
FORAGEIO SOCIAL DE CATETOS (*Dicotyles tajacu*, Tayassuidae): uma espécie ameaçada de extinção em Minas Gerais

Fernanda de Souza Sá¹, Dhiordan Deon Lovenstain Costa¹, Beatriz Cristiana da Silva¹, Cristiano Schetini de Azevedo¹, Robert John Young², Danusa Guedes¹

Resumo

O Modelo Produtor-Usurpador é uma ferramenta importante para avaliar estratégias de forrageamento utilizadas por membros de grupos sociais. O objetivo deste trabalho foi verificar se características individuais de catetos influenciam no investimento da tática de produtor e no sucesso de forrageio durante o contexto de forrageio social. Foi observado que o investimento na tática de produtor pelos catetos não estava relacionado ao comportamento. Por outro lado, indivíduos com maiores habilidades competitivas obtinham maiores sucessos de alimentação durante o forrageio social. Não foi encontrada uma linearidade na hierarquia de dominância. No entanto, as taxas de interações agonísticas individuais foram maiores durante o contexto de forrageio social. Concluiu-se que catetos aumentaram a intensidade de interações agonísticas durante o momento de alimentação.

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

Abstract

The Producer-Scrounger Model is an important tool to evaluate foraging strategies used by members of social groups. The objective of this study was to verify if individual characteristics of peccaries influence the investment of the producer tactic and the foraging success during the context of social foraging. It was observed that the investment in the producer's tactics by the peccaries was not related to its behaviors. On the other hand, individuals with greater competitive abilities obtained greater feeding successes during social foraging. No linearity was found in the dominance hierarchy; however, the rates of individual agonistic interactions were higher during the social foraging context. We concluded that peccaries increased the intensity of agonistic interactions during feeding time.

Keywords: Producer-scrounger model, foraging success, competitive ability, social foraging, foraging tactics, centrality.

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

²University of Salford Manchester, Peel Building - Room G21, Salford, M5 4WT, United Kingdom. E-mail: r.j.young@salford.ac.uk

Introdução

A evolução do forrageio social é modulada pelo balanço entre seus custos e benefícios. O forrageio próximo a coespecíficos impõe o custo do aumento da competição pelos recursos, mas pode ser vantajoso ao reduzir o risco de predação e aumentar a taxa de encontro de parcelas alimentares (GIRALDEAU; CARACO, 2000).

Numa perspectiva simplista, como no Modelo de Divisão de Informações da Teoria do Forrageio Social, quando um membro de um grupo encontra uma parcela alimentar, os coespecíficos tendem a se unir para forragear juntos simplesmente pelo aumento do estímulo para o local de alimentação (RANTA *et al.*, 1993; RUXTON *et al.*, 1995; GIRALDEAU; BEAUCHAMP, 1999; GIRALDEAU; CARACO, 2000). No entanto, se os animais forem capazes de processar informações sociais e ecológicas e integrá-las para adotar diferentes táticas de forrageio dentro de um grupo social, eles podem reduzir a competição intragrupo e ainda obter vantagens extras da associação com coespecíficos (BYRNE; BATES 2010).

Neste sentido, o modelo Produtor-Usurpador (PS) da Teoria do Forrageio Social oferece ferramentas da Teoria dos Jogos para testar se os animais podem processar tais informações, via avaliação do investimento individual nas táticas de produtor, quando o indivíduo que encontra o recurso alimentar, e usurpador, quando o indivíduo se alimenta no recurso que o produtor encontrou (BEAUCHAMP; GIRALDEAU, 1996; GIRALDEAU; CARACO, 2000). A tática de produtor impõe ao indivíduo o custo da procura, mas pode ser vantajosa se ele

adquirir a “vantagem do produtor” - quantidade de alimento ingerida enquanto o animal está sozinho no recurso antes da chegada dos usurpadores (GIRALDEAU; CARACO, 2000). Este tempo de alimentação sozinho também pode ser vantajoso, por reduzir o tempo de permanência no recurso, em consequência da menor competição com outros membros do grupo (BEAUCHAMP; GIRALDEAU, 1996; KING *et al.*, 2009). Por outro lado, o indivíduo que adota a tática de usurpador pode se beneficiar por (a) economizar tempo de procura do alimento (GIRALDEAU; CARACO, 2000), (b) poder forragear numa posição mais central do grupo, onde a proteção contra predadores é maior (BARTA; GIRALDEAU, 1998; LIKER; BARTA, 2002; LENDVAI *et al.*, 2004), e (c) ter a oportunidade de escolha entre forragear mais próximo ou mais afastado dos outros membros do grupo, já que pode escolher em qual fonte alimentar descoberta por um produtor ele irá se alimentar, podendo as fontes estarem mais próximas do grupo ou mais afastadas do grupo (BARTA *et al.*, 1997). Os usurpadores ainda têm a oportunidade de escolher locais de alimentação compartilhados por um menor número de indivíduos, o que lhes permite reduzir a variação na quantidade de alimento ingerido na parcela de alimentação (KOOBS; GIRALDEAU, 1996; LENDVAI *et al.*, 2004).

Pesquisas sobre o jogo PS com aves de laboratório mostram que a escolha das táticas de forrageio pode variar em resposta à produtividade, como a quantidade de alimento disponível, à densidade das parcelas de alimentação, como o número de locais onde os animais podem adquirir alimento (GIRALDEAU *et al.*, 1994; KOOBS;

GIRALDEAU, 1996; GIRALDEAU; LIVORELI, 1998), a imprevisibilidade do local da parcela de alimentação (AFSHAR *et al.*, 2015) e ao custo para ser produtor (MORAND-FERRON *et al.*, 2007). Especificamente, o modelo prevê que sob condições de baixa produtividade (baixa quantidade de alimento), a vantagem do produtor é alta e os indivíduos são previstos a aumentarem o investimento nessa tática (GIRALDEAU; CARACO, 2000). O investimento na tática de produtor também é previsto ser maior sob condições de baixa densidade alimentar, onde o número de indivíduos compartilhando um recurso é maior e o produtor pode ter um maior sucesso por poder se alimentar sozinho no recurso antes da chegada dos usurpadores (KOOBS; GIRALDEAU, 1996). Quando a parcela alimentar possui imprevisibilidade do local de recurso e maior custo para adquirir o recurso (maior tempo de manipulação), os

produtores são previstos a terem um menor sucesso e os indivíduos tendem a investir menos nesta tática (MORAND-FERRON *et al.*, 2007; AFSHAR *et al.*, 2015). Este modelo fornece informações relevantes acerca da evolução da cognição e adaptações para a vida em grupo (GIRALDEAU; CARACO, 2000). No entanto, ainda existe uma escassez de estudos com mamíferos sociais.

Os catetos são animais sociais (BYERS; BEKOFF, 1981), que vivem em grupos de até 32 indivíduos. Porém, a média, em geral, é de seis a nove indivíduos (NEAL, 1959; BIGLER 1974; BISSONETTE, 1982; KILTIE; TERBORGH, 1983; SOWLS, 1997; JUDAS; HENRY, 1999; KEUROGLIAN *et al.*, 2004). Um grupo de catetos está mostrado na fotografia 1. São animais ameaçados de extinção em Minas Gérias, sob o *status* de “vulnerável” segundo COPAM (2010).

Fotografia 1 - Grupo de catetos forrageando socialmente



Fonte: SÁ, F. S.

A organização social dos catetos parece diferir entre grupos. Bissonette (1976) descreveu a organização social dos catetos como uma hierarquia de dominância linear, com fêmeas e machos ocupando os mais altos postos da hierarquia, enquanto que os estudos realizados em cativeiro não encontraram linearidade na hierarquia (DIAZ, 1978; SOWLS 1984; NOGUEIRA-FILHO, 1995). Nogueira-Filho (1995), em seu estudo com catetos em cativeiro, observou agressões entre todos os animais do grupo, mas os conflitos eram circulares, isto é, o indivíduo que atacou B, que ataca C, que ataca J, que ataca B, o que caracteriza uma ausência de hierarquia.

Trabalhos realizados com porcos demonstram que esses animais podem ajustar suas estratégias de forrageio quando se encontram em grupos sociais, e que esses animais são hábeis em tomar decisões quando confrontados com situações adversas (HELD *et al.*, 2000).

Fatores sociais, como a habilidade competitiva individual e as relações sociais dentro do grupo, também podem influenciar a escolha da tática de forrageio individual dentro de grupos sociais estáveis (BARTA; GIRALDEAU, 1998). Indivíduos com altas habilidades competitivas ocupam níveis hierárquicos maiores e são previstos de utilizarem mais a tática de usurpador, pois podem suplantam os indivíduos do local de alimentação (BARTA; GIRALDEAU, 1998; BICCA-MARQUES; GARBER, 2005). Quando se é capaz de ordenar os membros de um grupo, de modo que aqueles que ocupem posições superiores ameacem aqueles que ocupam as posições inferiores, e estes (os subordinados) tendem a evitar conflitos,

pode-se dizer que existe uma hierarquia de dominância entre os indivíduos (POOLE, 1985). Quando uma hierarquia se estabelece, os indivíduos têm seus postos fixados e a frequência de agressão diminui (ROWELL, 1974). No entanto, quando os recursos alimentares são escassos e/ou concentrados, é esperado que haja um aumento do comportamento agonístico devido ao aumento da competição entre indivíduos (CÔTÉ, 2000). Desta maneira, é esperado também que as interações agonísticas no grupo sejam alteradas durante o contexto de forrageio social.

O objetivo principal deste trabalho foi verificar se características comportamentais individuais de catetos influenciam no investimento na tática de produtor e no sucesso de forrageio durante o contexto de forrageio social. Para isso, verificamos se o investimento na tática de produtor e o sucesso de forrageio individual estão relacionados ao tempo despendido nos comportamentos alimentares, de descanso, de locomoção e de alerta. Também buscou-se compreender se a taxa de interações agonísticas e as interações agonísticas individuais (habilidade competitiva individual) mudam durante o contexto de forrageio social. Finalmente, foi analisado se o investimento na tática de produtor e o sucesso de forrageio individual estão correlacionados com o índice de dominância e com a habilidade competitiva individuais.

Materiais e métodos

Sujeitos e local de estudo

O estudo foi realizado na Fazenda Engenho D'Água, localizada no município de Ouro Preto, distrito de São Bartolomeu, inserida na

Área de Proteção Ambiental das Andorinhas. A fazenda é cadastrada no IBAMA sob o nº 002/2003, processo 02015.002962/2003-02, como uma Área de Soltura de Animais Silvestres (ASAS) e possui a licença IBAMA nº 3146.4756/2011-MG para manejo de fauna silvestre.

O estudo acompanhou dois grupos cativos de 10 indivíduos de catetos, espécie vulnerável em Minas Gerais (COPAM 2010). Os 20 indivíduos de estudo foram separados de um grupo contendo 90 indivíduos, também

cativos e mantidos no mesmo local de estudo, em abril de 2016. Os grupos foram formados com classificação sexo-etária semelhantes, tabelas 1 e 2, e foram colocados em recintos separados de 625m², com 10 animais em cada um (FOTOGRAFIA 2). Os recintos foram construídos no período de outubro a fevereiro de 2016, sendo colocados lado a lado (10m de distância entre eles), mas sem a possibilidade de visualização entre os grupos, devido à distância entre os recintos, a declividade do terreno e à vegetação entre os recintos.

Tabela 1 - Classificação de sexo e idade e os valores de peso e comprimentos dos indivíduos do Grupo 1

Indivíduo	Sexo	Idade	Peso (Kg)	Comprimento (cm)
AM	F	AD	20	94
BO	F	AD	10.7	71
CB	M	AD	16.1	82
DE	F	AD	22.3	90
DO	F	JO	8.7	72
IN	M	JO	11.9	75
MA	F	AD	17.1	83
MO	M	AD	18	82
NA	F	AD	17.2	85
QB	F	AD	20.8	94

Fonte: Elaborado pelos autores

Nota: F = fêmea; M = macho; AD = adulto; JO = jovem.

Tabela 2 - Classificação de sexo e idade e os valores de peso e comprimento dos indivíduos do Grupo 2

Indivíduo	Sexo	Idade	Peso (Kg)	Comprimento (cm)
AZ	M	AD	23.1	93
CI	M	JO	17.8	85
LA	F	AD	24.8	93
PA	F	AD	26.3	92
RI	M	AD	20.2	88
RO	F	AD	23.2	95
TO	F	JO	15	79
VD	F	AD	24	94
VE	F	AD	21.3	92
BA	F	JO	13.5	80

Fonte: Elaborado pelos autores

Nota: F = fêmea; M = macho; AD = adulto; JO = jovem.

Fotografia 2 - Recintos onde os catetos foram mantidos na Fazenda Engenho d'Água, no distrito de São Bartolomeu, Ouro Preto, Minas Gerais. O recinto 1 pode ser visto à esquerda e o recinto 2 pode ser visto à direita.



Fonte: SÁ, F. S.

Após os animais serem separados em seus novos recintos e grupos, foi realizada uma fase de adaptação e habituação dos animais aos pesquisadores, que durou três meses. Durante este período foi realizado a identificação dos membros do grupo por suas características morfológicas. Na segunda quinzena de maio de 2016 foi iniciada a coleta de dados para o estudo.

Delineamento experimental

Coleta de dados de comportamento e rede social

De maio a agosto de 2016 foram coletados dados de comportamento, de associação social e de interação social, com uma média de 10 horas de coletas semanais para cada grupo. Durante sessões amostrais de uma hora, foram coletados dados de comportamento através do método *scan* (dados dos indivíduos do grupo anotados ao mesmo tempo) com

registro instantâneo e intervalo amostral de 5 minutos (a cada 5 minutos eram anotados os comportamentos exibidos pelos catetos), dados de associação em intervalos de 10 minutos e dados de interação através do método do comportamento, onde toda vez que a interação entre dois indivíduos acontece, anota-se o emissor da interação, o receptor da interação e se algum dos indivíduos venceu a interação (ALTMANN, 1974; AZEVEDO; DIAS, 2018).

Os comportamentos registrados foram: andar, locomover, descansar, alerta e comportamentos sociais (agonísticos e afiliativos). Os dados de associação envolviam registrar quais indivíduos estavam próximos entre si dentro do raio de 3 metros. Se o indivíduo não tivesse vizinhos dentro do raio de 3 metros, então ele era considerado sozinho. Os dados de interações envolviam a coleta de comportamentos agonísticos e afiliativos e a identidade do autor e receptor do comportamento.

Experimento de forrageio social

Os experimentos ocorreram entre os meses de junho e setembro de 2016, sempre na parte da manhã. Foi realizado um experimento controle e um experimento de imprevisibilidade do local de recompensa para cada grupo de indivíduos.

No experimento controle, bacias eram afixadas ao solo e cada uma delas era abastecida com 200 gramas de grãos de milho. Todas eram mantidas abertas durante uma hora, permitindo livre acesso dos indivíduos dos grupos à recompensa alimentar (FOTOGRAFIA 3). As seis bacias foram filmadas durante este período, possibilitando uma análise a posteriori.

Fotografia 3 - Cateto jovem se alimentando em uma das bacias abertas durante o período do experimento controle



Fonte: SÁ, F. S.

O experimento de imprevisibilidade alimentar e diminuição do número de manchas alimentares consistia em alterar diariamente as bacias onde os alimentos estavam acessíveis aos animais e reduzir a quantidade de manchas alimentares dentro do recinto (de

seis bacias com alimentos acessíveis para duas). Foram confeccionadas tampas com telas de metal que se prendiam a bacia, impedindo o acesso dos animais ao alimento, mas permitindo a visualização do mesmo (FOTOGRAFIA 4).

Fotografia 4 - Confeção da grade para deixar o conteúdo alimentar (milho) das bacias indisponíveis para consumo pelos catetos durante o experimento de forrageio social e imprevisibilidade alimentar



Fonte: SÁ, F. S.

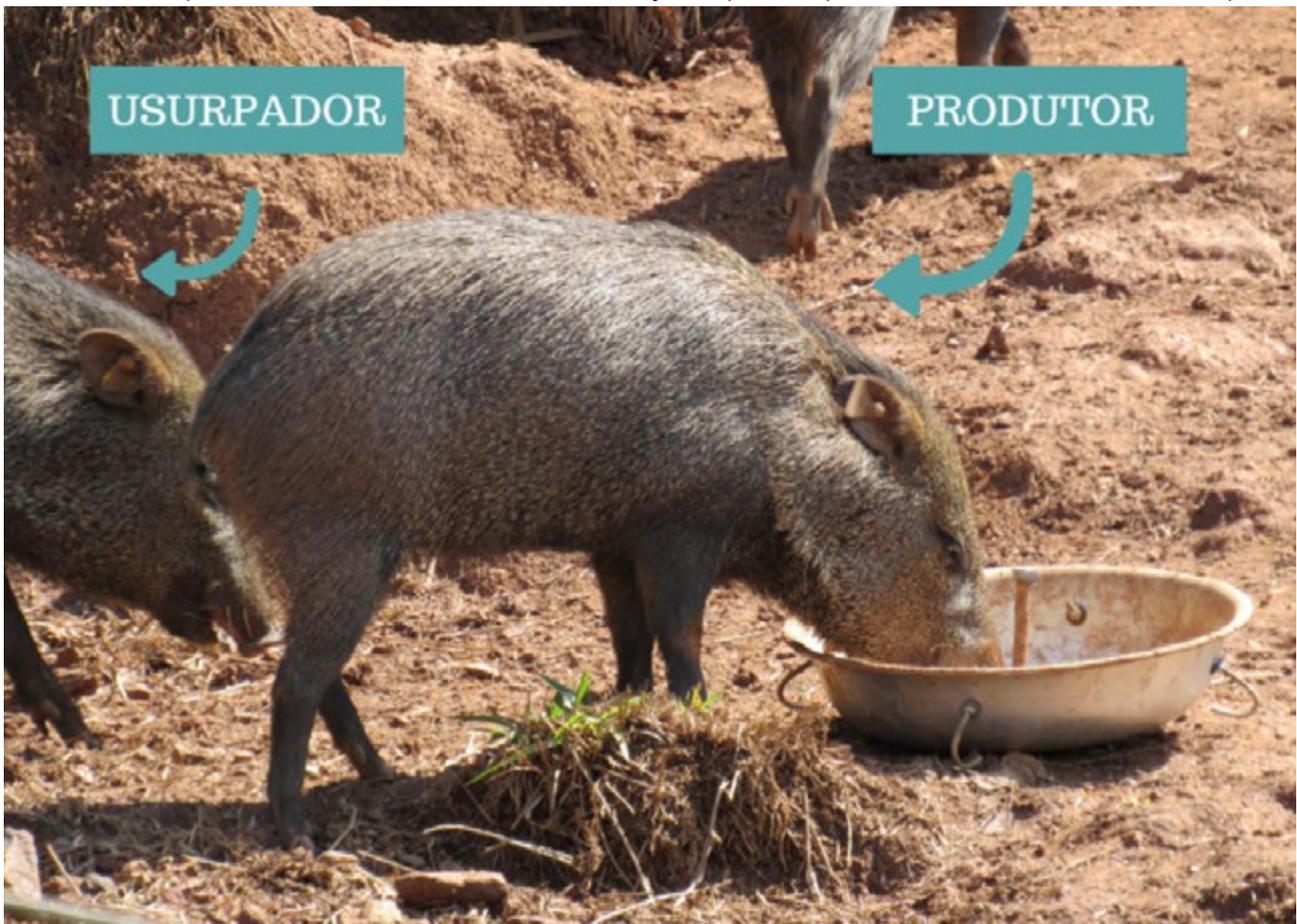
Em cada sessão amostral foram sorteadas duas bacias entre as seis para permanecerem destampadas. As demais eram tampadas e o acesso ao recurso alimentar, impedido. Esse procedimento evitava a habituação dos animais às bacias com comida; os animais precisavam percorrer todo o recinto procurando as bacias abertas daquele respectivo teste. Todas as seis bacias foram abastecidas com 200 gramas de grãos de milho, a fim de controlar as dicas olfativas. As seis bacias foram filmadas durante este período, possibilitando uma análise *a posteriori*.

Análise dos dados

Os indivíduos foram considerados como

produtores quando foram os primeiros a chegar à bacia e como usurpadores os que chegavam em bacias já visitadas (FOTOGRAFIA 5). Para verificar o investimento na tática de produtor de cada indivíduo, foi calculado o valor de resíduo padronizado (SOKAL; ROLFH, 1995), considerando os valores observados e esperados do uso da tática. O valor observado para cada indivíduo foi a soma das vezes que ele foi produtor em todas as sessões amostrais. Considerando que a probabilidade do indivíduo ser produtor ao menos uma vez em cada sessão amostral é 0,6 (6 bacias/10indivíduos) e que foram realizadas 15 sessões amostrais, o valor esperado era 9 ($0,6 \cdot 15$).

Fotografia 5 - Modelo produtor-usurpador. À direita um indivíduo considerado produtor, por ter se aproximado primeiro da bacia e iniciado o processo de alimentação sozinho. À esquerda, um indivíduo se aproximando de uma mancha alimentar já ocupada e, portanto, sendo considerado usurpador



Fonte: SÁ, F. S.

O teste de correlação de Pearson foi utilizado para verificar se o investimento na tática de produtor (resíduo padronizado) estava relacionado à proporção do tempo que os indivíduos gastaram nos comportamentos alimentar, descansar, locomover e alerta.

A habilidade competitiva de cada indivíduo foi estimada em cada condição (fora do contexto do forrageio e dentro do contexto do forrageio) utilizando-se o índice de dominância (MDS) de Vries *et al.*, (2006), com o programa SOCPROG (WHITEHEAD, 2008). O índice de dominância (MDS) de Vries *et al.*, (2006) utiliza o número de interações entre os indivíduos, separando em cada uma delas quem foi o indivíduo autor e o receptor da interação (VRIES *et al.*, 2006). Para o índice de dominância foram utilizadas as interações agonísticas fora do contexto de forrageio social e para os valores de habilidade competitiva foram utilizadas as interações agonísticas, registradas apenas durante os experimentos de forrageio social. O teste de correlação de

Pearson foi utilizado para verificar se existia a correlação entre: (1) os índices MDS de dominância *versus* a habilidade competitiva; (2) os resíduos padronizados do uso da tática de produtor *versus* os índices MDS e (3) o sucesso de forrageio individual *versus* os índices MDS.

Resultados

O investimento individual na tática de produtor se correlacionou positivamente ao tempo despendido alimentando fora do contexto social apenas para o grupo 1. Os outros comportamentos observados não se correlacionaram ao investimento na tática de produtor para nenhum dos grupos (TABELAS 3 e 4). O sucesso de forrageio individual se correlacionou ao tempo despendido no comportamento alimentar para ambos os grupos (TABELAS 3 e 4). Os outros comportamentos não se relacionaram ao sucesso de forrageio individual (TABELAS 3 e 4).

Tabela 3 - Resultado do teste de correlação entre o investimento na tática de produtor e comportamentos e sucesso de forrageio individual e comportamentos do grupo 1

Tática produtor experimento					Tática produtor controle			
Comportamento	Al	Lo	des	Alerta	Al	lo	des	Alerta
n (pares) =	10	10	10	10	10	10	10	10
r (Pearson) =	0,7691	0,0915	0,2393	-0,5261	0,5444	-0,1038	0,0431	-0,264
t =	3,4031	0,2599	0,697	-1,7495	1,8358	-0,2953	0,1221	-0,7742
(p) =	0,0093	0,8015	0,5056	0,1182	0,1036	0,7753	0,9058	0,4611
Sucesso forrageio experimento					Sucesso forrageio controle			
Comportamento	Al	Lo	des	Alerta	Al	lo	des	Alerta
n (pares) =	10	10	10	10	10	10	10	10
r (Pearson) =	0,8364	-0,3027	0,5166	-0,5673	0,5558	-0,4323	0,1027	-0,1444
t =	4,3159	-0,8982	1,7067	-1,9487	1,8911	-1,3561	0,2919	-0,4126
(p) =	0,0026	0,3952	0,1262	0,0871	0,0952	0,212	0,7778	0,6907

Fonte: Elaborado pelos autores

Nota: Al = alimentando; lo = locomovendo; des = descansando.

Tabela 4 - Resultado do teste de correlação entre o investimento na tática de produtor e comportamentos e sucesso de forrageio individual e comportamentos do grupo 2

Tática produtor experimento					Tática produtor controle			
Comportamento	Al	Lo	des	Alerta	Al	lo	des	Alerta
n (pares) =	10	10	10	10	10	10	10	10
r (Pearson) =	-0,11	0,55	-0,57	0,09	-0,44	0,74	-0,42	-0,08
t =	-0,32	1,88	-1,95	0,26	-1,41	3,13	-1,30	-0,24
(p) =	0,75	0,10	0,09	0,80	0,20	0,01	0,23	0,82
Sucesso forrageio experimento					Sucesso forrageio controle			
Comportamento	Al	Lo	des	Alerta	Al	lo	des	Alerta
n (pares) =	10	10	10	10	10	10	10	10
r (Pearson) =	0,6	-0,2	-0,3	-0,2	0,4	0,2	-0,5	-0,1
t =	2,3	-0,6	-0,8	-0,7	1,1	0,5	-1,4	-0,4
(p) =	0,1	0,5	0,4	0,5	0,3	0,6	0,2	0,7

Fonte: Elaborado pelos autores

Nota: Al = alimentando; lo = locomovendo; des = descansando.

Não foi encontrada correlação entre o índice MDS durante o forrageio social versus fora do forrageio social para ambos os grupos de estudo (grupo 1: $r=0,21$; $t=0,60$; $p=0,56$; grupo 2 $r=0,1$; $t=0,28$; $p=0,78$), indicando que

as interações agonísticas foram diferentes durante o forrageio social. Os valores obtidos de MDS dentro e fora do forrageio social, para ambos os grupos de catetos, estão mostrados nas tabelas 5 e 6.

Tabela 5 - Índice MDS dos indivíduos do grupo 1 durante e fora do contexto de forrageio social

Indivíduo	MDS forrageio social	MDS fora forrageio social
ma	14,88	5,65
in	4,76	3,94
na	3,77	-8,28
bo	3,03	-3,48
mo	1,34	-0,33
am	1,14	-1,27
do	-3,51	7,78
qb	-2,76	0,97
cb	-10,3	-6,92
de	-12,35	1,93

Fonte: Elaborado pelos autores

Tabela 6 - Índice MDS dos indivíduos do grupo 2 durante e fora do contexto de forrageio social

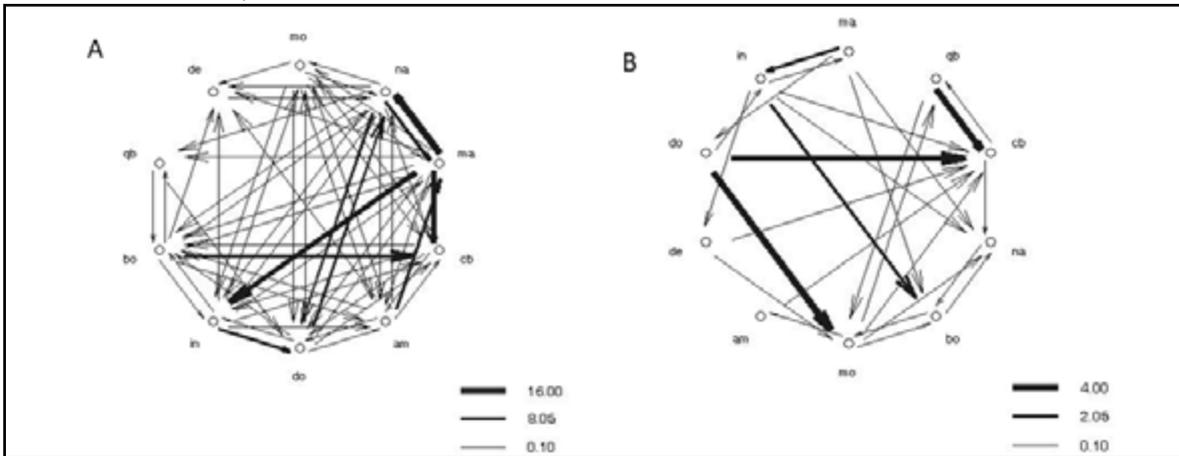
Indivíduo	MDS forrageio social	MDS fora forrageio social
ci	8,9	1,52
vd	2,46	3,69
ba	2,51	-7,19
ri	2,17	-1,54
pa	-1,85	4,73
la	-1,57	0,54
ro	-0,45	4,73
to	-3,52	0,24
ve	-3,74	-5,69
az	-4,91	-1,04

Fonte: Elaborado pelos autores

O índice de interação agonística individual foi maior durante o contexto de forrageio social (grupo 1: $t= 5,73$; $n=10$; $p<0,01$; grupo 2: $t= -0,01$; $n=10$; $p<0,05$). Durante o contexto de forrageio social, a dinâmica das relações agonísticas foram mais complexas e mais

frequentes para ambos os grupos (GRÁFICOS 6A e B). Já fora do contexto do forrageio social, as relações agonísticas foram menos complexas e frequentes, também para ambos os grupos (GRÁFICOS 7A e B).

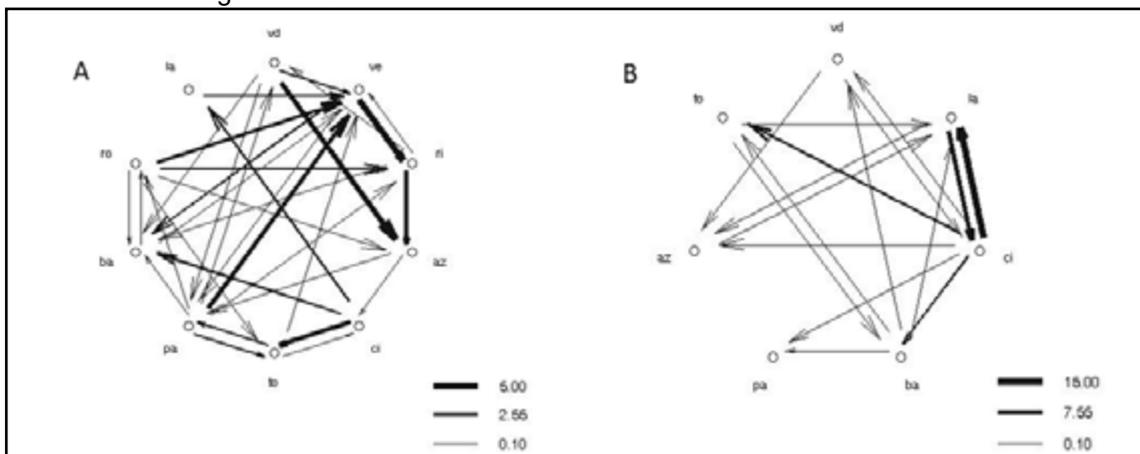
Gráfico 6 -A) Sociograma das interações agonísticas dos indivíduos do grupo 1 durante o contexto de forrageio social;
B) Sociograma das interações agonísticas dos indivíduos do grupo 1 fora do forrageio social;



Fonte: SÁ, F. S., 2016.

Nota: As letras presentes nos sociogramas (do, de, mo, na, etc.) representam os catetos individualmente. As setas representam as interações, sendo a ponta com a seta o cateto que recebeu a interação e a ponta contrária o cateto que a emitiu. A grossura das setas representa a quantidade de vezes que a interação ocorreu (quanto mais grossa a seta, mais vezes a interação ocorreu)

Gráfico 7 -A) Sociograma das interações agonísticas dos indivíduos do grupo 2 durante o forrageio social;
B) Sociograma das interações agonísticas dos indivíduos do grupo 2 fora do contexto de forrageio social.



Fonte: SÁ, F. S., 2016.

Nota: As letras presentes nos sociogramas (ro, la, vd, ve, etc.) representam os catetos individualmente. As setas representam as interações, sendo a ponta com a seta o cateto que recebeu a interação e a ponta contrária o cateto que a emitiu. A grossura das setas representa a quantidade de vezes que a interação ocorreu (quanto mais grossa a seta, mais vezes a interação ocorreu).

O investimento na tática de produtor não foi influenciado pelo índice de dominância e nem pela habilidade competitiva (TABELA 7).

Tabela 7 - Influência do índice de dominância (MDS) e da habilidade competitiva (HC) sobre a tática de produtor exibida por catetos (*Dicotyles tajacu*) cativos submetidos à experimento de forrageio social

Parâmetro	Grupo	Tratamento	N	r	t	p-valor
MDS	G1	Controle	10	0,36	1,07	0,31
		Experimento	10	0,36	1,10	0,30
	G2	Controle	10	-0,20	-0,56	0,59
		Experimento	10	-0,03	-0,11	0,91
HC	G1	Controle	10	-0,16	-0,45	0,67
		Experimento	10	0,15	0,42	0,69
	G2	Controle	10	-0,02	-0,05	0,96
		Experimento	10	0,29	0,87	0,41

Fonte: Elaborado pelos autores

Nota: N = tamanho da amostra; r = valor da correlação de Pearson; t = resultado do teste-t.

O sucesso de forrageio não foi influenciado pelo índice de dominância, mas foi positivamente correlacionado com a habilidade competitiva dos indivíduos durante o forrageio social (TABELA 8).

Tabela 8 - Influência do índice de dominância (MDS) e da habilidade competitiva (HC) sobre o sucesso de forrageio social de catetos (*Dicotyles tajacu*) cativos submetidos à experimento de forrageio social

Parâmetro	Grupo	Tratamento	N	r	t	p-valor
MDS	G1	Controle	10	0,34	1,08	0,33
		Experimento	10	0,51	1,67	0,13
	G2	Controle	10	0,04	0,11	0,91
		Experimento	10	0,20	0,59	0,57
HC	G1	Controle	10	0,69	2,75	<0,05
		Experimento	10	0,65	2,47	<0,05
	G2	Controle	10	0,61	2,16	<0,05
		Experimento	10	0,76	3,35	<0,05

Fonte: Elaborado pelos autores

Nota: N = tamanho da amostra; r = valor da correlação de Pearson; t = resultado do teste-t.

Discussão

Neste trabalho foi observado que o investimento na tática de produtor pelos catetos não estava relacionado ao tempo despendido nos comportamentos alimentando, descansando, locomovendo e alerta e que também não estavam relacionados com a habilidade competitiva e dominância dos indivíduos no grupo. Por outro lado, o sucesso de forrageio estava relacionado ao comportamento alimentar e foi revelado que indivíduos com maiores habilidades competitivas obtinham maiores sucessos de alimentação durante o forrageio social.

Diferente do observado no estudo de Kurvers *et al.*, (2012), o comportamento exploratório (locomovendo) não estava relacionado ao uso da tática de produtor. Por outro lado, os catetos que obtinham maior sucesso durante o forrageio social eram os que despendiam mais tempo alimentando fora do contexto de forrageio social. Este resultado pode estar relacionado à habilidade do indivíduo de suplantado outro do local de alimentação, pois foi observado que os catetos com maiores habilidades competitivas eram os que obtinham o maior sucesso de alimentação.

Os dois grupos de catetos estudados foram submetidos a uma situação de imprevisibilidade alimentar, com redução de locais de acesso e redução da quantidade de alimento. Mesmo sob a nova condição ambiental, os grupos não apresentaram diferenças nas escolhas das táticas de forrageio, o que sugere uma consistência individual nas táticas utilizadas pelos membros do grupo. Afshar; Giraldeau (2014) desenvolveram um modelo

de simulação que explorou os resultados de grupos de indivíduos usando a regra da aprendizagem linear dentro da teoria dos jogos. Este modelo mostrou que situações ecológicas complexas podem provocar alterações nas taxas de produzir e usurpar dos indivíduos. Trabalhos como os de Caraco; Giraldeau (1991), Giraldeau; Livoreil (2000) e Hamilton (2002) também encontram resultados em que ocorrem essas mudanças nas taxas. Um estudo realizado com queixadas (*Tayassu pecari*) em cativeiro mostrou que, quando submetidos a situações de imprevisibilidade alimentar, a taxa de animais que adotaram comportamentos exploratórios aumentou, afirmando a influência das mudanças ambientais no comportamento (NOGUEIRA *et al.*, 2014). Entretanto, em alguns grupos animais pode ser observado um investimento individual de forma persistente na tática de forrageio, sendo que, independente das condições ecológicas expostas a eles, alguns irão utilizar mais e outros menos a tática de produtor (KRAUSE *et al.*, 2010). Possivelmente, foi o que ocorreu no presente estudo.

Como já observado em outros trabalhos (estorninho-comum, *Sturnus vulgaris*: KOOPS; GIRALDEAU, 1996; Macaco-prego, *Sapajus nigritus*: DI BITETTI & JANSON, 2001; *Saguinus fuscicollis* e *S. imperator*: GARBER *et al.*, 2009; *Callithrix penicillata*: GUEDES, 2012) e previsto pelo modelo produtor-usurpador (GIRALDEAU; CARACO, 2000), era esperado que durante a condição experimental de imprevisibilidade alimentar e diminuição do número de manchas alimentares, os indivíduos que chegassem antes às bacias (produtores) obtivessem maiores sucessos

de forrageio, devido à vantagem de poderem se alimentar sozinhos antes da chegada dos coespecíficos. Beauchamp (2006) demonstrou que tentilhões (*Taenopygia guttata*) que adotavam a tática de produtor, possuíam maior sucesso de forrageio e Bicca-Marques; Garber (2005), estudando saguis (*Saguinus imperator* e *Saguinus fuscicollis*), demonstraram que, embora o sucesso de forrageio de todos os indivíduos do grupo tenha sido alto, existia um aumento significativo na proporção do sucesso de alimentação dos indivíduos que chegaram à bacia primeiro, corroborando a ideia da vantagem do produtor. No entanto, no presente estudo, o sucesso de forrageio em cada bacia independeu da tática de forrageio empregada pelos indivíduos. Este resultado está provavelmente relacionado à habilidade competitiva dos catetos, que influencia o sucesso de forrageio individual. Os indivíduos com maiores habilidades competitivas podem permanecer mais tempo se alimentando na bacia sem serem substituídos, o que confere a eles um maior sucesso de forrageio. O aumento da agressividade durante o forrageio social foi importante para a permanência do indivíduo nas bacias, pois os animais mais agressivos ingeriram mais alimentos.

Sobre a escolha das táticas de forrageio, esperava-se que existisse uma relação entre a tática de produzir e a dominância dos indivíduos (DAVID *et al.*, 2011c), com os catetos mais dominantes utilizando menos a tática de produzir e indivíduos subordinados utilizando mais a tática de produzir. Isso concordaria com o experimento com veados-vermelhos (*Cervus elaphus*) realizado por Ceacero *et al.*, (2012), em que indivíduos dominantes não

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

A falta de correlação dos índices MDS de dominância e habilidade competitiva HC indicam que a quantidade de interações agonísticas de um indivíduo pode mudar durante o contexto alimentar, isto é, o indivíduo que se envolve pouco em interações agonísticas nas atividades diárias pode ser um indivíduo agressivo durante o contexto de alimentação em grupo. Como já relatado para catetos (NOGUEIRA-FILHO, 1995), não foi encontrado uma linearidade na hierarquia de dominância

em nenhum dos grupos de catetos avaliados no presente estudo. No entanto, a taxa de interações agonísticas individuais foram maiores durante o contexto de forrageio social. Esses resultados corroboram a previsão de que a agressividade é maior durante o momento de alimentação (VENTURIERI, 2006). As taxas de interações agonísticas foram menores fora do contexto de forrageio social, o que pode estar relacionado ao custo-benefício desse comportamento. Como este comportamento é dispendioso, espera-se que o investimento aumente apenas se o benefício for grande em interações agonísticas sem que haja uma recompensa. Biondo (2006) mostrou que interações agonísticas são raras em catetos.

O fato do estudo ter se desenvolvido em cativeiro, com espaço de deslocamento pré-determinado pela posição dos baldes, não inviabiliza os resultados obtidos, uma vez que o desenho experimental imitou a condição ambiental natural. Mesmo com a comida sendo colocada nas bacias diariamente, a possibilidade de ingestão dos alimentos só ocorria nas bacias sem tampa, que eram distribuídas aleatoriamente dentro do recinto em cada teste, imitando uma condição natural de imprevisibilidade ambiental. Assim, os animais precisavam se deslocar pelo recinto, explorando todas as bacias, até encontrarem as abertas. Dessa forma, acredita-se que os resultados encontrados aqui refletem uma condição semelhante à condição natural para esses animais. Entretanto, a realização deste experimento com grupos naturais pode fornecer uma base interessante para comparação com o presente estudo.

Conclusão

Catetos aumentaram a intensidade de interações agonísticas durante o momento de alimentação e aqueles com maior habilidade competitiva se alimentaram mais. Entretanto, o uso das táticas de forrageio não foram modificadas com o comportamento dos animais, nem fora e nem dentro do contexto do forrageio social, com a dominância dos animais e nem com sua habilidade competitiva. A diferença de intensidade dessas relações, quando comparada aos momentos fora do contexto de forrageio social, pode ser explicada pelo fator custo-benefício. Durante o momento de disputa pelo alimento, embora haja o dispêndio de energia no confronto, existe a recompensa pela maior chance de se alimentar.

Referências

- AFSHAR, M.; GIRALDEAU, L. A. A unified modelling approach for producer–scrounger games in complex ecological conditions. **Animal Behaviour**, v. 96, p. 167-176, 2014.
- AFSHAR, M.; HALL, C. L.; GIRALDEAU, L. A. Zebra finches scrounge more when patches vary in quality: experimental support of the linear operator learning rule. **Animal Behaviour**, v.105, p. 181-186, 2015.
- ALTMANN, J. Observational study of behavior: sampling methods. **Behaviour**, v. 49, p. 227-267, 1974.
- AZEVEDO, C. S.; DIAS, L. A. Como medir o comportamento animal. In: AZEVEDO, C. S., BARÇANTE, L. TEIXEIRA, C. P. (org.). **Comportamento animal: uma introdução aos métodos e à ecologia comportamental**. Curitiba: Editora Appris, 2018.p. 35-64.
- BARTA, Z.; GIRALDEAU, L. A. The effect of dominance hierarchy on the use of alternative foraging tactics: a phenotype-limited producing-scrounging game. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 42, p. 217-223, 1998.
- BARTA, Z.; FLYNN, R.; GIRALDEAU, L. A. Geometry for a selfish foraging group: a genetic algorithm ap-

- proach. **Proceedings of the Royal Society London B**, v. 264, p. 1233-1238, 1997.
- BEAUCHAMP, G. Phenotypic correlates of scrounging behavior in zebra finches: role of foraging efficiency and dominance. **Ethology**, v. 112, p. 873-878, 2006.
- BEAUCHAMP, G.; GIRALDEAU, L. A. Group foraging revisited: information sharing or producers-scrounger game? **The American Naturalist**, v. 148, p. 738-743, 1996.
- BIGLER, W. J. Seasonal movements and activity patterns of the collared peccary. **Journal of Mammalogy**, v. 55, p. 851-855, 1974.
- BICCA-MARQUES, J. C.; GARBER, P. A. Use of social and ecological information in tamarin foraging decisions. **International Journal of Primatology**, v. 26, p. 1321-1344, 2005.
- BIONDO, C. **Estrutura social e alo-amamentação de catetos (*Tayassu tajacu*) em cativeiro**. 2006. 129 f. Tese (Doutorado em Psicologia Experimental) - Universidade de São Paulo, São Paulo, 2006.
- BISSONETTE, J. A. **The relationship of resource quality and availability to social behavior and organization in the collared peccary**. 1976. Tese (Doutorado), University of Michigan, Ann Arbor, 1976.
- BISSONETTE, J. A. Ecology and social behavior of the collared peccary in Big Bend National Park, Texas. **Scientific Monograph Series**, v. 6, p. 1-95, 1982.
- BYERS, J. A.; BEKOFF, M. Social, spacing, and cooperative behavior of the collared peccary, *Tayassu tajacu*. **Journal of Mammalogy**, v. 62, p. 767-785, 1981.
- BYRNE, R. W.; BATES, L. A. Primate social cognition: uniquely primate, uniquely social, or just unique? **Neuron**, v. 65, p. 815-830, 2010.
- CEACERO, F. *et al.* Benefits for dominant red deer hinds under a competitive feeding system: food access behavior, diet and nutrient selection. **PLoS ONE**, v. 7, n.3 E32780, 2012.
- CARACO, T.; GIRALDEAU, L. A. Social foraging: producing and scrounging in a stochastic environment. **Journal of Theoretical Biology**, v. 153, p. 559-583, 1991.
- CONSELHO ESTADUAL DE POLÍTICA AMBIENTAL-COPAM (Minas Gerais). Deliberação Normativa nº147, de 30 de abril de 2010. Aprova a Lista de Espécies Ameaçadas de Extinção da Fauna do Estado de Minas Gerais. Belo Horizonte, **Diário Oficial de Minas Gerais**, 04 maio de 2010, Diário do Executivo, p.155.
- CÔTÉ, S. D. Determining social rank in ungulates: a comparison of aggressive interactions recorded at a bait site and under natural condition. **Ethology**, v. 106, p. 945-955, 2000.
- DAVID, M.; AUCLAIR, Y.; CÉZILLY, F. Personality predicts social dominance in female zebra finches, *Taeniopygia guttata*, in a feeding context. **Animal Behaviour**, v. 81, p. 219-224, 2011.
- DE VRIES, H.; STEVENS, J. M. G.; VERVAECKE, H. Measuring and testing the steepness of dominance hierarchies. **Animal Behaviour**, v. 71, p. 585-592, 2006.
- DI BITETTI, M. S.; JANSON, C.H. Social foraging and the finder's share in capuchin monkeys, *Cebus apella*. **Animal Behaviour**, v. 62, p. 47-56, 2001.
- DIAZ, G. A. C. Social behavior of the collared peccary (*Tayassu tajacu*) in captivity. **CEIBA**, v. 22, p. 73-126, 1978.
- DUBUC, C.; CHAPAIS, B. Feeding competition in *Macaaca fascicularis*: an assessment of the early arrival tactic. **International Journal of Primatology**, v. 28, p. 357-367, 2007.
- GARBER, P. A.; BICCA-MARQUES, J. C.; AZEVEDO LOPES, M. A. D. O. Primate Cognition: integrating social and ecological information in decision-making. In: GARBER, P.A. *et al.* (eds.). **South American Primates**. New York: Springer, 2009, p. 365-385.
- GIRALDEAU, L. A.; CARACO, T. **Social foraging theory**. New Jersey: Princeton University Press, 2000.
- GIRALDEAU, L. A.; BEAUCHAMP, G. Food exploration: searching for the optimal joining policy. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 14, p. 102-106, 1999.
- GIRALDEAU, L. A.; LIVOREIL, B. Game theory and social foraging. In: DUGATKIN, L. A.; REEVE, H. K. (eds.). **Game Theory and Animal Behavior**. Oxford: Oxford University Press, 2000, p. 16-37.
- GIRALDEAU, L. A.; SOOS, C.; BEAUCHAMP, G. A test of the producer-scrounger foraging game in captive flocks of spice finches, *Lonchura punctulata*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 34, n. 4, p. 251-256, 1994.
- GUEDES, D. **Estratégias de forrageio em micos-estrela (*Callithrix penicillata*): os micos usam jogos**

- durante o forrageio social?** 2012. 167 f. Tese (Doutorado em Zoologia) - Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2012
- HAMILTON, I. M. Kleptoparasitism and the distribution of unequal competitors. **Behavioral Ecology**, v. 13, p. 260-267, 2002.
- HELD, S.; MENDEL, M.; DEVREUX, C.; BYRNE, R. W. Social tactics of pigs in a competitive foraging task: the 'informed forager' paradigm. **Animal Behaviour**, v. 59, n. 13, p. 569-576, 2000.
- JUDAS, J.; HENRY, O. Seasonal variation of home range of collared peccary in tropical rain forest of French Guiana. **Journal of Wildlife Management**, v. 63, p. 546-555, 1999.
- KILTIE, R. A.; TERBORGH, J. Observations on the behavior of rainforest peccaries in Peru: why whitelipped peccaries form herds. **Zeit Tierpsychology**, v. 62, p. 241-255, 1983.
- KEUROGHILIAN, A.; EATON, P. D.; LONGLAND W. S. Area use by white-lipped and collared peccary (*Tayassu pecari* and *Tayassu tajacu*) in a tropical forest fragment. **Biological Conservation**, v. 120, p. 411-425, 2004.
- KING, A. J.; ISAAC, N. J. B.; COWLISHAW, G. Ecological, social, and reproductive factors shape producer-scrounger dynamics in baboons. **Behavioral Ecology**, v. 20, p. 1039-1049, 2009.
- KOOPS, M. A.; GIRALDEAU, L. A. Producer-scrounger foraging games in starlings: a test of rate-maximizing and risk-sensitive models. **Animal Behaviour**, v. 51, n. 4, p. 773-783, 1996.
- KRAUSE, J.; JAMES, R.; CROFT, D. P. Personality in the context of social networks. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B (Biological Sciences)**, v. 365, p. 4099-4106, 2010.
- KURVERS, R. H. J. M.; HAMBLIN, S.; GIRALDEAU, L. A. The effect of exploration on the use of producer-scrounger tactics. **PLoS ONE**, v. 7, p. 49400, 2012.
- LENDVAI, A. Z.; BARTA, Z.; LIKER, A.; BÓKONY, V. The effect of energy reserves on social foraging: hungry sparrows scrounge more. **Proceedings of the Royal Society of London B**, v. 271, p. 2467-2472, 2004.
- LIKER, A.; BARTA, Z. The effects of dominance on social foraging tactic use in house sparrows. **Behaviour**, v. 139, p. 1061-1076, 2002.
- MORAND-FERRON, J.; GIRALDEAU, L. A.; LEFEBVRE, L. Wild Carib grackles play a producer-scrounger game. **Behavioral Ecology**, v. 18, p. 916-921, 2007.
- NEAL, B. J. A contribution on the life history of the collared peccary in Arizona. **American Midland Naturalist**, v. 61, p. 177-190, 1959.
- NOGUEIRA-FILHO, S. L. G.; LAVORENTI, A. Manejo de catitu e queixada em cativeiro. **Ciência Hoje**, v. 19, p. 3-7, 1995.
- NOGUEIRA, S. S.; ABREU, S. A.; PEREGRINO, H.; NOGUEIRA-FILHO, S. L. The effects of feeding unpredictability and classical conditioning on pre-release training of white-lipped peccary (Mammalia, Tayassuidae). **PLoS One**, v. 9, n.1, p. 86080, 2014.
- POOLE, T. B. **Social behavior in mammals**. Glasgow: Blackie, 1985.
- RANTA, E.; RITA, H.; LINDSTROM, K. Competition versus cooperation: success of individuals foraging alone and in groups. **The American Naturalist**, v. 142, p. 42-58, 1993.
- ROWELL, T. E. The concept of social dominance. **Behavior Biology**, v. 11, p. 31-154, 1974.
- RUXTON, G. D.; HALL, S. J.; GURNEY, W. S. C. Attraction toward feeding conspecifics when food patches are exhaustible. **The American Naturalist**, v. 145, p. 653-660, 1995.
- SOKAL, R. R.; ROHLF, F. J. **Biometry**. New York: Freeman and Company, 1995.
- SOWLS, L. K. **The peccaries**. Tucson: The University of Arizona Press, 1984, 251 p.
- SOWLS, L. K. **Javelinas and other peccaries: their biology, management, and use**. Texas: Texas A & M University Press, 1997, 325 p.
- VENTURIERI, B.; LE PENDU, Y. Padrões de atividades de caíto (*Tayassu tajacu*) em cativeiro. **Revista de Etologia**, v. 8, n. 1, p. 35-43, 2006.
- WHITEHEAD, H. A. L. Analysing animal social structure. **Animal behaviour**, v. 53, n.5, p. 1053-1067, 1997.

Agradecimentos

Os autores agradecem à equipe da Fazenda Engenho d'Água, em especial ao Vando e ao Helton, e à equipe da Universidade Federal de Ouro Preto, especialmente aos funcionários da Seção de Transportes. Os autores também agradecem à Vallourec, cujo apoio financeiro foi fundamental para o desenvolvimento do estudo. Finalmente, os autores agradecem à CAPES pela bolsa de pós-doutorado de D.G. (processo 88881.064952/2014-01).