

## CAPÍTULO 14

# O que, quando, onde e com quem: decisões econômicas no comportamento alimentar

**Arrilton Araújo (arrilton@gmail.com)**

**Fívia de Araújo Lopes (fvialopes@gmail.com)**

Departamento de Fisiologia, Centro de Biociências

Universidade Federal do Rio Grande do Norte, UFRN, Natal/RN, Brasil

Buscar e obter uma fonte de recursos nutricionais constitui um dos princípios básicos para a sobrevivência de qualquer indivíduo, independente da espécie e do ambiente em que viva. Neste capítulo abordaremos a busca e obtenção de recursos nutricionais efetuados por indivíduos, solitários ou sociais, ao longo de suas vidas. As estratégias de busca e obtenção de alimentos – estratégias de forrageamento – serão abordadas sob a óptica dos modelos de otimização<sup>1</sup>, que tem como base as noções de benefícios<sup>2</sup> e custos<sup>3</sup> associados à execução dos comportamentos envolvidos. Serão abordados fatores individuais e/ou sociais que interferem nas tomadas de decisão associadas às estratégias de forrageamento, como neofobia alimentar e suas relações com o modo de organização social e reprodutivo da espécie.

1 Neologismo para o termo em inglês *optimization*, que é a busca de melhor benefício possível numa dada situação em que o animal se encontra.

2 Efeito positivo de uma característica ou comportamento executado que aumente a possibilidade de sobrevivência e/ou reprodução do(s) indivíduo(s) envolvido(s). Exemplo: a obtenção de energia através da ingestão de alimentos.

3 Efeito negativo de uma característica ou comportamento executado que irá reduzir a sobrevivência e/ou a reprodução de um indivíduo. Exemplo: a energia e tempo gastos na procura de alimento.

Os recursos alimentares são fatores ambientais críticos para a sobrevivência dos indivíduos. Uma dieta composta de todos os nutrientes essenciais em quantidades adequadas de recursos se faz necessária para manter o funcionamento adequado de um organismo. A identificação dos recursos alimentares selecionados por indivíduos de uma determinada espécie permite caracterizar os hábitos e requerimentos energéticos desses animais. Muitas vezes essa caracterização se dá de modo indireto através do registro comportamental em condições naturais, onde na maioria das vezes é impossível determinar com precisão as reais necessidades nutricionais em função da idade e sexo do indivíduo estudado. Assumimos então, que as espécies podem selecionar recursos que melhor satisfaçam as necessidades básicas nutricionais para a sua sobrevivência, e a partir daí descrever sua dieta e os modos de obtenção da mesma; também que recursos de alta qualidade sejam preferidos e consumidos mais que recursos de baixa qualidade. Além disso, os recursos quase sempre não estão distribuídos de modo uniforme, mas em parcelas que variam no tempo e no espaço. É possível que um recurso seja utilizado de forma desproporcional em relação à sua disponibilidade, significando uma importância crucial na vida dos consumidores.

## MODELOS DE FORRAGEAMENTO ÓTIMO

Todas essas questões levantadas acima começaram a ser estudadas com base em modelos teóricos e matemáticos a partir do final dos anos 1960 e cada vez mais tem sido uma importante ferramenta no estudo do comportamento alimentar. MacArthur & Pianka (1966) foram os primeiros a lançar um modelo de seleção de presas baseado no princípio de otimização (*optimal foraging theory*). Em 1978, J. R. Krebs e N. B. Davies publicaram o livro *Behavioural Ecology. An evolutionary approach* no qual apresentaram as bases para uma abordagem do estudo do comportamento integrando noções de economia e modelização matemática, criando assim uma área do estudo do comportamento chamada ecologia comportamental. Os modelos de otimização têm como componentes básicos a existência de decisões, de valor (currency) e de limitações ou restrições no que se refere à aquisição de itens alimentares. Em 1986, Stephens e Krebs lançaram o livro *Foraging theory* que explicita a lógica formal e os elementos dos modelos de forrageamento ótimo.

## TEORIA DO FORRAGEAMENTO ÓTIMO

A análise dos comportamentos por meio de modelos implica em estratégias que pressupõe tomada de decisão. Para o estudo de decisões realizadas por animais, entendemos que não há escolha consciente como discutimos com relação a humanos. No entanto, animais confrontados com diferentes opções deverão adotar uma delas, a partir da utilização de seus mecanismos sensoriais e cognitivos que permitam a "escolha" da opção que resulte em maior aptidão. Nos modelos de forrageamento ótimo, as decisões são basicamente aplicadas a dois tipos de problemas: que presas consumir e quando deixar a parcela<sup>4</sup> que contém o alimen-

to. No primeiro caso, o indivíduo que encontra uma fonte de alimentos deverá "decidir" se consome ou não o alimento. Se for uma presa móvel, o predador deverá decidir se a persegue e durante quanto tempo, e quando ele deverá abandonar a perseguição se não capturar a presa. No segundo caso, o indivíduo deverá decidir se permanece numa área após um determinado tempo ou se muda para outras parcelas de presas (Stephens & Krebs 1986). Em todos esses casos a decisão ótima depende do rendimento de cada uma das alternativas, ou seja, da assunção de valor das opções.

O segundo componente dos modelos de otimização é a assunção de que a existência de valores diferentes entre as opções é o critério usado para comparar as possíveis decisões tomadas pelo indivíduo. Supomos que tão logo o indivíduo seja confrontado com uma escolha, ele opte por aquela que irá maximizar a aptidão ou minimizar os custos. Esse valor é uma representação quantitativa e hipotética da aptidão que corresponde a uma decisão. De acordo com o modelo, haveria uma característica Z ao invés de outras se ela atende ao critério do valor em si, por exemplo, número de presas ingeridas, e a um princípio de escolha – por exemplo, maximização<sup>5</sup>.

O terceiro componente é o pressuposto de restrições, que são todos os fatores que limitam e definem a relação entre o valor do recurso e a decisão. As restrições não podem ser modificadas pelos animais, e podem advir de parâmetros matemáticos – todas as formigas são iguais – que podem aparecer em modelos de otimização simplificados; de parâmetros físicos – um rato não pode estar em dois lugares ao mesmo tempo; e de parâmetros biológicos – formigas não conseguem distinguir uma semente que pese 0,01g de outra que pese 0,02g

recurso de modo espacialmente agrupado. Na literatura em inglês é usado o termo *patch*.

4 Parte do ambiente onde está distribuído um determinado

5 Obter a maior quantidade de benefícios com a menor quantidade de custos. A maximização perfeita é benefício total e custo zero.

ou um peixe não consegue permanecer 5 minutos fora da água. A existência de restrições podem não ter importância real para o modelo em desenvolvimento.

Outras restrições são encontradas em modelos de forrageamento como: procurar e manipular a presa são atividades incompatíveis; encontro de presas é sequencial e não simultâneo, energia e tempo de manipulação das presas são fixos e característicos de cada presa; forrageadores reconhecem a presa instantaneamente e têm informação completa sobre a mesma, incluindo o seu valor.

Com base nesse modelo, supomos que há uma ligação direta entre a aquisição de energia e a aptidão biológica e que fatores ecológicos têm papel importante na taxa de aquisição de energia de um animal que realiza seleção de alimento. Nessa seleção, fatores como conteúdo energético do alimento, tempo e energia gastos na busca, captura e consumo têm forte influência na economia do indivíduo (Stephens & Krebs 1986). Isso resulta num parâmetro a ser levado em conta no modelo que é a rentabilidade do alimento, isto é, a relação entre o aporte energético e o tempo de captura, manipulação e consumo do alimento. Esse parâmetro de rentabilidade tem uma limitação automática ligada diretamente a ela – mesmo diante de outra presa, o predador por estar manipulando uma presa não poderá, teoricamente, detectar, buscar, capturar e manipular outra presa. Outro parâmetro a ser considerado é a taxa de encontro do alimento, que é expressa em número de presas consumidas/unidade de tempo. Dessa forma, como descrito acima, o modelo impõe a limitação de que um indivíduo encontre suas presas de modo sequencial e nunca simultâneo.

Em função dos parâmetros de rentabilidade de um alimento e de sua taxa de encontro, o modelo apresenta algumas predições, tais como: a inclusão de um novo alimento na dieta não é dependente da disponibilidade, mas da rentabilidade dos alimentos que já fazem parte da dieta; o aumento absoluto de disponibilidade

de do alimento pode incluir a redução da variabilidade da dieta visto que as presas ótimas estão mais numerosas; um alimento não pode ser parcialmente preferido, ou ele faz parte da dieta ou é excluído.

Quando recursos são utilizados de modo desproporcional à sua disponibilidade, torna-se fácil demonstrar que ele está sendo selecionado (Johnson 1980). Essa seleção de um recurso alimentar ocorre em função das necessidades de um animal para adquirir energia e elementos estruturais suficientes para o crescimento e/ou manutenção do bom funcionamento de seu corpo, combater parasitas e doenças em geral (Louw & Mitchell 1996), respeitando, é claro, a relação entre os benefícios que o alimento pode oferecer e os custos de aquisição do mesmo.

A seleção de presas pode estar, portanto, ligada a fatores como disponibilidade, estratégias de escape/defesa, tempo de manipulação, tamanho e reconhecimento da presa. Em seu estudo clássico sobre a seleção de presas e estratégias de forrageamento em papa-moscas cinzentos (*Muscicapa striata*), Davies (1977) descreve a dieta dessa espécie composta essencialmente por dípteros, além de outros insetos como coleópteros, afídeos, vespas (Ichneumonoidea) e larvas. Duas são as suas estratégias de forrageamento: o sentar e esperar próximo ao solo e voos na copa das árvores. A frequência de uso do “sentar-esperar” está diretamente ligada à abundância de presas grandes, mas não é alterada se há abundância de presas pequenas. Papa-moscas adultos consomem mais dípteros grandes quanto maior a disponibilidade dessas presas. Isso é consistente com a ideia de que há preferência por presas grandes e que somente quando a abundância das presas preferidas é reduzida, há o consumo de pequenas presas – dípteros e pulgões – caracterizando uma tomada de decisão.

Davies (1977) mostra ainda que dípteros grandes mediam até 8 mm e os pequenos 3 mm. Baseado em Bryant (1973), Davies estimou que grandes presas valessem 30 calorias

e pequenas presas 3 calorias. Assim, com o aumento de abundância de presas grandes, os papa-moscas adultos adotariam a estratégia de "sentar-esperar" que seria mais vantajosa por ela permitir incorporar presas mais rentáveis energeticamente.

O fato de presas grandes estarem disponíveis no ambiente, não significa que elas serão as mais consumidas pelo predador. No mesmo artigo Davies (1977) relata que existem seis tipos de presas grandes que estão disponíveis em proporções diferentes no ambiente, contudo o consumo dessas presas não é diretamente proporcional a sua disponibilidade. Dípteros da família Mucidae são as presas mais comumente encontradas no ambiente (61,5%), são muito rápidos em seu vôo e, portanto uma presa de captura difícil, representando apenas 22,7% da dieta. Já os dípteros da família Scatophagidae correspondem a 10,8% das presas grandes disponíveis e 43,8% da dieta. A razão apontada pelo autor é que estas são presas fáceis de serem capturadas. Ao mesmo tempo abelhas do gênero *Bombus* estão disponíveis em proporção semelhante aos Scatophagidae (10,1%) e praticamente não são consumidas em função do perigo representado pelo ferrão e do tempo de manipulação requerido antes do consumo. Assim, papa-moscas adultos podem rejeitar presas pequenas que não compensam em termos de ganhos energéticos o esforço de captura, enquanto presas muito grandes podem ser rejeitadas por gerar tempo de manipulação desproporcionalmente elevado e riscos.

O maçarico-de-pés-vermelhos (*Tringa totanus*) apresenta preferência por determinados tipos de presas, os poliquetas *Nereis diversicolor* e *Nephytes hombergi* e o crustáceo *Corophium*, de modo semelhante ao descrito por Davies (Goss-Custard 1977a, 1977b). Os dois poliquetas são escolhidos de modo semelhante e aporta mais energia que o crustáceo. No entanto Goss-Custard observa que, apesar de menos rentável energeticamente o crustáceo continua sendo ingerido, a escolha ocorrendo em

função de outra razão que poderia ser a presença de algum componente imprescindível.

Esse tipo de escolha parece também acontecer com o sagui do nordeste brasileiro, *Callithrix jacchus* (Callitrichidae), considerado generalista em sua dieta, consumindo presas animais, frutos, néctar e exsudados (Ferrari & Lopes Ferrari 1989; Mittermeier et al. 1988; Rylands 1996; Sussman & Kinzey 1984). Frutos apesar de apresentarem disponibilidade sazonal, fornecem um retorno energético mais rápido quando comparado à obtenção dos exsudados. Os carboidratos provenientes dos frutos são digeridos mais facilmente do que aqueles dos exsudados, visto que nesses últimos há a presença de taninos que aumentam o tempo de digestão/absorção (Garber 1994; Melo et al. 1997).

Os exsudados se tornam o principal alimento nos períodos de carência de frutos (Castro et al. 2000; Castro & Araújo 2007; Rylands & Farias 1993), mas continuam a ser consumidos mesmo com abundância dos frutos em função da presença de cálcio e magnésio na sua composição (Garber 1994; Melo et al. 1997), itens importantes no período de reprodução, em particular durante a lactação embora contenha pouca proteína (Garber 1994; Mittermeier et al. 1988).

Assim, tanto os maçaricos-de-pés-vermelhos como os saguis estão de fato realizando escolhas em relação a suas dietas. Podemos imaginar que os indivíduos estão deixando de maximizar a escolha do item alimentar reduzindo, do ponto de vista energético, o seu provável benefício. Por outro lado estará maximizando a obtenção de recursos que atendam a necessidades específicas de componentes da dieta. O que se espera na realidade é que os indivíduos combinem energia e nutrientes indispensáveis gerando uma curva de benefícios máximos para todos os itens. Esse balanço obviamente ocorre em função da disponibilidade de alimentos no ambiente. Considerando que na teoria do forrageamento ótimo o predador seleciona a presa para maximizar o seu ganho, é possível inferir que o predador que tenha a capacidade de esti-

mar corretamente a rentabilidade da presa em termos de benefícios e custos certamente aumentará a sua aptidão.

O ajuste em relação à disponibilidade do alimento pode ser observada em diversas espécies. Os alimentos provêm, em última instância proteínas, carboidratos, lipídeos, fibras e vitaminas, além de diversos sais minerais que mantêm ativos os processos biológicos (Dunbar 1988; Louw & Mitchell 1996). Apesar de todas as espécies utilizarem esses elementos da dieta, elas diferem enormemente nas proporções de ingestão e necessidades dos mesmos. Pequenos animais têm taxa metabólica elevada necessitando ingerir alimentos em intervalos mais curtos, correndo riscos de sofrerem com restrições se não obtiver novos "pacotes" de energia. Pequenos pássaros como o chapim-real (*Parus major*, *Paridae*), espécie europeia e asiática, para manter o peso corporal e as atividades comportamentais tem que se alimentar a intervalos de tempo curtos. Como durante a noite isso se torna impossível, essa espécie usa a estratégia de reduzir a temperatura corporal e conseqüentemente o consumo de energia (Bednekoff *et al.* 1994).

O mesmo parece ocorrer com *C. jacchus*. Hetherington (1978) relata que a temperatura corporal é reduzida em até 5°C durante a noite, como consequência da redução no metabolismo. Essa queda no metabolismo também é relatada para *Saguinus oedipus* (sauim de cabeça branca) e *S. fuscicollis* (sauim de cara suja) (Hampton Jr. 1973) e para *Leontopithecus rosalia* (mico-leão-dourado) (Thompson *et al.* 1994), todas espécies da mesma família de primatas (Callitrichidae).

Outros animais são capazes de estocar energia e podem passar longos períodos sem ingerir alimentos. É o caso de camelos, dromedários e ursos. Essas espécies ingerem a maior quantidade de alimento possível de modo a gerar reservas sob a forma de gordura corporal. No caso de camelos e dromedários a reserva é utilizada nos deslocamentos em áreas desérti-

cas onde a disponibilidade alimentar é reduzida. Já ursos utilizarão os estoques de gordura corporal durante o inverno visto que o alimento estará ausente ou reduzido em função das condições climáticas (Turquier 1994). O animal é obrigado a procurar alimento, suportando diferentes pressões ambientais, atendendo suas limitações fisiológicas (Dunbar 1988), e suas adaptações morfológicas e comportamentais (Ferrari 1996; Rylands 1996).

Outro fator a ser levado em conta de acordo com a teoria do forrageamento ótimo é a tomada de decisão não somente em função dos benefícios do alimento, mas também dos riscos associados à decisão de forrageamento. A estrutura do ambiente, em termos de maior ou menor proteção, pode influenciar na decisão tomada pelo predador além da disponibilidade de alimento. A característica do ambiente pode servir como informação indireta dos riscos de predação tais como locais para esconderijo e áreas de escape. Arcis e Desor (2003) testaram a disponibilidade de alimento e a estrutura física do ambiente como fatores passíveis de modificar o comportamento de forrageamento em ratos adultos em laboratório. Esses autores, num primeiro experimento, ofereceram aos ratos duas áreas de forrageamento que diferiam apenas na "proteção" representada pela densidade de colunas (blocos plásticos preenchidos com cimento) na proporção 1: 1/3 entre os lados de uma arena. No segundo experimento, o ambiente era constante (mesma densidade de colunas), com densidades diferentes de alimentos – proporção de itens alimentares 1 : 3 entre os lados da arena. E no terceiro experimento esses dois fatores eram cruzados. No primeiro experimento os ratos gastaram a maior parte do tempo no lado da arena com maior proteção (densidade de colunas) e consumiram mais alimento nesse lado. O mesmo aconteceu com relação à densidade de alimentos, a maior parte do tempo eles permaneceram no lado da arena onde havia mais alimento, embora o consumo tenha sido igual. Além disso, escolheram a arena com maior proteção e com consumo semelhante

entre as disponibilidades de alimento. Esses resultados mostram claramente que os indivíduos levam em conta vários fatores ambientais como disponibilidade de alimento e proteção contra predadores no momento de tomada de decisão, parecendo a proteção contra predadores o primeiro fator a ser levado em conta, pelo menos em animais sem privação alimentar.

A tomada de decisão pode depender do estado interno do indivíduo, mostrando que a suposta ligação linear entre a taxa de aquisição de energia e a aptidão não explica todas as situações encontradas na natureza. Real e Caraco (1986) propõem, então, a teoria do forrageamento sensível ao risco, onde a variância pode afetar a aptidão do indivíduo, em função da relação entre a taxa de aquisição requerida e a taxa corrente disponível. Imaginemos um animal que tem que ingerir 10 presas/dia sob o risco de morrer caso não obtenha essa ingestão. Ele tem de escolher entre dois ambientes onde são encontradas suas presas: em "Z" a probabilidade de encontrar o alimento é constante, de 5 presas/dia; em "X" ele poderá encontrar 10 presas/dia ou nenhuma. Se ele escolhe o primeiro ambiente certamente morrerá, pois a taxa de aquisição de energia atende apenas a metade de suas necessidades. Se escolher o segundo ambiente ele correrá o risco de nada obter ou de obter a taxa necessária. Em resumo, o animal terá a escolha entre certeza de morte ou o risco de morrer. A expectativa é que o animal escolha o ambiente "X" adotando a estratégia pró-risco. Porém se outra espécie de predador também ocupa esse ambiente e tem uma necessidade mínima de 4 presas/dia, o animal escolherá o ambiente "Z" que oferece a estabilidade, sendo aversiva ao risco.

## TEORIA DE PONTO CENTRAL

Outro modelo de otimização aplicado ao forrageamento é o modelo de ponto central. O modelo considera que o indivíduo busca/captura o alimento em uma parcela e deve transportar esse alimento a um determinado

lugar fixo, como por exemplo, o ninho de uma ave, uma colônia de formigas ou mesmo um local de estocagem de alimento, no caso de um esquilo (Orians & Pearson 1979; Schoener 1979). Um dos pressupostos desse modelo é que o número de presas coletadas pelo predador é diretamente proporcional ao tempo de permanência na parcela e à distância entre a parcela e o ponto central (um ninho, por exemplo). Isso seria explicado pelo custo de permanência e/ou transporte e aumenta na forma de gasto de energia/tempo diminuindo o ganho líquido de energia (Charnov 1976).

Utilizando as ideias da teoria do forrageamento de ponto central, Martin & Vinson (2008) estudaram a influência da distância no forrageamento de formigas lava-pés (*Solenopsis invicta*). Eles dispuseram fontes de alimento (solução de sucrose) em 3 locais diferentes – 8, 16 e 32 m distantes do ninho – e mediram a carga transportada pelas operárias. Os autores constataram que as operárias carregavam maior quantidade de alimento na distância de 32m, enquanto nos demais não foram diferentes. Além disso, só havia passagem de alimento de uma operária a outra no meio da trilha entre as operárias que iam para a fonte mais distante, e por isso cada indivíduo chegava à fonte dos 32 m já portando uma carga de alimento. No entanto fatores como tamanho da operária e a umidade do ambiente pareceram influenciar esse transporte visto que operárias que se deslocavam à fonte mais distante eram menores e voltavam desidratadas. Assim o balanço hídrico corporal é uma limitação ao modelo de forrageamento de ponto central em animais sensíveis a variações de umidade do ambiente, resultando em perda maior para a colônia que a energia ganha.

## TEOREMA DO VALOR MARGINAL

Podemos observar na natureza que em grande parte do tempo os recursos estão dispostos de modo descontínuo no ambiente,

onde parcelas contêm altas concentrações do recurso e o espaço entre elas inexistente ou é bastante reduzido. Do mesmo modo, algumas parcelas são mais ricas que outras em termos de quantidade e/ou qualidade de recursos. Um indivíduo que forrageia numa determinada parcela levará à diminuição da concentração de recursos, chegando o momento em que ele deverá deixar essa parcela e buscar outra. A tomada de decisão será de continuar nessa parcela ou deixá-la e buscar outra com quantidades adequadas de recursos.

Imaginemos um pombo que busca alimento numa praça pública e encontra uma área "A" de 2 m<sup>2</sup> com 100 grãos de milho jogados por uma senhora. Quanto mais tempo ele permanece nessa área mais ele consegue ingerir grãos e ao mesmo tempo diminui a probabilidade de encontrar novos grãos nessa mesma área, pois a medida que ele acumula milho no papo diminui a densidade de grãos sobre a calçada da praça. Em um determinado momento ele deverá decidir se continua nessa área "A" ou se a abandona e busca uma nova área.

Assim, no modelo teórico a taxa de encontro dos grãos pelo pombo será uma função exponencial e decrescente da densidade de presas. No modelo teórico, há ainda a suposição de que o pombo conhece todas as parcelas com grãos na praça bem como a quantidade de recursos em cada uma delas. O tempo passado entre as parcelas é função da distância entre as parcelas e a velocidade será fixa. O gasto energético da viagem entre as parcelas será compensado pelos recursos da parcela seguinte.

Na realidade nosso pombo só terá informações sobre a qualidade das parcelas dispostas na praça se ele monitora regularmente ou faz uso de dicas de outros pombos que podem vocalizar ou voar em direção a determinados locais. Em função do estado nutricional, da presença de competidores e de predadores esse pombo pode permanecer mais ou menos tempo numa parcela mesmo que os recursos estejam reduzidos, bem como viajar com maior

ou menor velocidade entre as parcelas. Esses fatores são considerados como custos adicionais a serem levados em conta no momento de aplicação do modelo. Dessa forma o modelo tem sido modificado para incluir essas variáveis que não foram previstas no modelo simplificado proposto inicialmente.

Devemos ter em mente que o delineamento de modelos em algumas situações pode não incluir todas as variáveis que influenciam a decisão nos indivíduos. No entanto, tal fato não os invalida como proposição de compreensão das decisões tomadas pelos animais. Por outro lado, precisamos estar atentos e explorar alguns elementos não previstos pelos modelos. Um desses elementos será discutido na seção seguinte.

## NEOFOBIA ALIMENTAR

Apesar de não estar previsto na teoria do forrageamento ótimo, o reconhecimento de um item disponível no ambiente como alimento por parte do animal pode ser um fator importante em suas tomadas de decisão. A teoria prevê o reconhecimento de presas (ou seja, parte do princípio que o animal já identifica o item como alimento), mas não discute propriamente a neofobia alimentar.

Considerando que o ambiente passa por constantes mudanças, um animal apresentar a capacidade de inovar e de aceitar alimentos novos, e dessa forma diversificar sua dieta, pode desempenhar um papel essencial para sua sobrevivência, uma vez que a flexibilidade comportamental permite aos animais lidarem com as mudanças ambientais (Day *et al.* 2003).

Para algumas espécies de animais, sobretudo onívoros, a flexibilidade no que se refere ao uso de recursos alimentares, pode ser essencial uma vez que a inclusão de novos itens em sua dieta é parte importante de sua estratégia alimentar. Por outro lado, os animais devem apresentar também certa cautela quanto à ingestão de alimentos novos, devendo ser capazes de evitar o consumo de alimentos tóxicos

(Galef Jr. 1996; Laska & Metzker 1998). Tal dilema do onívoro, assim denominado por Rozin em 1996, que retrata a ambivalência das espécies onívoras em relação aos alimentos novos, remete a um questionamento: como equilibrar a possibilidade de ampliação da dieta e o risco de envenenamento?

Visalberghi (1994) propõe que a neofobia alimentar (evitação dirigida a alimentos novos) é uma forma efetiva de reduzir os riscos de ingestão de alimentos venenosos. Essa evitação pode caracterizar-se não somente pela ausência de consumo do item alimentar em questão, mas também pela ingestão de apenas pequenas quantidades de alimento (Visalberghi & Fragaszy 1995; Voelk *et al.* 2006) e é uma resposta que tem sido descrita em ratos (Galef Jr. 1993, 1996), macacos-prego (Fragaszy *et al.* 1997; Visalberghi 1994; Visalberghi & Fragaszy 1995), saguis (Yamamoto & Lopes, 2004) e mesmo em seres humanos (Birch 1999; Pliner *et al.* 1995; Raudenbush & Frank 1999). A reação pode ser intensa de modo que o animal, mesmo privado de alimento, se recusa a ingerir um item alimentar não familiar, como observado em macacos resos (Johnson 2000). O animal deve buscar equilibrar, então, a eficiência de forrageio e a evitação de intoxicação, otimizando a busca pelo alimento. Para isso, ele precisa ter condições de detectar, discriminar e aprender sobre os sinais que indicam o que poderia representar um alimento em potencial (Laska *et al.* 2006).

Esse reconhecimento do alimento pode ocorrer a partir de experiências do próprio animal na interação com o item alimentar, nas quais ele faz uso do tato, do olfato e mesmo da sensação fornecida pela textura do alimento para tomar a decisão de consumi-lo ou não (Dominy *et al.* 2001; Johnson 2007). A composição do alimento também pode reduzir a resposta neofóbica. Testes realizados por Visalberghi (2003) utilizando macacos-prego (*Cebus apella*) demonstraram que ao receberem a oportunidade de escolha entre sete alimentos desconhecidos, a preferência foi positivamente correlacionada aos alimentos contendo maio-

res quantidades tanto de glicose quanto de frutose, o que pode remeter a experiências anteriores do próprio animal com outros alimentos já conhecidos, inclusive no que diz respeito às consequências pós-ingestacionais.

Estudos adicionais têm mostrado ainda que a experiência de indivíduos do grupo com um determinado tipo de alimento exerce influência sobre as preferências alimentares, bem como sobre a ingestão de alimentos de uma forma geral de outros animais do mesmo grupo, podendo atenuar a resposta neofóbica. A facilitação social tal como proposta por Clayton (1978) implica num aumento da frequência de um padrão comportamental na presença de outros que estejam, simultaneamente, apresentando o mesmo comportamento. O processo não envolve imitação de um determinado comportamento ou resposta, mas o animal tem a oportunidade de aprender, através da interação com outros animais, sobre o ambiente em que ocorre a apresentação do estímulo e sobre o próprio estímulo (Heyes 1993).

Tal processo de facilitação social tem sido demonstrado de forma bastante consistente através de trabalhos como o de Galef Jr. (1993). Nesse trabalho foi observado que ratos (*Rattus norvegicus*) são influenciados pela exposição a elementos não familiares nas dietas de coespecíficos, aumentando a probabilidade de ingestão de alimentos não familiares em comparação a alimentos familiares. A partir da observação desse padrão, Galef Jr. sugeriu que a facilitação social seria de grande importância para a expansão do repertório alimentar do animal. Tal hipótese pôde ser confirmada através de trabalhos posteriores (Galef Jr. & Whiskin 1994; 2000), enfatizando a importância da modificação de padrões comportamentais graças à presença de outros indivíduos do próprio grupo.

Visalberghi e Fragaszy (1995) e Visalberghi *et al.* (1998) também observaram a ocorrência de tal processo de facilitação em macacos prego (*C. apella*). Os animais apresentaram

maior probabilidade de provar e consumir um alimento novo na presença de companheiros do que quando se encontravam isolados. A facilitação pôde ser observada, inclusive, quando o animal inexperiente tinha apenas contato visual com os outros membros de seu grupo (Visalberghi & Addessi 2000).

Vitale e Queyras (1997) também verificaram a influência do grupo nos padrões alimentares de um indivíduo em sagui comum. Animais juvenis aumentaram o consumo de alimentos novos quando da presença do seu grupo familiar em comparação à situação em que estavam sozinhos. Mais do que isso, Queyras *et al.* (2000) observaram a influência do contexto social na indução da preferência por um determinado alimento. Também em saguis, Yamamoto & Lopes (2004) observaram que quando isolados, animais juvenis apresentaram baixo consumo de itens alimentares desconhecidos quando comparados à situação de grupo, sugerindo que a facilitação social exerce uma forte influência no que se refere ao sucesso da introdução de novos itens alimentares na dieta. Tal padrão também foi evidenciado nos estudos de Voelk *et al.* (2006) que observaram que infantes, na presença de membros do grupo tiveram latência reduzida para consumo de alimentos novos diminuída, sendo os itens não familiares mais prontamente aceitos, sugerindo que a facilitação social atua na diminuição da neofobia em infantes.

O que se pode observar quanto à neofobia alimentar é que, apesar de ser um traço individual, as experiências ao longo do desenvolvimento (ou até mesmo antes do nascimento, como sugerido no trabalho de Engelman (2010) que demonstrou que filhotes cujas mães tiveram contato com um alimento novo no final da gravidez apresentam neofobia alimentar reduzida quando diante do mesmo alimento) e mesmo as experiências sociais podem modular a expressão desse traço, favorecendo o consumo de novos itens e, em última instância, ampliando a dieta dos animais.

## FORRAGEAMENTO SOCIAL

Para compreender as relações de cooperação e/ou competição em relação à obtenção de energia, há duas formas possíveis de abordar o problema: acúmulo de dados relativos a populações de várias espécies (método comparativo) ou o emprego de modelos teóricos para gerar hipóteses sobre o comportamento alimentar (modelos de otimização).

Até então estamos discutindo tomada de decisão e aplicação de modelos de otimização aplicados aos indivíduos. No entanto, vários grupos taxonômicos vivem ou desenvolvem parte de suas atividades diárias em agregações ou grupos sociais. Os indivíduos que compõem as agregações ou grupos sociais têm sexo, idade, relações de parentesco, experiência e postos em hierarquias de dominância diferentes. Essas características impõem ao modelo de forrageio ótimas limitações de aplicação, pois o que se aplica ao indivíduo não é observado quando consideramos o grupo/agregação. Com os modelos de forrageamento solitários podíamos comparar diferentes estratégias empregadas pelo indivíduo focando a rentabilidade das presas adquiridas por ele, e simplesmente indicar qual a mais vantajosa para determinadas situações. Agora temos que levar em conta as estratégias adotadas pelos outros componentes da agregação ou grupo social. Então o forrageio social caracteriza-se pela interdependência econômica entre diferentes indivíduos, seja na obtenção de recompensa (aumento de benefícios e/ou redução de custos), seja em situação de punição (redução de benefícios e/ou aumento de custos) (Giraldeau & Caraco 2000).

Podemos caracterizar qualquer indivíduo social em uma das três categorias de forrageador: produtores, que procuram ativamente o alimento no seu ambiente e quando o encontram podem protegê-lo de outros indivíduos, mas podem anunciar voluntariamente ou não o alimento encontrado para outros indivíduos; aproveitadores, que esperam que os produtores busquem e encontrem o alimento e se apo-

deram via agressão ou sequestro do alimento; ou oportunistas, que procuram ativamente o alimento, mas podem se apossar dos recursos encontrados por outros oportunistas ou produtores. Em teoria, um indivíduo pode adotar uma ou todas as estratégias.

Além disso, um indivíduo diante de certa quantidade de presas terá a probabilidade de atacar as diferentes presas em encontros sequenciais. Facilmente poderemos prever uma taxa de líquida de obtenção de energia – as estratégias poderiam ser “capture todas as presas” ou “capture pelo menos as presas mais rentáveis”. Se agora imaginarmos dois ou mais indivíduos predadores diante das mesmas presas, a resposta para a melhor estratégia seria: depende do que o parceiro irá fazer, depende da fome, da experiência, do sexo, da existência de hierarquia, do parentesco do parceiro e assim por diante. O que percebemos é que um modelo simples de forrageamento solitário pode não ser capaz de prever a estratégia adotada ou o ganho provável do indivíduo. Apesar de levarmos em conta questões de parentesco na aplicação do modelo, ele não é condição obrigatória. Na realidade o modelo de tomada de decisão no forrageamento social é aplicado a agregações onde não existe necessariamente parentesco e/ou relações sociais em longo prazo. O termo social do modelo serve para um conjunto de indivíduos identificáveis e que tenham relações mútuas. O critério requer que pelo menos dois indivíduos influenciem os ganhos ou perdas entre si. Para aplicar essas ideias teremos então que buscar o emprego da Teoria dos Jogos e a noção de Estratégia Evolutivamente Estável (EEE) (Quadro 1).

Para um animal se associar a outro indivíduo em uma agregação, ele deverá, em teoria, ter algum benefício com essa associação. Os benefícios comumente relacionados à alimentação são o aumento de eficiência no forrageamento e a redução da probabilidade de predação.

O aumento de eficiência de forrageio está ligado ao fato de que mais indivíduos procurando o alimento aumentam a probabilidade de encontrá-lo. Além disso, por se engajarem em atividades de rotina diárias, os outros indivíduos se beneficiarão pela passagem de informação, sendo capazes de ajustar suas atividades e decidir quando, onde, o que e como forragear (Galef Jr. & Giraldeau 2001). Isso tem algumas consequências imediatas, como a diminuição do risco de não encontrar alimento numa parcela, o aumento quanto à probabilidade de ingestão, ou mesmo facilitação de inclusão de um item na dieta, caso seja um alimento desconhecido, como discutido anteriormente.

A cooperação para aquisição de alimento, muitas vezes remete a exemplos com mamíferos, sobretudo correlacionando suas habilidades cognitivas como um requisito para o desempenho adequado da coordenação de ações para a ocorrência de cooperação. Drea e Carter (2009) desenvolveram um estudo extremamente elegante no qual demonstraram a cooperação para aquisição de alimento em hienas (*Crocuta crocuta*). As hienas são animais carnívoros e rotineiramente caçam para obter alimento, mas frequentemente não podem matar presas grandes ou combativas sem ajuda de uma equipe. O ponto de partida era exatamente evidenciar o aparato biológico adequado para desenvolver a cooperação nas hienas, particularmente a possibilidade de focar atenção nas atividades de um parceiro potencial de cooperação. As hienas foram testadas em duplas e em pequenos grupos numa tarefa que envolvia a coordenação de movimentos para aquisição de uma recompensa alimentar e todas as duplas obtiveram sucesso nessa tarefa que requeria um nível sofisticado de complexidade organizacional. Além da habilidade para cooperar, as hienas também demonstraram percepção das circunstâncias sociais bem como para os parceiros em cada dupla, ajustando o comportamento de acordo com o tamanho do grupo, relações de dominância entre os parceiros e a experiência do parceiro.

**Quadro 1** – Teoria dos Jogos e Estratégia Evolutivamente Estável

A primeira descrição formal da Teoria dos Jogos foi publicada no livro *Theory of Games and Economic Behaviour* por von Neumann e Morgenstern (1944), que tratava de estudos econômicos. Lewontin (1961) foi o primeiro a utilizá-la em estudos de evolução, aplicando os princípios da teoria a uma espécie lutando para não ser extinta. Em 1967, Hamilton usou o termo no contexto de competição individual, descrevendo uma “estratégia imbatível”, muito semelhante a uma Estratégia Evolutivamente Estável, como foi definida mais tarde por Maynard Smith e Price (1973), que também elaboraram o primeiro modelo de um jogo evolutivo.

A Teoria dos Jogos é uma aplicação lógica matemática no processo de tomada de decisões usada em situações em que existam conflitos de interesse para prever a melhor estratégia a ser adotada para cada um dos jogadores. Para se elaborar um bom modelo com base na Teoria dos Jogos, é necessário saber com precisão como é o cenário da competição (Hammerstein 1998), ou seja, deve-se saber quem está envolvido no jogo, quais são as ações possíveis, e como o sucesso de cada indivíduo depende do comportamento dos outros.

Um dos problemas mais famosos da Teoria dos Jogos é o Dilema do Prisioneiro. Nesse problema, dois criminosos estão presos por terem cometido um crime, e a polícia tem evidências para mantê-los presos por um ano, mas não para condená-los a uma pena de cinco ou vinte anos. Cada preso é posto em uma cela separada sem qualquer comunicação entre eles. As decisões dos prisioneiros são simultâneas, os quais não sabem da decisão tomada pelo outro parceiro de prisão. Em cada decisão, o prisioneiro pode atender ao seu próprio interesse e cooperar com a polícia, reduzindo assim a pena ou mesmo ficando em liberdade.

Alternativamente, cada prisioneiro poderá não delatar e purgar uma pena de 1 ano. Mas se ele calar e o parceiro delatar, ele irá purgar uma pena de 20 anos. Então o dilema é: permanecer calado, mas correr o risco de ser delatado, ou delatar e torcer que o parceiro fique calado. Então a escolha racional é delatar o colega. Se os dois traem, ambos purgarão uma pena de 5 anos, e obviamente não obterão o grau máximo de otimização.

Na biologia, essa escolha na maioria das vezes não é consciente visto que dentre as estratégias possíveis, serão selecionadas aquelas que tiverem o maior resultado de aptidão, considerando que o número de estratégias possíveis foi formado ao longo da história evolutiva da espécie.

Num determinado jogo, cada participante tentará atingir a maior aptidão possível, competindo com as estratégias do(s) outro(s) jogador(es). Com a aptidão alcançada, em determinado momento o jogador não estará motivado

a mudar de estratégia unilateralmente, ou seja, sem que outros indivíduos mudem, atingindo uma estabilidade entre as estratégias adotadas na população – o equilíbrio de Nash. O ganho máximo para cada indivíduo poderia ser maior, mas na situação estável, irá depender do comportamento dos outros indivíduos.

Na biologia os jogos, são interpretados como uma medida de adaptação, voltado para o que pode ser mantido pelo processo evolutivo. John Maynard Smith adaptou o equilíbrio de Nash para o que ele chamou de Estratégia Evolutivamente Estável (EEE), em 1982, em que a estabilidade passa a ser controlada pela seleção natural e pelo aparecimento de novas estratégias.

A EEE apresenta algumas características importantes para o funcionamento teórico da mesma. A primeira delas é que se os indivíduos de uma população possuem uma base genética para uma estratégia, qualquer mutante será inibido por pressão seletiva, ou seja, nenhuma nova estratégia terá êxito e não invadirá uma população. Outra característica é que nenhuma outra opção não é a melhor do que ela mesma. Para que uma nova estratégia possa invadir uma população é necessário que a nova estratégia traga mais benefícios do que a estratégia vigente, e quem usa a estratégia antiga terá menos lucro comparativamente à nova; a frequência na população da nova estratégia tem que aumentar a cada geração de indivíduos.

Por exemplo, se numa população todos os indivíduos têm como estratégia a cooperação, cada um deles ganhará 5X de recompensa de um recurso qualquer. Um indivíduo que desenvolva a estratégia egoísta, ao ser confrontado com outro que coopera, sempre irá obter 10X de recompensa enquanto quem cooperou perderá todo o recurso – 0X. É de se esperar que indivíduos egoístas se tornem maioria na população. Nesse caso a estratégia do egoísmo pagará tudo ou nada aos jogadores. Os poucos indivíduos que ainda adotam a estratégia de cooperação quando confrontados a outro cooperante receberão 5X, que é a recompensa maior do que a do egoísta que perdeu o confronto. Assim, a frequência de indivíduos que adotam a estratégia de cooperação volta a aumentar, chegando a uma estabilidade entre estrategistas cooperantes e egoístas – o equilíbrio de Nash. Uma estratégia não consegue fazer desaparecer a outra – estratégia evolutivamente estável.

Várias outras estratégias evolutivamente estáveis expostas a partir desse modelo inicial do dilema do prisioneiro são descritas por Matt Ridley no livro *As origens da virtude. Um estudo biológico da solidariedade*, em 2000.

Quadro 1 – Teoria dos Jogos e Estratégia Evolutivamente Estável (continuação)

		PRISIONEIRO B	
		Delata o parceiro	Não delata o parceiro
PRISIONEIRO A	Delata o parceiro	5 anos de prisão A 5 anos de prisão B	0 anos de prisão A 20 anos de prisão B
	Não delata o parceiro	20 anos de prisão A 0 anos de prisão B	1 ano de prisão A 1 ano de prisão B

Fonte: von Neumann & Morgenstern (1944).

Outra vantagem relatada comumente é a redução na probabilidade de predação. Essa redução pode acontecer pela existência de: efeito de diluição – aumento no número de indivíduos na agregação/grupo social diminui a probabilidade que o indivíduo em questão seja o escolhido pelo predador; efeito de confusão, visto que as presas em maior número se deslocam em padrão aleatório não permitindo ao predador fixar por tempo suficiente e atacar a presa escolhida; redução no tempo de vigilância individual (embora a agregação/grupo permaneça com o mesmo tempo médio de vigilância); e possibilidade de existência de sinalização de alarme (vocal ou odorífera – mais comuns).

Schultz e Finlayson (2010) aplicaram a ideia de seleção de presas – sociabilidade-forrageio a 16 comunidades de vertebrados, demonstrando que algumas características das presas fazem com que elas sejam escolhidas ou não pelo predador. Dentre essas características estão o tamanho da presa, o número de indivíduos no grupo, e a terrestrialidade. As escolhas recaem em sua maioria sobre presas grandes, terrestres, jovens, e que fazem parte de grupos pequenos. Uma explicação provável em relação ao tamanho do grupo, é que grupos grandes detectam e/ou escapam de predador pelo aumento na probabilidade de ocorrência dos efeitos de diluição (enquanto presa) e de detecção do predador (pelo maior número de indivíduos vigiando). O mesmo é mostrado por Cresswell & Quinn (2010) que estudaram a frequência e o

sucesso de ataques a bandos de maçaricos-de-pés-vermelhos (*Tringa tottonatus*) de tamanhos diferentes, por duas espécies de facões (*Accipiter nisus* e *Falco peregrinus*). Eles observaram que a frequência de ataque e o sucesso de captura da presa diminuíam com o aumento no tamanho do bando de maçaricos, resultante do efeito de detecção e escape coletivo.

Apesar dos benefícios, forragear em grupo também gera custos que deverão ser geridos pelo indivíduo visando obter a maior rentabilidade possível. Os forrageadores não são iguais e por isso irão procurar o alimento com eficiência, experiência e motivação diferentes. Além disso, os indivíduos procurarão reduzir os custos ao máximo, porém alguns podem ter mais competência que outros nessa redução. Os modelos de forrageamento social, em princípio, assumem que o alimento encontrado será dividido entre os membros da agregação/grupo social. Na realidade ele pode ser dividido igualmente entre forrageadores equivalentes, ou dividido assimetricamente em função de fatores sociais, de idade e de sexo. Então, obrigatoriamente, a presença de outros indivíduos na parcela onde o alimento se encontra implica em redução da disponibilidade do mesmo à medida que transcorre o tempo.

Mesmo que dois indivíduos sejam colaboradores na busca ao alimento numa parcela, eles sempre serão ao mesmo tempo dois concorrentes. Ilustrando a presença desses dois elementos (colaboração e competição), o estudo

de Thomsen *et al.* (2010) com porcos domésticos (*Sus scrofa*) oferece um exemplo interessante. Em seu trabalho, os autores ofereceram alimentos a grupos compostos por quatro animais em três condições: recurso concentrado, fontes alimentares distribuídas a uma distância intermediária umas das outras e fontes distribuídas a longa distância (vale salientar que não havia diferenças na quantidade de recurso oferecida nas situações apresentadas aos animais, somente mudança na distribuição espacial). Os pesquisadores observaram uma elevada frequência de agressão entre os indivíduos quando o alimento estava concentrado, sugerindo competição, e uma redução gradativa na medida em que as fontes encontravam-se mais afastadas. Apesar desse resultado esperado, os autores chamaram a atenção para dois aspectos: o primeiro foi de que, apesar de mais frequente, as agressões foram menos severas e tiveram menor duração da situação mais concentrado para mais distribuído no ambiente; o segundo aspecto foi o que os autores denominaram de contágio comportamental, pois mesmo estando satisfeitos o fato de um porco observar outro animal de seu grupo se alimentando era suficiente para aumentar sua taxa ingestiva, o que pode ser compreendido como colaboração), favorecendo um consumo de alimento mais elevado na situação alimento mais concentrado quando comparada às demais situações.

A competição entre os indivíduos de um grupo pelo acesso ao alimento pode ser classificada em dois tipos: competição por exploração ou por interferência. Na competição por exploração os competidores reduzem a disponibilidade de recursos alimentares, pela posse/consumo dos mesmos, de modo que a rentabilidade do parceiro será também reduzida. Esse tipo de competição foi demonstrado no peixe alcaboz (*Cottus gobio*) por Davey *et al.* (2006), os quais demonstraram que a taxa de crescimento dos peixes está correlacionada à densidade populacional bem como ao tipo de presa disponível durante o desenvolvimento. Esses peixes, apesar de apresentarem uma estratégia de forrageio fle-

xível consumindo vários tipos de invertebrados, apresentam uma preferência clara por um tipo de crustáceo maior e mais móvel (*Gammarus pulex*) que não está disponível na mesma proporção que os demais invertebrados. Por essa razão, o consumo do *G. pulex* por alguns indivíduos, quando disponível, reduz ou elimina a oportunidade do consumo por outros indivíduos presentes na área do animal bem sucedido, que terá seu crescimento favorecido em relação aos demais.

Já na competição por interferência há a interação direta entre os indivíduos como no caso de relações dominante-subordinado, de modo que a rentabilidade será desigual entre os membros do grupo. Dentro da competição por interferência, um elemento que surge para controlar o acesso de outros indivíduos à fonte de recurso alimentar é a emissão de comportamentos agonísticos. Se nos referimos a uma situação de grupos organizados em hierarquia de dominância, é bastante comum os indivíduos de postos mais elevados assegurarem o acesso aos recursos utilizando-se de agonismo, sobretudo em se tratando de itens alimentares preferidos pelos animais. Em cabras leiteiras, por exemplo, o acesso aos recursos por parte dos animais de posto hierárquico mais baixo é controlado por comportamentos agonísticos dos animais dominantes. Jørgensen *et al.* (2007) observaram que o agonismo aumentava de acordo com o aumento do tamanho do grupo de cabras, bem como de acordo com a preferência alimentar.

Mesmo em espécies que não se apresentam organizadas em hierarquias, como os caranguejos (*Carcinus maenas*), o agonismo pode agir nas situações de competição pelo alimento. No entanto, esses animais expressam agonismo de forma flexível, variando de acordo com a distribuição do recurso. Tanner *et al.* (2011), observaram que os níveis de agonismo são mais elevados quando os alimentos se apresentam agrupados do que quando estão distribuídos de maneira dispersa no ambiente, demonstrando uma clara relação custo-benefício na expressão do agonismo. Essa flexibilidade pôde ser observada em salmões juvenis (*Oncorhynchus*

*meta*) (Ryer & Olla 1995) que ao serem criados se alimentando em locais com recursos concentrados são mais agressivos do que aqueles cuja alimentação ocorreu em locais com recursos dispersos. No entanto, ao serem colocados em situações com recursos concentrados, os salmões imediatamente se tornaram tão agressivos quanto os que já haviam se desenvolvido num ambiente semelhante.

Apesar da existência de competição dentro dos grupos, no momento de escolha entre duas parcelas semelhantes, a tendência é que o indivíduo escolha aquela que já tem alguns indivíduos. Animais que forrageiam em grupo podem aumentar sua eficiência usando a expressão comportamental de outros membros do grupo para estimar a qualidade de uma parcela compartilhada (Galef Jr & Giraldeau 2001). Em função da qualidade da parcela e do número de indivíduos teremos um efeito agregativo ou repulsivo.

Uma das formas de explicar a distribuição dos animais no tempo e espaço foi a aplicação do modelo de Distribuição Livre Ideal em ambientes heterogêneos criada por Fretwel e Lucas (1969). A Teoria de Distribuição Livre Ideal prediz que os animais irão se distribuir por decisão individual em diferentes parcelas de recursos, de modo que ao final de um tempo todos obtenham quantidades de recursos/unidade de tempo equivalentes entre si e proporcional à quantidade de recursos que surge. Essa equivalência não dependerá somente do tamanho da parcela, mas da densidade de indivíduos presentes na mesma. Parcelas ricas em alimentos, por exemplo, devem atrair mais indivíduos que parcelas pobres. Calculando os ganhos para todos os indivíduos em todas as parcelas, se a teoria estiver correta, deveríamos encontrar valores semelhantes. O termo "ideal" dessa teoria significa que os indivíduos têm igual capacidade de competição, que são oniscientes, mudam de parcela de forma livre e sem restrições ou custos, não tem interferência de competidores, os recursos são fixos no tempo e espaço, a taxa de obtenção de energia é o único fator que determina a escolha da parcela, e por fim a distribuição

dos indivíduos é inteiramente determinada pela maximização da aptidão (Trezenga 1995). Ao longo das décadas seguintes à publicação de Fretwel e Lucas (1969) vários outros modelos sugeriram utilizando a Distribuição Livre Ideal como ponto de partida (ver Trezenga *et al.* 1996) e vários testes do modelo continuam sendo realizados inclusive com a entrada do risco de predação (Krivan 2010; Matsumura *et al.* 2010; Miller & Coll 2010).

Dupuch *et al.* (2009) testaram a predição de que a distribuição espacial de presas será determinada principalmente pelo grau de risco inerente ao *habitat*. Isto é, a presa evitará os *habitats* mais arriscados, estando a distribuição de recursos relegada a um segundo plano. Esses autores testaram essa hipótese, com experimentos em laboratório onde peixes predadores (*Semotilus atromaculatus*) e peixes presas (*Phoxinus eos*) tinham movimentação livre, mas sem possibilidade de contato físico entre elas, entre diferentes parcelas com quantidades de alimentos e grau de risco diferentes. O que eles observaram é que tanto a espécie predadora quanto a presa na ausência uma da outra preferiram a parcela mais rica em alimentos. Na presença uma da outra, *P. eos* exibiu distribuição espacial inversamente relacionada com a presença de *S. atromaculatus*. Quando as parcelas diferem, tanto no grau de risco inerente (local onde sempre fica o predador) e quantidade de recursos, a distribuição espacial da presa foi influenciada principalmente pela distribuição de recursos e, em menor medida, pelo grau de risco inerente se o predador está ausente. Se o predador está presente na área de risco, a presa diminuiu significativamente o uso dessa parcela em comparação aos períodos em que predadores estavam ausentes. No entanto, contrariamente à previsão dos modelos, a distribuição de alimentos ainda foi o fator que mais influenciou a distribuição de *P. eos*, mesmo quando os predadores estavam presentes. Assim, a influência da distribuição de recursos e do grau de risco inerente ao *habitat*, sobre a distribuição de presas varia com o nível de risco de predação como previsto no modelo de distribuição livre ideal.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Como discutido ao longo do capítulo, vários são os fatores intervenientes no momento da tomada de decisão de um animal diante do consumo de alimento. O que, em princípio, poderia parecer uma decisão simples, afinal o animal precisa se alimentar, e assim atender às suas necessidades nutricionais, se desdobra num sem número de elementos que culminam (ou não) no consumo.

Além disso, em se tratando de comportamento alimentar, cada espécie, por apresentar necessidades nutricionais distintas, estar submetida a condições ambientais diferentes e, por conseguinte, a pressões seletivas específicas, que precisam ser analisadas de acordo com o(s) modelo(s) que melhor possa(m) lidar com essas especificidades.

## REFERÊNCIAS

- Arcis V, Desor D. 2003. Influence of environment structure and food availability on the foraging behaviour of the laboratory rat. *Behavioural Process* 60: 191-198.
- Bednekoff PA, Biebach HG, Krebs JR. 1994. Great tit fat reserves under unpredictable temperatures. *Journal of Avian Biology* 25: 156-160.
- Birch LL. 1999. Development of food preferences. *Annual Review of Nutrition* 19: 41-62.
- Bryant D. 1973. The factors influencing the selection of food by the house martin, *Delichon urbica*. *Journal of Animal Ecology* 42: 539-564.
- Castro CS, Araujo A. 2007. Diet and feeding behavior of marmoset, *Callithrix jacchus*. *Brazilian Journal of Ecology* 7: 14 - 19.
- Castro CS, Araujo A, Alho C, Dias-Filho M. 2000. Influência da distribuição espacial e temporal dos frutos, na dieta e no padrão de uso do espaço em um grupo de saguio-nordeste (*Callithrix jacchus*). pp. 65-80. In: Langguth A, Alonso C (Orgs). *A Primatologia no Brasil*, vol. 7 João Pessoa: SBPr-UFPB.
- Charnov EL. 1976. Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* 9: 129-136.
- Clayton DA. 1978. Socially facilitated behavior. *Quarterly Review of Biology* 53: 373-392.
- Cresswell W, Quinn JL. 2010. Attack frequency, attack success and choice of prey group size for two predators with contrasting hunting strategies. *Animal Behaviour* 80: 643-648.
- Davey AJH, Turner GF, Hawkins SJ, Doncaster CP. 2006. Mechanisms of density dependence in stream fish: exploitation competition for food reduces growth of adult European bullheads (*Cottus gobio*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63: 597-606.
- Davies N. 1977. Prey selection and the search strategy of the spotted flycatcher (*Muscicapa striata*): a field study on optimal foraging. *Animal Behaviour* 25: 1016-1033.
- Day RL, Coe RL, Kendal JR, Laland KN. 2003. Nephilia, innovation and learning: a study of intergeneric differences in callitrichid monkeys. *Animal Behaviour* 65: 559-571.
- Dominy NJ, Lucas PW, Osorio D, Yamashita N. 2001. The sensory ecology of primates food perception. *Evolutionary Anthropology* 10: 171-186.
- Drea CM, Carter AN. 2009. Cooperative problem solving in a social carnivore. *Animal Behaviour* 78: 967-977.
- Dunbar RIM. 1988. *Primate social systems*. London: Croom Helm.
- Dupuch A, Dill LM, Magnan P. 2009. Testing the effects of resource distribution and inherent habitat riskiness on simultaneous habitat selection by predators and prey. *Animal Behaviour* 78: 705-713.

- Engelmann C. 2010. *Fatores que influenciam a neofobia alimentar em fêmeas e filhotes de saguis (Callithrix jacchus)*. Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-graduação em Psicobiologia da UFRN, Natal.
- Ferrari SF. 1996. A vida secreta dos saguis. *Ciência Hoje* 20: 18-26.
- Ferrari SF, Lopes-Ferrari MA. 1989. A re-evaluation of the social organization of the Callitrichidae, with reference to the ecological differences between genera. *Folia Primatologica* 52: 132-147.
- Fragaszi D, Visalberghi E, Galloway A. 1997. Infant tufted capuchin monkeys' behaviour with novel foods: opportunism, not selectivity. *Animal Behaviour* 53: 1337-1343.
- Fretwel SD, Lucas HL. 1969. On territorial behavior and others factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica* 19: 16-36.
- Galef Jr. BG. 1993. Functions of social learning about food: a causal analysis of effects of diet novelty on preference transmission. *Animal Behaviour* 46: 257-265.
- Galef Jr. BG. 1996. Food selection: problems in understanding how we choose foods to eat. *Neuroscience Biobehavioral Review* 20: 67-73.
- Galef Jr. BG, Whiskin EE. 1994. Passage of time reduces effects of familiarity on social learning: Functional implications. *Animal Behaviour* 48: 1057-1062.
- Galef Jr. BG, Whiskin EE. 2000. Social influences on the amount of food eaten by Norway rats. *Appetite* 34: 327-332.
- Galef Jr. BG, Giraldeau L-A. 2001. Social influences on foraging in vertebrates: causal mechanisms and adaptive functions. *Animal Behaviour* 61: 3-15.
- Giraldeau L-A, Caraco T. 2000. *Social foraging theory*. New Jersey: Princenton University Press.
- Garber PA. 1994. Proposed nutritional importance of plant exudates in the diet of the Panamanian tamarin, *Saguinus Oedipus geoffroyi*. *International Journal of Primatology* 5: 1-15.
- Goss-Custard J. 1977a. Optimal foraging and the size selection of worms by redshank, *Tringa totanus*, in the field. *Animal Behaviour* 25: 10-29.
- Goss-Custard J. 1977b. The energetics of prey selection by redshank (*Tringa totanus*) in relation to pre density. *Journal of Animal Ecology* 46: 1-19.
- Hammerstein P. 1998. What is evolutionary Game Theory? pp. 1-15 In: Dugatkin LA & Reeve HK (Orgs.) *Game Theory and Animal Behaviour*. Oxford: Oxford University Press.
- Hamilton WD. 1967. Extraordinary sex ratios. *Science* 156: 477-88.
- Hampton Jr. JK. 1973. Diurnal heart rate and body temperature in marmosets. *American Journal of Physical Anthropology* 38: 339-342.
- Hetherington CM. 1978. Circadian oscillations of body temperature in the marmoset, *Callithrix jacchus*. *Laboratory Animals* 12: 107-108.
- Heyes CM. 1993. Imitation, culture and cognition. *Animal Behaviour* 46: 999-1010.
- Johnson DH. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61: 65-71.
- Johnson E. 2000. Food-neophobia in semi-free ranging rhesus macaques: effects of food limitation and food source. *American Journal of Primatology* 50: 25-35.

- Johnson EC. 2007. Rhesus macaques (*Macaca mulatta*) are not neophobic toward novel food with a high sugar content. *American Journal of Primatology* 69: 591-596.
- Jørgensen GHM, Andersen IL, Bøe KE. 2007. Feed intake and social interactions in dairy goats – The effects of feeding space and type of roughage. *Applied Animal Behaviour Science* 107: 239–251.
- Krebs JR, Davies NB. 1978. *Behavioural ecology. An evolutionary approach*. Sunderland: Sinauer Associates.
- Krivan V. 2010. Evolutionary stability of optimal foraging: Partial preferences in the diet and patch models. *Journal of Theoretical Biology* 267: 486-494.
- Laska M, Metzker K. 1998. Food avoidance learning in squirrel monkeys and common marmosets. *Learning & Memory* 5: 193-203.
- Laska M, Freist P, Krause S. 2006. Which senses play a role in nonhuman primate food selection? A comparison between squirrel monkeys and spider monkeys. *American Journal of Primatology* 69: 1-13.
- Louw GL, Mitchell D. 1996. *Physiological Animal Ecology*. New Jersey: Prentice Hall.
- MacArthur RH, Pianka ER. 1966. On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist* 100: 603-609.
- Martin JB, Vinson SB. 2008 The influence of travel distance on sugar loading decisions and water balance in central place foraging ant *Solenopsis invicta*. *Insectes Sociaux* 55: 129-136.
- Matsumura S, Arlinghaus R, Dieckmann U. 2010. Foraging on spatially distributed resources with sub-optimal movement, imperfect information, and travelling costs: departures from the ideal free distribution. *Oikos* 119: 1469-1483.
- Maynard Smith J, Price GR. 1973. The logic of animal conflict. *Nature* 246: 15-18.
- Melo LC, Monteiro da Cruz MA, Fernandes ZF. 1997. *Composição química de exsudados explorados por Callithrix jacchus e sua relação com a marcação de cheiro*. pp. 43 – 59 In: Sousa MB & Menezes AA (Orgs.), *A primatologia no Brasil - Vol. 6*. Natal: EDUFERN.
- Miller E, Coll M. 2010. Spatial distribution and deviations from the IFD when animals forage over large resource patches. *Behavioral Ecology* 21: 927-935.
- Mittermeier RA, Rylands AB, Coimbra-Filho A, Fonseca AB. 1988. The marmosets, genus *Callithrix*. pp. 131-209 In: Mittermeier RA, Rylands AB, Coimbra-Filho, A, Fonseca AB. (Orgs.) *Ecology and behavior of Neotropical primate*. Vol 2. Washington: WWF.
- Pliner P, Eng A, Krishnan K. 1995. The effect of fear and hunger on food neophobia in humans. *Appetite* 19: 77-87.
- Queyras A, Scolavino M, Puopolo M, Vitale A. 2000. Social influence on induced food preference in common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Folia Primatologica* 71: 367–374.
- Raudenbush B, Frank RA. 1999. Assessing food neophobia: the role of stimuli familiarity. *Appetite* 32: 261-271.
- Real L, Caraco T. 1986. Risk and foraging in stochastic environments. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 371-390.
- Ridley M. 2000. *As origens da virtude. Um estudo biológico da solidariedade*. Rio de Janeiro, Editora Record.
- Rozin, P. (1996). Sociocultural influences on human food selection. pp. 233-262 In: Capaldi ED. (Org.) *Why we eat what we eat*. Washington: American Psychological Association.

- Ryer CH, Olla BL. 1995. The influence of food distribution upon the development of aggressive and competitive behaviour in juvenile chum salmon, *Oncorhynchus keta*. *Journal of Fish Biology* 46: 264-272.
- Rylands AB. (1996). Habitat and evolution of social and reproductive behavior in Callitrichidae. *American Journal of Primatology* 38: 5-18.
- Rylands AB, Farias DS. 1993. Habitats, feeding ecology, and home range size in the genus *Callithrix*. pp. 262-272 In: Rylands AB. (Org.), *Marmosets and tamarins. Systematics, behaviour, and ecology*. Oxford: Oxford Science Publications.
- Schoener TW. 1979. Generality of the size-distance relation in models of optimal feeding. *American Naturalist* 114: 902-914.
- Schultz S, Finlayson LV. 2010. Large body and small brain and group sizes are associated with predator preferences for mammalian prey. *Behavioral Ecology* 21: 1073-1079.
- Stephens DW, Krebs JR. 1986. Foraging theory. New Jersey: Princeton.
- Sussman RW, Kinzey WG. 1984. The ecological role of the Callitrichidae: A review. *American Journal of Physiology and Anthropology* 64: 419-449.
- Tanner CJ, Salal GD, Jackson AL. 2011. Feeding and non-feeding aggression can be induced in invasive shore crabs by altering food distribution. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 65: 249-256.
- Thompson SD, Power ML, Rutledge CE, Kleiman DG. 1994. Energy metabolism and thermoregulation in the golden lion tamarin (*Leontopithecus rosalia*). *Folia Primatologica* 63: 131-143.
- Thomsen LR, Nielsen BL, Larsen ON. 2010. Implications of food patch distribution on social foraging in domestic pigs (*Sus scrofa*). *Applied Animal Behaviour Science* 122: 111-118.
- Trezena T. 1995. Building on the ideal free distribution. *Advances in Ecological Research* 26: 253-394.
- Trezena T, Parker GA, Thompson DJ. 1996. Interference and the ideal free distribution: models and tests. *Behavioral Ecology* 7: 379-386.
- Turquier Y. 1994. *L'organisme en équilibre avec son milieu*. Paris: Doin editeur.
- Visalberghi E. 1994. Learning process and feeding behavior in monkeys. pp. 257-270 In: Galef BG, Mainardi M, Valsecchi P. (Orgs.) *Behavioral Aspects of Feeding: Basic and Applied Research on Mammals*. Harwood: Chur.
- Visalberghi E, Sabbatini G, Stammati M, Adessi E. 2003. Preferences toward novel food in *Cebus apella*: the role of nutrients and social influences. *Physiology & Behavior* 80: 341-349.
- Visalberghi E, Adessi E. 2000. Seeing group members eating a familiar food enhances the acceptance of novel foods in capuchin monkeys. *Animal Behaviour* 60: 69-76.
- Visalberghi E, Fragaszy D. 1995. The behaviour of capuchin monkeys, *Cebus apella*, with novel food: the role of social context. *Animal Behaviour* 49: 1089-1095.
- Visalberghi E, Valente M, Fragaszy D. 1998. Social context and consumption of unusual foods by capuchin monkeys (*Cebus apella*) over repeated encounters. *American Journal of Primatology* 45: 367-380.
- Vitale A, Queyras A. 1997. The response to novel foods in common marmoset (*Callithrix jacchus*): the effects of different social contexts. *Ethology* 103: 395-403.
- Voelk B, Scrauf C, Huber L. 2006. Social contact influences the response of infant

marmosets towards novel food. *Animal Behaviour* 72: 356-372.

von Neumann J, Morgenstern O. 1944. *Theory of Games and Economic Behavior*. USA: Princeton University Press.

Wright J, Radford AN. 2010. Variance-Sensitive Green Woodhoopoes: A New Explanation for Sex Differences in Foraging? *Ethology* 116: 941-950.

Yamamoto ME, Lopes FA. 2004. Effect of Removal from the Family Group on Feeding Behavior by Captive *Callithrix jacchus*. *International Journal of Primatology* 25: 489-500.