os cinco aparatos, mas apenas quando a produtividade era baixa (Figuras 13 e 14; Tabelas 8 e 9).

A redução na produtividade provocou um aumento no tempo que os membros do grupo B investiram tentando se alimentar em um aparato ocupado em ambas as condições de densidade. Essa resposta foi observada no grupo A apenas quando a densidade de recursos era baixa. De maneira semelhante, sob condições de mesma produtividade, os membros do grupo B passaram mais tempo tentando se alimentar em um aparato ocupado quando havia apenas dois aparatos disponíveis, enquanto os membros do grupo A exibiram esse padrão comportamental apenas quando a produtividade do recurso era baixa (Figuras 13 e 14; Tabelas 8 e 9).

Padrão de forrageio Produtor-Usurpador versus Divisão de Informações

Todos os membros dos dois grupos de estudo usaram tanto a estratégia de produtor como a de usurpador para se alimentar nos aparatos disponíveis nas plataformas. Em todos os casos, o primeiro indivíduo a chegar na plataforma foi o responsável por abrir o aparato (produtor). Como previsto pelo Modelo PU, observou-se que alguns indivíduos investiram mais e outros menos na estratégia de produtor do que o esperado aleatoriamente pelo Modelo DI em ambos os grupos de estudo (Tabelas 10 e 11). Esses resultados suportam a Predição 1.1 de que o forrageio social dos micos-estrela não se adequa ao Modelo DI.

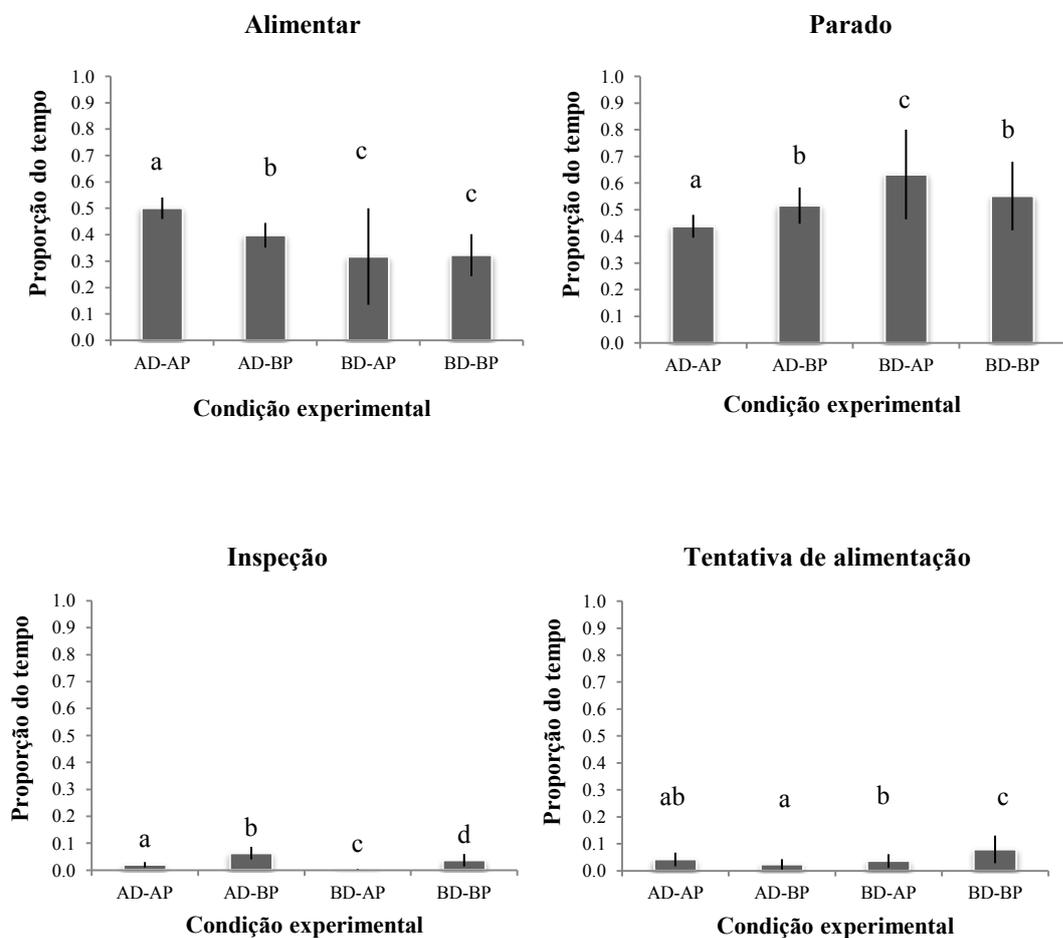


Figura 13. Média \pm desvio padrão da proporção do tempo gasto nos comportamentos sob as condições experimentais pelos membros do grupo A. As letras indicam a semelhança ($p > 0,05$) entre os pares. Tamanho da amostra de cada condição: AD-AP= 9; AD-BP= 11; BD-AP= 10; BD-BP= 11.

Tabela 8. Resultados do teste t de Student da comparação dos comportamentos entre as condições experimentais pelos membros do grupo A.

Comportamento	Alta densidade	Baixa densidade	Alta produtividade	Baixa produtividade
	AD-AP X AD-BP	BD-AP x BD-BP	AD-AP x BD-AP	AD-BP X BD-BP
Alimentar	$t=4,8$; $p<0,01$	$t=-0,1$; $p=0,47$	$t=2,8$; $p<0,05$	$t=2,3$; $p<0,05$
Parado	$t=-2,8$; $p<0,01$	$t=0,9$; $p=0,17$	$t=-3,2$; $p<0,01$	$t=-0,7$; $p=0,25$
Inspeção	$t=-5,1$; $p<0,01$	$t=-3,6$; $p<0,01$	$t=4,9$; $p<0,01$	$t=2,2$; $p<0,05$
Tentativa de alimentação	$t=1,7$; $p=0,06$	$t=-2,1$; $p<0,05$	$t=0,5$; $p=0,32$	$t=-2,5$; $p<0,05$

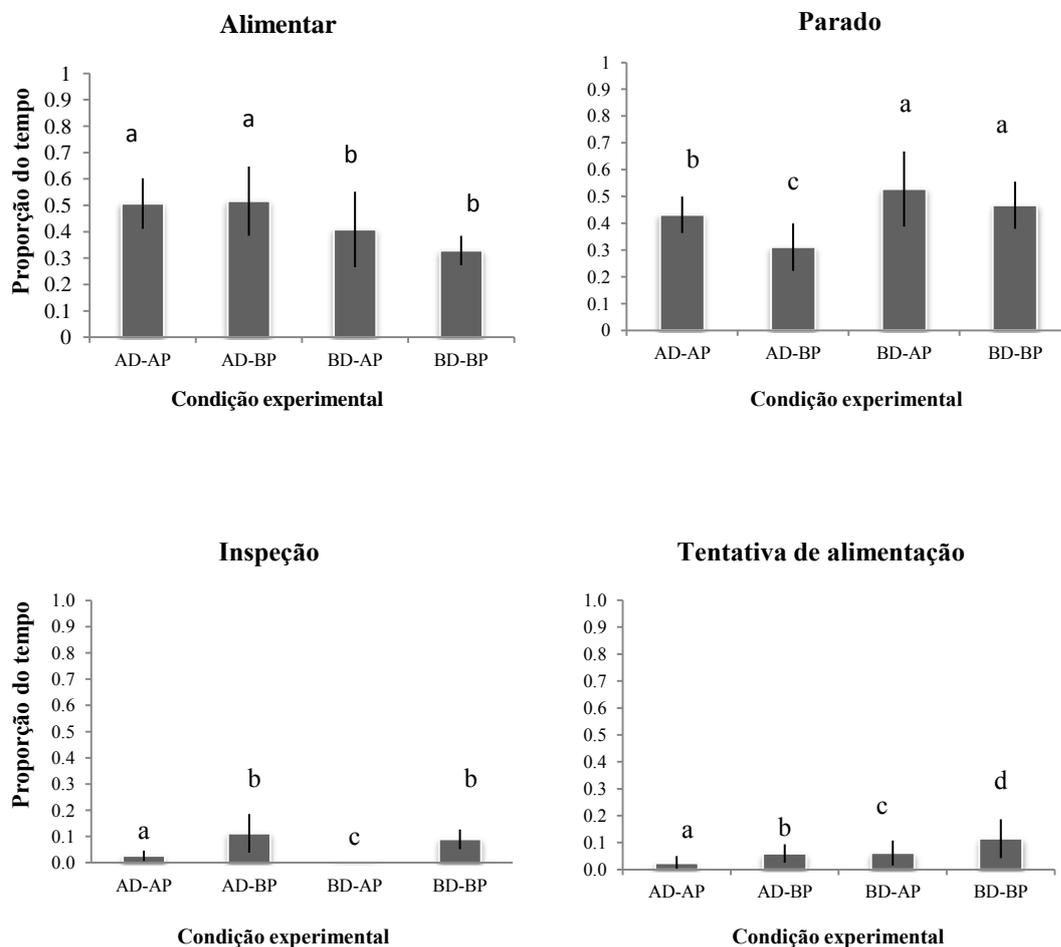


Figura 14. Média \pm desvio padrão da proporção do tempo gasto nos comportamentos sob as condições experimentais pelos membros do grupo B. As letras indicam a semelhança ($p > 0,05$) entre os pares. Número de sessões em cada condição experimental: AD-AP=8; AD-BP=9; BD-AP=6; BD-BP=6.

Tabela 9. Resultados do teste t de Student da comparação dos comportamentos entre as condições experimentais pelos membros do grupo B.

Comportamento	Alta densidade	Baixa densidade	Alta produtividade	Baixa produtividade
	AD-AP X AD-BP	BD-AP x BD-BP	AD-AP x BD-AP	AD-BP X BD-BP
Alimentar	$t=-0,2$; $p=0,4$	$t=1,7$; $p=0,06$	$t=1,8$; $p<0,05$	$t=4,4$; $p<0,01$
Parado	$t=3,4$; $p<0,01$	$t=1,2$; $p=0,12$	$t=-2,0$; $p<0,05$	$t=-4,2$; $p<0,01$
Inspeção	$t=-3,7$; $p<0,01$	$t=-7,7$; $p<0,01$	$t=3,8$; $p<0,01$	$t=0,9$; $p=0,18$
Tentativa de alimentação	$t=-2,6$; $p<0,05$	$t=-2,1$; $p<0,05$	$t=-2,2$; $p<0,05$	$t=-2,3$; $p<0,05$

Tabela 10. Investimento individual na estratégia de produtor pelos membros do grupo A nas quatro condições experimentais.

Ind.	N	PP	PP (E)	Prop. (E)	Teste	N	PP	PP (E)	Prop. (E)	Teste
AD-AP						AD-BP				
GU ^{FA}	62	22	21	0,3	Z=0,4 p=0,34	55	19	27	0,5	Z=-2,3 p<0,05(-)
QU ^{FA}	37	8	17	0,5	Z=-3,0 p<0,01(-)	47	23	21	0,5	Z=0,5 p=0,29
IV ^{MA}	54	11	19	0,4	Z=-2,4 p<0,05(-)	51	16	22	0,4	Z=-1,8 p<0,05(-)
AV	48	18	20	0,4	Z=-0,5 p=0,31	32	9	16	0,5	Z=-2,4 p<0,001(-)
BR	54	32	20	0,4	Z=3,4 p<0,001(+)	56	31	26	0,5	Z=1,3 p=0,21
HE	42	15	18	0,4	Z= -0,3 p=0,20	45	20	18	0,4	Z=0,8 p=0,23
WR	34	12	15	0,4	Z=-1,0 p=0,15	13	3	7	0,6	Z=-2,5 p<0,01(-)
YA	49	23	21	0,4	Z=0,7 p=0,24	7	2	4	0,6	Z=-1,8 p<0,05(-)
F1	-	-	-	-	-	53	7	27	0,5	Z=-5,4 p<0,001(-)
BD-AP						BD-BP				
GU ^{FA}	30	12	9	0,3	Z=1,1 p=0,14	59	31	11	0,2	Z=6,6 p<0,001(+)
QU ^{FA}	35	6	11	0,3	Z=-1,9 p<0,05 (-)	47	4	10	0,2	Z=-2,2 p<0,05(-)
IV ^{FA}	27	2	10	0,4	Z=-3,3 p<0,001 (-)	38	1	9	0,3	Z=-3,2 p<0,001(-)
BR	40	21	11	0,3	Z=3,6 p<0,001 (+)	35	8	8	0,2	Z=-0,2 p=0,49
HE	31	7	8	0,3	Z=-0,6 p=0,29	35	4	10	0,3	Z=-2,2 p<0,05(-)
F1	36	10	9	0,3	Z=0,2 p=0,40	50	9	11	0,2	Z=-0,7 p=0,25

N= Total plataformas visitadas, PP= Total plataformas produzidas, PP(E)= Número esperado de plataformas produzidas calculado pela equação: $[\sum 5 \text{plataformas} / \text{número de indivíduos que participaram na sessão}] / \text{número de plataformas visitadas}$, Prop.(E)= Proporção esperada de plataformas produzidas calculado pela equação: $PP(E)/N$. As fêmeas e machos adultos estão identificados pelas letras sobrescritas (FA e MA). Os demais indivíduos eram adultos jovens, subadultos, jovens e filhotes. (+) e (-): maior ou menor investimento individual na estratégia de produtor, respectivamente.

Tabela 11. Investimento individual na estratégia de produtor pelos membros do grupo B nas quatro condições experimentais.

Ind.	N	PP	PP (E)	Prop. (E)	Teste	N	PP	PP (E)	Prop.(E)	Teste
AD-AP						AD-BP				
JU ^{FA}	140	6	18	0,1	Z=-2,3 p<0,01	55	3	6	0,1	Z=-1,3 p=0,09
KA ^{FA}	175	23	23	0,1	Z=-0,1 p=0,92	185	22	22	0,1	Z=-0,38 p=0,3
PL ^{FA}	145	19	18	0,1	Z=-0,5 p=0,66	160	19	19	0,1	Z=-0,1 p=0,48
VE ^{FA}	160	26	21	0,1	Z=1,2 p=0,24	175	25	20	0,1	Z=1,1 p=0,13
CA ^{FA}	165	25	23	0,1	Z=0,4 p=0,727	195	26	23	0,1	Z=0,6 p=0,28
DA ^{FA}	155	11	20	0,1	Z=-2,2 p<0,05	195	22	23	0,1	Z=-0,2 p=0,41
SE ^{FA}	60	2	8	0,1	Z=-2,2 p<0,05	5	0	1	0,1	-
JN	170	20	23	0,1	Z=-0,6 p=0,55	185	31	22	0,1	Z=2,1 p<0,05
ME	170	37	22	0,1	Z=3,3 p<0,00	180	30	21	0,1	Z=2,1 p<0,05
F1	-	-	-	-	-	195	14	23	0,1	Z=-2,0 p<0,05
F2	-	-	-	-	-	85	6	10	0,1	Z=-1,2 p=0,11
BD-AP						BD-BP				
KA ^{FA}	50	18	7	0,1	Z=4,9 p<0,001	44	2	7	0,2	Z=-2,2 p<0,05
PL ^{FA}	31	3	5	0,2	Z=-1,0 p=0,34	61	9	10	0,2	Z=-0,5 p=0,32
VE ^{FA}	28	3	4	0,2	Z=-0,6 p=0,53	64	15	9	0,1	Z=2,5 p<0,01
CA ^{FA}	41	6	5	0,1	Z=0,5 p=0,60	51	3	6	0,1	Z=-1,3 p=0,08
DA ^{FA}	31	2	5	0,2	Z=-1,5 p=0,07	47	2	7	0,1	Z=-1,9 p<0,05
JN	30	1	5	0,2	Z=-1,9 p<0,05	54	7	8	0,1	Z=-0,2 p=0,41
ME	38	3	7	0,2	Z=-1,6 p=0,11	56	9	9	0,2	Z=0,2 p=0,41
FA1	51	11	6	0,1	Z=2,4 p<0,05	67	13	8	0,1	Z=2,2 p<0,05
F4	-	-	-	-	-	52	4	7	0,1	Z=-1,3 p=0,09
F5	-	-	-	-	-	55	9	7	0,1	Z=0,9 p=0,16
F6	-	-	-	-	-	50	9	7	0,1	Z=0,8 p=0,21

N= Total plataformas visitadas, PP= Total plataformas produzidas, PP(E)= Número esperado de plataformas produzidas calculado pela equação: $[\sum 5\text{plataformas}/\text{número de indivíduos que participaram na sessão}]/\text{número de plataformas visitadas}$, Prop.(E)= Proporção esperada de plataformas produzidas calculado pela equação: $PP(E)/N$. As fêmeas e machos adultos estão identificados pelas letras sobrescritas (FA e MA). Os demais indivíduos eram adultos jovens, subadultos, jovens e filhotes. (+) e (-): maior ou menor investimento individual na estratégia de produtor, respectivamente.

COMPARAÇÕES ENTRE CONDIÇÕES DE MESMA DENSIDADE DE RECURSOS

(TESTE DO MODELO DE MAXIMIZAÇÃO)

Sucesso de forrageio individual

Sob condições de alta densidade de recursos o consumo individual de goma arábica pelos membros do grupo A foi, em média, $14,8 \pm 2,0$ ml (N=8) por plataforma e $23,2 \pm 4,5$ ml (N=8) por sessão amostral na condição de alta produtividade (AD-AP) e $6,0 \pm 1,6$ ml (N= 9) na plataforma e $9,4 \pm 2,0$ ml (N= 9) na sessão na condição de baixa produtividade. A comparação entre essas duas condições de produtividade confirma que o consumo individual foi maior na condição de alta produtividade, tanto na plataforma ($t= 10,8$; $N_1= 8$; $N_2= 9$; $p<0,001$) como na sessão amostral ($t= 7,8$; $N_1= 8$; $N_2= 9$; $p<0,001$). Sob condições de alta densidade, o consumo de goma pelos membros do grupo B foi, em média, de $19,3 \pm 3,5$ ml (N= 9) por plataforma e $32,5 \pm 6,5$ ml (N= 9) por sessão amostral na condição de alta produtividade (AD-AP) e $10,6 \pm 3,0$ ml (N= 11) por plataforma e $17,3 \pm 4,0$ ml (N= 11) por sessão amostral na condição de baixa produtividade. A comparação das médias também confirma que o consumo individual no grupo B foi maior na condição de alta produtividade, tanto na plataforma ($t= 5,8$; $N_1= 9$; $N_2= 11$; $p<0,001$) como na sessão amostral ($t= 6,2$; $N_1= 9$; $N_2= 11$; $p<0,001$). Apesar da quantidade de goma arábica oferecida para os dois grupos ter sido adequada à quantidade média de alimento consumido em cada experimento, os membros do grupo A consumiram menos do que os indivíduos do grupo B nas duas condições de produtividade, tanto na plataforma ($t_{(AP)}=-3,2$; $N_1=8$; $N_2=9$; $p<0,001$; $t_{(BP)}=-4,1$; $N_1=9$; $N_2=9$; $p<0,001$) como na sessão amostral ($t_{(AP)}=-3,5$; $N_1=8$; $N_2=9$; $p<0,001$; $t_{(BP)}=-5,5$; $N_1=9$; $N_2=9$; $p<0,001$).

Sob condições de baixa densidade de recursos, o consumo médio de goma arábica pelos membros do grupo A foi de $11,9 \pm 6,3$ ml (N= 6) por plataforma e $14,0 \pm 6,6$ ml (N= 6) por sessão amostral na condição de alta produtividade e $8,9 \pm 2,8$ ml (N= 6) na plataforma e $12,7 \pm 4,8$ ml (N= 6) na sessão amostral na condição de baixa produtividade. Ao contrário do previsto pelo Modelo de Maximização, esse consumo individual não diferiu entre as condições de alta e baixa produtividade, tanto na plataforma ($t=1,1$; $N_{1,2}= 6$; $p=0,15$) como na sessão amostral ($t= 0,4$; $N_{1,2}= 6$; $p= 0,35$). O consumo médio individual pelos membros do grupo B nas condições de baixa densidade foi de $16,7 \pm 4,0$ ml (N=10) na plataforma e $24,0 \pm 5,0$ ml (N= 10) na sessão amostral na condição de alta produtividade e $7,4 \pm 1,4$ ml (N= 11) na plataforma e $10,0 \pm 1,9$ ml (N= 11) na sessão amostral na condição de baixa produtividade. Para esse grupo, como previsto, o consumo individual de goma foi maior na condição de alta produtividade, tanto na plataforma ($t= 6,4$; $N_1= 10$; $N_2= 11$; $p<0,01$) como na sessão amostral ($t= 7,4$; $N_1= 10$; $N_2= 11$; $p<0,01$). Os indivíduos do grupo A ingeriram menos goma do que os membros do grupo B apenas no total da sessão amostral da condição BD-AP ($t= 3,2$; $N_1= 6$; $N_2= 10$; $p<0,05$). A ingestão de goma pelos membros dos dois grupos nas outras condições foi similar, tanto na plataforma (BD-AP: $t= 1,8$; $N_1=6$; $N_2= 10$; $p= 0,06$; BD-BP $t= -1,5$; $N_1= 6$; $N_2= 11$; $p= 0,07$) como na sessão amostral (BD-BP: $t= -1,7$; $N_1= 6$; $N_2= 11$; $p= 0,10$).

Sob condições de alta densidade, o sucesso de forrageio dos membros dos grupos A e B quando adotavam a estratégia de produtor e usurpador foi semelhante sob condições de alta produtividade (AD-AP) (Figura 15). Já sob condições de baixa produtividade (AD-BP), o sucesso de forrageio individual foi maior quando adotaram a estratégia de produtor (Figura 15).

Sob condições de baixa densidade de recursos, o sucesso de forrageio dos membros do grupo B foi semelhante quando adotaram a estratégia de produtor e usurpador em ambas

as condições de produtividade. O sucesso de forrageio dos membros do grupo A, por sua vez, foi maior quando adotaram a estratégia de usurpador do que de produtor sob condições de alta produtividade. Sob condições de baixa produtividade, o sucesso dos produtores e usurpadores desse grupo também foi semelhante (Figuras 15).

Portanto, a predição do Modelo de Maximização de que o sucesso dos usurpadores é semelhante ou maior do que o dos produtores sob condições de alta produtividade (Predição 2.1) foi suportada em ambos os grupos de estudo em ambas as condições de densidade. Contudo, a predição de que o sucesso da estratégia de produtor é maior do que a de usurpador sob condições de baixa produtividade (Predição 2.2) foi suportada em ambos os grupos sob condições de alta densidade e rejeitada sob condições de baixa densidade.

Vantagem do produtor

O consumo de goma arábica pelos usurpadores foi maior do que a vantagem do produtor sob condições de alta densidade e alta produtividade de recursos em ambos os grupos. Quando havia uma alta densidade e baixa produtividade de recursos, a vantagem do produtor foi maior do que a média do consumo dos usurpadores no grupo B, mas semelhante no grupo A (Figura 16).

A média do consumo dos usurpadores sob condições de baixa densidade e alta produtividade foi maior do que a vantagem do produtor em ambos os grupos (Figura 16). Quando a produtividade e a densidade eram pequenas, a vantagem do produtor foi similar à média do consumo dos usurpadores do grupo A e menor do que a média do consumo dos usurpadores do grupo B (Figura 16). Portanto, a Predição 3.1 de que a vantagem do produtor é maior sob condições de baixa produtividade foi suportada por ambos os grupos nas condições de alta densidade e pelo grupo A também na condição de baixa densidade.

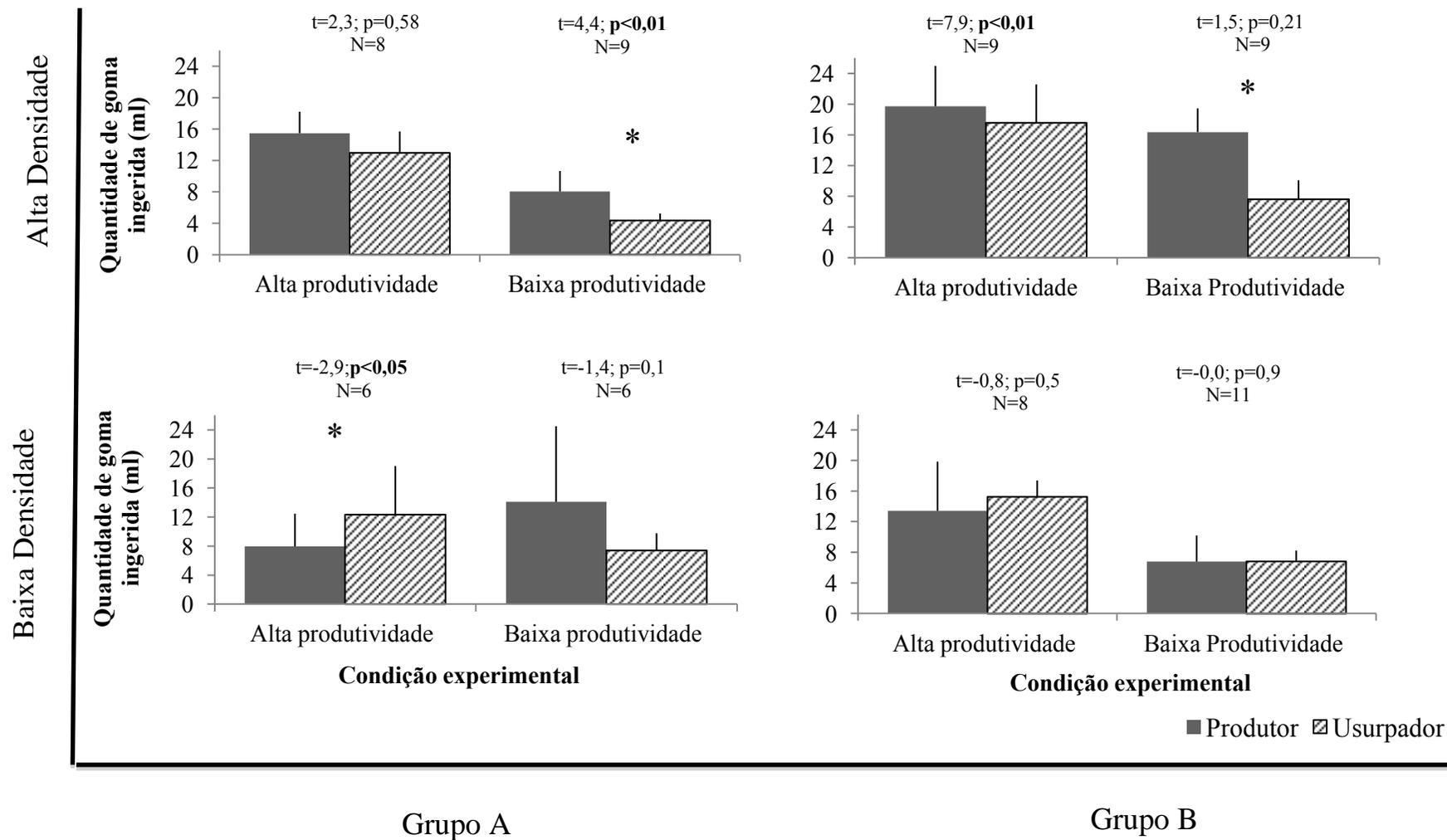


Figura 15. Média \pm desvio padrão da ingestão de goma-arábica pelos membros dos grupos A e B quando adotaram a estratégia de produtor e usurpador sob as duas condições de produtividade com alta e baixa densidade de recursos. Os asteriscos indicam a diferença significativa ($p < 0,05$) entre as estratégias de produtor e usurpador.

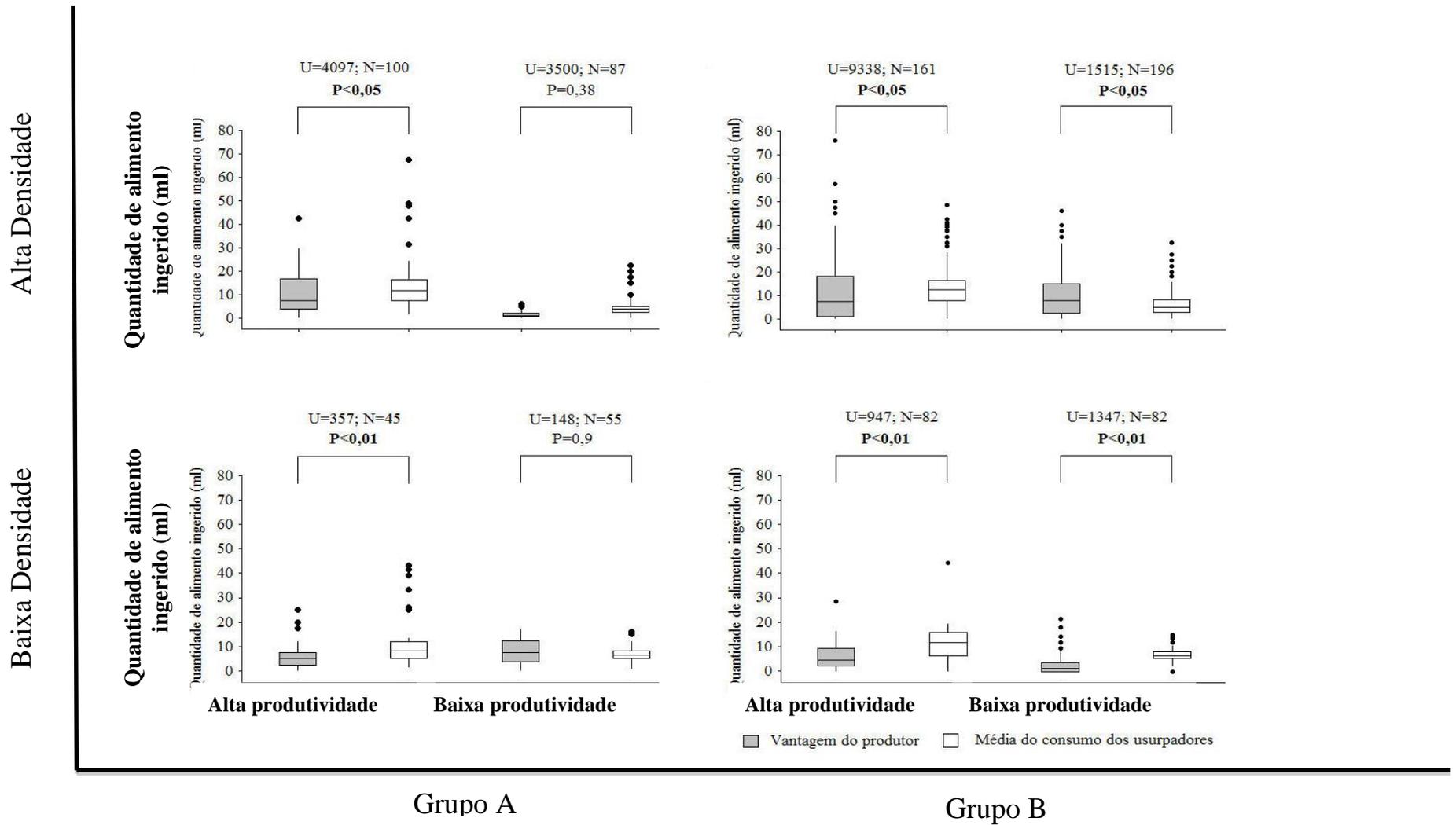


Figura 16. Comparação entre a vantagem do produtor e a média do sucesso de forrageio dos usurpadores nas duas condições de produtividade com alta e baixa densidade de recursos pelos membros dos grupos A e B. Os asteriscos indicam a diferença significativa entre a vantagem do produtor e a média do sucesso dos usurpadores ($p < 0,05$). O gráfico mostra a média, o desvio dos quartis e os *outliers* da quantidade de alimento ingerido (ml).

Estrategistas puro produtores, puro usurpadores e oportunistas dentro do grupo

As proporções de indivíduos produtores, usurpadores e oportunistas no grupo A não variaram entre as condições de alta e baixa produtividade com alta densidade de recursos. No entanto, houve uma tendência (sem atingir significância estatística) para um maior número de usurpadores sob condições de alta produtividade e um maior número de produtores sob condições de baixa produtividade. Por outro lado, a proporção do número de indivíduos produtores no grupo B foi maior na condição de baixa produtividade, enquanto que o número de indivíduos usurpadores foi maior na condição de alta produtividade (Figura 17). A proporção de indivíduos oportunistas foi equitativa nas duas condições de produtividade (Figura 17). Esses resultados confirmam as Predições 4.1.1 e 4.1.2 de que haveria um maior número de produtores sob condições de baixa produtividade e um maior número de usurpadores sob condições de alta produtividade. A Predição 4.1.3 foi rejeitada porque o número de indivíduos oportunistas não foi maior sob condições de baixa produtividade.

Sob condições de baixa densidade de recursos, a proporção de indivíduos produtores e usurpadores não variou entre as duas condições de produtividade em ambos os grupos de estudo (Figura 17). A proporção de estrategistas oportunistas também não variou no grupo A, mas foi menor na condição de baixa produtividade no grupo B (Figura 17). Também houve uma tendência (sem atingir significância estatística) de ocorrência de um maior número de produtores sob condições de alta produtividade e um menor número de usurpadores sob condições de baixa densidade em ambos os grupos de estudo. Essa tendência é oposta às Predições 4.1.1, 4.1.2 e 4.1.3 do Modelo de Maximização.

Investimento individual nas estratégias de produtor e usurpador

A proporção de sessões nas quais os membros do grupo A adotaram as estratégias de produtor ($t = -0,3$; $N_{1,2} = 8$; $p = 0,40$), usurpador ($t = -0,02$; $N_{1,2} = 8$; $p = 0,50$) e oportunista ($t = 0,4$; $N_{1,2} = 8$; $p = 0,34$) foram semelhantes nas condições de alta e baixa produtividade. A taxa p/u individual também não diferiu significativamente entre estas condições ($t = 0,2$; $N_{1,2} = 8$; $p = 0,83$) (Tabela 12).

Os membros do grupo B adotaram menos a estratégia de produtor na condição de alta produtividade ($t = -2,3$; $N_{1,2} = 8$; $p < 0,05$), mas a proporção de sessões nas quais eles usaram a estratégia de usurpador e oportunista não diferiu entre as condições de produtividade ($t_{\text{(usurpador)}} = 0,9$; $N_{1,2} = 8$; $p = 0,19$; $t_{\text{(oportunista)}} = 1,1$; $N_{1,2} = 8$; $p = 0,14$). A taxa “p/u” dos membros do grupo B também foi semelhante em ambas as condições de produtividade ($t = -1,4$; $N_{1,2} = 8$; $p = 0,20$) (Tabela 13).

Sob condições de baixa densidade de recursos, a proporção de sessões nas quais os membros de ambos os grupos adotaram a estratégia de produtor (A: $t = 1,8$; $N_{1,2} = 6$; $p = 0,06$; B: $t = -0,2$; $N_{1,2} = 8$; $p = 0,44$), usurpador (A: $t = 0,7$; $N_{1,2} = 6$; $p = 0,26$; B: $t = -0,7$; $N_{1,2} = 8$; $p = 0,26$) e oportunista (A: $t = -0,2$; $N_{1,2} = 6$; $p = 0,44$; B: $t = 1,1$; $N_{1,2} = 8$; $p = 0,16$) foram semelhantes nas condições de alta e baixa produtividades. A taxa “p/u” individual nos dois grupos de estudo também não variou entre estas condições (A: $t = 0,6$; $N_{1,2} = 6$; $p = 0,30$; B: $t = 0,7$; $N_{1,2} = 8$; $p = 0,25$) (Tabela 12 e 13).

As predições de que o investimento dos indivíduos na estratégia de oportunista (Predição 4.2.1) seria maior e na estratégia de usurpador (Predição 4.2.2) seria menor nas condições de baixa produtividade foram rejeitadas em ambos os grupos nas duas condições de densidade. Apesar da Predição 4.2.3 de que a estratégia de produtor seria maior na

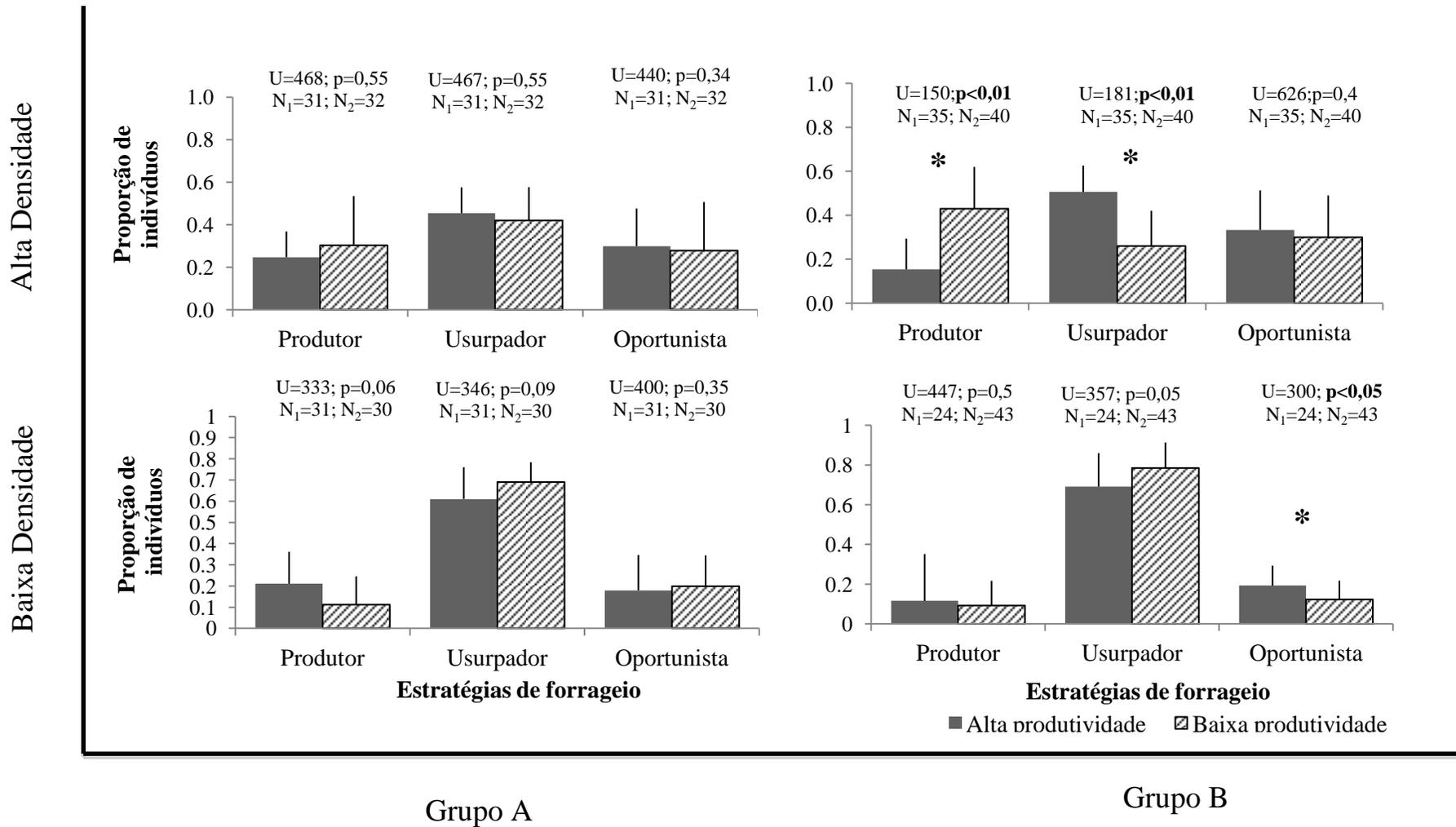


Figura 17. Média \pm desvio padrão da proporção de indivíduos produtores, usurpadores e oportunistas nos grupos A e B nas duas condições de produtividade com alta e baixa densidade de recursos. Os asteriscos indicam a diferença significativa entre as condições experimentais ($p < 0,05$).

Tabela 12. Investimento individual nas estratégias de produtor, usurpador e oportunista pelos membros do grupo A e B nas condições de alta densidade de recursos.

Indivíduos	PP AD-AP	PP AD-BP	PU AD-AP	PU AD-BP	O AD-AP	O AD-BP	taxa p/u AD-AP	taxa p/u AD-BP
Grupo A								
AV	0,28	0,15	0,41	0,60	0,31	0,25	0,78	0,35
BR	0,31	0,39	0,14	0,29	0,55	0,32	1,56	1,21
GU	0,17	0,24	0,50	0,48	0,33	0,28	0,51	0,57
HE	0,23	0,27	0,54	0,36	0,23	0,36	0,51	0,81
IV	0,04	0,19	0,61	0,48	0,36	0,33	0,25	0,46
QU	0,08	0,36	0,76	0,32	0,16	0,32	0,19	1,03
WR	0,27	0,13	0,50	0,63	0,23	0,25	0,59	0,33
YA	0,39	0,17	0,35	0,67	0,26	0,17	1,06	0,33
Média	0,22	0,24	0,48	0,48	0,30	0,29	0,68	0,64
DP	0,12	0,10	0,18	0,14	0,12	0,06	0,45	0,34
Grupo B								
CA	0,18	0,21	0,36	0,38	0,45	0,41	0,60	0,63
DA	0,10	0,31	0,65	0,49	0,26	0,21	0,25	0,63
JN	0,03	0,11	0,50	0,38	0,47	0,51	0,33	0,49
JU	0,11	0,09	0,85	0,73	0,04	0,18	0,14	0,20
KA	0,20	0,38	0,51	0,46	0,29	0,16	0,48	0,78
ME	0,15	0,17	0,26	0,44	0,59	0,39	0,77	0,50
PL	0,11	0,38	0,43	0,44	0,46	0,19	0,49	0,84
VE	0,25	0,23	0,44	0,40	0,31	0,37	0,68	0,57
Média	0,14*	0,23*	0,50	0,46	0,36	0,30	0,47	0,57
DP	0,07	0,11	0,18	0,11	0,17	0,13	0,22	0,19

*diferenças significativas entre pares ($p < 0,05$). Os valores mostram a proporção de sessões nas quais os membros dos grupos adotaram a estratégia de produtor (PP), usurpador (PU) e oportunista (O) e a taxa de investimento na estratégia de produtor pela de usurpador (taxa p/u). Também são mostrados a média total e o desvio padrão (DP) dos grupos.

Tabela 13. Investimento individual nas estratégias de produtor, usurpador e oportunista pelos membros do grupo A e B nas condições de baixa densidade de recursos.

Indivíduos	PP BD-AP	PP BD-BP	PU BD-AP	PU BD-BP	O BD-AP	O BD-BP	taxa p/u BD-AP	taxa p/u BD-BP
Grupo A								
BR	0,40	0,13	0,30	0,65	0,30	0,22	1,22	0,29
F1	0,08	0,03	0,60	0,70	0,32	0,27	0,32	0,18
GU	0,32	0,33	0,56	0,20	0,12	0,47	0,61	1,28
HE	0,13	0,08	0,65	0,85	0,22	0,08	0,30	0,12
IV	0,04	0,04	0,92	0,96	0,04	0,00	0,06	0,04
QU	0,10	0,00	0,80	0,86	0,10	0,14	0,18	0,06
Média	0,18	0,10	0,64	0,70	0,18	0,20	0,45	0,33
Desvio	0,15	0,12	0,21	0,27	0,11	0,16	0,42	0,47
Grupo B								
KA	0,29	0,06	0,21	0,94	0,50	0,00	1,15	0,06
PL	0,05	0,13	0,85	0,78	0,10	0,10	0,10	0,20
VE	0,00	0,08	0,84	0,61	0,16	0,32	0,10	0,27
CA	0,00	0,03	0,76	0,91	0,24	0,06	0,14	0,06
DA	0,05	0,00	0,90	0,94	0,05	0,06	0,07	0,03
ME	0,04	0,14	0,83	0,81	0,13	0,06	0,12	0,20
JN	0,00	0,08	0,95	0,81	0,05	0,11	0,02	0,15
F1	0,09	0,05	0,52	0,65	0,39	0,30	0,34	0,22
Média	0,06	0,07	0,74	0,80	0,20	0,12	0,25	0,15
Desvio	0,10	0,05	0,25	0,13	0,17	0,12	0,37	0,09

Os valores mostram a proporção de sessões nas quais os membros dos grupos adotaram a estratégia de produtor (PP), usurpador (PU) e oportunista (O) e a taxa de investimento na estratégia de produtor pela de usurpador (taxa p/u). Também são mostrados a média total e o desvio padrão (DP) dos grupos.

condição de baixa produtividade ter sido suportada pelo grupo B nas condições de alta densidade ela foi rejeitada neste grupo nas condições de baixa densidade e em ambas as condições de densidade pelo grupo A.

Latência do primeiro usurpador entre diferentes produtividades de recursos

Como previsto pelo Modelo de Maximização, a latência para o primeiro usurpador chegar na plataforma sob condições de alta densidade de recursos foi menor na condição de baixa (mediana $_{(A)}= 56$ s; mediana $_{(B)}= 36$ s) do que alta (mediana $_{(A)}= 76$ s; mediana $_{(B)}= 86$ s) produtividade em ambos os grupos (A: $U= 4154$; $N_1= 105$; $N_2= 95$; $p<0,05$; B: $U= 1348$; $N_1= 145$; $N_2= 184$; $p<0,01$). A comparação entre os grupos mostra que esta latência foi semelhante na condição de alta produtividade ($U= 6944$; $N_1= 105$; $N_2= 145$; $p= 0,23$), mas menor no grupo B na condição de baixa produtividade ($U= 4333$; $N_1= 95$; $N_2= 184$; $p<0,001$).

Diferente do esperado, a latência do primeiro usurpador não diferiu entre as condições de alta (mediana= 31 s) e baixa (mediana= 49 s) produtividade de recursos sob condições de baixa densidade no grupo A ($U= 1114,5$; $N_1= 48$; $N_2= 57$; $p= 0,10$). No grupo B, por sua vez, a latência foi maior na condição de alta produtividade (alta: mediana= 57 s; baixa: mediana= 15 s; $U= 1348$; $N_1= 47$; $N_2= 82$; $p<0,01$). A comparação entre os grupos nas condições de baixa densidade mostrou que a latência foi semelhante nas condições de alta produtividade ($U= 988$; $N_1= 48$; $N_2= 47$; $p=0,38$) e maior no grupo A na condição de baixa produtividade ($U= 1258$; $N_1= 57$; $N_2= 82$; $p<0,01$).

Portanto, a Predição 5.1 de que os usurpadores reduzem a latência de chegada ao recurso alimentar sob condições de baixa produtividade foi confirmada apenas sob condições de alta densidade.

COMPARAÇÃO ENTRE DIFERENTES DENSIDADES DE RECURSOS

(TESTE DO MODELO PARA AMBIENTES ESTOCÁSTICOS)

Variância da quantidade de alimento consumida pelos produtores e usurpadores

Apesar do coeficiente de variação ter sido maior para os produtores do que para os usurpadores do grupo A em todas as condições experimentais, a diferença na variância da quantidade de alimento ingerida por estes estrategistas foi significativa apenas nas condições AD-AP e BD-BP. Por outro lado, os coeficientes de variação dos produtores do grupo B foram significativamente maiores em todas as condições experimentais (Tabela 14). Assim, a Predição 6.1 do Modelo PU para Ambientes Estocásticos de que os produtores apresentam uma maior variação na quantidade de alimento ingerida foi confirmada.

No entanto, ao contrário do esperado por este modelo, a variação no consumo de goma pelos usurpadores do grupo A sob condições de alta produtividade foi maior na condição de baixa densidade de recursos ($z= 2,1$; $N_1= 100$; $N_2= 44$; $p= 0,04$). A variação do consumo pelos usurpadores do grupo A sob condições de baixa produtividade foi semelhante em ambas as condições de densidade ($z= 1,6$; $N_1= 87$; $N_2= 55$; $p= 0,11$). A variação no consumo pelos usurpadores do grupo B foi semelhante nas condições de alta e baixa densidade com alta produtividade ($z= 1,8$; $N_1= 142$; $N_2= 45$; $p= 0,07$) e maior na condição de baixa densidade e baixa produtividade ($z= 4,8$; $N_1= 162$; $N_2= 80$; $p<0,01$). A variação da quantidade de alimento ingerida pelos produtores dos grupos A (AP: $z= 0,6$; $N_1= 136$; $N_2= 58$; $p= 0,57$; BP: $z= 0,8$; $N_1= 126$; $N_2= 57$; $p= 0,44$) e B (AP: $z=1,9$; $N_1= 157$; $N_2= 47$; $p= 0,05$; BP: $z= 0,1$; $N_1= 189$; $N_2= 80$; $p= 0,88$) foi semelhante entre as condições de densidade de recurso. Contudo, os produtores do grupo B exibiram uma tendência (sem atingir significância estatística) de redução da variação do consumo de alimento em resposta

à redução na densidade nas condições de alta produtividade. Esses resultados não estão de acordo com o Modelo para Ambientes Estocásticos, o qual prevê que os usurpadores apresentam uma maior variação na quantidade de alimento ingerida quando a densidade do recurso é baixa. Rejeita-se a Predição 6.2.

Sucesso de forrageio das estratégias de produtor e usurpador entre diferentes densidades de recursos

A adoção da estratégia de produtor pelos membros do grupo A conferiu um maior sucesso de forrageio na condição de altas densidade e produtividade de recursos ($t= 12,8$; $N_1= 8$; $N_2= 6$; $p<0,01$), enquanto que a adoção da estratégia de usurpador não afetou o sucesso de forrageio nessas condições de alta produtividade ($t= 0,3$; $N_1= 8$; $N_2= 6$; $p= 0,4$). O sucesso de forrageio dos membros do grupo grupo B foi maior na condição de alta densidade tanto quando adotaram a estratégia de produtor ($t= 2,2$; $N_1= 9$; $N_2= 10$; $p<0,05$) quanto a de usurpador ($t= 1,8$; $N_1= 9$; $N_2= 10$; $p<0,05$).

Tabela 14. Média \pm desvio padrão do consumo de goma (ml) pelos membros dos grupos A e B em cada plataforma e o coeficiente de variação desse consumo (CV). Também são mostrados o resultado do teste do coeficiente de variação (z) e o valor de p.

	AD-AP		AD-BP		BD-AP		BD-BP	
	Produtor	Usurpador	Produtor	Usurpador	Produtor	Usurpador	Produtor	Usurpador
Grupo A								
Média \pm DP	3,7 \pm 1,4	3,5 \pm 1,0	2,6 \pm 0,8	2,2 \pm 0,6	2,9 \pm 1,0	3,0 \pm 1,1	3,3 \pm 1,1	2,7 \pm 0,6
CV	0,4	0,3	0,3	0,3	1,0	0,4	0,3	0,2
N	136	100	126	87	47	44	57	55
	z=2,7; p<0,01*		z=1,3; p=0,20		z=0,4; p=0,68		z=3,0; p<0,01*	
Grupo B								
Média \pm DP	3,8 \pm 1,7	4,0 \pm 1,2	3,6 \pm 1,5	2,7 \pm 0,9	3,7 \pm 1,3	3,4 \pm 0,8	2,7 \pm 1,0	2,8 \pm 0,5
CV	0,5	0,3	0,4	0,3	0,3	0,2	0,4	0,2
N	157	142	189	162	47	45	80	80
	z=4,1; p<0,01*		z=2,9; p<0,01*		z=2,2; p<0,05*		z=6,2; p<0,01*	

* Os asteriscos indicam diferenças significativas entre os pares

Sob condições de baixa produtividade, o sucesso de forrageio dos membros do grupo A foi semelhante nas condições de alta e baixa densidades quando adotaram a estratégia de produtor ($t = -1,4$; $N_1 = 9$; $N_2 = 6$; $p = 0,11$), mas maior na condição de baixa densidade quando adotaram a estratégia de usurpador ($t = -3,0$; $N_1 = 9$; $N_2 = 6$; $p < 0,05$). Por outro lado, o sucesso de forrageio dos produtores do grupo B foi maior na condição de alta densidade ($t = 4,5$; $N_1 = 11$; $N_2 = 11$; $p < 0,01$), enquanto o sucesso dos usurpadores foi semelhante em ambas as condições de densidade ($t = 0,9$; $N_1 = 11$; $N_2 = 11$; $p = 0,19$).

Portanto, a Predição 7.1.1 de que o sucesso dos produtores seria maior sob condições de alta densidade é parcialmente suportada. A Predição 7.1.2 de que os usurpadores teriam um maior sucesso de forrageio sob condições de alta densidade é suportada apenas pelo grupo B nas condições de alta produtividade.

Latência do primeiro usurpador entre diferentes densidades de recursos

Sob condições de alta produtividade, a latência do primeiro usurpador dos grupos A e B foi maior na condição de alta densidade de recursos (A: $U = 1800$; $N_1 = 105$; $N_2 = 48$; $p < 0,01$; B: $U = 2452$; $N_1 = 145$; $N_2 = 47$; $p < 0,01$). Sob condições de baixa produtividade, a latência do primeiro usurpador do grupo A foi semelhante em ambas as condições de densidade ($U = 2695$; $N_1 = 95$; $N_2 = 57$; $p = 0,96$), mas foi maior na condição de alta densidade no grupo B ($U = 5768$; $N_1 = 184$; $N_2 = 82$; $p < 0,01$). Desta forma, a predição de que a latência dos usurpadores reduz em resposta a uma diminuição da densidade (Predição 8.1) é suportada apenas para o grupo B.

Taxa de consumo de goma

A taxa de consumo de goma (quantidade ingerida/tempo de permanência na plataforma) pelos membros do grupo A sob condições de alta produtividade de recursos foi similar nas condições de alta ($12,9 \pm 21,5$ ml/min.) e baixa ($13,4 \pm 21,5$ ml/min.) densidades ($t = -0,04$; $N_1 = 8$; $N_2 = 6$; $p = 0,5$). Ao contrário do esperado pelo Modelo para Ambientes Estocásticos, a taxa de consumo pelo grupo B sob as mesmas condições de alta produtividade foi maior na condição de baixa ($4,8 \pm 1,0$ ml/min.) do que alta ($3,6 \pm 0,9$ ml/min.) densidade de recursos ($t = 2,6$; $N_1 = 9$; $N_2 = 8$; $p < 0,05$).

Sob condições de baixa produtividade, a taxa de consumo de goma pelos membros de ambos os grupos foi maior na condição de alta (A: $4,7 \pm 0,8$ ml/min.; B: $5,2 \pm 2,8$ ml/min.) do que de baixa (A: $3,7 \pm 0,7$ ml/min.; B: $3,2 \pm 0,9$ ml/min.) densidade (A: $t = 2,4$; $N_1 = 9$; $N_2 = 6$; $p < 0,05$; B: $t = 2,2$; $N_1 = 10$; $N_2 = 11$; $p < 0,05$). Conseqüentemente, a maior parte dos resultados permite rejeitar a Predição 9.1 de que a taxa de consumo de alimento seria maior sob condições de baixa densidade.

Em relação às estratégias de forrageio, a taxa de consumo de goma pelos usurpadores do grupo A sob condições de alta produtividade de recursos foi maior do que a dos produtores em ambas as condições de densidade (alta: $t = 2,2$; $p < 0,05$; baixa: $t = 3,1$; $p < 0,05$) (Figura 18). A taxa de consumo pelos usurpadores do grupo B foi maior do que a dos produtores sob condições de alta produtividade e densidade ($t = -3,7$; $N_1 = 9$; $N_2 = 8$; $p < 0,01$), mas não variou com a estratégia adotada sob condições de baixa densidade ($t = -1,7$; $N_1 = 9$; $N_2 = 8$; $p = 0,06$) (Figura 18).

No grupo A, a adoção de uma estratégia de produtor ou usurpador não afetou a taxa de consumo de goma sob condições de baixa produtividade e alta densidade ($t = 1,6$; $N_1 = 9$; $N_2 = 6$; $p = 0,07$), mas a taxa dos usurpadores foi maior sob condições de baixa densidade

($t= 2,8$; $N_1= 9$; $N_2= 6$; $p<0,05$). A taxa de consumo pelos membros do grupo B foi maior quando eles adotaram a estratégia de usurpador em ambas as condições de densidade de recursos (alta: $t= -1,9$; $N_1= 10$; $N_2= 11$; $p<0,05$; baixa: $t= -9,1$; $N_1= 10$; $N_2= 11$; $p<0,01$) (Figura 18).

A maior parte destes resultados é oposta à Predição 9.2 de que a taxa de consumo de alimento pelos usurpadores seria menor do que a dos produtores sob condições de baixa produtividade devido ao maior número de indivíduos compartilhando cada plataforma.

Estratégias de forrageio entre diferentes condições de densidade de recursos

Sob condições de alta produtividade, a proporção de indivíduos adotando a estratégia de usurpador em ambos os grupos foi maior do que o esperado quando havia cinco aparatos disponíveis, mas não diferiu do esperado quando havia apenas dois aparatos. Sob condições de baixa produtividade, a proporção de indivíduos usurpadores no grupo A também foi maior do que o esperado na condição de alta densidade e não diferiu do esperado na condição de baixa densidade. A proporção de indivíduos usurpadores no grupo B, por sua vez, não diferiu do esperado em ambas condições de densidade (Figura 19).

A Predição 10.1 de que o número de usurpadores seria igual ao esperado sob condições de alta densidade e menor ou igual ao esperado sob condições de baixa densidade foi confirmada em ambos os grupos nas condições de alta produtividade e confirmada no grupo A nas condições de baixa produtividade.

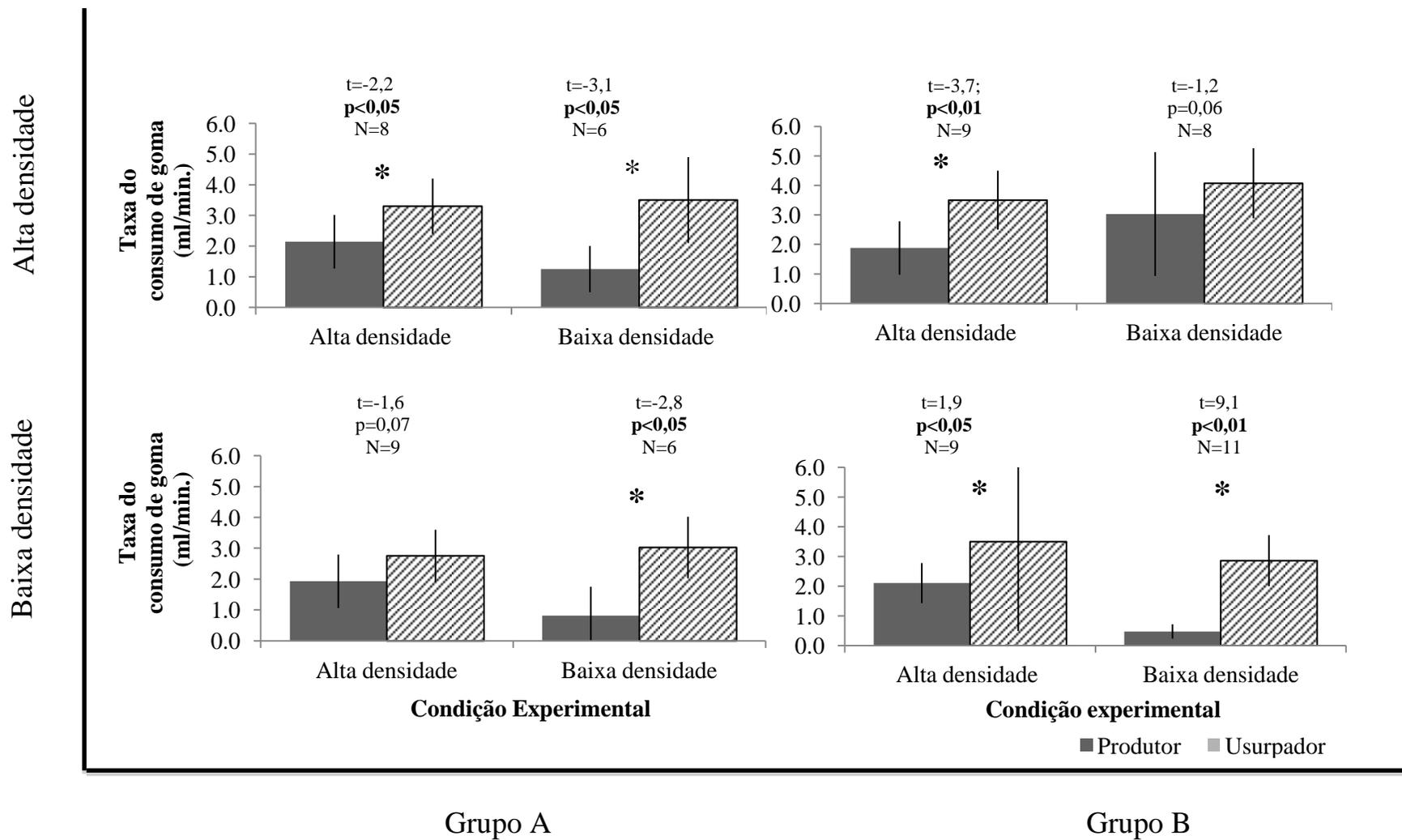


Figura 18. Média \pm desvio padrão da taxa do consumo de goma (ml/minuto) pelos membros dos grupos A e B, quando adotaram as estratégias de produtor e usurpador, nas duas condições de densidade com alta e baixa produtividade de recursos. Os asteriscos indicam diferenças significativas ($p < 0,05$) entre as estratégias.

Análise individual

Os valores dos resíduos padronizados individuais do investimento na estratégia de produtor pelos membros do grupo A foram semelhantes entre as condições de alta e baixa densidade com alta produtividade de recursos ($t= 0,3$; $N_{1,2}= 5$; $p= 0,40$). Porém, com exceção de um indivíduo (IV), todos os membros do grupo A apresentaram uma tendência de aumentar o investimento na estratégia de produtor na condição de baixa densidade de recursos (Figura 20). Se o indivíduo IV é excluído da análise, os demais membros do grupo A investiram mais na estratégia de produtor do que o esperado na condição de baixa densidade de recursos ($t= 2,9$; $N_{1,2}= 4$; $p<0,05$).

O investimento na estratégia de produtor pelos membros do grupo B também não diferiu entre as condições de alta e baixa densidade com alta produtividade de recursos ($t= 0,68$; $N_{1,2}= 7$; $p= 0,26$). Observou-se que a maioria dos indivíduos desse grupo exibiu uma tendência de redução do uso da estratégia de produtor em resposta à redução da densidade de recursos, o que foi provavelmente uma consequência do grande investimento na estratégia de produtor pelo indivíduo KA na condição de baixa densidade (Figura 20).

Sob condições de baixa produtividade, o investimento na estratégia de produtor pelos indivíduos de ambos os grupos não diferiu entre as condições de alta e baixa densidade (grupo A: $t= -0,33$; $N_{1,2}= 6$; $p= 0,38$; grupo B: $t= 0,88$; $N_{1,2}= 8$; $p= 0,20$; Figura 20).

Portanto, a Predição 10.2 de que todos os membros dos grupos aumentariam o investimento na estratégia de produtor sob condições de baixa densidade foi parcialmente suportada apenas pelo grupo A na condição de alta produtividade.

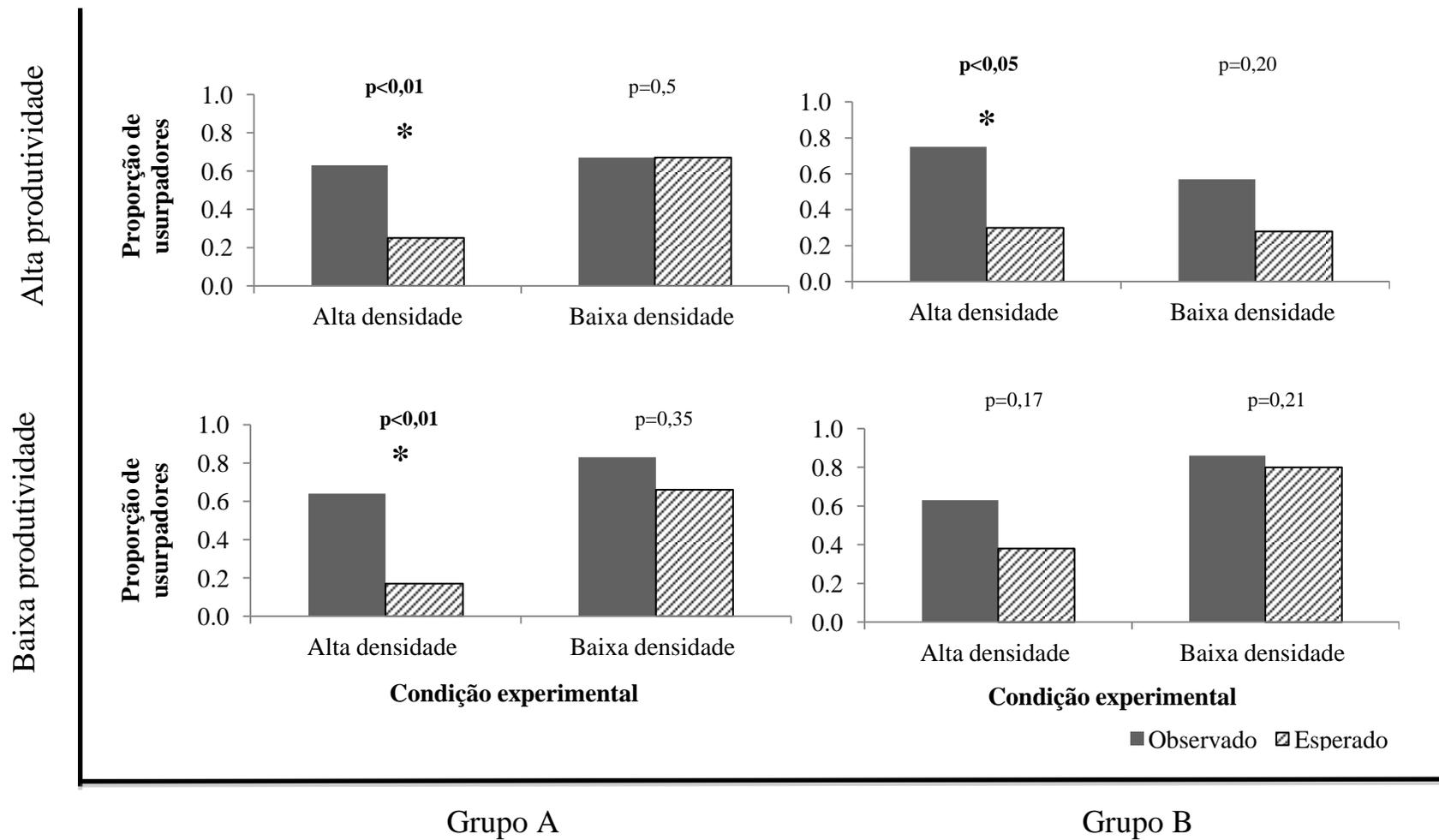


Figura 19. Proporção observada e esperada de usurpadores nos grupos A e B nas duas condições de densidade com alta e baixa produtividade de recursos. Os asteriscos indicam diferenças significativas entre o observado e o esperado ($p < 0,05$).

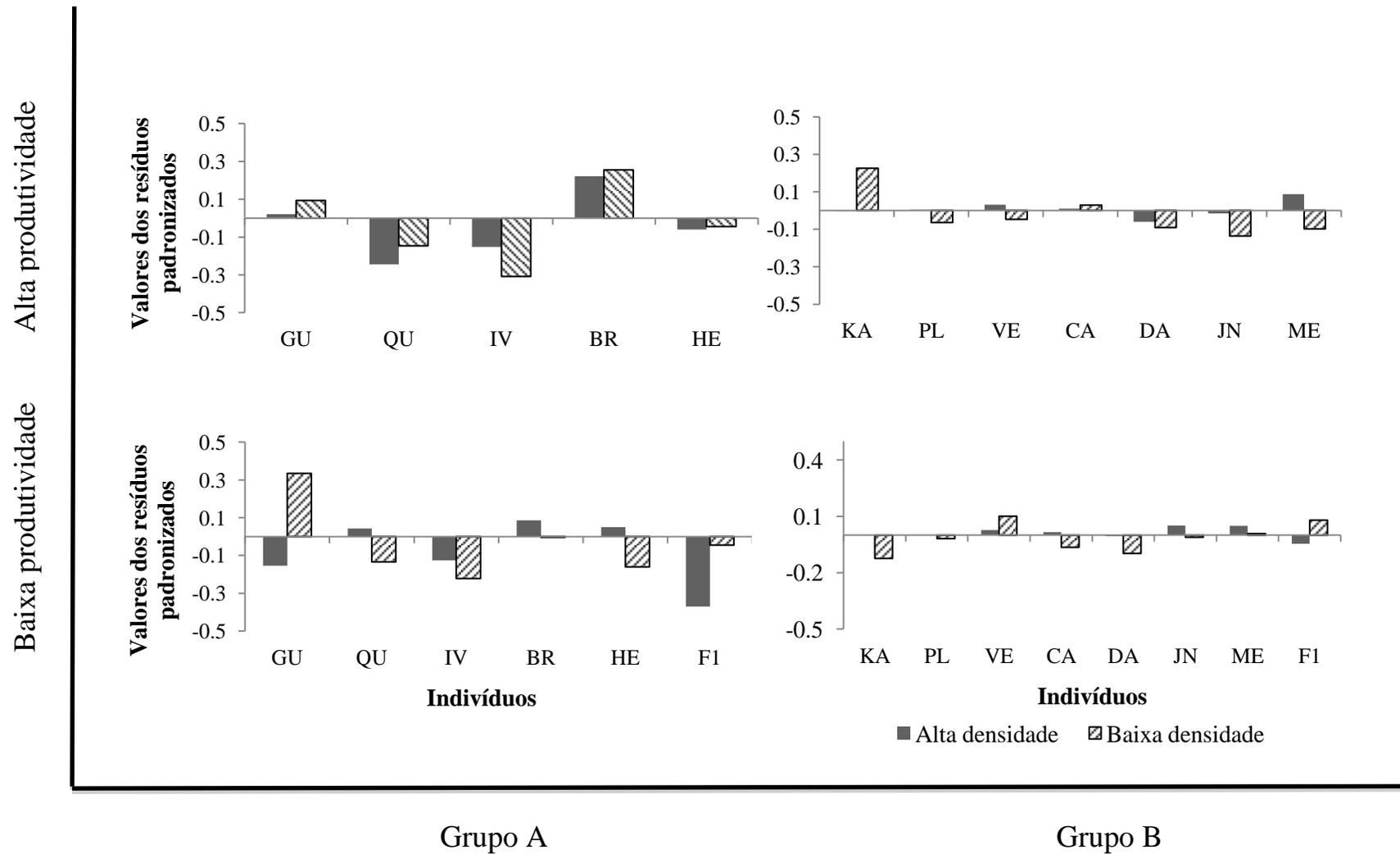


Figura 20. Valores dos resíduos padronizados no investimento da estratégia de produtor pelos membros dos grupos A e B nas condições de alta e baixa densidade com alta e baixa produtividade de recursos.

INTERAÇÕES AGONÍSTICAS

Diferente do esperado, a taxa de interações agonísticas entre os membros do grupo A foi semelhante nas diferentes condições de densidade e produtividade de recursos ($H= 4,9$; $gl= 3$; $p= 0,18$) (Figura 21). Porém, conforme esperado, esta taxa variou em resposta às variações de densidade e produtividade no grupo B ($H= 9,2$; $gl= 3$; $p<0,05$). Os membros do grupo B se engajaram mais em interações agonísticas sob condições de baixa produtividade de recursos, tanto sob condições de alta (AD-AP vs. AD-BP: $U= 13302$; $N_1= 161$; $N_2= 196$; $p<0,05$) como de baixa (BD-AP vs. BD-BP: $U= 6703$; $N_1= 196$; $N_2= 82$; $p<0,05$) densidades. A redução da densidade também gerou um aumento na taxa de interações agonísticas entre os membros do grupo B, tanto sob condições de alta ($U= 2289$; $N_1= 161$; $N_2= 48$; $p<0,001$) como de baixa ($U= 6703$; $N_1= 196$; $N_2= 82$; $p<0,05$) produtividade de recursos (Figura 21).

O padrão observado no grupo B confirma as Predições 11.1 e 11.2, as quais prevêm que a taxa de interações agonísticas aumentaria em resposta a uma redução da produtividade e densidade de recursos. A taxa de interações agonísticas no grupo A, por outro lado, não dá suporte a estas predições.

Os sociogramas das interações agonísticas em ambos os grupos de estudo revelam que os autores das agressões foram geralmente adultos e que os receptores foram adultos jovens e jovens (Figuras 22 e 23).

ANÁLISES EM RELAÇÃO ÀS CLASSES SEXO-ETÁRIAS

Sucesso de forrageio entre as classes sexo-etárias

O sucesso de forrageio das classes sexo-etárias presentes no grupo A, com exceção do menor sucesso dos filhotes, foi semelhante sob condições de altas densidade e produtividade (Tabelas 15 e 16). No grupo B, apesar dos sucessos das classes terem sido semelhantes na sessão, com exceção do filhote, o sucesso dos adultos jovens foi menor do que o dos adultos em cada plataforma. Sob condições de baixa densidade e alta produtividade, o sucesso de forrageio das classes sexo-etárias do grupo B não diferiu. No entanto, as fêmeas do grupo A apresentaram um maior sucesso de forrageio em cada plataforma do que as outras classes (Tabelas 15, 16, 17, 18). Desta forma, a Predição 12.1.1 de que o sucesso de forrageio não difere entre as classes sexo-etárias, com exceção dos filhotes que consomem menos alimento, sob condições de alta produtividade é parcialmente corroborada. Apesar do sucesso de forrageio total em cada sessão ter sido semelhante entre as classes em ambos os grupos, o sucesso em cada plataforma diferiu nos grupos A e B (Figura 16).

Sob condições de baixa produtividade, com exceção do sucesso de forrageio semelhante entre machos e filhotes do grupo B na condição BD-BP, os filhotes de ambos os grupos obtiveram um menor sucesso do que as demais classes sexo-etárias.

O sucesso de forrageio dos adultos jovens do grupo A em cada sessão e plataforma sob condições de alta densidade e baixa produtividade foi semelhante ao dos adultos e maior do que o dos jovens (Tabelas 15 e 16). O sucesso dos jovens, por sua vez, foi semelhante ao dos adultos na sessão, mas menor em cada plataforma. O sucesso dos jovens e adultos jovens do grupo A foi semelhante sob condições de baixas densidade e produtividade. O

sucesso dessas classes também foi semelhante ao sucesso das fêmeas, mas maior que o dos machos (Tabelas 15 e 16). Apesar do sucesso de forrageio dos adultos jovens do grupo B ter sido semelhante ao dos adultos (machos e fêmeas) em cada sessão, ele foi menor em cada plataforma sob condições de alta densidade e baixa produtividade. Por outro lado, o sucesso dos jovens, adultos jovens e adultos foi semelhante sob condições de baixas densidade e produtividade (Tabelas 17 e 18). Portanto, a maior parte dos resultados não suporta a Predição 12.2.1 de que o sucesso dos jovens e adultos seria semelhante sob condições de baixa densidade, e que os primeiros teriam um menor sucesso do que últimos sob condições de alta densidade. Vale destacar que o sucesso de forrageio dos adultos jovens e jovens de ambos os grupos tendeu a ser menor do que o dos adultos em cada plataforma.

O sucesso das fêmeas e machos adultos foi semelhante sob condições de alta densidade e baixa produtividade. Porém, sob condições de baixas densidade e produtividade, o sucesso das fêmeas foi maior do que o dos machos em cada sessão e plataforma no grupo A e em cada sessão no grupo B (Tabelas 15 a 18). Esses resultados suportam parcialmente a Predição 12.2.2 de que as fêmeas adultas teriam um maior sucesso de forrageio do que os machos sob condições de baixa produtividade.

Estratégias de forrageio entre as classes sexo-etárias

Grupo A

Diferente do esperado pelo Modelo PU, o investimento nas estratégias de produtor, usurpador e oportunista pelos machos e fêmeas adultos do grupo A foi similar sob condições de altas densidade e produtividade. Porém, ao contrário do esperado, os machos investiram

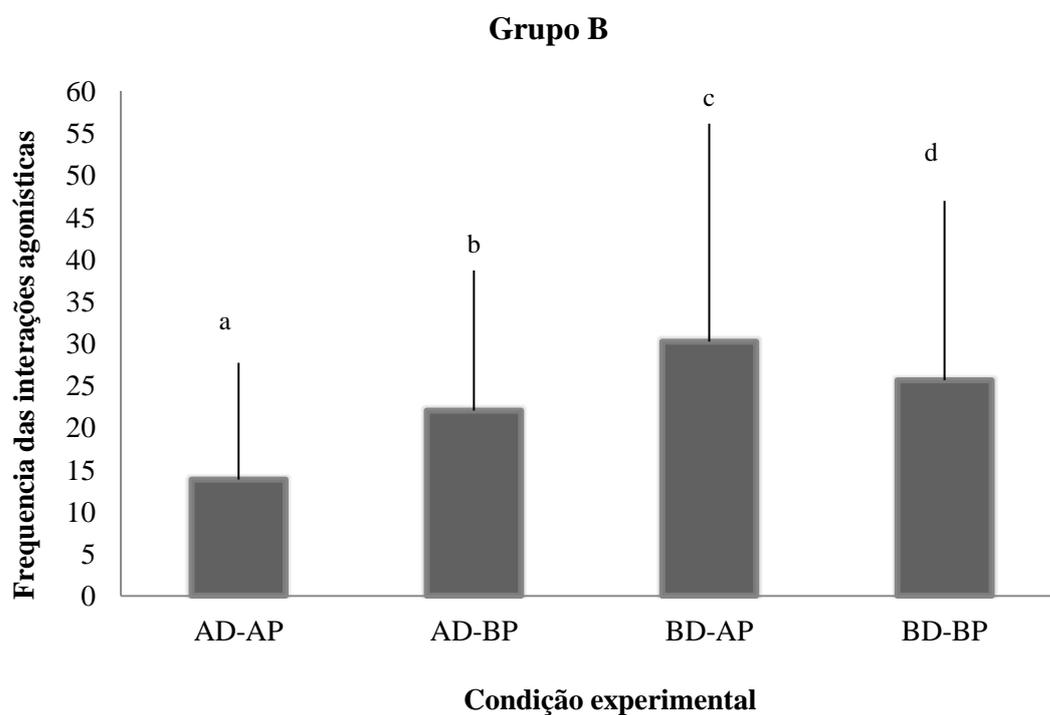
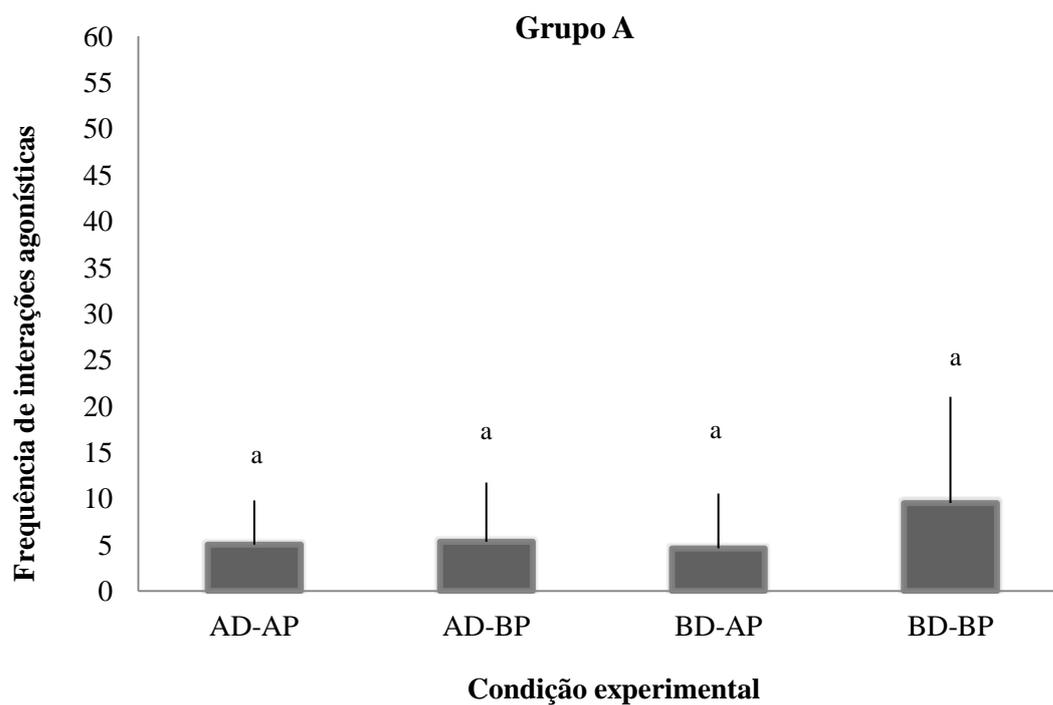


Figura 21. Média \pm desvio padrão da frequência (número de interações/ hora) de interações agonísticas observadas em cada plataforma nas quatro condições experimentais. As letras indicam semelhança entre os pares.

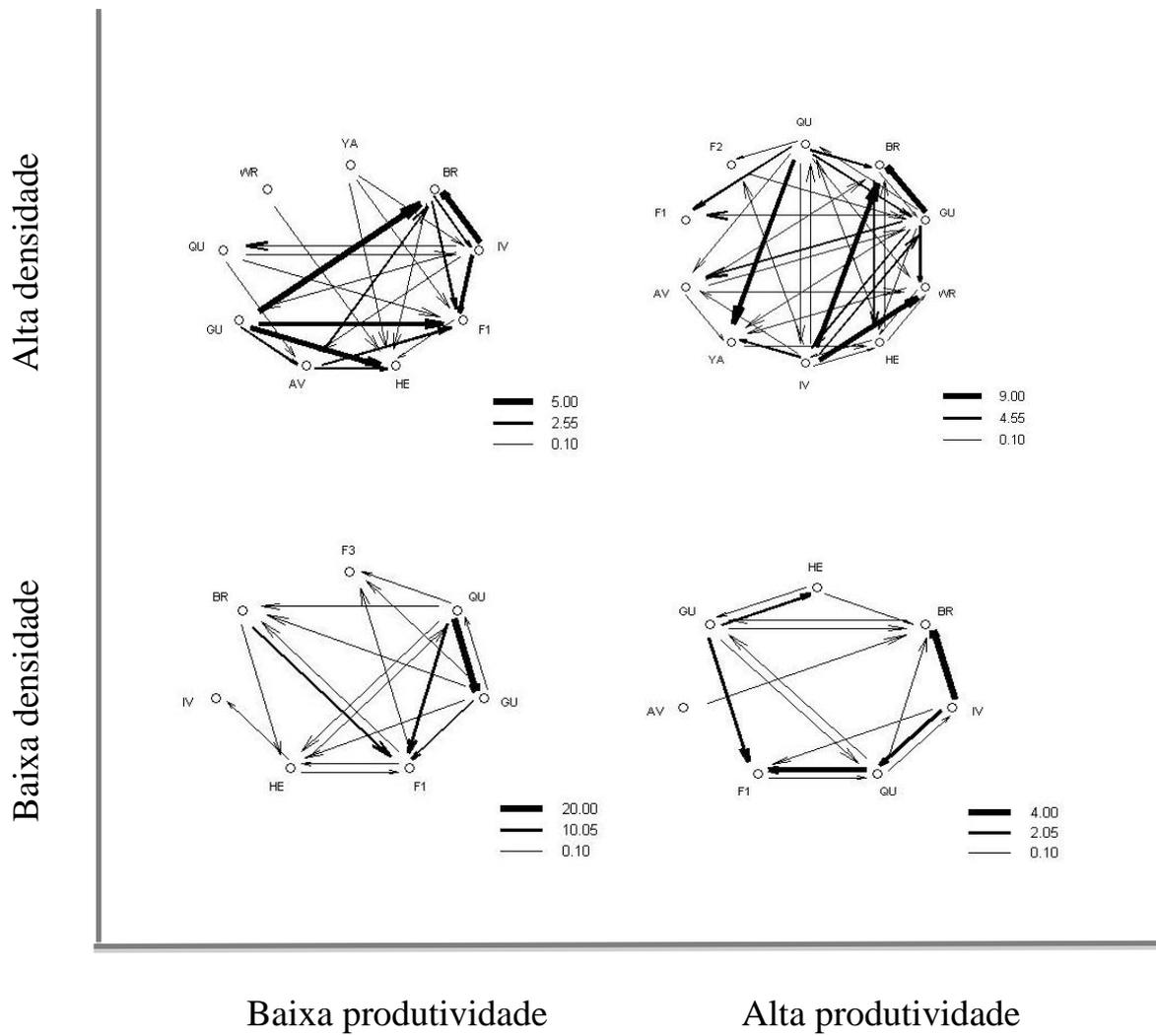


Figura 22. Sociogramas das interações agonísticas entre os membros do grupo A em cada condição experimental. A espessura da linha é proporcional à taxa de interação.

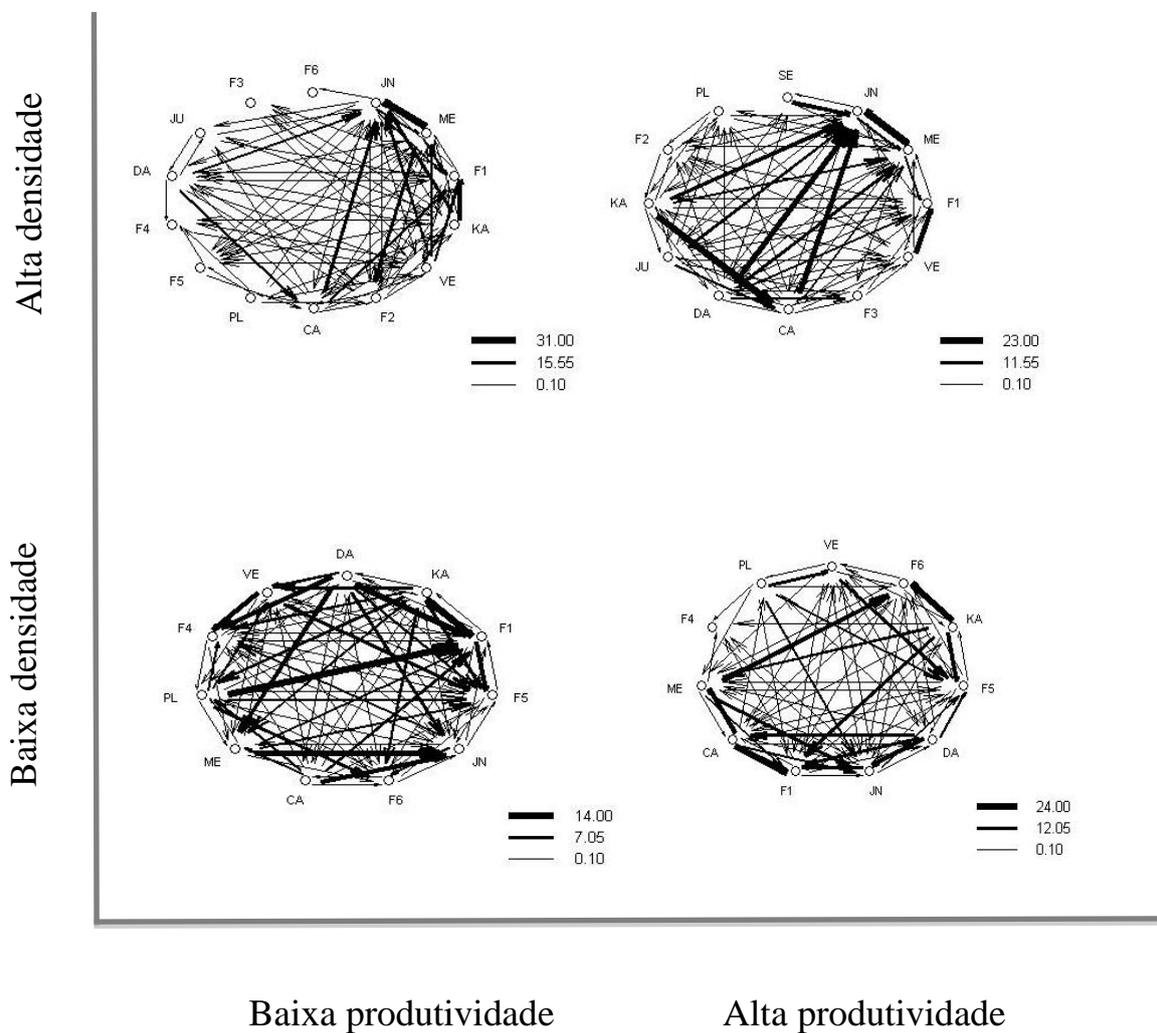


Figura 23. Sociogramas das interações agonísticas entre os membros do grupo B em cada condição experimental. A espessura da linha é proporcional à taxa de interação.

menos na estratégia de usurpador e mais na estratégia de oportunista do que as fêmeas adultas sob condições de alta densidade e baixa produtividade (Figura 24; Tabela 19). A Previsão 13.1.1 de que os machos adotariam mais a estratégia de usurpador do que as fêmeas não foi suportada pelo grupo A nas condições de alta densidade de recursos.

Os subadultos desse grupo utilizaram mais a estratégia de produtor e menos a de usurpador do que os adultos de ambos os sexos. Durante o experimento com alta densidade e baixa produtividade os subadultos atingiram a idade de adultos jovens e apresentaram um investimento semelhante aos adultos nas três estratégias. Nessa mesma condição, os jovens adotaram menos a estratégia de usurpador e mais a de oportunista do que as demais classes sexo-etárias (Figura 24; Tabela 19). A Predição 13.1.2 da hipótese nula de que os indivíduos das demais classes sexo-etárias teriam um investimento semelhante nas estratégias de forrageio não foi suportada sob as condições de alta densidade.

O investimento nas estratégias de forrageio pelos machos e fêmeas adultos do grupo A foi semelhante sob condições de baixa densidade e alta produtividade, mas como previsto na Predição 13.1.1, os machos tiveram um maior investimento na estratégia de usurpador do que as fêmeas sob condições de baixa produtividade (Figura 24; Tabela 19).

O investimento nas estratégias de produtor, usurpador e oportunista pelas outras classes sexo-etárias foi semelhante em ambas condições de produtividade com baixa densidade de recursos, dando suporte à Predição 13.1.2 (Figura 24; Tabela 19).

GRUPO B

Novamente, ao contrário do esperado, o investimento nas estratégias de forrageio pelos machos e fêmeas adultos do grupo B foi semelhante sob condições de alta densidade e produtividade. Sob condições de alta densidade e baixa produtividade as fêmeas investiram

mais na estratégia de produtor, menos na estratégia de oportunista e de forma semelhante na estratégia de usurpador do que os machos adultos (Figura 25; Tabela 20). Portanto, a Predição 13.1.1 também foi rejeitada pelo grupo B sob as condições de alta densidade.

Porém, conforme esperado, as fêmeas investiram mais na estratégia de produtor e menos na estratégia de usurpador do que os machos adultos em ambas as condições de produtividade sob condições de baixa densidade. Sob condições de alta produtividade, o investimento na estratégia de oportunista pelas fêmeas adultas foi semelhante ao dos machos adultos, mas os machos não adotaram a estratégia de oportunista sob condições de baixa produtividade. Assim, a Predição 13.1.1 foi suportada pelo grupo B sob condições de baixa densidade (Figura 33; Tabela 20).

Diferente do esperado pela Predição 13.1.2, os indivíduos de outras classes sexo-etárias não investiram de maneira semelhante nas estratégias de usurpador e oportunista sob condições de alta produtividade e baixa densidade. Os machos adultos investiram mais na estratégia de oportunista e menos na de usurpador do que os jovens. Mas, como esperado, o investimento nas estratégias de forrageio por essas classes sexo-etárias foi semelhante sob condições de baixa densidade e produtividade (Figura 25; Tabela 20).

Posição hierárquica versus sucesso de forrageio

O índice de dominância e a posição hierárquica dos membros dos grupos A e B variaram entre os experimentos (Tabelas 21 e 22). A linearidade da hierarquia de dominância foi observada no grupo B em todas as condições experimentais ($p < 0,05$), mas não foi observada no grupo A. Em quase todos os experimentos o macho adulto IV do grupo A obteve o maior índice de dominância e a fêmea GU, que deu à luz a maioria dos filhotes

Tabela 15. Média \pm desvio padrão do consumo de goma (ml) na sessão amostral (s) e na plataforma (p) em relação à classe sexo-etária no grupo A.

	Fêmea adulta	Macho adulto	Adulto jovem	Jovem	Filhote	Teste
AD-AP (S)	27,2 \pm 17,6 N= 55	24,1 \pm 16,1 N= 28	21,3 \pm 16,7 N= 134		10,4 \pm 17,2 N= 17	H= 29,4, p<0,001 gl= 3
(P)	15,8 \pm 10,2 N= 95	15,0 \pm 9,9 N= 45	14,4 \pm 12,6 N= 198		6,8 \pm 13,5 N= 26	H= 30,9, p= 0,01 gl=3
AD-BP (S)	9,3 \pm 6,0 N= 53	8,9 \pm 4,4 N= 26	10,3 \pm 6,6 N= 81	6,2 \pm 4,9 N= 26		H= 8,2, p<0,05 gl= 3
(P)	5,4 \pm 4,0 N= 92	5,3 \pm 3,3 N= 44	6,4 \pm 4,5 N= 130	3,3 \pm 3,3 N= 48		H= 21,2, p<0,001 gl= 3
BD-AP (S)	21,2 \pm 33,4 N= 52	5,7 \pm 4,6 N= 24	12,3 \pm 12,6 N= 52	9,9 \pm 6,9 N= 26		H= 27,4, p<0,01 gl= 3
(P)	19,3 \pm 32,3 N= 57	5,2 \pm 4,4 N= 26	9,4 \pm 11,5 N= 68	8,0 \pm 6,8 N= 32		H= 27,4, p<0,01 gl= 3
BD-BP (S)	17,6 \pm 10,1 N= 58	5,8 \pm 6,9 N= 26	12,3 \pm 6,7 N= 46	11,2 \pm 6,2 N= 30	2,7 \pm 3,4 N= 12	H= 57,6, p<0,01 gl= 4
(P)	11,2 \pm 8,2 N= 91	4,2 \pm 6,1 N= 36	9,6 \pm 5,8 N= 59	7,8 \pm 5,3 N= 43	2,2 \pm 3,2 N= 15	H= 53,5, p<0,01 gl= 4

Tabela 16. Matriz dos resultados (teste post-hoc Dunn) da comparação entre os sucessos de forrageio das classes sexo-etárias do grupo A na sessão amostral (s) e na plataforma (p).

	Macho adulto	Adulto jovem	Jovem	Filhote
AD-AP				
Fêmea adulta	$z_s = 0,6$; ns $z_p = 0,2$; ns	$z_s = 2,4$; ns $z_p = 1,5$; ns		$z_s = 5,3$; $p < 0,05$ $z_p = 5,4$; $p < 0,05$ (FA>F)
Macho adulto		$z_s = 1,2$; ns $z_p = 0,9$; ns		$z_s = 4,3$; $p < 0,05$ $z_p = 4,7$; $p < 0,05$ (MA>F)
Adulto jovem				$z_s = 4,2$; $p < 0,05$ $z_p = 4,9$; $p < 0,05$ (AJ>F)
AD-BP				
Fêmea adulta	$z_s = 0,3$; ns $z_p = 0,3$; ns	$z_s = 0,8$; ns $z_p = 1,9$; ns	$z_s = 2,1$; ns $z_p = 2,9$; $p < 0,05$ (FA>J)	
Macho adulto		$z_s = 0,3$; ns $z_p = 1,1$; ns	$z_s = 2,0$; ns $z_p = 2,7$; $p < 0,05$ (MA>J)	
Adulto jovem			$z_s = 2,8$; $p < 0,05$ $z_p = 4,5$; $p < 0,05$ (AJ>J)	
BD-AP				
Fêmea adulta	$z_s = 5,1$; $p < 0,05$ $z_p = 4,8$; $p < 0,05$ (FA>MA)	$z_s = 2,3$; ns $z_p = 3,5$; $p < 0,05$ (FA>AJ)	$z_s = 2,6$; ns $z_p = 3,1$; $p < 0,05$ (FA>J)	
Macho adulto		$z_s = 3,3$; $p < 0,05$ $z_p = 2,3$; ns (AJ>MA)	$z_s = 2,3$; ns $z_p = 1,7$; ns	
Adulto jovem			$z_s = 0,7$; ns $z_p = 0,3$; ns	
BD-BP				
Fêmea adulta	$z_s = 6,0$; $p < 0,05$ $z_p = 5,5$; $p < 0,05$ (FA>MA)	$z_s = 2,1$; ns $z_p = 0,4$; ns	$z_s = 2,5$; ns $z_p = 1,8$; ns	$z_s = 5,7$; $p < 0,05$ $z_p = 5,1$; $p < 0,05$ (FA>F)
Macho adulto		$z_s = 4,1$; $p < 0,05$ $z_p = 5,0$; $p < 0,05$ (AJ>MA)	$z_s = 3,2$; $p < 0,05$ $z_p = 3,5$; $p < 0,05$ (J>MA)	$z_s = 1,1$; ns $z_p = 1,1$; ns
Adulto jovem			$z_s = 0,6$; ns $z_p = 1,4$; ns	$z_s = 4,3$; $p < 0,05$ $z_p = 4,8$; $p < 0,05$ (AJ>F)
Jovem				$z_s = 3,7$; $p < 0,05$ $z_p = 3,7$; $p < 0,05$ (J>F)

Tabela 17. Média \pm desvio padrão do consumo de goma (ml) na sessão amostral (s) e na plataforma (p) em relação à classe sexo-etárias no grupo B.

	FA	MA	AJ	J	F	Teste
AD-AP (S)	34,5 \pm 22,9 N= 123	35 \pm 20,8 N= 76	29,8 \pm 18,1 N= 68		8,7 \pm 22,2 N= 38	H= 72,5, p<0,01 gl= 3
(P)	20,6 \pm 18,9 N= 206	21,6 \pm 19,0 N= 123	14,7 \pm 14,6 N= 137		6,9 \pm 18,7 N= 48	H= 79,6, p<0,01 gl= 3
AD-BP (S)	19,0 \pm 10,9 N= 111	19,4 \pm 9,9 N= 76	17,6 \pm 14,3 N= 69		9,1 \pm 7,7 N= 92	H= 57,6, p<0,01 gl= 3
(P)	12,1 \pm 10,0 N= 175	12,5 \pm 9,6 N= 118	7,9 \pm 9,4 N= 153		6,6 \pm 6,1 N= 128	H= 43,2, p<0,01 gl= 3
BD-AP (S)	26,2 \pm 20,6 N= 64	23,5 \pm 15,1 N= 42	22,8 \pm 14,9 N= 45	22,9 \pm 12,3 N= 23	8,0 \pm 6,4 N= 49	H= 56,1, p<0,01 gl= 4
(P)	19,7 \pm 17,6 N= 85	15,4 \pm 11,5 N= 64	16,1 \pm 14,2 N= 64	13,2 \pm 8,8 N= 40	5,2 \pm 4,1 N= 76	H= 77,1, p<0,01 gl= 4
BD-BP (S)	11,2 \pm 7,8 N= 112	7,6 \pm 5,3 N= 61	11,1 \pm 8,5 N= 73	10,4 \pm 6,9 N= 106	7,9 \pm 5,2 N= 34	H= 15,9, p<0,05 gl= 4
(P)	8,4 \pm 7,2 N= 150	5,9 \pm 4,8 N= 79	7,8 \pm 7,6 N= 104	7,4 \pm 6,3 N= 149	5,9 \pm 4,5 N= 46	H= 7,2, p= 0,12 gl= 4

Tabela 18. Matriz dos resultados (teste post-hoc Dunn) da comparação entre os sucessos de forrageio das classes sexo-etárias do grupo B na sessão amostral (s) e na plataforma (p).

	Macho adulto	Adulto jovem	Jovem	Filhote
AD-AP				
Fêmea adulta	$z_s = 0,6$; ns $z_p = 0,6$; ns	$z_s = 1,4$; ns $z_p = 3,5$; $p < 0,05$ (FA>F)		$z_s = 7,9$; $p < 0,05$ $z_p = 8,1$; $p < 0,05$ (FA>F)
Macho adulto		$z_s = 1,9$; ns $z_p = 3,7$; $p < 0,05$ (MA>AJ)		$z_s = 7,8$; $p < 0,05$ $z_p = 8,0$; $p < 0,05$ (MA>F)
Adulto jovem				$z_s = 6,2$; $p < 0,05$ $z_p = 5,4$; $p < 0,05$ (AJ>F)
AD-BP				
Fêmea adulta	$z_s = 0,5$; ns $z_p = 0,7$; ns	$z_s = 1,2$; ns $z_p = 4,5$; $p < 0,05$ (FA>AJ)		$z_s = 6,6$; $p < 0,05$ $z_p = 4,5$; $p < 0,05$ (FA>F)
Macho adulto		$z_s = 1,6$; ns $z_p = 4,7$; $p < 0,05$ (MA>AJ)		$z_s = 6,5$; $p < 0,05$ $z_p = 4,8$; $p < 0,05$ (MA>F)
Adulto jovem				$z_s = 4,7$; $p < 0,05$ $z_p = 0,3$; ns (AJ>F)
BD-AP				
Fêmea adulta	$z_s = 0,4$; ns $z_p = 1,7$; ns	$z_s = 0,6$; ns $z_p = 1,6$; ns	$z_s = 0,2$; ns $z_p = 2,0$; ns	$z_s = 6,6$; $p < 0,05$ $z_p = 8,3$; ns FA>F)
Macho adulto		$z_s = 0,1$; ns $z_p = 0,1$; ns	$z_s = 0,1$; ns $z_p = 0,5$; ns	$z_s = 5,6$; $p < 0,05$ $z_p = 6,0$; $p < 0,05$ (MA>F)
Adulto jovem			$z_s = 0,2$; ns $z_p = 0,6$; ns	$z_s = 5,6$; $p < 0,05$ $z_p = 6,1$; $p < 0,05$ (AJ>F)
Jovem				$z_s = 4,8$; $p < 0,05$ $z_p = 4,7$; $p < 0,05$ (J>F)
BD-BP				
Fêmea adulta	$z_s = 3,4$; $p < 0,05$ (FA>MA)	$z_s = 0,5$; ns	$z_s = 0,8$; ns	$z_s = 2,4$; ns
Macho adulto		$z_s = 2,7$; ns	$z_s = 2,7$; ns	$z_s = 0,3$; ns
Adulto jovem			$z_s = 0,2$; ns	$z_s = 1,9$; ns
Jovem				$z_s = 1,8$; ns

do grupo, ocupou a segunda posição hierárquica. No grupo B, a principal fêmea reprodutora (KA) apresentou o maior índice de dominância em quase todos os experimentos, enquanto os machos adultos CA e DA e as fêmeas adultas JU e PL, que também deram à luz filhotes, apresentaram posição hierárquica entre os postos 1 e 4 em quase todos os experimentos (Tabela 22).

O índice de dominância dos membros do grupo A não apresentou correlação com a média individual de ingestão de goma total e com a média individual de ingestão de goma em cada plataforma e sessão, tanto quando adotaram a estratégia de produtor como quando adotaram a estratégia de usurpador (Tabela 23).

Por outro lado, o índice de dominância dos membros do grupo B foi correlacionado positivamente com a média da quantidade de goma ingerida quando adotaram a estratégia de produtor e usurpador apenas sob condições de alta densidade e produtividade (AD-AP). Nas outras condições experimentais, os sucessos de forrageio e as habilidades competitivas individuais não apresentaram correlação (Tabela 23).

Portanto, a maior parte do resultados rejeita a Predição 14.1.1 de que o sucesso de forrageio individual estaria correlacionado positivamente com o índice de dominância e a posição hierárquica.

Posição hierárquica versus estratégias de forrageio

O investimento individual na estratégia de produtor pelos membros do grupo A foi negativamente correlacionado com o índice de dominância em dois experimentos (AD-AP e BD-AP) (Figura 28). Sob as outras condições experimentais não foi encontrada correlação significativa entre o índice de dominância e o investimento individual nas estratégias de forrageio (Figura 28).

O índice de dominância dos indivíduos do grupo B não apresentou correlação com os seus investimentos nas estratégias de forrageio em três (AD-AP, BD-AP, BD-BP) das quatro condições experimentais (Figura 29). Porém, ao contrário do esperado pelo Modelo PU, o índice de dominância apresentou correlação positiva com o investimento na estratégia de produtor sob condições de alta densidade e baixa produtividade (Figura 29).

Portanto, a Predição 15.1.1 de que indivíduos com altas habilidades competitivas apresentariam um maior investimento na estratégia de usurpador foi parcialmente suportada pelo grupo A e rejeitada pelo grupo B.

Grupo A

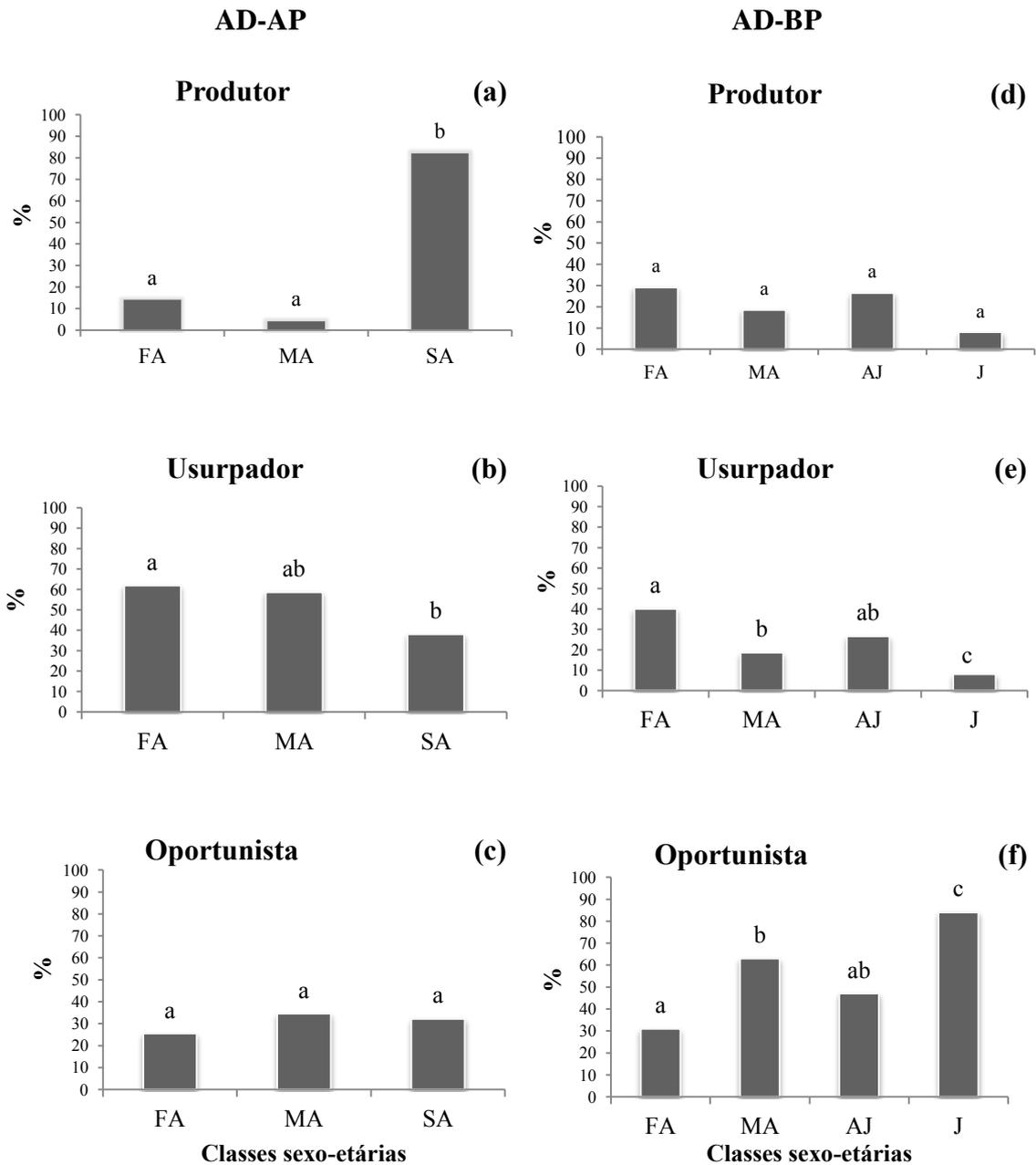


Figura 24. Comparação da porcentagem do investimento nas estratégias de forrageio pelas classes sexo-etárias do grupo A nas condições de alta (a, b, c) e baixa (d, e, f) produtividade com alta densidade de recursos. As letras indicam semelhança entre as classes sexo-etárias.

Grupo A

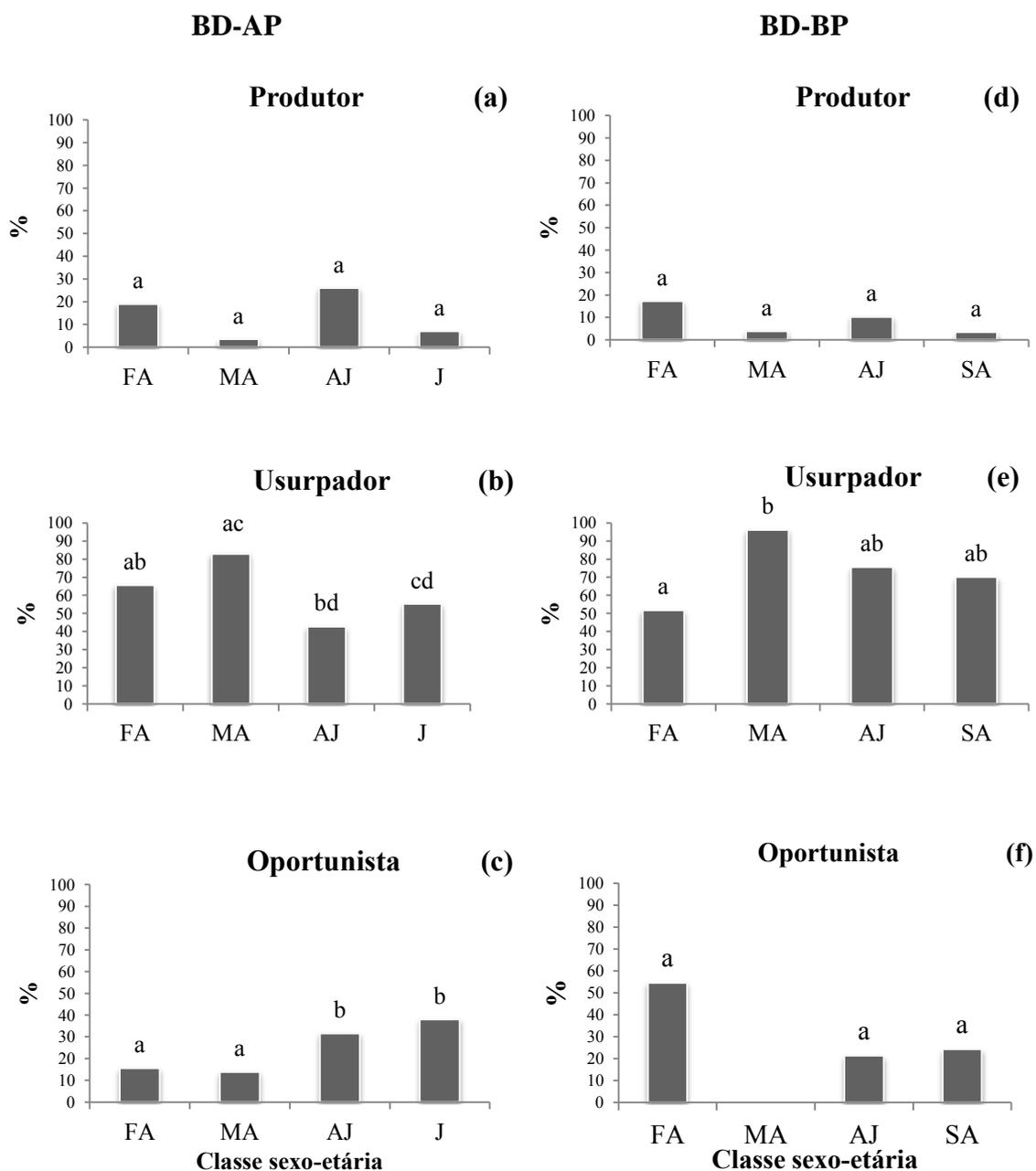


Figura 25. Comparação da porcentagem do investimento nas estratégias de forrageio pelas classes sexo-etárias do grupo A nas condições de alta (a, b, c) e baixa (d, e, f) produtividade com baixa densidade de recursos. As letras indicam semelhança entre as classes sexo-etárias.

Tabela 19. Resultados do teste qui-quadrado de partição do grupo A nas quatro condições experimentais (AD-AP; AD-BP; BD-AP; BD-BP).

Condição exp./ Classe sexo-etária	PRODUTOR			USURPADOR			OPORTUNISTA		
	χ^2	GL	(p)	χ^2	GL	(p)	χ^2	GL	(p)
AD-AP									
FA, MA	0,4	1	0,54	0,1	1	0,78	0,7	1	0,39
FA, MA, AJ	10,9	1	<0,05	10,8	1	<0,05(a)	0,3	1	0,58
Geral	11,4	2	<0,05	10,9	2	<0,05	1,0	2	0,60
AD-BP									
FA, MA	1,1	1	0,29	4,3	1	<0,05	7,4	1	<0,05
FA, MA, AJ	0,1	1	0,89	0,9	1	0,35	0,5	1	0,48
FA, MA, AJ, F	3,9	1	0,05	5,2	1	<0,05(b)	13,7	1	<0,05(c)
Geral	5,1	3	0,17	10,3	3	<0,05	21,7	3	<0,05
BD-AP									
FA, MA	3,4	1	0,07	2,4	1	0,12	0,1	1	0,86
FA, MA, AJ	3,6	1	0,06	11,4	1	<0,05(d)	4,9	1	<0,05
FA, MA, AJ, J	2,3	1	0,13	0,3	1	0,61	3,7	1	0,06
Geral	9,3	3	<0,05	14,0	3	<0,05	8,7	3	<0,05
BD-BP									
FA, MA	3,5	1	0,06	16,7	1	<0,05	10,7	1	<0,05
FA, MA, AJ	0,3	1	0,60	1,5	1	0,23	1,0	1	0,32
FA, MA, AJ, SA	1,9	1	0,16	0,1	1	0,93	0,9	1	0,33
Geral	5,7	3	0,13	18,1	3	<0,05	12,6	3	<0,05

Testes qui-quadrado de contingência para identificar as diferenças entre os pares: (a) FAxAJ: $\chi^2=9,0$, **p<0,01**; MAxAJ: $\chi^2=4,2$, p=0,07; (b) MAxAJ: $\chi^2=0,7$, p=0,4; FAxAJ: $\chi^2= 2,7$, p=0,14; (c) AJxF: $\chi^2= 10,7$, p<0,01; MAxF: $\chi^2=2,9$, p=0,08; FAxF: $\chi^2=19,42$, p<0,01; (d) FAxAJ: $\chi^2=6,0$, p<0,05.

Grupo B

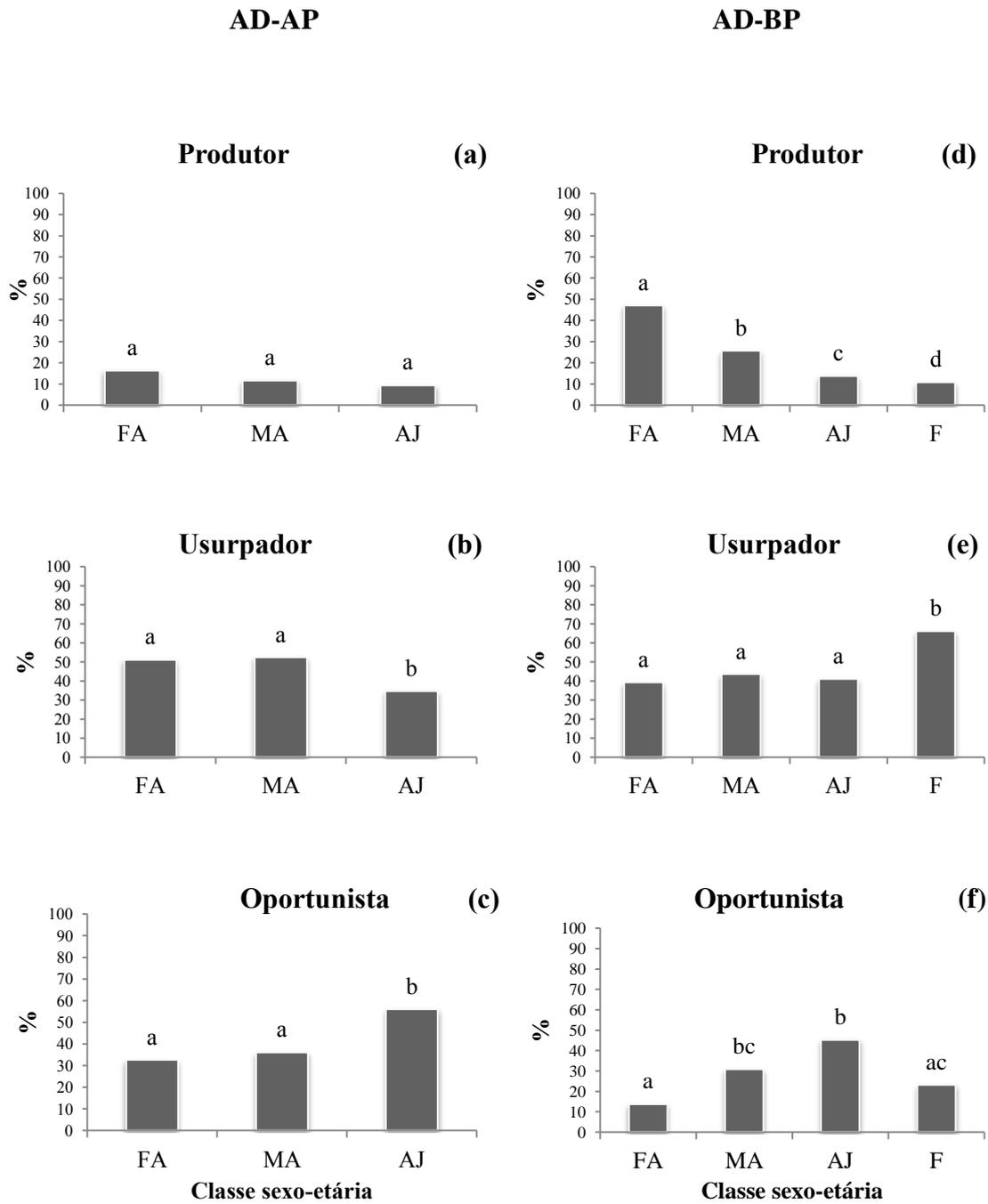


Figura 26. Comparação da porcentagem do investimento nas estratégias de forrageio pelas classes sexo-etárias do grupo B nas condições de alta (a, b, c) e baixa (d, e, f) produtividade com alta densidade de recursos. As letras indicam semelhança entre as classes sexo-etárias.

GRUPO B

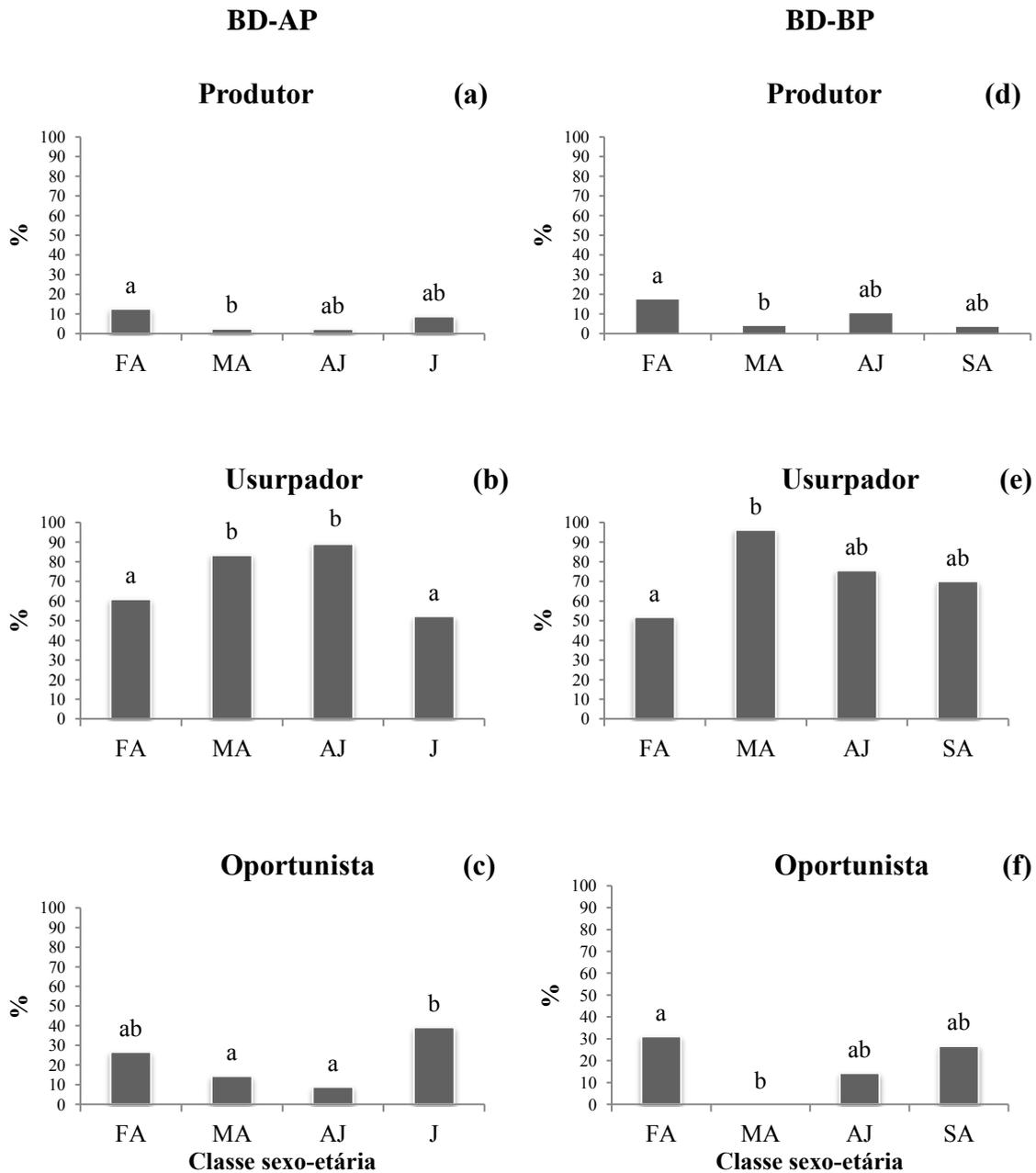


Figura 27. Comparação da porcentagem do investimento nas estratégias de forrageio pelas classes sexo-etárias do grupo B nas condições de alta (a, b, c) e baixa (d, e, f) produtividade com baixa densidade de recursos. As letras indicam semelhança entre as classes sexo-etárias.

Tabela 20. Resultados do teste qui-quadrado de partição do grupo B nas quatro condições experimentais (AD-AP; AD-BP; BD-AP; BD-BP).

Condição exp./ Classe sexo-etária	PRODUTOR			USURPADOR			OPORTUNISTA		
	χ^2	GL	(p)	χ^2	GL	(p)	χ^2	GL	(p)
AD-AP									
FA, MA	1,0	1	0,32	0,1	1	0,86	0,3	1	0,61
FA, MA, AJ	1,3	1	0,25	6,4	1	<0,05	11,4	1	<0,05
Geral	2,3	2	0,32	6,5	2	<0,05	11,7	2	<0,05
AD-BP									
FA, MA	10,2	1	<0,05	0,3	1	0,56	6,5	1	<0,05
FA, MA, AJ	15,2	1	<0,05	0,0	1	1,00	15,2	1	<0,05(a)
FA, MA, AJ, F	9,4	1	<0,05(b)	11,5	1	<0,05	0,5	1	0,46(b)
Geral	34,83	3	<0,05	11,9	3	<0,05	22,2	3	<0,05
DB-AP									
FA, MA	4,0	1	<0,05	6,4	1	<0,05	2,3	1	0,13
FA, MA, AJ	1,9	1	0,16	5,8	1	<0,05(c)	3,2	1	0,08
FA, MA, AJ, J	0,1	1	0,71	5,4	1	<0,05(d)	5,5	1	<0,05(e)
Geral	6,1	3	0,11	17,6	3	<0,05	11,0	3	<0,05
DB-BP									
FA, MA	3,5	1	<0,05	16,7	1	<0,05	10,7	1	<0,05
FA, MA, AJ	0,3	1	0,60	1,5	1	0,23	1,0	1	0,32
FA, MA, AJ, SA	2,0	1	0,16	0,1	1	0,93	0,9	1	0,33
Geral	5,7	3	0,13	18,1	3	<0,05	12,6	3	<0,05

Testes do qui-quadrado de contingência para identificar as diferenças entre os pares: (a) MAxAJ: $\chi^2=3,3$, $P=0,06$; FAxAJ: $\chi^2=21,46$, **$p<0,01$** ; (b) MAxF: $\chi^2=0,9$, $p=0,3$; FAxF: $\chi^2=2,3$, $p=0,2$; AJxF: $\chi^2=6,68$, $p<0,01$; (c) MAxAJ: $\chi^2=0,56$, $p=0,66$; (d) MAxJ: $\chi^2=7,2$, **$p<0,05$** ; AJxJ: $\chi^2=11,4$, **$p<0,01$** ; FAxJ: $\chi^2=0,5$, $p=0,6$; (e) FA vs. J: $\chi^2=1,3$, $p=0,4$; MA vs. J: $\chi^2=5,2$, **$p<0,05$** ; AJ vs. J: $\chi^2=9,0$, **$p<0,01$** .

Tabela 21. Índice de dominância (MDS), índice de dominância normalizado (MDSN) e posição hierárquica dos membros do grupo A nas quatro condições experimentais (AD-AP; AD-BP; BD-AP; BD-BP).

Ind.	Classe sexo- etária						
		MDS	MDSN	Posição	MDS	MDSN	Posição
		<u>AD-AP (h' = 0,41; p= 0,4)</u>			<u>AD-BP (h' = 0,45; p= 0,24)</u>		
GU	FA	10,1	2,8	3	8,1	2,7	2
QU	FA	10,8	3,0	2	1,3	2,1	4
IV	MA	10,9	3,1	1	9,9	3,4	1
AV	AJ	-1,2	1,5	5	1,2	1,8	5
BR	AJ	-8,2	0,5	8	-3,2	1,4	7
HE	AJ	-1,2	1,4	6	-9,6	-0,2	9
WR	AJ	-8,3	0,4	9	-3,2	1,0	6
YA	AJ	-10,5	0,1	10	4,7	2,8	3
F1	FF	2,7	1,7	4	-9,2	0,2	8
F2	FF	-5,2	0,9	7	-	-	-
		<u>BD-AP (h' = 0,46; p= 0,38)</u>			<u>BD-BP (h' = 0,46; p= 0,38)</u>		
GU	FA	0,7	0,7	5	5,5	2,5	2
QU	FA	1,4	1,0	2	7,4	2,7	1
IV	MA	3,2	1,2	1	-1,8	0,8	5
AV	AJ	0,6	0,8	3	-	-	-
BR	AJ	-3,2	-0,2	7	0,6	1,5	3
HE	AJ	0,3	0,8	4	-0,3	1,3	4
WR	AJ	-	-	-	-	-	-
YA	AJ	-	-	-	-	-	-
F1	FF	-2,9	-0,1	6	-6,8	0,4	6
F2	FF	-	-	-	-	-	-

O valor de “p” refere-se ao resultado do teste de permutação da linearidade de hierarquia de dominância (h’).

Tabela 22. Índice de dominância (MDS), índice de dominância normalizado (MDSN) e posição hierárquica dos membros do grupo B nas quatro condições experimentais (AD-AP; AD-BP; BD-AP; BD-BP).

Ind.	Classe sexo- etária	AD-AP (h'=0,56; p<0,05)			AD-BP (h'=0,37; p<0,05)		
		MDS	MDSN	Posição	MDS	MDSN	Posição
JU	FA	20,3	3,9	2	2,2	2,2	5
KA	FA	15,2	3,5	3	28,1	4,0	1
PL	FA	4,6	2,6	5	20,2	3,5	3
VE	FA	2,9	2,4	7	1,0	2,1	6
CA	MA	9,1	3,0	4	11,8	2,9	4
DA	MA	26,3	4,4	1	23,8	3,7	2
SE	MA	4,4	2,6	6	-	-	-
JN	SA/AJ	-21,5	0,4	11	-11,8	1,2	12
ME	SA/AJ	-14,0	1,0	9	-9,4	1,3	10
F1	F/J	-24,2	0,2	12	-20,6	0,5	14
F2	F/J	-20,9	0,5	10	-10,8	1,2	11
F3	F/J	-2,2	2,0	8	-9,2	1,4	9
F4	F/J	-	-	-	-8,4	1,4	8
F5	FF	-	-	-	-12,5	1,1	13
F6	FF	-	-	-	-5,5	1,6	7
		BD-AP (h'=0,71; p<0,01)			BD-BP (h'=0,74; p<0,01)		
JU	FA	-	-	-	-	-	-
KA	FA	22,8	4,2	1	39,0	6,5	1
PL	FA	15,3	3,5	3	9,4	4,0	4
VE	FA	4,4	2,5	5	0,5	3,3	6
CA	MA	13,9	3,3	4	31,6	5,9	2
DA	MA	22,3	4,1	2	28,8	5,7	3
SE	MA	-	-	-	-	-	-
JN	SA/AJ	-11,8	1,0	7	-17,8	1,8	10
ME	SA/AJ	-1,2	2,0	6	0,5	3,3	5
F1	F/J	-19,6	0,3	10	-16,5	1,9	9
F2	F/J	-	-	-	-6,4	2,7	7
F3	F/J	-	-	-	-	-	-
F4	F/J	-12,5	0,9	9	-13,0	2,2	8
F5	FF	-21,3	0,1	11	-27,0	1,0	11
F6	FF	-12,2	1,0	8	-29,1	0,8	12

O valor de “p” refere-se ao resultado do teste de permutação da linearidade de hierarquia de dominância (h’).

Tabela 23. Resultado dos testes de correlação do índice de dominância normalizado (MDSN) vs. média do sucesso de forrageio quando os membros dos grupos A e B adotavam a estratégia de produtor e usurpador e média do sucesso total obtido em cada sessão amostral e em cada plataforma nas quatro condições experimentais (AD-AP; AD-BP; BD-AP; BD-BP).

	P	U	Sessão	Plat.	P	U	Sessão	Plat.
	AD-AP				AD-BP			
Grupo A								
N	8	8	8	8	9	9	9	9
r	0,2	0,7	0,6	0,4	0,2	-0,1	-0,2	0,01
IC 95%	-0,6 a 0,8	-0,1 a 0,9	-0,2 a 0,9	-0,4 a 0,9	-0,5 a 0,8	-0,7 a 0,6	-0,8 a 0,5	-0,7 a 0,7
IC 99%	-0,7 a 0,9	-0,4 a 1,0	-0,5 a 0,9	-0,6 a 0,9	-0,7 a 0,9	-0,8 a 0,8	-0,9 a 0,7	-0,8 a 0,8
t	0,6	2,1	1,8	1,1	0,5	-0,1	-0,5	0,03
p	0,6	0,1	0,1	0,3	0,6	0,9	0,6	1,0
Grupo B								
N	9	9	9	9	8	8	8	8
r	0,9	0,8	0,4	0,9	0,4	0,6	0,5	0,7
IC 95%	0,7 a 0,9	0,2 a 0,9	-0,3 a 0,9	0,5 a 0,9	-0,4 a 0,9	-0,1 a 0,9	-0,4 a 0,9	-0,1 a 0,9
IC 99%	0,6 a 0,9	-0,1 a 0,9	-0,5 a 0,9	0,3 a 1,0	-0,6 a 0,9	-0,4 a 0,9	-0,6 a 0,9	-0,3 a 0,9
t	6,8	3,0	1,3	5,1	1,0	2,1	1,2	2,3
p	<0,05	<0,05	0,3	<0,01	0,3	0,1	0,3	0,1
	BD-AP				BD-BP			
Grupo A								
N	7	7	7	7	6	6	6	6
r	-0,1	0,2	0,2	0,1	-0,5	0,8	0,8	0,7
IC 95%	-0,8 a 0,7	-0,7 a 0,8	-0,7 a 0,8	-0,3 a 0,8	-0,9 a 0,5	-0,1 a 0,9	-0,2 a 0,9	-0,3 a 0,9
IC 99%	-0,9 a 0,8	-0,8 a 0,9	-0,8 a 0,9	-0,8 a 0,9	-0,9 a 0,7	-0,4 a 0,9	-0,5 a 0,9	-0,6 a 1,0
t	-0,2	0,4	0,4	0,1	-1,2	2,6	2,3	1,9
p	0,9	0,7	0,7	0,9	0,3	0,1	0,1	0,1
Grupo B								
N	8	8	8	8	11	11	11	11
r	0,2	0,5	0,3	0,5	-0,2	0,3	-0,1	0,1
IC 95%	-0,6 a 0,8	-0,3 a 0,9	-0,5 a 0,8	-0,3 a 0,9	-0,7 a 0,4	-0,3 a 0,8	-0,7 a 0,5	-0,5 a 0,7
IC 99%	-0,7 a 0,9	-0,6 a 0,9	-0,7 a 0,9	-0,5 a 0,9	-0,8 a 0,6	-0,5 a 0,9	-0,8 a 0,7	-0,7 a 0,8
t	0,6	1,4	0,9	1,4	-0,8	1,1	-0,3	0,3
p	0,6	0,2	0,4	0,2	0,5	0,3	0,7	0,7

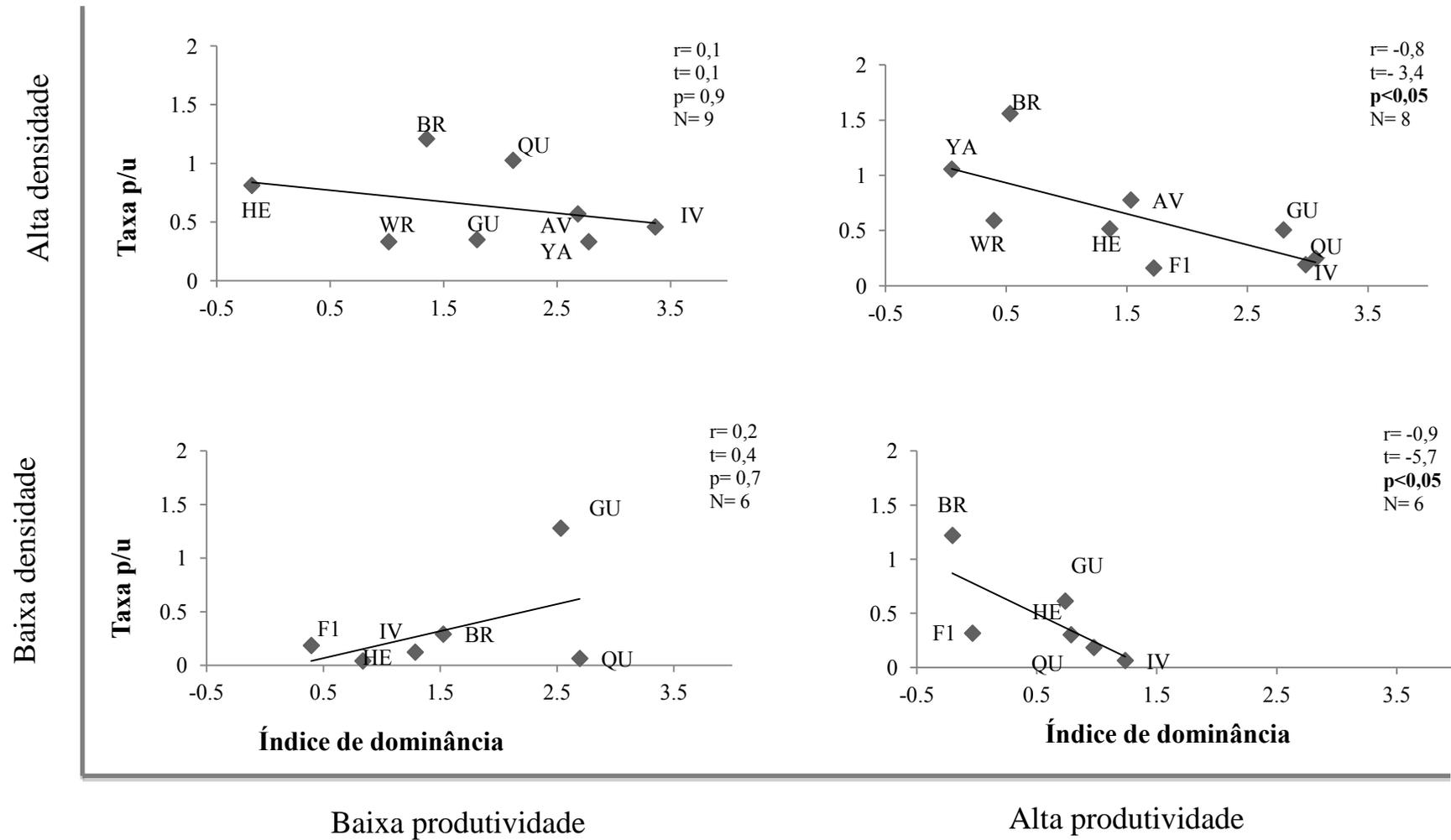


Figura 28. Correlação da taxa “p/u” individual dos membros do grupo A e o índice de dominância normalizado (MDSN) nas quatro condições experimentais (AD-AP; AD-BP; BD-AP; BD-BP).

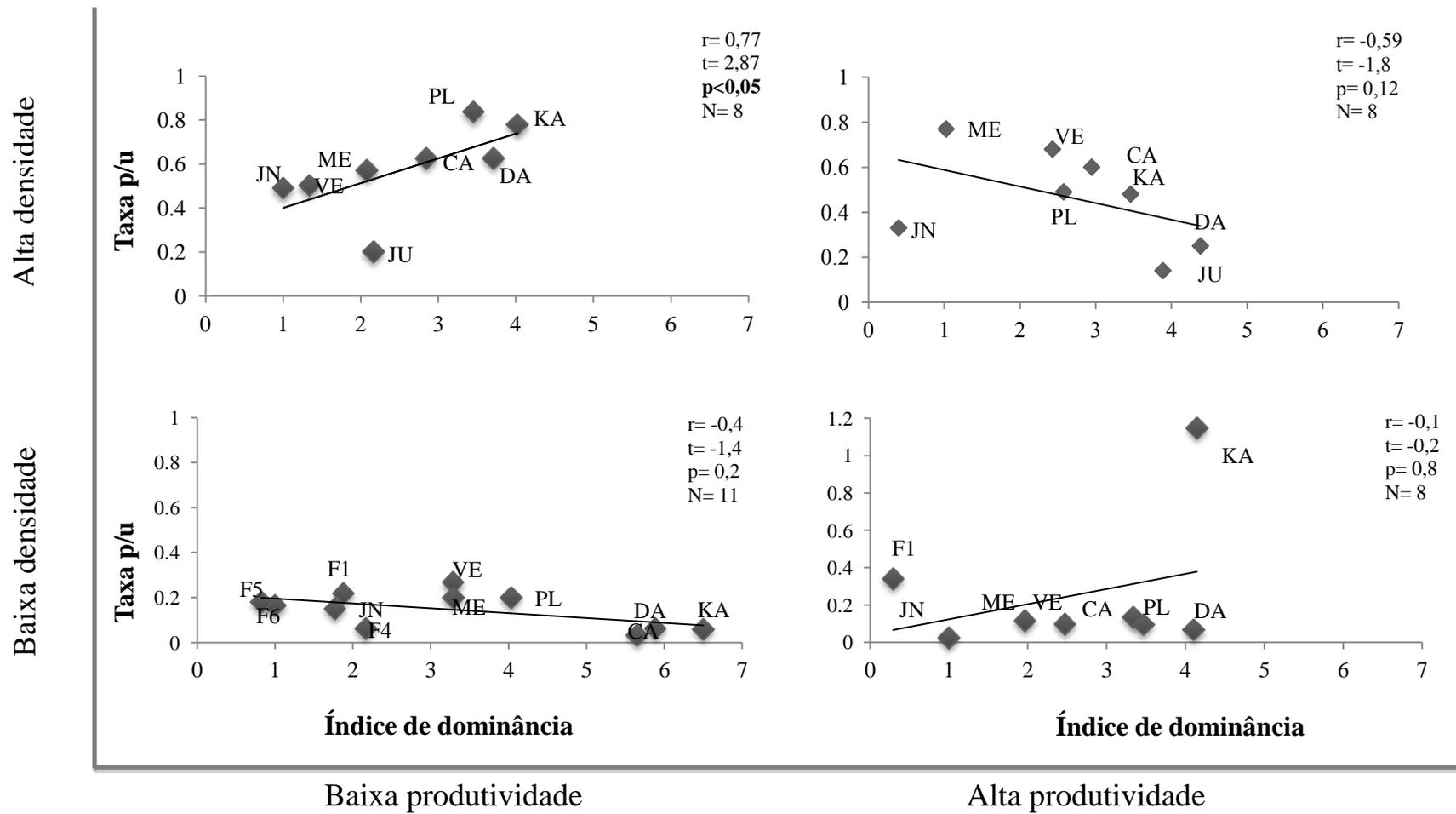


Figura 29. Correlação da taxa “p/u” individual dos membros do grupo B e o índice de dominância normalizado (MDSN) nas quatro condições experimentais (AD-AP; AD-BP; BD-AP; BD-BP).

DISCUSSÃO

A evolução do forrageio social em diversas espécies animais foi modulada pelo *trade-off* entre seus custos e benefícios (Giraldeau & Caraco, 2000). O forrageio próximo a coespecíficos impõe o custo do aumento da competição pelos recursos, mas pode ser vantajoso por uma série de fatores, como a redução do risco de predação, o aumento da taxa de encontro de manchas alimentares e o uso de informações públicas acerca da quantidade e qualidade dos recursos alimentares (Giraldeau & Caraco, 2000). Numa perspectiva simplista, como no Modelo de Divisão de Informações, quando um membro de um grupo encontra uma mancha alimentar, os coespecíficos tendem a se unir para forragear juntos simplesmente pelo aumento do estímulo para o local de alimentação (*stimulus enhancement*) (Ruxton et al., 1995). No entanto, se os animais forem capazes de processar informações sociais e ecológicas e integrá-las para adotar diferentes estratégias de forrageio dentro de um grupo social, eles podem reduzir a competição intragrupo e ainda obter vantagens extras pela vida em conjunto (Byrne & Bates, 2010; Zuberbüler & Byrne, 2006). Modelos baseados na Teoria dos Jogos, como o Produtor-Usurpador, oferecem ferramentas para testar se os animais podem processar tais informações via avaliação da plasticidade comportamental sob um enfoque econômico (Giraldeau & Caraco, 2000). Especificamente, o Modelo Produtor-Usurpador (PU) visa analisar se os indivíduos alteram a adoção das estratégias de forrageio de maneira a maximizar seu sucesso de forrageio dentro de um grupo social (Beauchamp & Giraldeau, 1996; Giraldeau & Caraco, 2000).

Neste trabalho, os micos-estrela (*Callithrix penicillata*) não adotaram a estratégia de produtor de uma forma aleatória, como predito pelo Modelo de Divisão de Informações, já que o investimento em produzir o alimento variou entre os membros dos grupos em todos os experimentos. Além disso, os indivíduos foram capazes, de um modo geral, de flexibilizar o

investimento nas estratégias de produtor e usurpador em resposta às variações na produtividade e densidade de recursos alimentares. A proporção de produtores e usurpadores nos grupos foi parcialmente suportada pelas predições do Modelo do Jogo Produtor-Usurpador (Tabela 24). No entanto, outras variáveis, como a classe sexo-etária e a latência da chegada dos usurpadores no recurso alimentar, foram importantes para determinar a proporção de uso das estratégias pelos membros dos grupos de estudo.

Variação da produtividade dos recursos (teste do Modelo de Maximização)

O Modelo PU de Maximização prevê que o sucesso dos indivíduos durante a exploração de recursos de alta produtividade é similar independentemente da estratégia adotada, já que os usurpadores, mesmo não tendo a vantagem do produtor, podem ingerir a mesma quantidade de alimento. Por outro lado, o modelo prevê que os produtores apresentam um maior sucesso de forrageio do que os usurpadores em manchas de baixa produtividade devido à vantagem do produtor (ou vantagem do encontro); isto é, a quantidade de alimento que o produtor ingere antes da chegada dos usurpadores. Em resposta a essa variação do sucesso de forrageio, animais capazes de integrar informações sociais e ecológicas podem ajustar o investimento em cada estratégia para maximizar o seu acesso ao alimento (Giraldeau & Caraco, 2000).

Segundo o Modelo de Maximização o ajuste das estratégias de forrageio é governado apenas pela produtividade da mancha de alimentação e pelo tamanho do grupo. Portanto, a densidade da mancha (número de recursos discretos indivisíveis por mancha) não influenciaria a frequência das estratégias no grupo. O modelo prevê que uma redução da produtividade diminuiria a frequência de usurpadores e aumentaria a de produtores. (Vickery et al., 1991). Vickery et al. (1991) propuserão a inclusão de uma terceira

Tabela 24. Resumo das predições e resultados da pesquisa.

Predições		Resultados
Testes do Modelo PU de Maximização		
1.1	O padrão de forrageio dos micos-estrela não se adequa ao Modelo DI.	Confirmada em ambos os grupos.
2.1	O sucesso de produtores e usurpadores é semelhante sob condições de alta produtividade.	Confirmada em ambos os grupos.
2.2	O sucesso dos produtores é maior do que o dos usurpadores sob condições de baixa produtividade.	Confirmada em ambos os grupos nas condições de alta densidade.
3.1	A vantagem do produtor é maior sob condições de baixa produtividade.	Confirmada em ambos os grupos nas condições de alta densidade e no grupo A nas condições de baixa densidade.
4.1.1	A proporção de usurpadores é maior sob condições de alta produtividade.	Confirmada em ambos os grupos nas condições de alta densidade.
4.1.2	A proporção de produtores é maior sob condições de baixa produtividade.	Confirmada em ambos os grupos nas condições de alta densidade.
4.1.3	A proporção de oportunistas é maior sob condições de alta produtividade.	Rejeitada em ambos os grupos.
4.2	O investimento individual na estratégia de usurpador é maior sob condições de alta produtividade.	Rejeitada em ambos os grupos.
4.2.2	O investimento individual na estratégia de produtor é menor sob condições de alta produtividade.	Confirmada no grupo B nas condições de alta densidade.
4.2.3	O investimento individual na estratégia de oportunista é maior sob condições de alta produtividade.	Rejeitada.

5.1	A latência do usurpador é menor sob condições de baixa produtividade.	Confirmada em ambos os grupos sob condições de alta densidade.
Testes do Modelo PU para Ambientes Estocásticos		
6.1.1	A variância da quantidade de goma ingerida é maior entre os produtores.	Confirmada.
6.1.2	A variância da quantidade de goma ingerida pelos usurpadores é maior sob condições de baixa densidade.	Rejeitada.
7.1.1	O sucesso dos produtores é maior sob condições de baixa densidade.	Confirmada.
7.1.2	O sucesso dos usurpadores é maior sob condições de alta densidade.	Confirmada no grupo B sob condições de alta produtividade.
8.1	A latência de chegada do primeiro usurpador é menor sob condições de baixa densidade.	Confirmada em ambos os grupos sob condições de alta produtividade e no grupo B sob condições de baixa produtividade.
9.1.1	A taxa de ingestão de goma é maior sob condições de baixa densidade.	Rejeitada.
9.1.2	A taxa de ingestão de goma pelos usurpadores é menor sob condições de baixa densidade.	Rejeitada.
9.1.3	A taxa de ingestão de goma pelos produtores é maior sob condições de baixa densidade.	Rejeitada.
10.1.1	A frequência de usurpadores é maior do que o esperado sob condições de alta densidade e menor ou igual ao esperado sob condições de baixa densidade.	Confirmada.
10.1.2	O investimento individual na estratégia de produtor é maior sob condições de baixa densidade.	Parcialmente confirmada no grupo A, com exceção de um indivíduo.

Interações agonísticas

- 11.1 A taxa de interações agonísticas é maior sob condições de baixa produtividade. Confirmada no grupo B.
- 11.2 A taxa de interações agonísticas é maior sob condições de baixa densidade. Confirmada no grupo B.

Classe sexo-etária

- 12.1 Sob condições de alta produtividade, o sucesso de forrageio das classes sexo-etárias, com exceção dos filhotes, é semelhante. Confirmada em ambos grupos em relação ao sucesso total obtido na sessão amostral, mas rejeitada em relação ao sucesso obtido em cada plataforma.
- 12.2.1 Sob condições de baixa produtividade, os adultos apresentam um maior sucesso de forrageio do que os adultos jovens, subadultos e jovens. Rejeitada.
- 12.2.2 Sob condições de baixa produtividade, as fêmeas adultas apresentam um maior sucesso de forrageio do que os machos adultos. Confirmada sob condições de baixa densidade.
- 13.1.1 Os machos adultos adotam mais a estratégia de usurpador do que as fêmeas adultas. Confirmada sob a condição de baixa densidade-baixa produtividade.
- 13.1.2 O investimento nas estratégias de produtor, usurpador e oportunista é semelhante entre as demais classes sexo-etárias. Rejeitada.
- 14.1 O índice de dominância individual é positivamente correlacionado ao sucesso de forrageio. Rejeitada.
- 15.1 O índice de dominância individual é positivamente correlacionado ao uso da estratégia de usurpador. Rejeitada.
-

estratégia no Jogo PU, a estratégia de oportunista. Quando a vantagem do produtor é grande espera-se encontrar uma mistura de estrategistas produtores e oportunistas. Porém, com a redução desta vantagem, espera-se que os indivíduos alterem o uso da estratégia de produtor para usurpador até que, quando a vantagem do produtor é mínima, o grupo seja composto apenas por estrategistas usurpadores e oportunistas (Vickery et al., 1991). Em relação ao tamanho do grupo, o modelo prevê que o número de produtores na mancha é positivamente relacionado à vantagem do produtor e, conseqüentemente, negativamente relacionado ao sucesso dos usurpadores.

Experimentos de campo com macacos-pregos (*Sapajus nigritus*) (Di Bitetti & Janson, 2001) e soins (*Saguinus fuscicollis* e *S. imperator*) (Garber et al., 2009) já haviam sugerido que a vantagem do produtor era maior sob condições de baixa produtividade. No entanto, a vantagem do produtor assim como a quantidade de alimento ingerido por cada membro do grupo nunca havia sido medida de uma forma precisa que pudesse ser analisada estatisticamente, o que impedia a avaliação da relação da vantagem do produtor com o sucesso de forrageio das estratégias de produtor e usurpador. Neste trabalho foi mostrado que conforme sugerido para outros primatas neotropicais (Di Bitetti & Janson, 2001; Garber et al., 2009), a vantagem do produtor é maior sob condições de baixa produtividade. No entanto, esses resultados corroboram o Modelo PU apenas sob condições de alta densidade, indicando que o número de recursos indivisíveis na mancha de alimentação influencia a vantagem do produtor e, conseqüentemente, a escolha da adoção das estratégias de forrageio pelos micos-estrela.

Como previsto pelo Modelo PU de Maximização, o maior sucesso de forrageio dos produtores sob condições de baixa produtividade, quando havia menos alimento do que a média do consumo do grupo, fez com que os indivíduos dos grupos de mico-estrela investissem mais nessa estratégia e menos na estratégia de usurpador. Em babuínos (*Papio*

ursinus) de vida livre, o número de indivíduos usurpadores também foi menor em manchas com baixa produtividade (King et al., 2009). Em *S. fuscicollis*, o número de indivíduos classificados como usurpadores diminuiu e o de oportunistas aumentou em resposta à redução da produtividade em condições de alta densidade (Garber et al., 2009). Este aumento no número de oportunistas ao invés de produtores no trabalho de Garber et al. (2009) está relacionado à metodologia empregada para a análise e classificação dos indivíduos. Garber et al. (2009) classificaram como oportunistas aqueles indivíduos que investiram na estratégia de produtor conforme previsto pelo tamanho do grupo em cada experimento ao invés de identificar a estratégia empregada em cada sessão experimental ou visita a cada plataforma de alimentação; conseqüentemente, o aumento desses estrategistas sob condições de baixa produtividade sugere que a maioria dos membros do grupo aumentou o investimento na procura do alimento, o que está de acordo com o Modelo PU de Maximização.

Sob condições de baixa densidade, a vantagem do produtor e o sucesso das estratégias de forrageio foram diferentes entre as duas condições de produtividade, como previsto pelo Modelo PU, apenas no grupo A. Por outro lado, o sucesso dos produtores e usurpadores do grupo B foi semelhante e a vantagem do produtor foi menor do que o sucesso dos usurpadores sob condições de alta e baixa produtividades. Segundo Giraldeau & Livoreli (1998), os modelos matemáticos da Teoria dos Jogos, incluindo o Modelo PU, são apenas ferramentas que auxiliam a gerar previsões sobre o comportamento dos animais e, por isso, podem não se ajustar exatamente ao padrão real de comportamento dos animais, principalmente quando outros fatores o influenciam. Na presente pesquisa, pode-se adicionar outra variável - latência de chegada do primeiro usurpador - para explicar a ausência de diferenças no grupo B. Sob condições de alta densidade, os usurpadores de ambos os grupos apresentaram uma menor latência de chegada no recurso quando a

produtividade era baixa. Porém, sob condições de baixa densidade, enquanto os usurpadores do grupo A não mudaram a latência em resposta à mudança da produtividade, os usurpadores do grupo B apresentaram uma menor latência na condição de baixa produtividade. Além disso, a latência no grupo B foi 76% menor do que no grupo A sob condições de baixas densidade e produtividade. Este padrão sugere que a falta de diferença no sucesso de forrageio dos produtores e usurpadores do grupo B sob diferentes condições de produtividade (com baixa densidade) ocorreu pela redução da latência de chegada dos usurpadores, a qual diminui a vantagem do produtor e, conseqüentemente, a eficiência da adoção dessa estratégia. Esse resultado salienta a importância de se considerar a Teoria dos Jogos nas análises do comportamento social dos primatas, pois, segundo ela, o comportamento de cada indivíduo depende do que os companheiros decidem fazer (Maynard Smith, 1982). A importância da latência de chegada do primeiro usurpador na plataforma e sua relação inversa com a vantagem do produtor já havia sido mencionada na pesquisa de Di Bitetti & Janson (2001) com macacos-pregos.

Apesar dos sucessos de forrageio dos produtores e usurpadores do grupo A terem sido alterados conforme previsto pelo Modelo PU, a proporção de estrategistas puro produtores, puro usurpadores e oportunistas não variou com a produtividade de recursos sob condições de baixa densidade. A proporção de puro produtores e puro usurpadores também não variou no grupo B, mas a proporção de oportunistas foi maior sob condições de baixa produtividade. De acordo com o modelo de Vickery et al. (1991), a proporção de oportunistas excede a de puro produtores e puro usurpadores quando a vantagem do produtor é intermediária. Como o sucesso dos usurpadores do grupo B foi maior do que a vantagem do produtor em ambas as condições de produtividade, a variação na proporção de oportunistas não pode ser explicada pelo Modelo PU. Além disso, ao contrário do previsto pelo Modelo PU, observou-se em ambos os grupos uma tendência (próxima da significância

estatística) de um maior número de indivíduos usurpadores e um menor número de produtores sob condições de baixa produtividade quando o recurso estava distribuído em apenas dois aparatos de alimentação (baixa densidade). Esse resultado só é possível nestas condições se um único indivíduo estivesse produzindo em ambas as plataformas durante a sessão. Uma possível explicação seria que os usurpadores, ao chegarem na estação sob estas condições, preferiam arriscar ter acesso a uma menor quantidade de alimento do que investir na procura de outra fonte de recurso que poderia ter uma probabilidade maior de ter sido esgotada. Sob condições de baixas densidade e produtividade, o recurso em cada aparato era rapidamente esgotado e os indivíduos que chegassem mais tarde na plataforma poderiam ficar sem alimento. Mas, se os micos-estrela possuem conhecimento da quantidade de recurso e da presença de outros indivíduos na estação, o indivíduo produtor pode abandonar uma plataforma para produzir em outra com a chegada dos usurpadores. Este comportamento resultaria em um maior número de usurpadores sob condições de baixa produtividade de recursos, de acordo com o observado neste trabalho.

Variação da densidade de recursos (testes do Modelo para Ambientes Estocásticos)

O sucesso de forrageio e o investimento nas diferentes estratégias pelos micos-estrela também foram influenciados pela densidade de recursos na mancha alimentar. O Modelo PU para Ambientes Estocásticos, ou Modelo do Risco-Sensitivo, prevê a alteração do equilíbrio evolutivamente estável das estratégias de produtor e usurpador em resposta à variação na densidade de recursos (Giraldeau & Caraco, 2000). Neste modelo a frequência das estratégias de forrageio dentro de um grupo social é influenciada pela necessidade energética individual e pela produtividade e densidade (quantidade de recursos indivisíveis) da mancha alimentar (Giraldeau & Caraco, 2000).

A densidade de recursos é um fator importante neste modelo porque pode influenciar a competição dos indivíduos pelo acesso ao alimento (Giraldeau & Caraco, 2000). Em relação aos requerimentos energéticos, este modelo considera os usurpadores como estrategistas “aversos ao risco de inanição” e os produtores como estrategistas “propensos ao risco de inanição”. Desta maneira, os indivíduos com baixas necessidades energéticas que forrageiam de maneira a minimizar a variância da quantidade de alimento ingerido investiriam mais na estratégia de usurpador, enquanto os indivíduos com altas necessidades energéticas que forrageiam de maneira a conseguir uma grande quantidade de recursos, mesmo se arriscando a não obtê-los, investiriam mais na estratégia de produtor (Caraco & Giraldeau, 1990; Giraldeau & Caraco, 2000).

Na maioria das situações de forrageio social, inclusive para primatas, esse cenário é pouco realista, visto que dificilmente o indivíduo chegará na situação de propensão ao risco de inanição como previsto pela Teoria do Forrageio Ótimo (Giraldeau & Livoreil, 1998). Contudo, animais que forrageiam em grupos podem ser sensíveis à variância da quantidade de alimento ingerida (Giraldeau & Livoreil, 1998) e, geralmente, tendem a reduzi-la. Em consonância com a predição do Modelo para Ambientes Estocásticos, os micos-estrela apresentaram uma menor variância na quantidade de alimento ingerida quando usaram a estratégia de usurpador. Experimentos em laboratório com aves também encontraram essa diferença na variabilidade entre as estratégias (Koops & Giraldeau, 1996; Lendvai et al., 2004; Wu & Giraldeau, 2004). No entanto, ao contrário do previsto pelo modelo (Giraldeau & Caraco, 2000), a variabilidade da quantidade de alimento ingerida pelos micos-estrela usurpadores não diferiu entre as condições de densidade. Esse resultado sugere que o investimento nas estratégias de produtor e usurpador entre diferentes condições de densidade de recursos não é governado pela variação na quantidade de alimento ingerida. No entanto, estas diferenças na variação do acesso ao alimento das estratégias de produtor e

usurpador podem ser importantes para determinar a decisão de forrageio de acordo com o requerimento energético individual. Sabe-se que as fêmeas de primatas, assim como as fêmeas de outros mamíferos, possuem um elevado requerimento energético para reprodução, principalmente durante a fase de lactação (Altmann, 1980; Lee, 1996; Wrangham, 1980). Durante esta fase de amamentação dos filhotes, as fêmeas podem adotar diversas estratégias comportamentais para suprir o elevado requerimento energético, como o aumento no tempo de alimentação (Altmann, 1980; Wrangham, 1980) e o estabelecimento de laços sociais com outras fêmeas ou indivíduos dominantes, o que facilita o acesso e proteção de recursos alimentares (chimpanzés, *Pan troglodytes*: Otali & Gilchris, 2006; babuínos, *Papio cynocephalus*: Altmann, 1980; Silk et al., 2003). Desta maneira, as fêmeas em período reprodutivo podem investir mais na estratégia de produtor durante o forrageio social. O pequeno número de fêmeas de micos-estrela observado nesse trabalho não permite testar essa hipótese, mas o padrão observado sugere que as fêmeas KA e VE lactantes apresentaram um maior investimento na estratégia de produtor sob condições de baixa densidade de recursos. Diferente de outros primatas neotropicais, os representantes do gênero *Callithrix* possuem duas estações reprodutivas anuais. Consequentemente, é possível esperar que as fêmeas desses primatas apresentem adaptações comportamentais para lidar com o alto requerimento energético para a reprodução em épocas de escassez de alimento. O fato do aumento no investimento na estratégia de produtor pelas fêmeas de micos-estrela ter ocorrido apenas na estação seca, sugere que a flexibilidade no uso das estratégias de forrageio desempenhe um importante papel na suprimimento de suas necessidades energéticas. Estudos futuros envolvendo um maior número de fêmeas em conjunto com a análise de outros fatores ambientais, tais como a estação do ano e a oferta de alimento, poderão ajudar a esclarecer essa hipótese.

Além da variabilidade na taxa de ingestão de alimento, uma consequência importante da redução da densidade de recursos é o aumento da competição pelos recursos indivisíveis, já que o agrupamento de indivíduos em cada recurso é maior (Giraldeau & Caraco, 2000). Essa previsão do Modelo PU pode ser confirmada pelo aumento no tempo que os micostrela investiram parados na plataforma e tentando obter acesso ao alimento sob condições de baixa densidade.

Como a quantidade de alimento entre as duas condições de densidade era a mesma sob um dado regime de produtividade, o sucesso de forrageio individual na sessão poderia ser o mesmo em ambas as condições. No entanto, era esperado que a taxa de consumo de alimento (total de alimento obtido/tempo de permanência na plataforma) pelos usurpadores na condição de baixa densidade seria menor do que a taxa dos produtores devido ao maior número de indivíduos que teriam que se alimentar em cada aparato nesta condição. Porém, foi observado o contrário do previsto, sugerindo que os usurpadores monopolizavam o alimento quando o acessavam, apesar de esperarem por mais tempo para se alimentar. Esta monopolização do recurso pelos usurpadores sob condições de baixa densidade também pode ajudar a explicar a semelhança na variação da quantidade de alimento consumido por estes estrategistas nas condições de baixa e alta densidades de recursos mencionada anteriormente.

Ao contrário do esperado pelo Modelo para Ambientes Estocásticos (Koops & Giraldeau, 1996), o sucesso de forrageio dos produtores foi maior sob condições de alta densidade de recursos. Esses resultados se ajustam ao Modelo de Maximização que considera a produtividade e a quantidade de um determinado recurso a ser dividida entre os usurpadores. Este modelo foi testado em um experimento com aves no qual os indivíduos foram observados sob diferentes condições de densidade de manchas com a mesma quantidade de alimento (200 sementes distribuídas em 10, 20 e 40 manchas). Como a

quantidade de alimento a ser dividida pelos usurpadores em cada mancha indivisível era menor sob condições de alta densidade, tanto a vantagem do produtor quanto a proporção de aves produtoras foram maiores sob estas condições (Giraldeau et al., 1990). A vantagem do produtor em ambos os grupos de micos-estrela foi semelhante nas duas condições de densidade, assim como observado nesse experimento com aves, mas diferente do previsto pelo modelo PU o sucesso dos micos-estrela produtores foi maior sob condições de alta densidade.

No entanto, apesar do sucesso das diferentes estratégias ter se ajustado ao Modelo de Maximização, o investimento nas estratégias de produtor e usurpador em ambos os grupos de estudo suporta a predição do Modelo PU para Ambientes Estocásticos de que os usurpadores são mais frequentes sob condições de alta densidade. Essa predição havia sido testada e confirmada em um experimento com aves (Koops & Giraldeau, 1996). De acordo com este último modelo, os usurpadores teriam uma maior vantagem sob condições de alta densidade em decorrência do maior número de recursos produzidos nessas condições. Como o desenho experimental da presente pesquisa envolveu um menor número de aparatos do que o número de indivíduos nos grupos, as comparações entre diferentes densidades foram realizadas pela estimativa do número produtores e usurpadores pela taxa “p/u” (Giraldeau et al., 1994). Se o número de produtores e usurpadores fosse fixo, essa taxa seria maior se os oportunistas produzissem mais do que usurpassem. Desta maneira, o número de indivíduos nos grupos de micos-estrela que usurparam plataformas foi maior sob condições de alta produtividade. Como a variação da quantidade de alimento ingerida pelos usurpadores foi semelhante sob as duas condições de densidade, esse resultado não pode ser explicado pelo Modelo para Ambientes Estocásticos. No entanto, pode ser explicado pelo maior número de possibilidades de usurpação nas condições onde existia um maior número de aparatos. King et al. (2009) mostraram que o uso da estratégia de usurpador por babuínos foi mais frequente

quando os indivíduos forrageavam em áreas mais extensas do que em áreas mais restritas. O número de recursos em áreas mais extensas era maior (alta densidade). No entanto, King et al. (2009) relacionaram esse fato apenas ao aumento do risco de predação em áreas mais extensas. É improvável que o risco de predação tenha sido diferente nas condições de alta e baixa densidade nesta pesquisa porque os recursos estavam distribuídos na mesma mancha.

O investimento individual dos membros de cada grupo na estratégia de produtor não variou conforme previsto pelo Modelo para Ambientes Estocásticos. Ao contrário do observado neste estudo, todos os indivíduos exibiram uma tendência para um aumento no investimento de produção sob condições de baixa densidade em um experimento com aves (Koops & Giraldeau, 1996). A exclusão de um indivíduo do grupo A que apresentou grande investimento na estratégia de usurpador da análise, mostra que os demais micos-estrela aumentaram o investimento na estratégia de produtor em resposta à redução da densidade de recursos. No entanto, diferente do observado em aves, em cujo experimento todos os indivíduos investiam mais ou menos em determinada estratégia dependendo da condição de disponibilidade alimentar, o investimento dos micos-estrela parece ser determinado pela escolha da estratégia de alguns membros do grupo. Apesar desse padrão não se aplicar ao previsto pelo Modelo PU (Koops & Giraldeau, 1996), ele pode ser explicado pela Teoria dos Jogos (Maynard Smith, 1979). Por exemplo, a fêmea reprodutora KA do B apresentou um elevado investimento na estratégia de produtor quando havia apenas dois aparatos com goma. Consequentemente, os outros membros do grupo foram “obrigados” a adotar mais a estratégia de usurpador. Da mesma maneira, o aumento na estratégia de produtor pelos membros do grupo A só foi detectado quando o principal usurpador (IV) foi retirado da análise. Desta maneira, à semelhança de um jogo, a estratégia escolhida por cada membro do grupo depende da estratégia escolhida pelos coespecíficos.

Interações agonísticas

A taxa de interações agonísticas entre os indivíduos do grupo A foi semelhante ao longo dos experimentos, mas foi maior sob condições de baixas produtividade e densidade no grupo B. Esse padrão sugere que a escassez de alimento (baixa produtividade) e o maior número de indivíduos por aparato (baixa densidade) provocou um aumento na competição por interferência nesse grupo. Padrão semelhante foi observado em grupos de *Saguinus fuscicollis* e *S. imperator* de vida livre, nos quais a taxa de agressão foi mais alta nos experimentos que tinham menos plataformas com recompensa alimentar (menor densidade) e menor naqueles que simulavam uma alta produtividade (Garber et al., 2009).

Apesar de os callitriquídeos apresentarem uma baixa taxa de interações agonísticas intragrupo, principalmente devido ao seu comportamento de cooperação no cuidado dos infantes e ao alto grau de parentesco dos membros do grupo (Digby, 2007; Ferrari & Digby, 1996; Nievergelt et al., 2010; Stevenson & Rylands, 1988; Yamamoto et al., 2009), observou-se que eles podem alternar entre a competição por exploração e por interferência da mesma maneira que primatas com outros sistemas sociais, como os macacos-pregos sul-americanos e os colobos africanos. A competição por interferência em macacos-pregos (*Sapajus nigritus*) e colobos (*Colobus vellerosus*) é mais frequente em épocas de escassez de alimento e durante a exploração de recursos monopolizáveis (Ferreira et al., 2008; Saj & Sicotte, 2007). Segundo Maynard Smith (1979), a capacidade dos animais em adquirir informações acerca do recurso alimentar pode permitir a utilização da competição por interferência apenas quando esta apresentar uma relação custo/benefício positiva. Assim, pode-se inferir que os micos-estrela são capazes de utilizar informações acerca do recurso alimentar para regular o uso de interações agonísticas. Desta forma, o comportamento observado nas estações experimentais corrobora o modelo matemático de Dubois et al.

(2002), o qual prevê que uma maior frequência de interações agonísticas sob condições de baixa densidade ou baixa produtividade.

As diferenças encontradas entre os grupos de estudo também revelam que outros fatores, além da disponibilidade e distribuição de recursos alimentares, podem governar a taxa de interações agonísticas intragrupo. Tais diferenças poderiam estar relacionadas ao tamanho e à composição dos grupos. O menor número de indivíduos no grupo A reduz a probabilidade dos potenciais competidores se encontrarem na mesma plataforma e, assim, engajarem em competição por interferência. Isto pode ser particularmente relevante em relação ao número de adultos, pois eles foram os principais autores de interações agonísticas, enquanto os jovens e adultos jovens foram os principais receptores. Contudo, não é possível rejeitar a hipótese de que os jovens do grupo A evitavam os adultos, o que também resultaria em uma redução na taxa de interações agonísticas. Essa hipótese pode ser testada em estudos futuros que considerem o tempo em proximidade para medir as taxas de interações no grupo e os indivíduos que tomavam a iniciativa de se aproximar ou se afastar de um coespecífico.

Diferenças entre as classes sexo-etárias e posição hierárquica

A predição de que os adultos teriam um maior sucesso de forrageio do que as demais classes sexo-etárias foi parcialmente suportada para os grupos de mico-estrela. Na maioria das condições experimentais os adultos jovens, subadultos e jovens tiveram um sucesso de forrageio semelhante aos adultos em cada sessão, embora o seu sucesso tenha sido menor em cada plataforma. Esse resultado está provavelmente relacionado às suas interações com os adultos. Como discutido anteriormente, os indivíduos imaturos receberam a maior parte das interações agonísticas, o que sugere que o seu acesso às plataformas era limitado pelos

adultos ou que eles evitavam permanecer na mesma plataforma com os adultos. Desta maneira, uma hipótese seria que os jovens trocavam de plataforma com mais frequência do que os adultos e, por isso, obtiveram um menor sucesso em cada plataforma. Essa hipótese pode ser testada em trabalhos futuros analisando o número de plataformas utilizadas pelos jovens e uma análise social do tempo de interação de jovens e adultos nas plataformas.

A relação entre o sucesso de forrageio e as estratégias adotadas por machos e fêmeas adultos de mico-estrela poderia ser explicada pela diferença comportamental entre os sexos nos callitriquídeos (Bicca-Marques, 2003). Segundo a hipótese de Bicca-Marques (2003), a redução no tempo de forrageio pelos machos adultos pode ser uma consequência do maior investimento no cuidado dos infantes e vigilância contra predadores. Além disso, fêmeas adultas de callitriquídeos mantidas em casais monogâmicos em cativeiro possuem prioridade de acesso ao recurso alimentar, provavelmente por deferência do macho (Box et al., 1995). Pesquisas com *Saguinus imperator* e *S. fuscicollis* de vida livre apoiam essa hipótese na medida em que o macho dominante utiliza mais a estratégia de usurpador e apresenta uma maior latência para chegar no recurso alimentar por investir um maior tempo em vigilância e no transporte de filhotes dependentes (Bicca-Marques, 2003), enquanto as fêmeas adultas adotam a estratégia de produtor (Bicca-Marques & Garber, 2005). Embora esse padrão não tenha sido tão claro nos grupos de mico-estrela, os machos adultos obtiveram um menor sucesso de forrageio e adotaram mais a estratégia de usurpador do que as fêmeas sob condições de baixa densidade de recursos. É possível que os machos adultos enfrentem um maior conflito de interesses entre investir na vigilância e cuidado dos infantes e produzir um recurso alimentar nestas condições. Garber et al. (2009) também observaram que as fêmeas de *S. imperator* exibiam uma tendência em usar a estratégia de produtor e os machos adultos as estratégias de oportunista e usurpador. Na mesma pesquisa, os membros do grupo de *S. fuscicollis* exibiram um padrão diferente. Enquanto os machos adultos adotaram mais a

estratégia de produtor, as fêmeas adultas adotaram mais a estratégia de oportunista. No entanto, como observado entre os micos-estrela, as fêmeas adultas de *S. imperator* e *S. fuscicollis* foram classificadas como produtoras (batedoras), enquanto os machos adultos se comportaram como oportunistas sob condições de baixa produtividade e baixa densidade de recursos (Garber et al., 2009). Portanto, o sucesso de forrageio dos machos parece ser prejudicado principalmente sob condições de baixas densidade e produtividade. Sob condições opostas (altas densidade e produtividade), a tendência dos machos adultos de investir mais na estratégia de usurpar não incorrerá qualquer custo em termos de uma potencial redução do acesso ao alimento devido ao seu envolvimento em vigilância e cuidado parental e deferência de acesso ao recurso às fêmeas, conforme sugerido por Bicca-Marques (2003).

Segundo o Modelo PU, a posição hierárquica pode influenciar o uso das estratégias de produtor e usurpador (Barta & Giraldeau, 1998). Se os índices de dominância dos indivíduos diferirem significativamente, o modelo prevê que os dominantes monopolizarão o recurso e investirão mais na estratégia de usurpador por poderem deslocar facilmente os produtores subordinados do recurso (Barta & Giraldeau, 1998). Os usurpadores podem ser beneficiados pela economia da procura do alimento e por terem um risco reduzido de predação por forragearem numa posição central ou posterior no grupo (Barta & Giraldeau, 1998; Giraldeau & Caraco, 2000). No entanto, o modelo também prevê que a proporção do uso da estratégia de usurpador diminui em resposta a um aumento na vantagem do produtor. Dessa maneira, quando a vantagem do produtor é máxima, se espera que os indivíduos dominantes usem a estratégia de produtor na mesma proporção que os subordinados (Barta & Giraldeau, 1998). A relação entre o índice de dominância e a adoção das estratégias de produtor e usurpador pelos micos-estrela do grupo A está de acordo com as previsões deste modelo sob condições de altas densidade e produtividade (pequena vantagem do produtor) e

baixas densidade e produtividade (alta vantagem do produtor). No entanto, como esse padrão foi observado em um grupo que não apresentou uma hierarquia de dominância linear, ele não foi observado em todas as condições experimentais e não foi observado em ambos os grupos, pode-se sugerir que esse modelo não seja adequado para prever a adoção da estratégia de forrageio individual nos grupos de mico-estrela. Ao contrário dos micos-estrela, Di Bitetti & Janson (2001) observaram que os macacos-pregos dominantes sempre obtiveram um maior sucesso de forrageio e tenderam a ser usurpadores e a forragear numa posição frontal ou central no grupo. É possível que essa diferença esteja relacionada a uma maior variância interindividual nos índices de dominância decorrentes da organização social das espécies. Enquanto os micos-estrela exibem um comportamento intragrupo tolerante e cooperativo, os macacos-pregos exibem um comportamento fortemente linear e com altas taxas de interação agonística (Ferreira et al., 2008).

Diferenças entre os grupos

Os grupos de mico-estrela apresentaram diferenças quanto à variação na taxa de interações agonísticas e ao ajuste das estratégias de forrageio sob condições de alta densidade conforme previsto pelo Modelo PU. Algumas hipóteses relacionadas à disponibilidade de alimento na área de vida dos grupos, à sua composição sexo-etária e ao risco de predação podem ser elaboradas para explicar estas diferenças.

Os indivíduos do grupo A consumiram uma menor quantidade de goma do que os do grupo B em todas as condições experimentais. Tal diferença pode estar relacionada à quantidade e qualidade do alimento disponível nas áreas de vida dos grupos. Segundo a Teoria do Valor Marginal (Charnov, 1976a), o tempo de permanência de um grupo em uma mancha de alimentação está relacionada ao tamanho do grupo e à quantidade de alimento

disponível no ambiente. A decisão do grupo de abandonar a mancha deve ocorrer quando a produtividade da mancha se torna menor do que a média da produtividade de sua área de vida. Apesar do presente estudo não ter avaliado a oferta de alimento no ambiente e de não existirem pesquisas que relacionem a Teoria do Valor Marginal ao Modelo PU, é possível sugerir que a disponibilidade de alimento fora da estação experimental tenha influenciado a percepção dos grupos sobre o seu valor e, conseqüentemente, a adoção das estratégias pelos micos. Portanto, o menor consumo de goma pelos indivíduos do grupo A pode ser uma resposta a uma maior disponibilidade de alimento em sua área de vida. Neste caso, também é possível que os micos deste grupo chegassem à estação experimental mais próximos de atingirem a saciedade do que outros que explorassem uma área de vida com menor disponibilidade de alimento.

A taxa de interações agonísticas e a proporção de produtores e usurpadores no grupo A não diferiu entre os experimentos. Este resultado pode estar relacionado à maior tolerância dos adultos com os adultos jovens neste grupo. O grupo A era composto por uma menor proporção de adultos em relação a subadultos e adultos jovens do que o grupo B, tendo a razão entre estas classes variado de $3/5$ a $3/4$ no grupo A e $7/2$ a $5/2$ no grupo B. Além disso, o grupo B continha dois machos adultos, enquanto o grupo A continha apenas um. Esta aparente maior tolerância com os adultos jovens e jovens do grupo A pode ser um mecanismo para incentivá-los a permanecerem no grupo para ajudar no cuidado dos filhotes (Yamamoto et al., 2009). Contudo, não é possível eliminar a hipótese (não mutuamente exclusiva) de que a baixa taxa de interações agonísticas no grupo A esteja relacionada a um maior parentesco entre os indivíduos desse grupo decorrente da presença de um único macho, especialmente porque as fêmeas tendem a ser mais aparentadas (Nievergelt et al., 1999). Um maior parentesco no grupo A poderia explicar a semelhança dos indivíduos de todas as classes sexo-etárias no investimento das estratégias de produtor e usurpador entre as

diferentes condições de produtividade. Em grupos onde a relação de parentesco é alta espera-se encontrar um menor número de usurpadores (Vickery et al., 1991), já que a exploração de um parente pode reduzir o *fitness* inclusivo de um indivíduo. Mathot & Giraldeau (2007b), no entanto, mostraram que a frequência de usurpadores foi 20% maior e que a taxa de agressão foi menor em grupos de aves aparentadas. Segundo estes autores, o uso da estratégia de usurpador pode ser beneficiado pela maior tolerância durante a alimentação quando os membros do grupo são aparentados. A taxa de usurpação em babuínos, por sua vez, não foi afetada pela relação de parentesco nos grupos, provavelmente porque a cooperação com indivíduos não-aparentados pode ter um efeito tão importante na dinâmica dos grupos nesta espécie quanto a relação entre parentes (King et al., 2009). Uma análise do grau de parentesco entre os micos-estrela seria necessária para avaliar a sua potencial influência no padrão comportamental de cada grupo de estudo.

Importância do uso do Jogo PU no forrageio social dos primatas

Pesquisas com primatas não-humanos mostram que eles são capazes de processar informações acerca da localização espacial e produtividade de uma mancha alimentar (Bicca-Marques & Garber, 2005; Cunningham & Janson, 2007a; Janson, 2007; Valero & Byrne, 2007). Os parauacus (gênero *Pithecia*), por exemplo, podem optar por gastar mais tempo se deslocando até uma mancha produtiva do que simplesmente forragear em uma mancha menos produtiva mais próxima (Cunningham & Janson, 2007b). Não há estudos semelhantes com *Callithrix* spp. na natureza, mas pesquisas em cativeiro relevam que quando eles têm a opção de escolher recursos oferecidos sequencialmente, eles podem rejeitar um primeiro recurso pouco produtivo para esperar por um recurso mais produtivo (Stevens et al., 2005). Segundo Stevens et al. (2005ab), esse comportamento sugere que

esses primatas são capazes de antecipar o futuro. No presente trabalho observou-se que os micos-estrela são capazes de ajustar suas estratégias de forrageio em resposta a mudanças na densidade e produtividade dos recursos. Essa plasticidade comportamental é compatível com a capacidade de antecipar o valor do recurso disponível e de relacionar esta informação com a probabilidade de acesso ao mesmo no seu contexto social, pois a decisão de aumentar o investimento em determinada estratégia e, no caso dos usurpadores, diminuir a latência, deve ser tomada pelos micos-estrela antes de sua chegada na mancha. Contudo, este trabalho não permitiu avaliar se os micos-estrela tomam uma decisão independente para cada mancha ou se adotam uma estratégia única em todas as manchas visitadas no mesmo dia. Estudos futuros avaliando o forrageio social diário dos componentes de um grupo em manchas com diferentes produtividades e densidades ajudarão a elucidar essa questão.

Dificuldades e perspectivas

Apesar dos mesmos experimentos terem sido realizados com os dois grupos, o período de tempo necessário para a coleta de dados com cada um foi diferente e maior que o previsto devido à quantidade de gravações descartadas em decorrência do número de dias nos quais os equipamentos apresentaram defeito. Apesar disso, o fato dos resultados mostrarem diferenças significativas quanto ao sucesso de forrageio e a proporção das estratégias entre diferentes experimentos sugere que os micos-estrela atingiram o Equilíbrio Evolutivamente Estável (EEE) previsto pela Teoria dos Jogos em cada condição experimental (Maynard Smith, 1979). O EEE ocorre quando a proporção das estratégias dentro de um grupo se mantém constante. Portanto, se não existisse esse equilíbrio, a variação na proporção das estratégias nos grupos deveria mudar com o tempo em uma mesma condição experimental (Maynard Smith, 1979).

O número reduzido de amostras (potenciais réplicas) neste trabalho (dois grupos) impediu ou restringiu uma avaliação mais robusta de algumas hipóteses, como as comparações entre as classes sexo-etárias e as diferenças entre os grupos. Como a variação na quantidade de sessões amostrais em cada experimento parece não ter afetado os padrões observados, já que grande parte dos resultados corroborou as previsões, estudos futuros deverão envolver um maior número de réplicas, mesmo que isto implique em uma redução no número de sessões amostrais de cada grupo.

Como este trabalho é pioneiro no estudo do forrageio social sob a perspectiva da Teoria dos Jogos para primatas neotropicais, estudos futuros com outros grupos de micos-estrela e com outras espécies de primatas são de grande importância para o entendimento do padrão de forrageio social e das habilidades cognitivas dos primatas.

CONCLUSÃO

Neste trabalho foi demonstrado que o padrão de forrageio social dos micos-estrela se adequa ao Modelo Produtor-Usurpador de Maximização. Conforme previsto por esse modelo, a vantagem do produtor foi maior sob condições de baixa produtividade e, como consequência, a proporção de usurpadores foi menor e a de produtores maior nestas condições. No entanto, esse padrão foi observado apenas sob condições de alta densidade de recursos. A variação na densidade, por sua vez, também influenciou o sucesso e a proporção de estrategistas puro produtores e puro usurpadores nos grupos. Algumas predições do Modelo para Ambientes Estocásticos foram adequadas para explicar essa variação, tais como a maior variação na ingestão de alimento pelos usurpadores e a maior proporção esperada de usurpadores sob condições de alta densidade.

Contudo, os resultados que não se adequaram aos modelos também podem ser explicados com base na Teoria dos Jogos. Conforme apresentado anteriormente, a latência para a chegada do primeiro usurpador influenciou significativamente o sucesso das estratégias de forrageio e a decisão de um membro do grupo em investir em determinada estratégia influenciou a escolha da estratégia dos demais.

Também foi confirmada a predição de que a taxa de interações agonísticas aumenta em resposta à redução da densidade e produtividade de recursos e que os indivíduos imaturos, receptores da maior parte das agressões, obtêm o mesmo sucesso de forrageio que os adultos na sessão, apesar de poderem ser expulsos e terem um menor sucesso em cada plataforma.

Em suma, pode-se concluir que os micos-estrela (*Callithrix penicillata*) usam jogos durante o forrageio social!

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aiello LC, Wheeler P. (1995). The expensive-tissue hypothesis: the brain and the digestive system in human and primate evolution. **Current Anthropology**, 36: 199-221.
- Altmann J. (1980). **Baboon Mothers and Infants**. Cambridge, Harvard University press, Cambridge.
- Anderson DMW. (1978). Chemotaxonomic aspects of chemistry of Acácia gum exudates. **Kew Bulletin of Royal Botanic Gardens**, 32: 529-536.
- Arruda MF, Araújo A, Sousa MBC, Albuquerque FS, Albuquerque ACSR, Yamamoto ME. (2005). Two breeding females within free-living groups may not always indicate polygyny: alternative subordinate female strategies in common marmosets (*Callithrix jacchus*). **Folia Primatologica**, 76: 10-20.
- Ayres M, Ayres DL, Santos AAS. (2007). **Manual de ajuda do BioEstat: Aplicações Estatísticas nas Áreas das Ciências Biomédicas, Versão 5.0..** Sociedade Civil de Mamirauá, Belém, Pará Brasil.
- Barnard CJ, Sibly RM. (1981). Producer and scrounger: a general model and its application to captive flocks of house sparrows. **Animal Behaviour**, 29: 543-555.
- Barracough DJ, Conroy ML, Lee D. (2004). Prefrontal cortex and decision making in a mixed-strategy game. **Nature Neuroscience**, 7: 404-410.
- Barta Z, Giraldeau LA. (1998). The effect of dominance hierarchy on the use of alternative foraging tactics: a phenotype-limited producing-scrounging game. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, 42: 217-223.
- Barton RA. (1996). Neocórtex size and behaviour ecology in primates. **Proceedings of the Royal Society of London: Biology Science**, 263: 173-177.
- Beauchamp G. (2000). Learning rules for social foragers: implications for the producer-scrounger game and ideal free distribution theory. **Journal of Theoretical Biology**, 207: 21-35.
- Beauchamp G, Giraldeau LA. (1996). Group foraging revisited: information sharing or producers-scrounger game? **The American Naturalist**, 148: 738-743.
- Bicca-Marques JC. (2003). Sexual selection and foraging behaviour in male and female tamarins and marmosets. Em: Jones CB (ed.). Sexual Selection and Reproductive Competition in Primates: New perspectives and Directions. **American Society of Primatologists**, Norman, pp: 445-475.

- Bicca-Marques JC. (2005). The win-stay rule in foraging decision by free-ranging titi-monkeys (*Callicebus cupreus cupreus*) and tamarins (*Saguinus imperator imperator* and *Saguinus fuscicollis weddelli*). **Journal of Comparative Psychology**, 119: 343-351.
- Bicca-Marques JC, Garber PA. (2004) Use of spatial, visual, and olfactory information during foraging in wild nocturnal and diurnal anthropoids: a field experiment comparing *Aotus*, *Callicebus*, and *Saguinus*. **American Journal of Primatology**, 62: 171-187.
- Bicca-Marques JC, Garber PA. (2005). Use of social and ecological information in tamarin foraging decision. **International Journal of Primatology**, 26: 1321-1344.
- Box HO. (1997). Foraging strategies among male and female marmosets and tamarins (Callithrichidae): new perspectives in an underexplored area. **Folia Primatologica**, 68: 3-5.
- Box HO, Röhrhuber B, Smith P. (1995). Female tamarins (*Saguinus*-Callithrichidae) feed more successfully than males in unfamiliar foraging task. **Behavioural Processes**, 34: 3-12.
- Bugnyar T, Huber L. (1997). Push or pull: na experimental study on imitation in marmosets. **Animal Behaviour**, 54: 817-831.
- Byrne RW. (1998). Machiavellian intelligence. **Evolutionary Anthropology**, 5: 172-178.
- Byrne RW. (2000). Evolution of primate cognition. **Cognitive Science**, 24: 543-570.
- Byrne RW. (2006). Primate intelligence. Em: Henke W, Tattersall I, (eds.). **Handbook of Paleoanthropology**, V2, Springer, New York, pp: 1279-1293.
- Byrne RW, Corp N. (2004). Neocortex size predicts deception rate in primates. **Proceedings of Royal Society of London, Series B**, 271: 1693-1699.
- Byrne RW, Bates LA. (2010). Primate social cognition. Uniquely primate, uniquely social, or just unique? **Neuron**, 65: 815-830.
- Caldwell C, Whiten A. (2004). Testing for social learning and imitation in common marmosets, *Callithrix jacchus*, using an artificial fruit. **Animal Cognition**, 7: 77-85.
- Caraco T, Giraldeau LA. (1991). Social foraging: Producing and scrounging in a stochastic environment. **Journal of Theoretical Biology**, 153: 559-583.
- Charnov EL. (1976a). Optimal foraging, the marginal value theorem. **Theoretical Population Biology**, 9: 129-136.
- Charnov EL. (1976b). Optimal foraging: attack strategy of a mantid. **American Naturalist**, 110: 141-151.
- Coolen I, Giraldeau LA, Vickery W. (2007). Scrounging behaviour regulates population dynamics. **Oikos**, 116: 533-539.

- Corrêa HKM, Coutinho PEG, Ferrari SF. (2000). Between-year differences in the feeding ecology of highland marmosets (*Callithrix aurita* and *Callithrix flaviceps*) in south-eastern Brazil. **Journal of Zoology**, 256: 421-427.
- Cunningham E, Janson C. (2007a). A socioecological perspective on primate cognition, past and present. **Animal Cognition**, 10: 273-281.
- Cunningham E, Janson C. (2007b). Integrating information about location and value of recourse by White-faced saki monkeys (*Pithecia pithecia*). **Animal Cognition**, 10: 293-304.
- Da Fonseca GAB, Lacher Jr, TE. (1984). Exudate-feeding by *Callicebus jacchus penicillata* in semideciduous woodland (cerradão) in central Brazil. **Primates**, 25: 441-450.
- David M, Cézilly F, Giraldeau LA. (2011). Personality affects zebra finch feeding success in a producer-scrounger game. **Animal Behaviour**, 82: 61-67.
- David M, Giraldeau LA. (2012). Zebra finches in poor condition produce more and consume more food in a social foraging game. **Behavioral Ecology**, 23: 174-180.
- David M, Auclair Y, Giraldeau LA, Cézilly F. (2012). Personality and body condition have additive effects on motivation to feed in Zebra Finches *Taeniopygia guttata*. **Ibis**, 154: 372-378.
- DeVries H, Stevens JMG, Vervaecke H. (2006). Measuring and testing the steepness of dominance hierarchies. **Animal Behaviour**, 71: 585-592.
- Di Bitetti MS, Janson CH. (2001). Social foraging and the finder's share in capuchin monkeys *Cebus apella*. **Animal Behaviour**, 62: 47-56.
- Di Fiore A, Suarez AS. (2007). Route-based travel and shared routes in sympatric spider and woolly monkeys: cognitive and evolutionary implications. **Animal Cognition**, 10: 317-329.
- Digby LJ. (1995). Social organization in a wild population of *Callithrix jacchus*: II. Intragroup social behaviour. **Primates**, 36: 361-375.
- Digby LJ, Ferrari SF, Saltzman W. (2007). Calitrichines: the role of competition incooperatively breeding species. Em: Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Panger M, Bearder SK, (eds.). **Primates in Perspective**. Oxford University Press, Oxford, New York, pp: 85-105.
- Dubois F, Giraldeau LA, Grant JWA. (2002). Resource defense in a group-foraging context. **Behavioural Ecology**, 14: 2-9.
- Dubois F, Giraldeau LA. (2003). The forager's dilemma: food sharing and food defense as risk-sensitive. **The American Naturalist**, 6: 768-779.

- Dubois F, Giraldeau LA. (2007). Food sharing among retaliators: sequential arrivals and information asymmetries. **Behavioural Ecology and Sociobiology**, 62: 263-271.
- Dunbar RIM. (1995). The matting system of callitrichid primates: I. conditions for the coevolution of pair bonding and twinning. **Animal Behaviour**, 50: 1057-1070.
- Dunbar RIM, Shultz S. (2007). Understanding primate brain evolution. **Philosophical Transaction of the Royal Society Series B**, 362: 649-658.
- Falk D. (2006). Evolution of the Primate Brain. Em: Henke W, Tattersall I, (eds.). **Handbook of Paleoanthropology**, V2. Springer, New York, pp:1279-1293.
- Faulkes CG, Arruda, MF, Monteiro da Cruz MAO. (2009). Genetic structure within and among populations of the common marmosets, *Callithrix jacchus*: implications for cooperative breeding. Em: Ford SM, Peter LM, Davis LC (eds.). **The Smallest Anthropoids: the Marmoset/Callimico Radiation**. Springer, New York, pp:103-117.
- Ferrari SF, Digby LJ. (1996). Wild *Callithrix* groups: stable extended families? **American Journal of Primatology**, 38: 19-27.
- Ferreira RG, Lee PC, Izar P. (2008). Food competition in a semi-free-ranging *Cebus apella* group. **Folia Primatologica**, 79: 463-475.
- Garber PA. (1987). Foraging strategies among living primates. **Annual review of Anthropology**, 16: 339-364.
- Garber PA. (2004). New perspectives in primate cognitive ecology. **American Journal of Primatology**, 62: 133-137.
- Garber PA, Bicca-Marques JC. (2007). Field experiments: a critical approach to study of primate cognition. Em: Bicca-Marques JC (ed.). **A Primatologia no Brasil**, vol. 10. Sociedade Brasileira de Primatologia, Porto Alegre-RS, pp: 547-563.
- Garber PA, Bicca-Marques JC, Azevedo-Lopes MAO. (2009). Primate cognition: integrating social and ecological information in a foraging decision-making context. Em: Garber PA, Estrada A, Bicca-Marques JC, Heymann EK, Strier KB, ed.. **South American Primates: Comparative Perspectives in the Study of Behaviour, Ecology, and Conservation**. Springer, New York.
- Gibeault S, MacDonald SE. (2000). Spatial memory and foraging competition in captive western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*). **Primates**, 41: 147-160.
- Giraldeau L-A, JA Hogan, MJ Clinchy. (1990). The payoffs to producing and scrounging: what happens when patches are divisible? **Ethology**, 85: 132-146
- Giraldeau LA, Soos C, Beauchamp G. (1994). A test of the producer-scrounger foraging game in captive flocks of spice finches, *Lonchura punctulata*. **Behaviour Ecology Sociobiology**, 34: 251-256.

- Giraldeau LA, Beauchamp G. (1999). Food exploration: searching for the optimal joining policy. **Trends in Ecology & Evolution**, 14: 102- 106.
- Giraldeau LA, Caraco T (2000). **Social Foraging Theory**. University Press, Princeton.
- Giraldeau LA, Livoreli B. (1998). Game theory and social foraging. Em: Dugatkin LA, Reeve HK. **Game Theory and Animal Behavior**. Oxford University Press, New York, pp: 16-36.
- Gomes DF. (2006). **Ecologia cognitiva e forrageio social em macacos-prego (Goldfuss, 1809)**. Dissertação de Mestrado, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brasil.
- Gomes DF, Bicca-Marques JC. (2012). Capuchin monkeys (*Cebus nigritus*) use spatial and visual information during within-patch foraging. **American Journal of Primatology**, 74: 58-67.
- Hamilton IM. (2001). Kleptoparasitism and distribution of unequal competitors. **Behaviour Ecology**, 13: 260-267.
- Hamilton IM. (2000). Recruiters and joiners: using optimal skew theory to predict group size and distribution of resources within groups of social foragers. **The American Naturalist**, 155: 684-695.
- Harrison ML, Tardif SD. (1994). Social implications of gummivory in marmosets. **American Journal of Physical Anthropology**, 95: 399-408.
- Hartwing W. (2007). Primate Evolution. Em: Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Panger M, Bearder SK (eds.). **Primates in Perspective**, Oxford University Press, Oxford, New York, pp:11-22.
- Isler K, Christopher K, Miller JMA, Albrecht GA, Gelvin BR, Martin RD. (2008). Endocranial volumes of primate species: scaling analyses using a comprehensive and reliable data set. **Journal of Human Evolution**, 55: 967-978.
- Janson CH, Byrne R. (2007). What wild primates know about resources: opening up the black box. **Animal Cognition**, 10: 357-367.
- Janson CH. (2007). Experimental evidence for route integration and strategic planning in wild capuchin monkeys. **Animal Cognition**, 10: 341-356.
- Jones CB. (2005). **Behavioral Flexibility in Primates: Causes and Consequences**. Springer, New York.
- King, AJ, Isaac NJB, Cowlishaw G. (2009). Ecological, social, and reproductive factors shape producer-scrounger dynamics in baboons. **Behavioral Ecology**, 20: 1039-1049.

- Koops MA, Giraldeau LA. (1996). Producer-scrounger foraging games in starling: a test of rate-maximizing and risk-sensitive models. **Animal Behaviour**, 51: 773-783.
- Krebs JR, Erichsen JT, Webber MT. (1977). Optimal prey selection in the great tit (*Parus major*). **Animal Behaviour**, 25: 30-38.
- Kudo H, Dunbar RIM. (2001). Neocortex size and social network size in primates. **Animal Behaviour**, 62: 711-722.
- Lacher Jr TE, Da Fonseca GAB, Magalhães-Castro BM, Alves, C. (1984). Parasitism of trees by marmosets in a central Brazilian gallery forest. **Biotropica**, 16: 202-209.
- Lambert JE. (2007). Primate nutritional ecology: feeding biology and diet at ecological and evolutionary scales. Em: Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Panger M, Bearder SK (eds.). **Primates in Perspective**, Oxford University Press, Oxford, New York, pp: 482-495.
- Lee D. (2008). Game theory and neural basis of social decision making. **Nature Neuroscience**, 11: 404-409.
- Lehner PN. (1996). **Handbook of Ethological Methods**. 2 ed.. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lefebvre L, Reader SM, and Sol D. (2004). Brains, innovations and evolution in birds and primates. **Brain Behavior and Evolution**, 63: 233-246.
- Lendvai AZ, Barta Z, Liker A, Bókony V. (2004). The effect of energy reserves on social foraging: hungry sparrows scrounge more. **Proceedings of the Royal Society of London B**, 271: 2467-2472.
- Liker A, Barta Z. (2002). The effects of dominance on social foraging tactic use in house sparrows. **Behaviour**, 139: 1061-1076.
- MacDonald SE, Pang JC, Gibeault S. (1994). Marmosets (*Callithrix jacchus jacchus*) spatial memory in a foraging task: win-stay versus win-shift strategies. **Journal of Comparative Psychology**, 4: 328-334.
- Martin P, Bateson P. (1993). **Measuring Behaviour: an Introductory Guide**. Cambridge University Press, UK.
- Martins M, Setz EZF. (2000). Diet of Buffy tufted-eared marmosets (*Callithrix aurita*) in a forest fragment in southeastern Brazil. **International Journal of Primatology**, 21: 467-476.
- Martins IG. (2007). **Padrão de atividades do sagüi *Callithrix jacchus* numa área de Caatinga. Dissertação de Mestrado**. Universidade Federal do Rio Grande do Norte, RN, Brasil.

- Marroig G, Cheverud JM. (2009). Size and shape in Callimico and Marmoset skulls: allometry and heterochrony in the morphological evolution of small anthropoids. Em: Ford SM, Peter LM, Davis LC (eds.). **The Smallest Anthropoids: the Marmoset/Callimico Radiation**. Springer, New York, pp: 331-353.
- Mathot KJ, Giraldeau LA. (2007). Increasing vulnerability to predation increases preference for the scrounger foraging tactic. **Behavioral Ecology**, 19: 131-138.
- Mathot K, Giraldeau LA. (2010a). Family-related differences in social foraging tactic use in the zebra finch (*Taenopygia guttata*). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, 64 :1805-1811.
- Mathot K, Giraldeau LA. (2010b). Within-group relatedness can lead to higher levels of exploitation: a model and empirical test. **Behavioral Ecology**, 21: 843-850.
- MacKinnon KC, Fuentes A. (2011). Primates, niche construction, and social complexity: the roles of social cooperation and altruism. Em: Sussman RW, Cloninger CR (eds.). **Origins of Altruism and Cooperation**. Springer, New York, pp: 121-143.
- Maynard Smith J. (1978). Optimization theory in evolution. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 9: 31-56.
- Maynard Smith J. (1979). Game theory and the evolution of behaviour. **Proceedings of the Royal Society of London**, 205: 475-488.
- Maynard Smith J. (1982). **Evolution and the Theory of Games**. Cambridge University Press, New York, USA.
- McCormack JE, Jablonski PG, Brown JL. (2007). Producer-scrounger roles and joining based on dominance in a free-living group of Mexican jays (*Aphelocoma ultramarina*). **Behaviour**, 144: 967-982.
- McGrew WC, Brennan JA, Russel J. (1986). An artificial “gum-tree” for marmosets (*Callithrix j. jacchus*). **Zoo Biology**, 5: 45-50.
- McPhee, M.E. and K. Carlstead. (2010). The importance of maintaining natural behaviors in captive mammals. Em: Kleiman DG, Allen M, Thompson K (eds.). **Wild Mammals in Captivity: Principles and Techniques for Zoo Management**, segunda edição. Chicago: University of Chicago Press, pp: 303-313.
- Michels AM. (1998). Sex differences in food acquisition and aggression in captive common marmosets (*Callithrix jacchus*). **Primates**, 39: 549-556.
- Miranda GHB, Faria DS. (2001). Ecological aspects of black-pincelled marmosets (*Callithrix penicillata*) in the Cerradão and dense Cerrado of Brazilian Central Plateau. **Brazilian Journal of Biology**, 61: 397-404.

- Mottley K, Giraldeau LA. (2000). Experimental evidence that group foragers can converge on predicted producer-scrounger equilibrium. **Animal Behaviour**, 60: 341-350.
- Morand-Ferron J, Giraldeau LA, Lefebvre L. (2007). Wild Carib grackles play a producer-scrounger game. **Behavioral Ecology**, 18: 916-921.
- Nievergelt CM, Digby LJ, Ramakrishnan U, Woodruff DS. (1999). Genetic analysis of group composition and breeding system in a wild common marmoset (*Callithrix jacchus*) population. **International Journal of Primatology**, 21: 1-19.
- Norser R, Byrne RW. (2007). Mental maps in chacma baboons (*Papio ursinus*): using inter-group encounters as natural experiment. **Animal Cognition**, 10: 331-340.
- Nunes AM. (2006). **Ecologia cognitiva e forrageio social em híbridos de *Callithrix penicillata* x *Callithrix jacchus* (Primates: Cebidae: Callithrichinae) introduzidos na ilha de Santa Catarina**. Dissertação de Mestrado, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brasil.
- Otali E, Gilchris JS. (2006). Why chimpanzee (*Pan troglodytes scweinfurthii*) mothers are less gregarious than nonmothers and males: the infant safety hypothesis. **Behaviour Ecology and Sociobiology**, 59: 561-570.
- Overdorff D, Parga J. (2007). The new era of primate socioecology. Em: Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Panger M, Bearder SK (eds.). **Primates in Perspective**. Oxford University Press, Oxford, New York, pp: 466-482.
- Passamani M, Rylands AB. (2000). Feeding behaviour of geoffroy's marmosets (*Callithrix geoffroyi*) in an Atlantic forest fragment of south-eastern Brazil. **Primates**, 41: 27-38.
- Pylke GH, Pulliam HR, Charnov EL. (1977). Optimal foraging: a selective review of theory and tests. **The Quarterly Review of Biology**, 52: 138-154.
- Power ML, Oftedal OT. (1996). Differences among captive Callithichids in digestive responses to dietary gum. **American Journal of Primatology**, 40: 131-144.
- Prestwich K. (1999). **Game Theory**. Disponível em: http://www.holycross.edu/departments/biology/kprestwi/behavior/ESS/ESS_index_frmset.html. Acessado em: 20/05/2008.
- Pupe R, Tavares MCH, Barros M. (2011). Introduction of gum Arabic and guar to the diet of captive black-tufted ear marmosets. **Applied Animal Behaviour Science**, 133: 246-253.
- Raboy BE, Canale GR, Dietz JM. (2008). Ecology of *Callithrix kuhlli* and review of eastern Brazilian marmosets. **International Journal of Primatology**, 29: 449-467.
- Ranta E, Rita H, Lindstrom K. (1993). Competition versus cooperation: success of individuals foraging alone and in groups. **The American Naturalist**, 142: 42-58.
- Ranta E, Peuhkuri N, Laurila A, Rita H, Metcalfe NB. (1996). Producers, scroungers and foraging group structure. **Animal Behaviour**, 51: 171-175.

- Reader SM, Laland KN. (2002). Social intelligence, innovation, and enhanced brain size in primates. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, 99: 4436-4441.
- Ridley M. (1996). **The Origins of Virtue: Human Instincts and Evolution of Cooperation**. Penguin, USA.
- Riecau G, Morand-Ferron J, Giraldeau LA. (2010). Group size effect in nutmeg mannikin: between-individuals behavioral differences but same plasticity. **Behavioral Ecology**, 21: 684-689.
- Rodman PS. (1999) Whither primatology? The place of primates in contemporary anthropology. **Annual Review of Anthropology**, 28: 311-329.
- Rosati AG, Stevens JR, Hauser MD. (2006). The effect of handling time on temporal discounting in two new world primates. **Animal Behaviour**, 71: 1379-1387.
- Rukstalis M, Fite JE, French JÁ. (2003). Social change affects vocal structure in a callitrichid primate (*Callithrix kuhlii*). **Ethology**, 109: 327-340.
- Ruxton GD, Hall SJ, Gurney WSC. (1995). Attraction toward feeding conspecifics when food patches are exhaustible. **The American Naturalist**, 145: 653-660.
- Saj TL, Sicotte P. (2007). Scramble competition among *Colobus vellerosus* at Boabeng-Fiema, Ghana. **International Journal of Primatology**, 28: 337-355.
- Siegel S, Castellan NJ. (2006). **Estatística Não Paramétrica para Ciências do Comportamento**. 2 ed. Artmed, Porto Alegre, RS, Brasil.
- Silk JB. (2007). Social components of fitness in primate groups. **Science**, 317: 1347-1351.
- Silk JB, Alberts SC, Altmann J. (2003). Social bonds of female baboons enhance infant survival. **Science**, 302: 1231-1234.
- Sokal RR, Rohlf FJ. (1995). **Biometry**. Freeman and company, New York.
- Stephens DW, Krebs JR. (1986). **Foraging Theory**. Princeton University Press: Princeton, New Jersey.
- Stevens JR, Hallinan EV, Hauser MD. (2005a). The ecology and evolution of patience in two new world monkeys. **Biology Letters**, 1: 223-226.
- Stevens JR, Rosati AG, Rosa KR, Hauser, MD. (2005b). Will travel for food: spatial discounting in two new world monkeys. **Current Biology**, 15: 1855-1860.

- Stevenson MF, Rylands AB. (1988). The marmosets, genus *Callithrix*. In: Mittermeier RA, Rylands AB, Coimbra-Filho AF, Fonseca GAB (eds.). **Ecology and Behaviour of Neotropical Primates**, vol. 2. World Wildlife Foundation, Washington, pp:131-222.
- Strier KB. (2001). Beyond the apes: reasons to consider the entire primate order. Em: De Wall FBM (ed.). **Tree of Origins**. Harvard University Press, Cambridge, pp 69-94.
- Sueur C, Jacobs A, Amblard F, Petit O, King AJ. (2011). How can social network improve the study of primate behavior? **American Journal of Primatology**, 73: 703-719.
- Sussman RW, Garber P. (2007). Cooperation and competition in primate social interactions. Em: Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Panger M, Bearder SK (eds.). **Primates in Perspective**. Oxford University Press, Oxford, New York, pp: 636-651.
- Taylor AB, Eng CM, Anapol FC, Vinyard CJ. (2009). The functional significance of jaw-muscle fiber architecture in tree-gounging marmosets. Em: Ford SM, Peter LM, Davis LC (eds.). **The Smallest Anthropoids: the Marmoset/Callimico Radiation**. Springer, New York, pp: 395-409.
- Valero A, Byrne RW. (2007). Spider monkeys ranging patterns in Mexican subtropical forest: do travel routes reflect planning? **Animal Cognition**, 10: 305-315.
- Vickery WL, Giraldeau LA, Templeton JJ, Kramer DL, Chaoman CA. (1991). Producers, scrounger and group foraging. **American Naturalist**, 137: 847-863.
- Vinyard CJ, Susan CEW, Williams LC, Valença-Montenegro MM, Valle YBM, de Oliveira MAB, Lucas PW, Schmitt D, Taylor AB, Hylander WL. (2009). The evolutionary morphology of tree gouging in marmosets. Em: Ford SM, Peter LM, Davis LC (eds.). **The Smallest Anthropoids: the Marmoset/Callimico Radiation**. Springer, New York, pp: 395-409.
- Visalberghi E, Tomasello M. (1998). Primate causal understanding in the physical and psychological domains. **Behavioural Processes**, 42: 189-203.
- Voelkl B, Huber L. (2007). Common marmosets (*Callithrix jacchus*) do not utilize social information in three simultaneous social foraging tasks. **Animal Cognition**, 10: 149-158.
- Voelkl B, Huber L. (2000). True imitation in marmosets. **Animal Behaviour**, 60: 195-200.
- Werdenich D, Huber L. (2002). Social factors determine cooperation in marmosets. **Animal Behaviour**, 64: 771-781.
- Williamson EA, Feister ATC. (2011). Habituating primates: processes, techniques, variables and ethics. Em: Setchell JM, Curtis DJ (eds.). **Field and Laboratory Methods in Primatology: a Practical Guide**. Cambridge university press, New York, pp: 33-49.
- Whitehead H. (2008). **Analyzing Animal Societies: Quantitative Methods for Vertebrate Social Analysis**. The University of Chicago Press, London.

- Wrangham RW. (1980). An Ecological model of female-bonded primate groups. **Behaviour**, 75: 262-299.
- Wu GM, Giraldeau LA. (2005). Risky decisions: a test of risk-sensitivity in socially foraging flocks of *Lonchura punctulata*. **Behavioral Ecology**, 16: 8-14.
- Wynne DL. (2001). **Animal Cognition: the Mental Lives of Animals**. Palgrave, New York, USA.
- Yamamoto ME, Domenciconi C, Box H. (2004). Sex differences in common marmosets (*Callithrix jacchus*) in response to an unfamiliar food task. **Primates**, 45: 249-254.
- Yamamoto ME, Arruda MF, Alencar AI, Sousa MBC, Araújo A. (2009). Mating systems and female-female competition in the common marmosets, *Callithrix jacchus*. Em: Ford SM, Peter LM, Davis LC (eds.). **The Smallest Anthropoids: the Marmoset/Callimico Radiation**. Springer, New York, pp: 119-133.
- Yamamoto ME. (1993). From Dependence To Sexual Maturity: The Behavioural Ontogeny Of Callitrichidae. Em: Rylands AB (ed.). **Marmosets and Tamarins: Systematics, Ecology and Behaviour**. Oxford University Press, Oxford, pp: 235-254.
- Young R J. (2003). **Environmental Enrichment for Captive Animals**. Oxford: Blackwell Science.
- Zajonc RB. (1965). Social facilitation. **Science**, 149: 269–274.
- Zuberbühler K, Witting RM. (2011). Field experiments with non-human primates: a tutorial. Em: Setchell JM, Curtis DJ (eds.). **Field and Laboratory Methods in Primatology: a Practical Guide**. Cambridge university press, New York, pp: 207-224.
- Zuberbühler K, Byrne RW. (2006). Social cognition. **Current Biology**, 16: R786-R790.