UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

INSTITUTO DE PSICOLOGIA

DEPARTAMENTO DE PSICOLOGIA EXPERIMENTAL

MARIA ALICE LORETO DE MIRANDA

Estratégias de forrageio e uso de informação por macacos-prego (*Sapajus sp.*) semi-livres

São Paulo

2015

de MIRANDA, M. A. L.	ESTRATÉGIAS DE FORRAGEIO E USO DE INFORMAÇÃO POR MACACOS-PREGO (*Sapajus sp.*) SEMI-LIVRES		MESTRADO IPUSP 2015

MARIA ALICE LORETO DE MIRANDA

Estratégias de forrageio e uso de informação por macacos-prego (*Sapajus sp.*) semi-livres

(Versão Corrigida)

Dissertação apresentada ao Instituto de psicologia da Universidade de São Paulo como parte dos requisitos necessários para obtenção do título de mestre em Psicologia.

Área de concentração: Psicologia Experimental

Orientadora: Briseida Dôgo de Resende

São Paulo

2015

AUTORIZO A REPRODUÇÃO E DIVULGAÇÃO TOTAL OU PARCIAL DESTE TRABALHO, POR QUALQUER MEIO CONVENCIONAL OU ELETRÔNICO, PARA FINS DE ESTUDO E PESQUISA, DESDE QUE CITADA A FONTE.

Catalogação na publicação

Biblioteca Dante Moreira Leite

Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo

Miranda, Maria Alice Loreto de.

Estratégias de forrageio e uso de informação por macacos-prego (*Sapajus sp*.) semi-livres / Maria Alice Loreto de Miranda; orientadora Briseida Dôgo de Resende. -- São Paulo, 2015.

69 f.

Dissertação (Mestrado – Programa de Pós-Graduação em Psicologia. Área de Concentração: Psicologia Experimental) – Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo.

1. Forrageamento animal 2. Comportamento social 3. Macaco-prego 4. Etologia cognitiva I. Título.

QL751

Nome:de MIRANDA, Maria Alice Loreto

Título: Estratégias de forrageio e uso de informação por macacos-prego (*Sapajus sp.*) semi-livres

Dissertação apresentada ao Instituto de psicologia da Universidade de São Paulo como parte dos requisitos necessários para obtenção do título de mestre em Psicologia.

Aprovada em / /

Banca Examinadora

Prof. Dr. _____ Instituição:_____

Julgamento: _____Assinatura:_____

Prof. Dr. _____ Instituição:_____

Julgamento: _____Assinatura:_____

Prof. Dr. _____ Instituição:_____

Julgamento: _____Assinatura:_____

A Maria Adélia Borstelmann de Oliveira

AGRADECIMENTOS

Primeiro de tudo, agradeço aos meus pais. Por desde muito pequena terem estimulado a me conectar com a natureza, a ser curiosa e não me contentar com respostas prontas e superficiais. Por terem me dado todo suporte na minha educação e desenvolvimento emocional para hoje estar aqui.

À minha orientadora Briseida um muito obrigada. Por te me apresentado à Etologia, me estimulado e encantado com as questões de influência social no comportamento, e por ter me escutado, aconselhado e ajudado a construir o trabalho que aqui apresento.

Às professoras Miriam Garcia e Patricia Izar, pelas valiosas sugestões, críticas e contribuições no momento da qualificação.

À Dorothy Fragraszy, pela disponibilidade de me escutar e pelos *insights* preciosos para construção do trabalho.

Aos membros da banca examinadora, desde já obrigada pelas contribuições que com certeza me ajudarão a enriquecer meu trabalho.

A Leo e Delinha. As primeiras pessoas que me colocaram na trilha da primatologia, que me apresentaram o macaco-prego, um obejeto de estudo tão encantador.

À Clara, por ter me ajudado em um momento tão importante com a identificação dos animais. À Julia e ao Daniel, por terem me ajudado com a mão na massa!

Ao Vinicius, pela valiosa ajuda com o desafio de analisar os dados.

Aos funcionários do PET, por terem me aceitado e acolhido em seu dia-dia. Sobretudo, ao Marcos, sempre disposto a conversar e me ensinar sobre os fascinantes macacos.

Aos companheiros de grupo de estudo, Rachel, Andrés, Marcela, Junior, Daniel, Renata, Tati, Juliana, não só pelas contribuições ao meu trabalho como por estarem sempre discutindo, construindo e, às vezes, me dando uns quebra-cabeças para refletir.

À Lu, por ter sido minha parceira nessa caminhada de mestrado, desde seleção, primeiras disciplinas, passando pelas filas intermináveis do bandejão e comemorando cada vitória. E aos demais colegas da psicologia, Michele, Noemi, Lucas, Iatan, Adriana, Catalina por fazerem parte dessa jornada.

À Mari reservo muitos obrigadas. Obrigada por dividir uma casa, um café, uma aflição. Por todos os livros emprestados, conversas motivadoras, dúvidas tiradas ou compartilhadas. À cima de tudo, obrigada por colocar Gaia e Zoe na minha vida!

A Aline, por desde Recife compartilhar o sonho de vir morar na cidade grande, de estudar na USP e por todos os momentos que vivemos por aqui.

Aos meus amigos e familiares, que mesmo de longe sempre se fizeram presente e me deram forças para continuar.

Finalmente, muito obrigada ao CNPq pela bolsa concedida sem a qual nada disso seria possível.

RESUMO

de Miranda , M. A. L. **Estratégias de forrageio e uso de informação por macacos-prego (*Sapajus sp.*) semi-lives.** 2015. 67 f. Dissertação (Mestrado) – Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2015.

O comportamento observado de animais não humanos sugere processamento de informação e tomada de decisão. Diferentes espécies exibem diferenças qualitativas quando a como informação é processada e utilizada, parcialmente graças ao contexto ecológico. Macacos-prego são animais que forrageiam socialmente, com cada indivíduo vivendo em um contexto social distinto, o que afeta suas oportunidades de alimentar-se. O presente projeto propôs um experimento de campo, com plataformas de madeira e amendoins como recompensa, com o objetivo de identificar diferenças quanto à estratégia de forrageio. Ainda, compreender se fatores sociais como hierarquia, parentesco e proximidade influenciam na oportunidade de um animal forragear e utilizar fontes de informação distintas. Encontramos que hierarquia foi um fator crucial quanto à estratégia adotada e no tipo de informação utilizada. Ao utilizar informação social, indivíduos foram seletivos quanto à identidade da fonte de informação, mostrando uma preferência por seguir as escolhas de animais jovens e batedores ativos.

Palavras chave: forrageamento animal; comportamento social; macaco-prego; etologia cognitiva.

ABSTRACT

de Miranda , M. A. L. **Foraging Strategies and information use in semi-free ranging Capuchin monkeys (*Sapajus sp.*)**. 67 f. Dissertação (Mestrado) – Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2015.

When foraging, non-human animals are observed performing actions suggestive of information processing and decision making. Different species show qualitative differences as to how information is processed and used, partially due to its ecological context. Capuchin monkeys are primates that forage socially, with each individual living in a single social context, what affects its opportunity to forage. This project proposes an experimental protocol, aided by wooden platforms and peanuts as rewards, to identify differences in foraging strategies and understand if social factors, such as hierarchy, kinship and proximity, influence one's opportunities to forage and use distinct sources of information. We found that hierarchy play a major role on the strategy adopted and this is reflected on type of information used. Also when using social information, individuals were selective with respect to the identity of the source of information, showing a preference for following young and active foragers.

keywords: animal foraging; social behavior; Capuchin monkey; cognitive ethology.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Foto da estação experimental (foto da autora) 26

Figura 2 – Foto do procedimento de ceva (foto da autora) 27

Figura 3 – Foto de uma sessão experimental (foto da autora).....28

Figura 4 - Rede social de proximidade 38

Figura 5 - Estratégias de forrageio social 40

Figura 6 - Visita social vs. Individual - total para batedores 41

Figura 7 - Visita social vs. Individual a pr para batedores 41

Figura 8 - Visita social vs. Individual – total para usurpadores 42

Figura 9 - Visita social vs. Individual a pr para usurpadores 42

Figura 10 - Visita social vs. Individual – total para informados.....42

Figura 11 - Visita social vs. Individual a pr para informados 42

Figura 12 - visita social vs. Individual – total para usurpadores 43

Figura 13 - visita social vs. Individual a pr para usurpadores 43

Figura 14 - visita social vs. Individual a psr para usurpadores 43

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Descrição dos indivíduos.....25

Tabela 2 - Estratégias de forrageio 32

Tabela 3 - Classificação hierárquica 36

Tabela 4 - Uso de informação social de acordo com gênero 44

Tabela 5 - Uso de informação social entre membros de diferentes famílias 45

Tabela 6 - Uso de informação social entre diferentes estratégias 45

Tabela 7 - Resultados descritivos.....46

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO 13
1.1. Aprendizagem Social 13
1.1.1. Conceitos e Definições 13
1.1.2. Implicações da Aprendizagem Social 14
1.2. Forrageio social e o Macaco-prego 16
1.2.1. Influencias Sociais no Forrageio 16
1.2.2. Macacos-prego como Objeto de Estudo 19

2. **OBJETIVOS** 23

3. MÉTODO 24
3.1. Área de estudo e animais estudados 24
3.2. Equipamento 26
3.3. Procedimento e Coleta de Dados.. 26
3.3.1 Protocolo Experimental 28
3.1. Análise de Dados 30

4. RESULTADOS 36
4.1. Estratégias de Forrageio 39
4.2. Uso de Informação Social 40
4.3. Escolha de Indivíduos Fonte de Informações Sociais 44
4.4. Resultados descritivos 46

5. DISCUSSÃO 47
5.1. Estratégias de Forrageio 47
5.1.1. Batedores 48
5.1.2. Oportunistas 49
5.1.3. Informados 50
5.1.4. Usurpadores 51
5.1.5. Um grupo, múltiplas estratégias 51
5.2. Uso de Informação Social 53
5.2.1. Batedores 54
5.2.2. Oportunistas 55
5.2.3. Informados 55
5.2.4. Usurpadores 56
5.2.5. Hierarquia e forrageio social 56
5.3. Escolha de Indivíduos Fonte de Informações Sociais 58
5.3.1. Sub-Adultos como fonte preferencial de informação 59
5.3.2. Batedores ativos como fonte de informação 59
5.4. Discussão Geral e Conclusão 61

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS 64

1. INTRODUÇÃO

O comportamento observado de animais não-humanos sugere processamento de informação e tomada de decisão (SHETTLEWORTH, 2010). Estes animais exibem diferentes habilidades cognitivas relacionados a seus habitats, estilos de vida (RESENDE, IZAR, 2011) e contexto social em que estão inseridos (COUSSI-KORBEL, FRAGASZY, 1995).

Em suas atividades diárias, animais produzem sons, cheiros, entre outras alterações no ambiente. Para animais que vivem em grupo, essas alterações geram informações ricas que podem ser utilizadas por seus coespecíficos (COUSSI-KORBEL, FRAGASZY, 1995), particularmente importante no tocante ao forrageio social. A possibilidade de tirar proveito de recursos descobertos por coespecíficos é um fenômeno amplamente difundido entre espécies animais e tem sido considerada um dos grandes benefícios da vida social (GALEF, GIRALDEAU, 2001).

Tendo isto em vista, buscamos investigar por meio de um experimento de campo a dinâmica social em um grupo de macacos-prego semi-livres (*Sapajus sp.*) ao forragear, e o emprego de diferentes estratégias na busca por alimento.

1.1. Aprendizagem Social

1.1.1. Conceitos e Definições:

A definição de "aprendizagem social" foi recentemente postulada por Hoppitt e Laland, (2013, página 4) como "aprendizagem facilitada pela observação de, ou interação com outros indivíduos (ou seus produtos) ". Aprendizagem social e outras formas de aprendizagem não são processos cognitivos distintos: a aprendizagem social admite e ressalta estímulos sociais como um viés no processo de aprendizagem individual (GALEF, GIRALDEAU, 2001; FRAGASZY, PERRY, 2003). Desse modo, aprendizagem que ocorre no contexto em que o comportamento e o estado cognitivo de um indivíduo são alterados em consonância com a exposição à atividade de um companheiro social, independente de observação direta, deve ser vista como

“aprendizagem socialmente enviesada” (FRAGASZY, VISALBERGHI, 2001, página 82), um processo altamente difundido no mundo animal.

O conceito de aprendizagem socialmente enviesada ressalta como os subprodutos do comportamento de coespecíficos têm importância fundamental para animais que vivem em grupos. Coussi-Korbel e Fragaszy (1995) defendem que os vieses criados no comportamento de um animal pelas atividades de coespecíficos têm importância fundamental para que indivíduos coordenem seu comportamento de forma a criar e manter a coesão do grupo. Além disso, animais podem adquirir informações gerais de coespecíficos através da coordenação do comportamento, como temporalidade e localização de recursos.

Sendo assim, o simples fato de um animal social viver e desempenhar suas atividades em um ambiente constantemente alterado por seus companheiros enviesa suas escolhas. Por outro lado, a atividade de determinados indivíduos pode ser mais ou menos relevante, e isso é considerado no conceito de “aprendizagem social direta” (COUSSI-KORBEL, FRAGASZY, 1995, página 4). A aprendizagem social direta não se diferencia de outros tipos de aprendizagem social pela forma de informação, natureza do processo cognitivo ou complexidade do que pode ser aprendido. O que distingue este fenômeno de aprendizagem é a possibilidade de esta ser modulada pelas relações sociais pré-existentes entre observadores e fontes de informação. Desse modo, aprendizagem social direta permite (1) diferenças comportamentais intra-grupo, (2) aumento na eficiência com que informação específica é transmitida através de membros de um grupo social (ex: pais para prole), (3) ou transmissão a partir de um indivíduo com informação singular para os outros. Aqui, informação socialmente adquirida pode não se espalhar de forma homogênea no grupo, quando estiver condicionada a um subgrupo: por exemplo, pode se espalhar só entre os jovens, ou só entre fêmeas, etc (COUSSI-KORBEL, FRAGASZY, 1995).

1.1.2. Implicações da Aprendizagem Social

O uso de informações adquiridas socialmente é uma das vantagens associadas à vida em grupo, contribui para a manutenção de comportamentos adaptativos através de múltiplas gerações e trata-se de um componente constituinte para o desenvolvimento de tradições (FRAGASZY, PERRY, 2003). No entanto, copiar indiscriminadamente as escolhas de outros não é vantajoso, especialmente em condições ambientais flutuantes em

que informações adquiridas socialmente podem se tornar desatualizadas rapidamente e promover difusão de comportamentos maladaptativos (RIEUCAU, GIRALDEAU, 2011). O que torna o uso de informações sociais adaptativo é a possibilidade de combinar essas informações com a exploração associal do ambiente. A continuidade da expressão de comportamentos aprendidos tanto socialmente, quanto individualmente, será determinada pela magnitude de recompensas que esses padrões comportamentais proporcionam (GALEF, 1995; GALEF, 2003; DALL *et al.,* 2005).

Ainda, a seleção natural favoreceu, em animais que aprendem socialmente, mecanismos que alteram a saliência de determinada informação, de acordo com a situação em que esta encontra-se disponível. Desse modo, informações que são difundidas em um grupo animal sofrem vieses de transmissão, o que pode ser entendido como estratégias que aumentam o valor e confiabilidade da aprendizagem social (RENDELL *et al.*, 2011; HOPPITT, LALAND, 2013). A diversidade de estratégias potenciais de aprendizagem social é enorme, e apenas um pequeno número de estratégias plausíveis foi sujeito a análises formais (RENDELL *et al.*, 2011). Aqui, vamos tratar apenas de estratégias "quem", em que as ideias de Coussi-Korbel e Fragaszy (1995) são retomadas e é reconhecido que as identidades dos indivíduos envolvidos (modelo e observador) afetam criticamente a probabilidade de aprendizagem (ver HOPPITT, LALAND, 2013 para demais estratégias).

Na aprendizagem do comportamento de quebra de cocos em macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) são observadas algumas das nuances de aprendizagem social mencionadas. Esses animais utilizam pedras como ferramentas e é comum a formação de "sítios de quebra", em que as pedras utilizadas por animais experientes, assim como cocos parcialmente consumidos ficam disponíveis para serem explorados por outros animais, sobretudo mais jovens. Os produtos do comportamento de animais proficientes na atividade de quebra representam alterações significativas do ambiente que canalizam o desenvolvimento do comportamento de animais inexperientes (FRAGASZY *et al.*, 2013). Ainda que um animal aprenda a quebrar cocos por tentativa-e-erro em um sítio de quebra, não se trata apenas de aprendizagem individual, já que a aprendizagem aconteceu em um meio socialmente alterado, de forma condizente com a definição de aprendizagem socialmente enviesada de Fragaszy e Visalberghi (2001).

Também durante o evento de quebra de cocos, é comum animais inexperientes observarem indivíduos proficientes e surripiarem restos de cocos quebrados. O interessante sobre este fenômeno é que a identidade do modelo poderia ser um fator

relevante no processo de aprendizagem, de acordo com o conceito de aprendizagem direta de Coussi-Korbel e Fragaszy, (1995). Dois estudos com o mesmo grupo de animais (*Sapajus sp.*), em momentos distintos foram realizados para testar essas previsões. Ottoni, Resende e Izar (2005) e Coelho *et al.* (2015) investigaram se a escolha de um indivíduo alvo de observação era um processo ativo ou se os animais simplesmente observavam parceiros sociais próximos. Para tanto, características do indivíduo observado (sexo, idade, dominância, proficiência e produtividade na atividade) e fatores sociais (proximidade, catação e brincadeira) foram correlacionadas com os eventos de observação quanto à identidade dos indivíduos envolvidos. Nos dois estudos foi encontrado que a escolha do alvo é um processo ativo e não aleatório. Os observadores preferencialmente assistiram indivíduos mais habilidosos, o que maximizava as oportunidades de surrupiar restos de alimento e potencializava as oportunidades de aprender socialmente. Desse modo, é possível observar o emprego de uma estratégia "quem", em que a identidade do animal observado é relevante (HOPPITT, LALAND, 2013).

1.2. Forrageio social e o Macaco-prego

1.2.1. Influências Sociais no Forrageio

Pela perspectiva da Ecologia Comportamental, animais tomam decisões de acordo com um balanço entre custos e benefícios imediatos e futuros ao forragear. Fatores como sexo, idade e personalidade influenciam na tomada de decisão. Ao forragear socialmente, o contexto social tem um papel modelador crucial nas tomadas de decisão de um indivíduo, com animais ajustando seu comportamento dependendo de quem está presente ou de quem ele utiliza como ponto de referência no momento de decisão (van de BOS *et al.,* 2013).

O encontro de uma mancha de alimento por um animal que forrageia em grupo pode fatalmente disponibilizar alimento para muitos, graças à proximidade entre os indivíduos (VICKERY *et al*., 1991). A observação direta de um animal comendo em uma fonte de alimento é uma informação rica que ilustra o que alguns pesquisadores chamam de informação pública (DANCHIN *et al.,* 2004; VALONE, 2007). Esse tipo de informação social difere de outros tipos de pistas sociais por, além de informar sobre a localização, presença e ausência do recurso, fornecer informação sobre a qualidade do

que está sendo consumido e sendo preferencialmente utilizado (COOLEN *et al.*, 2005). No entanto, esse tipo de informação pode ser mais custoso de ser obtido, e dicas sociais mais simples, produto do comportamento de coespecíficos, podem ser utilizadas como alternativa (DANCHIN, *et al.,* 2004; DALL *et al.,* 2005).

No contexto do forrageio social, animais atraem a atenção de companheiros de grupo por inevitável e inadvertidamente produzirem odores, sons e alterações físicas no ambiente. Essas alterações são uma fonte de informação relevante que pode enviesar o comportamento de outros também em busca de nutrientes. Portanto, o sucesso de um indivíduo depende tanto de suas próprias ações, como do comportamento de outros forrageadores do grupo, de forma interdependente, visto que a quantidade de alimento disponível para um indivíduo depende do número e estratégias adotadas pelos seus competidores (GIRALDEAU, CARACO 2000; GALEF, GIRALDEAU, 2001; DI BITETTI, JANSON, 2001).

É interessante se perguntar que circunstâncias sociais promovem o uso de informações provenientes de outros indivíduos. Tendo em vista que produzir ou utilizar informação social não é uma característica fixa de determinados indivíduos, procurar por alimento ou se juntar a animais que já o encontraram deve ser vista como uma decisão comportamental estratégica, fenotipicamente plástica, utilizadas de forma a maximizar a eficiência de forrageio e evitar as chances de um animal não atender suas demandas nutricionais (CARACO, GIRALDEAU, 1991; GALEF, GIRALDEAU, 2001).

A utilização de informações sociais por indivíduos no momento do forrageio vem sendo analisada dentro da perspectiva teórica de dois modelos: O compartilhamento de informação e produtor-usurpador. O modelo de compartilhamento de informação (*information-sharing*) assume que todos os indivíduos de um grupo igualmente procuram por alimento e, todas as vezes que uma fonte alimentar é encontrada, os outros membros de grupo se juntam ao animal que a encontrou para dividi-la (CLARK, MANGEL, 1984). Já o modelo produtor-usurpador (*producer-scrounger*), é uma teoria de jogos dependente de frequência que admite animais utilizando uma de duas estratégias de forrageio: produzir ou usurpar (BARNARD, SIBLY, 1981). Neste, grupos de animais que forrageiam socialmente são compostos por animais com diferentes fenótipos, e é assumido que a presença de usurpadores diminui a aptidão dos produtores (CARACO, GIRALDEAU, 1991; RANTA *et al.,*1996).

Vickery *et al.* (1991) propuseram um novo modelo, mais realista, de forma a conciliar os dois modelos existentes. Assim como no modelo produtor-usurpador,

indivíduos que ativamente buscam alimento são classificados como Batedores, o produtor na situação *producer-scrounger*. Estes procuram e localizam itens alimentares, produzindo informação que fica disponível para outros membros do grupo. Assim, um indivíduo pode monitorar a atividade de coespecíficos e utilizar tais informações sociais para unir-se a um batedor quando uma fonte de alimento é encontrada. Animais que se comportam desta forma são classificados como Usurpadores (*scroungers*) (CARACO, GIRALDEAU, 1991). Por outro lado, Vickery *et al.* (1991) reconhecem que um animal pode combinar as duas estratégias de forma Oportunista, desde que a perda em habilidade de produzir seja equivalente aos ganhos em habilidade de usurpar.

Bicca-Marques e Garber (2005) conduziram um conjunto de experimentos de campo para investigar se o forrageio social de duas espécies de micos amazônicos, (*Saguinus imperator* e *Saguinus fuscicolli*) em condições de vida livre, se encaixava no modelo de compartilhamento de informações (CLARK, MANGEL, 1984) ou de produtor-usurpador (BARNARD, SIBLY, 1981). Para tanto, os pesquisadores construíram quatro estações experimentais com oito plataformas idênticas cada, dispostas de maneira circular e cevadas com bananas. Em diferentes condições as disponibilidades de informações olfativas, visuais, espaciais e associativas eram alteradas. Os autores encontraram que os indivíduos diferiram fortemente no investimento de busca por alimento, sendo o modelo produtor-usurpador mais adequado para analisar a dinâmica do forrageio desses micos (BARNARD, SIBLY, 1981). Além disso, eles observaram que os indivíduos dominantes de cada grupo agiam como Usurpadores, porém não encontraram animais subordinados agindo conscientemente como Batedores. Sendo assim, não puderam conclusivamente testar a hipótese de que hierarquia é um fator fundamental influenciando a adoção individual de estratégia de forrageio nessas espécies. Os autores destacam que é necessário maior investigação para testar essa previsão.

Assim, em um conjunto semelhante de experimento, também com oito plataformas idênticas, dispostas de maneira circular e cevadas com bananas, Garber, Bicca-Marques e Azevedo-Lopes (2009) investigaram como a disponibilidade de alimento e hierarquia social influenciam na adoção de diferentes estratégias de forrageio (Batedor/ Usurpador/ Oportunista) também em *Saguinus imperator* e *Saguinus fuscicolli*. Aqui, a disponibilidade de alimento em uma plataforma e número de plataformas cevadas variavam em diferentes condições experimentais. Em condições em que em a quantidade de alimento ofertada era alta, com baixa possibilidade de monopolização, era igualmente provável que indivíduos dominantes ou subordinados adotassem qualquer uma das três

estratégias e obtivessem o mesmo sucesso alimentar. Quando a condição experimental aumentava a possibilidade de monopolização das recompensas, apenas em grupos de *Saguinus imperator,* espécie caracterizada por interações sociais menos tolerantes, animais dominantes agiram como Batedores, diminuindo o sucesso de animais subordinados. De forma geral, foi concluído que indivíduos de ambas as espécies são altamente flexíveis quanto à estratégia de forrageio, mostrando que eles monitoram mudanças tanto no ambiente ecológico quanto social.

1.2.2. Macacos-prego[1] como Objeto de Estudo

Gomes (2006) utilizou um procedimento semelhante aos de Bicca-Marques e Garber (2005) e Garber, Bicca-Marques e Azevedo-Lopes (2009), para investigar o forrageio social em um grupo de macacos-prego (*Sapajus negritus*) em vida livres. Aqui o objetivo era investigar o uso de informação visual e memória espacial para localizar alimento. Paralelamente a este objetivo, Gomes (2006) observou que indivíduos de macacos-prego utilizavam diferentes estratégias no momento do forrageio, com diferentes graus de utilização de informações ecológicas e sociais. Enquanto alguns animais confiavam nas informações ecológicas e agiam como Batedores, outros se aproveitavam da informação social, agindo como Usurpadores. Ainda, outros adotaram uma estratégia intermediária de Oportunista. Foi também observada que a ordem de chegada dos indivíduos às fontes de alimento teve uma influência direta sobre a quantidade de alimento consumida, com Batedores parecendo mais bem sucedidos. Não foi investigada, no entanto, a relação entre os indivíduos usurpadores e usurpados, se fatores como dominância, padrões de associação ou idade influenciaria nas oportunidades de utilização da informação social.

---

[1] Macaco-prego é o nome comum referente a animais de topete anteriormente conhecidos como *Cebus apella*. Recentemente, Alfaro-Lynch *et al.* (2012) reconhecerem diferenças morfológicas e genéticas suficientes que justificam que as subespécies de *C. apella* fossem consideradas como diferentes espécies pertencentes ao um gênero distinto (*Sapajus*). Estamos aqui assumindo esta nova classificação na qual *Cebus* passa a designar apenas os animais do tipo morfológico grácil ou sem topete (*C. capucinus, C. albifrons, C. olivaceus* e *C. kaapori*) e *Sapajus* é referente ao tipo morfológico robusto ou de topete (*S. apella, S. libidinosus, S. robustus, S. macrocephalus, S. cay, S. nigritus*e *S. flavius*).

Di Bitetti e Janson (2001) também investigaram o forrageio social com um experimento de campo. Os autores posicionaram plataformas de alimentação espalhadas pela área de uso de um grupo de macacos-prego (*Cebus apella,* atualmente reconhecido como *Sapajus nigritus*), simulando o encontro de novas fontes de alimento. Ao unir dados de observações naturalísticas com o que foi observado no experimento, os autores puderam observar que a estratégia de forrageio, neste grupo, estava intimamente ligada com a distribuição espacial dos animais. Animais na vanguarda do grupo, geralmente indivíduos subordinados, agiram como Batedores. Já animais dominantes foram observados ocupando uma posição estratégica centro-frontal, de modo a ficar logo atrás de Batedores e deslocá-los, às vezes agressivamente, de fontes alimentares encontradas. Os Batedores podiam atrasar a chegada de Usurpadores ao manter maiores distâncias inter-individuais ou evitar a emissão de chamadas de alimento, e assim aumentar a "parcela do Batedor" (DI BITETTI, JANSON, 2001, página 62), quantidade de alimento consumida pelo Batedor antes da chegada de outros indivíduos na fonte.

Macacos-prego são forrageadores sociais ativos que precisam explorar, compreender e recordar tanto o ambiente onde vivem, como o comportamento de outros animais. São primatas de médio porte e possuem grande distribuição na América Tropical. São quadrúpedes e possuem uma cauda semi-preênsil, muito importante no seu estilo de vida arbóreo, porém também descem ao chão para forragear e cruzar clareiras na mata. São onívoros que se alimentam de folhas, frutos, invertebrados e pequenos vertebrados (FRAGASZY, VISALBERGHI, FEDIGAN, 2004), e são particularmente conhecidos por suas habilidades manipulativas e uso de ferramentas (OTTONI, IZAR, 2008).

Esses animais vivem em grupos de tamanhos variados. Em 2004, Fragaszy, Visalberghi e Fedigan compilaram os dados disponíveis e descreveram grupos de macacos-prego variando entre 12 e 27 indivíduos, sendo 18 o número médio de membros em um grupo. Porém grupos com mais de 40 indivíduos já foram encontrados (FALÓTICO, 2011). A proporção de machos em um grupo é variável, no entanto, mesmo em grupos multi-macho, as fêmeas preferem solicitar e acasalar com o macho dominante, caracterizando um sistema de acasalamento uni-macho (IZAR *et al.*, 2012). Fêmeas geralmente são filopátricas, ocorrendo a dispersão de machos. Tanto a possibilidade de dispersão de fêmeas, quanto a complexidade dos relacionamentos entre elas e coesão do grupo são fatores relacionados com a disponibilidade de alimento e regime competitivo (IZAR *et al.*, 2012).

Em grupos de macacos-prego, é possível observar as relações de hierarquia de dominância em forma de padrões consistentes de demonstrações (*displays*) de agressão e submissão (FRAGASZY, VISALBERGHI, FEDIGAN, 2004) que ocorrem predominantemente em contexto de competição por recursos amontoados (FERREIRA, LEE, IZAR, 2007), uma vez que esses grupos geralmente são caracterizados como tolerantes (VERDERANE *et al.*, 2012). Já relações afiliativas são expressas através de padrões de proximidade e catação (FERREIRA, 2004; TIDDI *et al*, 2011).

Esses animais forrageiam em grupo, de forma relativamente coesa: indivíduos tendem se dispersar no ambiente ao buscar por recursos alimentares, porém não se distanciam ao ponto de evitar competição intra-grupo por alimento (JANSON, 1990; DI BITETTI, JANSON, 2001). Assim, a dinâmica social de um grupo pode ser refletida em acesso diferencial a fontes de alimento (FRAGASZY, VISALBERGHI, FEDIGAN, 2004). Isso justifica a investigação da influência social (hierarquia, parentesco, proximidade) nas oportunidades de utilizar diferentes fontes de informação (dicas sociais *vs*. observação das atividades) e emprego de estratégias de forrageio em um experimento de campo com esses animais. O presente estudo buscou descrever o fenômeno do forrageio social em um grupo de *Sapajus* de uma forma mais aprofundada, não só por investigar diferentes fatores sociais regendo as relações entre indivíduos usurpadores e usurpados, como por trazer ao estudo de forrageio social (CARACO, GIRALDEAU, 1991; GALEF, GIRALDEAU, 2001) a perspectiva da Aprendizagem Socialmente Enviesada (FRAGASZY, VISALBERGHI, 2001) e a compreensão de que informações sociais podem ser adquiridas a partir de fontes distintas com custos e benefícios variados (DANCHI, *et al.,* 2004; DALL *et al.,* 2005).

Por se tratar de um experimento conduzido em condição de semi-liberdade[2], ajuda na compreensão de como os animais utilizam suas capacidades cognitivas em condições naturais, particularmente importante no tocante ao uso de informação e aprendizagem social. Fragaszy e Visalberghi (2001, página 88) ressaltam a importância de estudos de campo por possibilitarem "documentar o contexto social em que comportamentos relevantes tipicamente ocorrem, quando o indivíduo é livre para associar-se com os outros sem restrições impostas por pesquisadores".

[2] Aqui, condição de semi-liberdade quer dizer que os animais são livres para ocupar e forragear em todas as áreas do fragmento que habitam, porém recebem provisionamento diário e não têm a possibilidade de deixar o parque. Maior descrição da condição em Métodos

Tendo em vista a importância do ambiente social para grupos de macacos-prego, este estudo traz contribuições às discussões sobre influência social e aprendizagem, investigando o papel das dicas sociais nas tomadas de decisões no forrageio. O assunto é de especial relevância na literatura que discute tradições e evolução da cultura (FRAGASZY, PERRY, 2003; DANCHIN *et al.,* 2004), em que se ressalta a importância de se observar como a informação é adquirida socialmente. Além disso, a execução do presente projeto de pesquisa permitiu a continuidade de estudo e acompanhamento de uma população de macacos-prego que tem sido observada pelo laboratório de Etologia Cognitiva há mais de 15 anos (OTTONI, MANNU, 2001; COELHO *et al.,* 2015).

2. OBJETIVOS:

Objetivo geral: estudar a dinâmica comportamental de um grupo de macaco-prego semilivre em uma situação experimental de forrageio social. Para isso, inicialmente caracterizamos a composição do grupo do macacos-prego (*Sapajus sp*) habitante do Parque Ecológico do Tietê, estudando as relações de dominância e analisando dados de relações afiliativas entre os membros do grupo. Em seguida, abordamos os seguintes objetivos específicos:

1. Tendo em vista a literatura citada, assumimos que forrageadores sociais podem ser classificados de acordo com a estratégia empregada ao buscar por alimento (CARACO, GIRALDEAU, 1991; VICKERY *et al.*, 1991). Partimos da hipótese de que, em um grupo de macacos-prego, os sujeitos são expostos a diferentes conjuntos de informação e oportunidades sociais, que deverão ser refletidas em diferentes estratégias. Desse modo, temos como objetivo caracterizar, do ponto de vista social, as estratégias de forrageio descritas na literatura (Batedor /Oportunista/ Usurpador), fazendo uma reflexão crítica sobre a validade e poder de explicação das mesmas.
2. Pressupondo que animais utilizam diferentes estratégias no momento no forrageio, temos como objetivo compreender que conjuntos de informações estão disponíveis e são utilizados por animais que empregam cada uma dessas estratégias. Partimos da hipótese que tanto o alimento como a presença de um coespecífico se alimentando em uma plataforma são informações relevantes que enviesam a probabilidade de um animal visitar tal plataforma (VALONE, 2007). Testamos se os animais visitaram preferencialmente plataformas com alimento e com coespecífico, prevendo que haverá diferença de acordo com as estratégias adotada por cada animal.
3. Acreditamos que, ao utilizar informação social, os animais o fazem de forma seletiva, utilizando a informação proveniente de indivíduos específicos (COUSSI-KORBEL, FRAGASZY, 1995; HOPPITTT, LALAND, 2013). Para isso, buscamos identificar os fatores envolvidos na escolha dos indivíduos fonte de informação social. Prevemos que um indivíduo ao utilizar informação social, o fará de forma seletiva, e que fatores como proximidade, padrões de associação, posição hierárquica, idade dos indivíduos e atividade do batedor são fatores que podem estar envolvidos nesta seleção.

3. MÉTODO

3.1. Área de estudo e animais estudados

O presente estudo foi realizado no Parque Ecológico do Tietê (PET), Área de Proteção Ambiental (Lei 5.598, de 06/02/1987), concebido no contexto das obras de combate às inundações o rio Tietê na década de 1970. Hoje, o parque situado entre os municípios de São Paulo e Guarulhos comporta uma área de 200.000 m² de vegetação reflorestada com espécies nativas de Mata Atlântica, animais vertebrados residentes e migratórios, complexo de águas continentais formado por canais, lagos e pelo rio Tietê (Ottoni, Mannu, 2001).

Diversos vertebrados habitam o parque, como quatis (*Nasua nasua*), catetos (*Tayassu tajacu*), bugios (*Alouatta fusca*) e uma população de macacos-prego que foi sujeito deste estudo (Ottoni , Mannu, 2001). Este grupo habita o parque há mais de 20 e é composto por indivíduos híbridos do gênero *Sapajus*, desse modo, são tratados todos como *Sapajus sp*. Os animais são mantidos em condições de semi-liberdade, recebem provisões diariamente de tratadores do parque, além de forragearem livremente por todas as áreas do PET.

Ao início das observações, o grupo era composto por 44 indivíduos, 17 adultos, seis sub-adultos, 15 juvenis e três infantes. Ao longo do estudo houve mais três nascimentos. Animais imaturos não entraram em nossa análise, primeiramente, pelo grande número e dificuldade de identificação individual. Além disso, juvenis de macacos-prego são muitas vezes tolerados no contexto de alimentação e. até mesmo, dependentes de adultos quando muito novos (JANSON, VAN SHAIK, 2002; FERREIRA, 2004; AGOSTINI, VISALBERGHI, 2005). Portanto, todos os indivíduos nascidos depois de 2011 foram designados imaturos e o estudo foi concentrado nas interações dos 23 indivíduos maduros (adultos e sub-adultos) com os aparatos do experimento. Estes animais estão descritos quanto a sexo, idade e parentesco na Tabela 1 abaixo. Quanto a idade, os animais estão classificados de acordo com a categoria etária (adulto/sub-adulto) e posto de idade em números, sendo o número 1 o animal mais velho e o 23 o animal mais jovem do grupo.

Tabela 1: Descrição dos indivíduos de acordo com sexo, idade e parentesco. A ordem de apresentação dos animais é baseada na ordem de nascimento.

Sigla	Indivíduo	Sexo	Posto de idade	Família
SUS	Suspeito	Macho	Adulto (1)	Não identificado
FIS	Física	Fêmea	Adulta (2)	Família F
ANA	Ana	Fêmea	Adulta (3)	Família A
JNT	Janete	Fêmea	Adulta (4)	Família J
DAV	Davi	Macho	Adulto (5)	Não identificado
VVA	Vavá	Fêmea	Adulta (6)	Família J
CIS	Cisca	Fêmea	Adulta (7)	Família C
FRD	Frida	Fêmea	Adulta (8)	Família F
CLD	Claudia	Fêmea	Adulta (9)	Família C
AGL	Angélica	Fêmea	Adulta (10)	Família A
ABE	Abelha	Macho	Adulto (11)	Não identificado
AMR	Amora	Fêmea	Adulta (12)	Família A
JBA	Jabá	Fêmea	Adulta (13)	Família J
CCA	Cacá	Fêmea	Adulta (14)	Família C
ALC	Alice	Fêmea	Adulta (15)	Família A
FLO	Flor	Fêmea	Adulta (16)	Família F
ACA	Acácio	Macho	Sub-adulto (17)	Família A
VAL	Val	Fêmea	Adulta (18)	Família J
CJU	Caju	Macho	Sub-adulto (19)	Família C
VKD	Vodka	Macho	Sub-adulto (20)	Família J
CRC	Careca	Macho	Sub-adulto (21)	Família C
CFE	Café	Macho	Sub-adulto (22)	Família C
AÇU	Açúcar	Macho	Sub-adulto (23)	Família A

3.1. Equipamento

Para execução de todas as fases do procedimento descrito a seguir, foram utilizadas oito plataformas de madeira (50cm x 40cm) fixadas dentro da área de uso do grupo, próximo a onde os animais recebem provisões diariamente. Essas plataformas foram fixadas a aproximadamente 1,5m do chão em disposição circular com um diâmetro de 8m (Figura 1). O posicionamento das plataformas priorizou a facilidade de acesso dos macacos às mesmas (e de uma para outra) e a possibilidade dos indivíduos monitorarem o comportamento de outros membros do grupo nas plataformas. Da mesma forma, a disposição das plataformas permitia a visualização e filmagem de todas estas pela pesquisadora. As plataformas, assim como o ambiente imediatamente ao redor destas, foram incluídas no campo de filmagem. O espaço de abrangência da câmera foi definido como estação experimental.

Figura 1: foto da estação experimental, onde foram fixadas oito plataformas.

3.2. Procedimento e Coleta de Dados

O procedimento se iniciou com uma fase de observações naturalísticas do grupo a fim de conhecer os hábitos do mesmo e reconhecimento individual dos animais. Entre maio e julho de 2014, as observações ocorreram três vezes por semana, com seis horas de

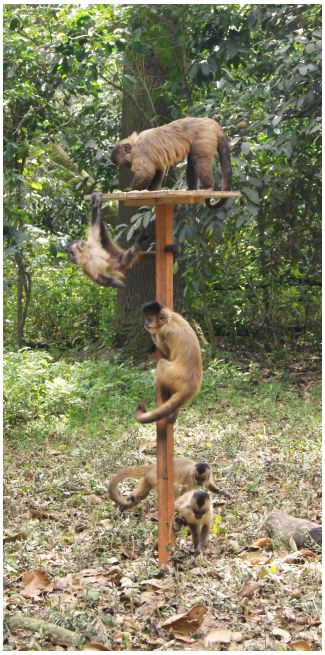

Figura 2: Foto do procedimento de ceva: Animais se concentram para forragear em apenas uma plataforma durante a ceva. Davi, macho alfa do grupo, domina a plataforma enquanto juvenis e uma fêmea adulta

observações diárias. No início de agosto, foi construída a estação experimental, que foi cevada diariamente (de segunda a sexta) com amendoins. A cada evento de ceva, os amendoins eram oferecidos em apenas uma plataforma, sendo esta diferente em cada sessão (Figura 2). Este procedimento teve início no dia 12 de agosto e término depois de todos os indivíduos adultos terem sido observados se alimentando nas plataformas, no dia 05 de setembro. Ocorreram 36 sessões de ceva e todas as plataformas receberam alimento o mesmo número de vezes.

Este procedimento possibilitou a execução dos experimentos no sentido que habituou o grupo a visitar a estação experimental e se alimentar nas plataformas. Também, a oferta de alimento concentrado em apenas uma plataforma permitiu a observação de um grande número de eventos agonísticos posteriormente compilados para compreensão das relações de dominância entre os indivíduos do grupo. Os comportamentos agonísticos (Apêndice 1) foram registrados pelo método de Todas as Ocorrências (ALTMANN, 1974) durante a ceva e também durante os experimentos, assim como ao longo das observações naturalísticas. Apenas interações agonísticas em que as identidades dos indivíduos envolvidos e a direcionalidade da ação estavam claras foram utilizadas.

De agosto a dezembro de 2014, o grupo foi acompanhado pela pesquisadora e observado fora do contexto experimental com o objetivo de quantificar as relações de proximidade e entre os membros do grupo. Estas observações ocorreram de segunda a sexta, com sequências previamente determinadas aleatoriamente de indivíduos focais, nas quais o grupo foi observado pelo método de amostragem Varredura Focal (ALTMANN, 1974). Cada registro focal teve duração 10min, sendo registrados, a cada 1 minuto todos os animais em um raio de 5m do indivíduo focal. O esforço amostral era de 6h por dia, porém o tempo de coleta variava dependendo do tempo que levava para o grupo ser encontrado e o tempo em que os animais passavam interagindo com o experimento. Foram realizados 12 registros focais (120min) para cada indivíduo.

3.3.1 Protocolo Experimental

O experimento foi delineado para observar como diferentes indivíduos se comportam no contexto de forrageio social. Para tanto, as Plataformas de Recompensa (PR) recebiam 100g de amendoins a cada sessão. As vagens de amendoim eram depositadas já abertas com cascas e sementes ofertadas nas PRs, de modo a evitar a monopolização da recompensa por um ou poucos animais. As Plataformas Sem Recompensa (PSRs) continham apenas as cascas sem amendoins para que não houvesse diferenças olfativas entre as plataformas.

Em cada sessão experimental, duas plataformas recebiam recompensas (2 PR) e seis recebiam apenas cascas (6 PSR). As plataformas cevadas eram determinadas através de um sorteio pseudo-randômico de forma que não houvesse duas plataformas adjacentes com amendoins nem que se repetissem PRs da sessão anterior. Todas as plataformas eram cobertas por folhas grandes e as diferenças olfativas foram minimizadas pela presença de cascas em todas as plataformas. Desse modo, aos animais não era oferecido nenhum tipo de dica espacial, visual ou olfativa de onde se encontrava a recompensa. Para encontrar alimento, um indivíduo deveria buscar ativamente nas plataformas ou tomar suas decisões baseado no comportamento de coespecíficos.

Figura 3*:* Foto de uma sessão experimental: Animais exploram diversas plataformas. Apenas 2 plataformas continham recompensa, as demais, apenas cascas de amendoins.

Antes da execução das sessões experimentais, a fim de testar o protocolo, foi executado um breve estudo PILOTO durante três dias consecutivos com condições semelhantes as já descritas para o experimento. O único ajuste necessário foi quanto ao uso de folhas de bananeiras, que por serem muito perecíveis e de difícil obtenção foram substituídas por folhas de um arbusto da família Araliaceae que cresciam próximo à estação experimental.

As sessões experimentais foram filmadas e posteriormente transcritas e tabuladas em planilhas do Excel®. Uma sessão experimental tinha início no momento que o primeiro animal era visualizado nos arredores da estação; e final quando, após todas as plataformas terem sido inspecionadas e todos os amendoins consumidos, o último indivíduo deixasse a estação. Caso estes pré-requisitos não fossem cumpridos, a sessão era encerrada uma hora após a saída do último animal. Foram registrados: o horário de início e encerramento de cada sessão; número e identidade dos indivíduos na estação experimental; todas as visitas a plataformas e ocorrência ou não de alimentação. Uma visita a uma plataforma significa (1) estar de pé ou sentado em uma plataforma exibindo comportamentos ligados ao forrageio ou (2) pendurar-se com auxílio dos membros a substrato adjacente à plataforma exibindo comportamentos ligados ao forrageio (BICCA-MARQUES, GARBER 2005).

Todas as visitas às plataformas foram classificadas dentro de três categorias considerando o tipo de informação utilizado na visita:

1. (INSP) Inspeção: visita a plataforma inexplorada. O animal autor da ação amostrou <u>individualmente</u> o ambiente, <u>produzindo informação</u> para os demais animais.
2. (V.IND) Visita Individual: visita à plataforma já explorada, portanto, utilizando a informação proveniente dos <u>produtos do comportamento</u> de outro indivíduo. Ou seja, <u>informação social indireta</u>. É dita visita individual pois não há coespecífico na plataforma visitada.
3. (V.SOC) Visita Social: visita à plataforma em que há uso de <u>informação social direta</u>. Visitas sociais podem significar que o autor da ação se juntou, deslocou ou iniciou o deslocamento para determinada plataforma até cinco segundos após esta ter sido deixada por outro animal. É dita social pois a escolha da plataforma a ser visitada está ligada à observação de coespecífico na mesma.

Como explicado na introdução, entendemos que todo tipo de informação produzida por outros animais deve ser visto como informação socialmente enviesada, que abrange tanto informação obtida diretamente da observação das atividades de outros como de maneira indireta. Por exemplo, ao inspecionar uma plataforma experimental, os macacos sempre retiravam a folha que cobria os amendoins ou as cascas. Desse modo, a presença ou ausência de recompensa ficava exposta graças ao produto do comportamento do animal Batedor que realizou a inspeção. Após a saída deste animal, permanece informação social indireta produzida por ele.

3.3. Análise de Dados

As relações sociais entre os indivíduos do grupo foram analisadas quanto a relações de dominância, a partir da amostragem de encontros agonísticos, e de tolerância, a partir das relações de proximidade. Para ranquear os animais, designamos para cada interação agonística um ganhador e um perdedor. Os dados foram computados em uma matriz (vitorioso *vs.* derrotado) em que o animal vencedor da soma total de interações recebia o valor um e o derrotado o valor zero. Os animais foram ranqueados de acordo com o resultado destas interações: consideramos dominantes os indivíduos com maior número de vitórias. Como critério de desempate, ponderamos as disputas diretas entre os indivíduos e número de derrotas. Assim, todos os indivíduos adultos foram classificados quanto à hierarquia.

Os dados de proximidade entre os indivíduos foram computados com auxílio do programa Domina, em que os dados de proximidade foram transformados em uma matriz, cujo valor das caselas indica o um índice de similaridade entre as díades correspondentes, o Índice de Jaccard. Este índice é calculado da seguinte maneira: dado dois indivíduos A e B: $Sj(A,B) = a/(a+b+c)$, sendo a o número de observações em que A e B estão presentes, c= número de observações de B sem A e c o número de observações de A sem B (Izar, 1994). Assim, o índice é sempre um número entre zero e um, o valor 1 significa que os animais passam 100% do tempo próximos.

Os índices de Jaccard foram utilizados para criação de uma Rede Social com auxílio do programa Gephi. Esta rede ilustra as relações de proximidade em que a espessura das arestas é ponderada de acordo com o índice de Jaccard. A princípio, quase todas as díades estavam ligadas na rede, com exceção de apenas uma díade de duas fêmeas adultas que nunca foram observadas juntas. Para facilitar a compreensão da relação de

proximidade, utilizamos um filtro para que apenas arestas com peso maior que 0,1 fossem consideradas. Ou seja, as díades ligadas na rede são aqueles que passaram, no mínimo, 10% do tempo próximos. Algumas medidas da rede foram consideradas: densidade, uma medida para toda rede; centralidade e coeficiente de agrupamento, medidas individuais.

A densidade é calculada a partir do número de links observados dividido pelo número de links possíveis para totalidade de nós da rede, e o resultado será entre zero e um. É uma medida para o grupo como um todo, e ajuda a revelar a coesão da rede, quanto maior a densidade, mais coeso é o grupo. Já centralidade permite inferir o impacto de um único nó (indivíduo) em toda a rede. Para isso, há variadas ferramentas estatísticas que permitem o cálculo de *centralidade*, aqui consideramos o *Eigenvector centrality coefficient,* medida de conectividade de um indivíduo na rede de acordo com o número e peso das conexões, considerando a centralidade dos nós os quais o indivíduo está ligado, é a medida mais reveladora de centralidade em redes ponderadas. Este cálculo revela a importância de um nó na rede quanto a transferência de informação, transmissão de doença e conectividade aos indivíduos. E o coeficiente de agrupamento revela a tendência de indivíduos a formarem triângulos, ou seja, de se conectar com indivíduos conectados entre si, o que a mostra a existência de subgrupos, o valor 1 indica que determinado animal está ligado apenas a outros também ligados entre si (Sueur *et al.*, 2011).

Quanto aos dados experimentais, primeiramente, verificamos que os animais encontravam as PRs ao acaso, sem uso de informações espaciais, visuais ou olfativas, como previsto na metodologia. No software BioEstat®, o Teste do Qui-Quadrado foi utilizado para comparar o que foi observado vs. esperado, ou seja, que os macacos inspecionassem primeiro PRs em uma proporção similar a 25% (8/2), hipótese nula que foi corroborada (p=0.8672).

Para responder os questionamentos de cada objetivo, utilizamos o procedimento experimental e as definições acima descritos, porém diferentes análises foram realizadas. As análises referentes a cada objetivo estão aqui descritas separadamente e os resultados também serão apresentados na mesma ordem.

- Objetivo 1: Estratégias de forrageio:

Os indivíduos foram classificados quanto à estratégia utilizada no contexto de forrageio experimental com base no número de (INSP) inspeções e (V.SOC) visitas sociais, ou seja, instâncias de uso de informação social de maneira direta.

Com essas informações, os animais foram ranqueados. A partir do número de INSP, criamos quatro listas com o número, para cada animal, (a) quanto a primeiras

inspeções de cada sessão; (b) quanto ao número total de inspeções a PRs; (c) quanto ao número total de inspeções a PSRs; (d) quanto a soma de todas as inspeções. Estas listas foram correlacionadas entre si a partir do teste de Spearman (software BioEstat®.) e, em todos os cruzamentos, o valor encontrado de *p* foi igual a zero. Por isso, decidimos por classificar os animais a partir de uma única lista (d) utilizando o número total de inspeções, criamos a "fila de batedores". As V.SOC nos permitiram criar a "fila de usurpadores", em que os animais foram classificados de acordo com o número de vezes em que um animal era observado escolhendo uma plataforma ocupada ou recentemente desocupada.

Foi criado um gráfico com inspeções no eixo Y e visitas sociais no eixo X. O número total de INSP ou V.SOC foi dividido pelo número total de animais, sendo assim encontrada a quantidade de inspeções/visitas sociais esperadas ao acaso para cada indivíduo. O valor esperado ao acaso para cada parâmetro permitiu dividir o gráfico em quatro áreas, essas áreas correspondem às quatro diferentes estratégias de forrageio que encontramos sendo empregadas no grupo estudado. A Tabela 2 abaixo descreve o modo de classificação e características de cada estratégia.

Tabela 2: Estratégias de forrageio: no primeiro quadrante à esquerda, está descrita a estratégia BATEDOR, em que os animais fazem um número de inspeções acima do acaso e visitas sociais a baixo do acaso. Em cima e à direita está a estratégia OPORTUNISTA, de animais responsáveis por um número acima do acaso tanto de inspeções quanto de visitas sociais. No quadrante de baixo ainda à direta, a estratégia USURPADOR descreve os animais responsáveis por um grande número (a cima do acaso) de visitas sociais e abaixo do acaso de inspeções. No quadrante inferior da esquerda está descrita a estratégia INFORMADO, animais responsáveis por um número inferior ao esperado ao acaso tanto de inspeções quanto de visitas sociais. Mais sobre esta estratégia no texto adiante.

Inspeções	BATEDOR: O indivíduo que produz informação em detrimento de utilizar informação proveniente de outros.	OPORTUNISTA: É o animal que tanto produz quanto utiliza informações sociais.
	INFORMADO: Animal que não amostra diretamente o ambiente, utiliza informação produzida por coespecíficos.	USURPADOR: Indivíduo que amostra a disponibilidade de recompensa diretamente do comportamento de outros membros do grupo.
		Visitas Sociais

As estratégias aqui encontradas foram baseadas nas descritas por VICKERY *et al.* (1991) e utilizadas por Bicca-Marques e Garber (2005) e Garber, Bicca-Marques e Azevedo-Lopes (2009) para classificar o comportamento de micos amazônicos durante o forrageio social. Assim, encontramos também Batedores, Oportunistas e Usurpadores. No entanto, foi observado que, para este experimento e com essa quantidade de participantes, classificar todos animais que não produzem (não fazem inspeções) como Usurpadores (GARBER, BICCA-MARQUES, AZEVEDO-LOPES, 2009) não pareceu adequado (explicado no tópico 5.DISCUSSÃO). No presente trabalho, entendemos que animais que não realizam inspeções frequentemente, ou seja, não amostram diretamente o ambiente, estão utilizando informação produzida por companheiros sociais e devem ser classificados como INFORMADOS. A compreensão de que animais utilizam informações sociais proveniente tanto da observação das atividades de outros quanto de dicas sociais, produtos do comportamento de coespecíficos, nos levou a entender que animais utilizando predominantemente cada uma dessas fontes de informação social devem ser vistos como empregando estratégias distintas. Assim chegamos às definições de INFORMADO-cauteloso, animais que usam dicas sociais ou informação social indireta, não competindo diretamente pelo recurso; e Informado-USURPADOR, que utiliza informação social de maneira direta, muitas vezes deslocando o produtor da informação. Para simplificar, decidimos chamar as estratégias de INFORMADO e USURPADOR, como descrito na Tabela.

- Objetivo 2: Características da plataforma visitada:

Procuramos também entender que conjunto de informações sociais é utilizado por animais empregando cada estratégia: se se trata de dicas sociais, informações sociais indiretas (no caso a presença/ausência de alimento em plataformas revelada após inspeção) ou a observação direta da atividade de forrageio, ou seja, se a presença de um coespecífico atrai animais para uma dada plataforma. Para isto, cada visita foi classificada quanto à condição da plataforma no momento da chegada do animal:

(a) PR – há amendoins na plataforma;

(b) PSR - plataforma vazia ou esgotada;

(c) PR+M: há amendoins e coespecífico(s) na plataforma;

(d) PSR+M – plataforma sem recompensa ou esgotada ocupada por macaco(s).

Utilizando o software BioEstat®, as visitas de todos os macacos para cada situação foram testadas quanto a normalidade pelo teste de Shapiro-Wilk. Foi constatado

que não se trata de uma distribuição normal, portanto os testes não-paramétricos de Friedman e Wilcoxon foram utilizados para análise das visitas. Foram comparadas, então, situações em que há presença de macaco com e sem comida e situações em que há comida com ou sem presença de macaco, para todos os animais e para diferentes estratégias separadamente.

- Objetivo 3: Escolha de indivíduos fonte de informações sociais

Em casos em que houve uso de informação social a partir de observação direta, investigamos que fatores estariam envolvidos na escolha da fonte. Em primeiro lugar, os eventos de uso de informação social foram computados em uma matriz assimétrica (M1) em que os indivíduos informados eram posicionados nas linhas e as fontes nas colunas. Para testar se a escolha da fonte de informações sociais estava diretamente relacionada à proximidade social entre os indivíduos, M1 foi correlacionada através do cálculo do Tau Kr (Helmerijck, 1990) com uma matriz simétrica de proximidade, gerada com o auxílio do programa Simejack, em que os dados de proximidade foram transformados em matrizes, cujo valor das caselas indica o um índice de similaridade entre as díades correspondentes, o Índice de Jaccard.

M1 foi ainda correlacionada pelo teste Tau Kr (HELMERIJCK, 1990) com matrizes hipotéticas, assim chamadas porque os valores das caselas correspondem aos valores referentes às colunas (o animal fonte), ou seja, não são referentes às relações entre as díades. As matrizes hipotéticas usadas foram:

- Matrizes de batedor: com base na "fila de batedor" mencionado acima, foi criada uma matriz em que primeiro do fila recebeu o valor 19 e último indivíduo o valor 1, empates recebiam o mesmo valor, por isso o maior valor é menor que a quantidade de indivíduos.
- Matriz de Idade: de acordo com a data de nascimento (ainda que aproximada) de cada animal, a cada indivíduo foi designado um número, sendo o animal mais velho aquele com o número 1.
- Matrizes Hierárquicas: com base nos resultados de todas as interações agonísticas, os animais foram ranqueados. Cada indivíduo recebeu um número de acordo com seu posto, sendo ao animal dominante designado o número 23, para verificar uma tendência de seguir animais dominantes. Já para identificar uma tendência de seguir animais subordinados, o animal dominante recebeu o número 1 e o mais subordinado o número 23.

- Matriz Hierárquica de similaridade: nesta matriz, as colunas referentes a cada indivíduo eram preenchidas com zeros, exceto para dois animais mais próximos hierarquicamente do indivíduo em questão, que recebiam ambos o valor 1.

O nível de significância das correlações entre as matrizes foi calculado com auxílio do programa MatrixTester usando 2000 permutações. Como os animais dominantes receberam um valor maior na matriz, uma correlação positiva com a matriz de hierarquia, por exemplo, significaria que os animais seguem preferencialmente animais dominantes. Já uma correlação positiva na matriz de similaridades quanto à hierarquia significaria que os animais seguem preferencialmente indivíduos de posto similar (HEMELRIJK, 1990).

De maneira complementar investigamos se a preferência pelo indivíduo alvo estava ligada a relações de parentesco, estratégias de forrageio, ou sexos. Para tanto, os animais foram agrupados em suas famílias (descritas na Tabela 1); em categorias de acordo com as estratégias descritas acima (Tabela 2); e separados em machos e fêmeas. Assim, as escolhas dos animais em seguir outros de determinadas categorias foram analisadas com o uso de teste de Wilcoxon no software BioEstat 3.0®.

4. RESULTADOS

Entre os dias 06 de outubro e 18 de dezembro de 2014 ocorreram 50 sessões experimentais. As sessões ocorreram entre 7:30 e 15:30 de segunda a sexta, com duração entre 11 e 70 minutos (média 28,68; 25 mediana). Até três sessões foram conduzidas em um mesmo dia, porém, houve dias em que os animais não passaram pela estação experimental, portanto não aconteceu nenhuma sessão. 1 a 17 indivíduos adultos participaram de cada sessão (média 6,55; mediana 7), nunca todo o grupo foi observado junto na estação. Todos os 23 animais adultos participaram do experimento, porém o grau individual de participação variou bastante. Davi, macho alfa do grupo, participou de 25 sessões, já Frida, fêmea de baixo posto social, participou apenas duas vezes. Em média, cada indivíduo participou em 13,78 sessões (mediana 14).

Além do contexto experimental, caracterizamos a composição do grupo quanto à hierarquia e relações de proximidade. A partir da complicação de comportamentos agonísticos, classificamos os animais quanto à dominância. A Tabela de descrição dos indivíduos é reapresentada abaixo (Tabela 3) de acordo com o posto de dominância dos indivíduos. Proximidade é descrita na Figura 4.

Tabela 3: Classificação hierárquica, indivíduos apresentados de acordo com posto social (Continua na próxima página).

Sigla	Posto	Indivíduo	Sexo	Posto de	Família
DAV	1	Davi	Macho	Adulto (5)	Não identificado
SUS	2	Suspeito	Macho	Adulto (1)	Não identificado
ACA	3	Acácio	Macho	Sub-adulto (17)	Família A
CJU	4	Caju	Macho	Sub-adulto (19)	Família C
CIS	5	Cisca	Fêmea	Adulta (7)	Família C
CCA	6	Cacá	Fêmea	Adulta (14)	Família C
ANA	7	Ana	Fêmea	Adulta (3)	Família A

Sigla	Posto	Indivíduo	Sexo	Posto de	Família
CLD	8	Claudia	Fêmea	Adulta (9)	Família C
CRC	9	Careca	Macho	Sub-adulto (21)	Família C
VVA	10	Vavá	Fêmea	Adulta (6)	Família J
AGL	11	Angélica	Fêmea	Adulta (10)	Família A
CFE	12	Café	Macho	Sub-adulto (22)	Família C
VDK	13	Vodka	Macho	Sub-adulto (20)	Família J
JBA	14	Jabá	Fêmea	Adulta (13)	Família J
ABE	15	Abelha	Macho	Adulto (11)	Não identificado
FIS	16	Física	Fêmea	Adulta (2)	Família F
JNT	17	Janete	Fêmea	Adulta (4)	Família J
AÇU	18	Açúcar	Macho	Sub-adulto (23)	Família A
FLO	19	Flor	Fêmea	Adulta (16)	Família F
AMR	20	Amora	Fêmea	Adulta (12)	Família A
ALC	21	Alice	Fêmea	Adulta (15)	Família A
FRD	22	Frida	Fêmea	Adulta (8)	Família F
VAL	23	Val	Fêmea	Adulta (18)	Família J

Tabela 3: Classificação hierárquica, indivíduos apresentados de acordo com posto social (continuação).

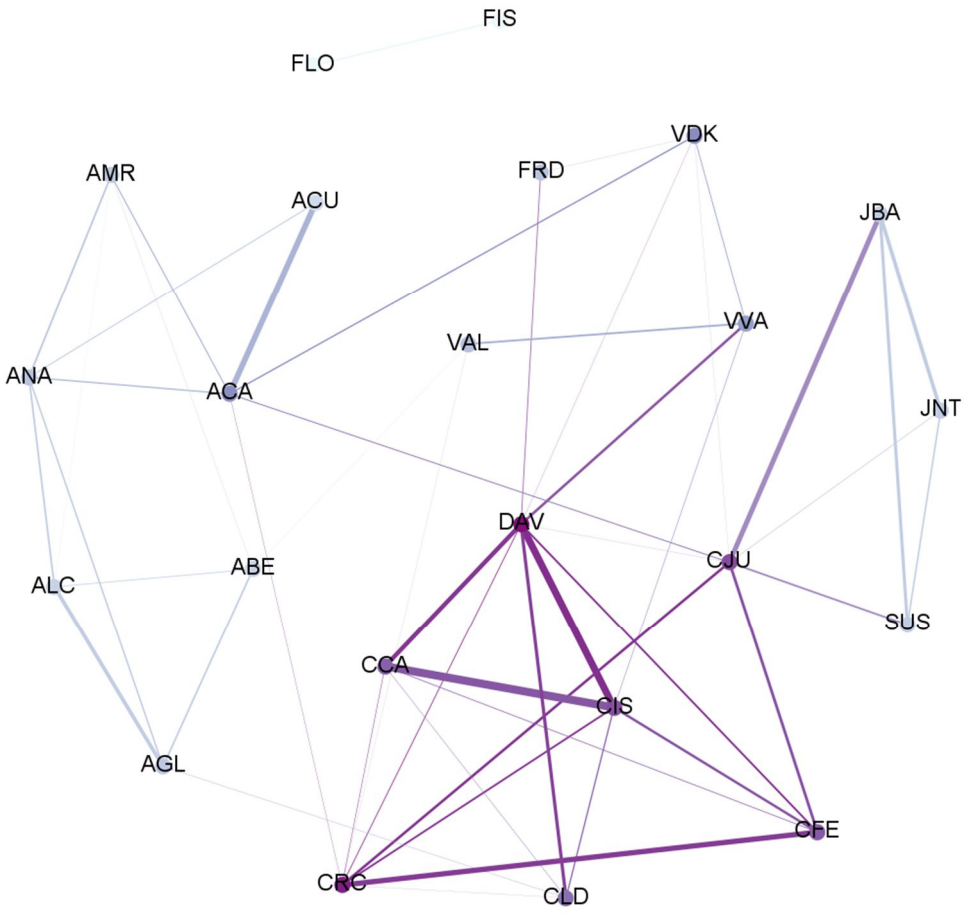

Figura 4: Rede social das relações de proximidade entre os indivíduos do grupo

A análise da rede social de proximidade considerando todas as ligações revelou uma altamente rede coesa (densidade = 1,0). Porém, se considerarmos apenas as conexões com peso maior que 0,1, a densidade cai para 0,198. O critério de valor mínimo do índice de Jaccard nos deixa com uma rede muito menos coesa, com ligações entre os indivíduos fortemente relacionadas ao parentesco, com a formação de diversos triângulos entre animais aparentados, principalmente entre as famílias do C e A. Por outro lado, indivíduos não aparentados (Suspeito, Janete e Jabá) foram os animais com maior coeficiente de agrupamento, todos com valor 1. Na rede social, é facilmente visualizado o subgrupo com esses animais e mais um, Caju. Caju não apresentou um coeficiente alto por, além de uma forte ligação com esses indivíduos, também está ligado com diversos outros animais. Suspeito, Jabá, Janete e Caju eram comumente observados destacados do grupo. Já Física e Flor, os dois nós não ligados à rede, não representam um subgrupo, apenas que são animais periféricos.

Nesta rede, a espessura e coloração das arestas estão representando a força da ligação entre os indivíduos, com linhas mais grossas e escuras informando que os indivíduos passam grande parte do tempo juntos. A cor dos nós (indivíduos) representa o índice de centralidade, uma medida de ligação e impacto de um indivíduo na rede. Quanto mais escuro, maior a centralidade do indivíduo. Não surpreendentemente, o indivíduo com maior índice (valor=1) foi o macho alfa do grupo, seguido pelos animais da família do C, família da fêmea alfa (Careca = 0,93; Caju = 0,77; Cisca = 0,76; Cacá =0,72; Claudia = 0,63).

4.1. Estratégias de Forrageio

Ao contabilizar inspeções e uso de informação social, foi possível observar que, de fato, indivíduos se comportam de forma variada, indicando o uso de estratégias distintas. Identificamos cinco indivíduos como Batedores, ou seja, aqueles responsáveis por um grande número de inspeções e que não costumam usar informação social para guiar suas visitas. Outros cinco animais foram observados empregando a estratégia de Oportunista, responsáveis por um número alto tanto de inspeções quanto de eventos de uso de informação social. Os animais responsáveis por um número baixo de inspeções, ou seja, aqueles que utilizaram a informação social indireta, produto do comportamento dos animais que interagiram antes com as plataformas, foram todos considerados Informados. Entre esses animais, alguns executaram um número alto de uso de informação social direta, quando há deslocamento, espera ou adesão de um indivíduo a uma plataforma ocupada; estes animais foram considerados Usurpadores, pelo uso desproporcional de informação social em detrimento da produção de informação individual.

O gráfico representado na Figura 5 mostra como se dá a distribuição dos animais de acordo com o número de (INS) inspeções (eixo Y) e de (V.SOC) visitas sociais (eixo X). Os animais na área azul do gráfico, Janete, Flor, Alice, Angélica e Açúcar, são os batedores; na área verde, Vodca, Jabá, Vavá, Caju e Acácio são os oportunistas; na área laranja, Amora, Val, Abelha, Cisca, Ana e Claudia são os informados. Na área rosa, Suspeito, Cacá, Café, Careca e Davi são os usurpadores. As fêmeas Física e Frida aparecem com número zero de inspeções e uso de informação social. Ambas participaram do experimento em menos de 10% das sessões, por vezes passando pela estação sem

demonstrar interesse nos aparatos do experimento; por isso esses animais não puderam ser classificados.

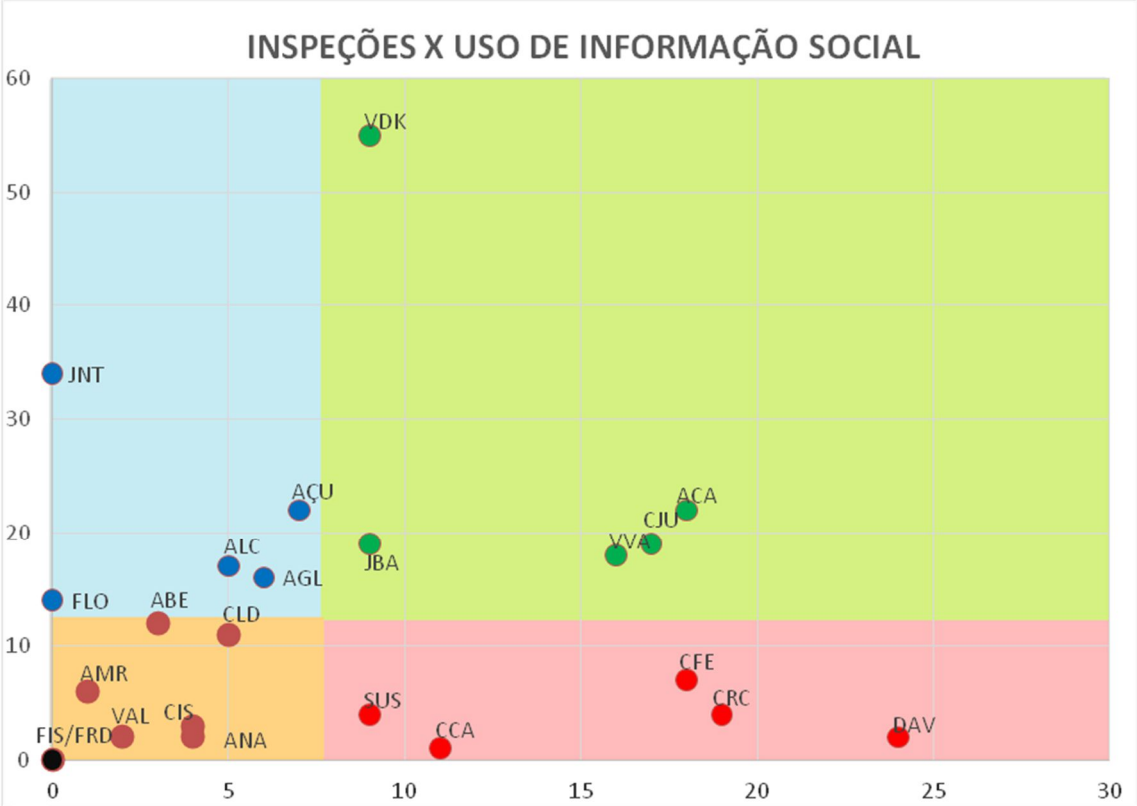

Figura 5: Estratégias de forrageio social de acordo com núemro de inspeções e visitas sociais.

4.2. Uso de Informação Social

Depois de identificados os indivíduos quanto à estratégia utilizada para resolver o problema proposto pelo experimento, o próximo passo foi entender a distribuição de visitas a plataformas em diferentes situações. Nosso foco foi quanto a visitas a plataformas com vs. sem outro animal, assim verificamos que conjunto de informações sociais é utilizado por animais adotando estratégias distintas.

Aqui analisamos apenas as visitas após a inspeção, porém vale a pena ressaltar que, como esperado pela definição, confirmamos que batedores preferencialmente inspecionam plataformas inexploradas a fazer visitas sociais (teste de Wilcoxon - p=0,0431), assim como Oportunistas (p=0,0431). Informados foram responsáveis por poucas visitas e inspeções (diferença p=0.4652), e, como previsto, usurpadores utilizaram preferencialmente informações provinda de outros em detrimento de produzir informação (p=0,0431).

Primeiramente, todas as visitas foram computadas e separadas em categorias, visitas a plataformas com recompensa vs. sem recompensa; e (V.SOC) visitas sociais: aquelas em que houve uso de informação social de forma direta vs. (V.IND) visitas individuais: aquelas em que o uso da informação social se deu de forma indireta (nesse caso, o ato de retirar a folha que cobria uma plataforma executado por coespecífico). Assim foi testada a hipótese nula de que a presença de alimento ou outro animal não afeta a probabilidade de o indivíduo em questão visitá-la. O teste de Wilcoxon refutou a hipótese nula (p=0,001), mostrando que a presença de alimento atrai os animais para uma plataforma.

Passamos então a analisar, também com o teste de Wilcoxon, as visitas agrupando os animais de acordo com a estratégia utilizada. Testamos para Batedores, Oportunistas, Informados e Usurpadores de que forma a presença de coespecífco repelia ou atraia os animais em diferentes categorias. Foram testadas todas as visitas sociais e individuais, assim como a diferença entre visitas sociais e individuais a plataformas de recompensa isoladamente.

Para Batedores, animais que por definição produzem informação quanto a localização de alimento, foi encontrada uma diferença estatisticamente detectável entre visitas sociais e individuais, tanto de forma geral (p = 0,0431 – Figura 6) quanto para situações em que há alimento (p = 0,0431 – Figura 7), mostrando que batedores fizeram significativamente mais visitas a plataformas desocupadas.

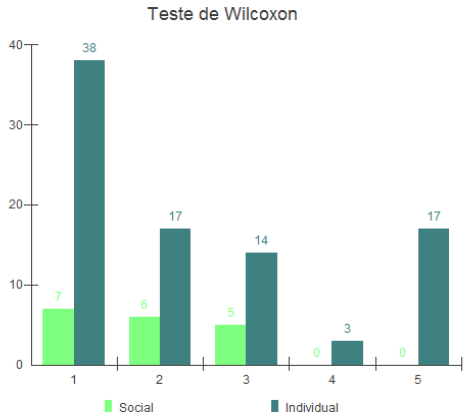

Figura 6: visita social vs. individual - TOTAL (p = 0.0431) para BATEDORES.

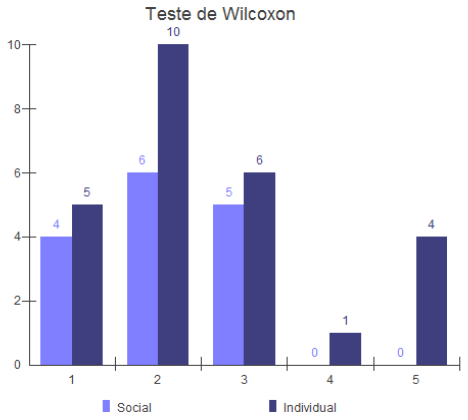

Figura 7: visita social vs. individual a PR (p = 0.0431) para BATEDORES

Batedores: 1. Açúcar; 2. Angélica; 3. Alice; 4.Flor; 5. Janete

Para Oportunistas, não foi encontrada diferença significativa entre visitas sociais e individuais, tanto para todas as visitas (p = 0,0796 – Figura 8), quanto para visitas a

plataformas com recompensa (p = 0,1088 – Figura 9). No entanto, ao observarmos todas as visitas, os animais mostram uma tendência de executar visitas individualmente, já olhando apenas as visitas a Plataformas de Recompensa, essa tendência é revertida e os Oportunistas passam a mostrar mais visitas individuais.

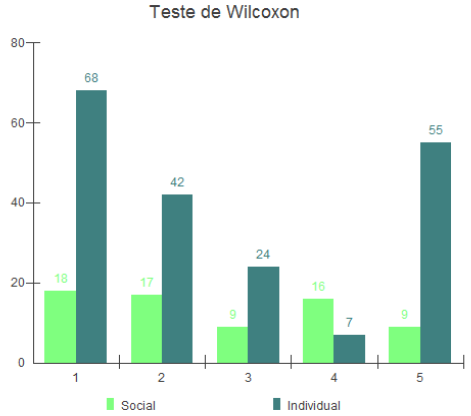

Figura 8*:* visita social vs. individual – TOTAL (p=0.0796) para OPORTUNISTAS

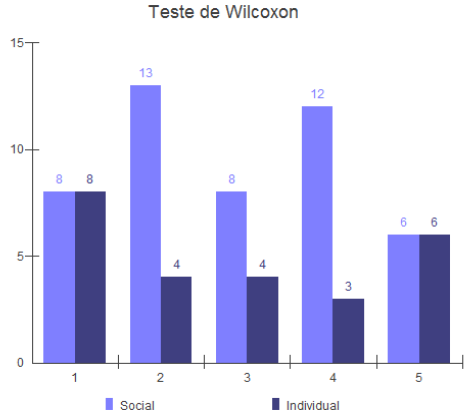

Figura 9*:* visita social vs. individual a PR (p = 0.1088) para OPORTUNISTAS

Usurpadores: 1. Acácio; 2. Caju; 3. Jabá; 4. Vavá; 5. Vodka

Para os animais Informados, foi encontrada uma diferença significativa entre visitas sociais e individuais para todas as visitas (p = 0,0277 – Figura 10), mostrando uma tendência de os animais fazerem mais visitas associais. Já quanto para visitas a plataformas com recompensa, não foi encontrada uma diferença significativa para o grupo (p = 0,5294 – Figura 11), com alguns animais preferencialmente visitando plataformas vazias, já outros, visitando plataformas de recompensa apenas quando facilitado por outro animal.

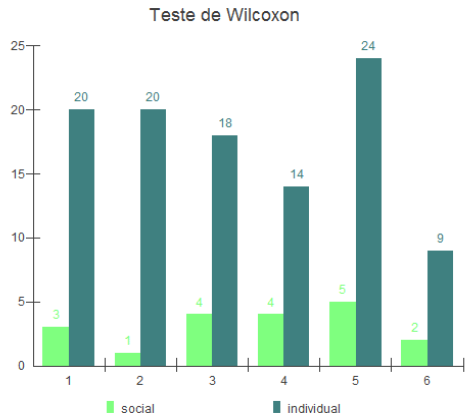

Figura 10*:* visita social vs. individual – TOTAL (p=0.0277) para INFORMADOS

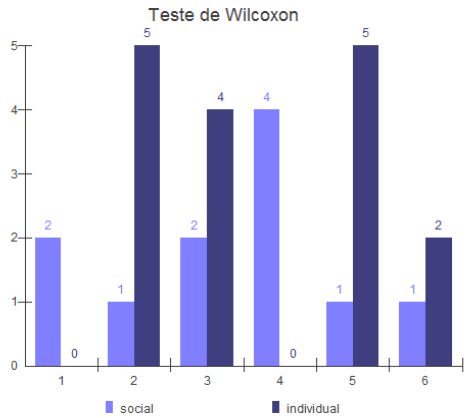

Figura 11*:* visita social vs. individual a PR (p = 0.5294) para INFORMADOS

Informados: 1. Abelha; 2. Amora; 3. Ana; 4. Cisca; 5. Claudia; 6. Val.

Ao observar as escolhas dos animais Usurpadores, testamos então duas hipóteses: (1) Usupadores visitam preferencialmente plataformas onde há outro animal; (2) Usurpadores visitam preferencialmente plataformas em que há outro animal se alimentando. Para isso, rodamos três testes de Wilcoxon comprando visitas sociais e individuais para todas as visitas (Figura 12); para visitas a plataformas com alimento (Figura 13); para visitas a plataformas sem recompensa ou esgotadas (Figura 14). Foi entrada diferença significativa nas condições com alimento (Figura 13) e ao olharmos apenas visitas às plataformas vazias (Fiura 14), sendo que na ausência de alimento, Usrupadores visitam preferencialmente plataformas desocupadas; já em situações em que há alimento nas plataformas, Usurpadores realizaram mais visitas a plataformas ocupadas por companheiros de grupo. Isto indica que é um animal se alimentando, não a mera presença de outro indivíduo, que é a informação relevante guiando a tomada de decisão de animais usando a estratégia de Usurpador.

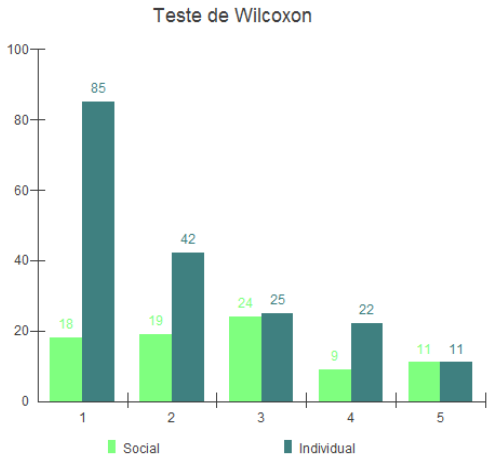

Figura 12: visita social vs. individual – TOTAL (p=0,679) para USURPADORES

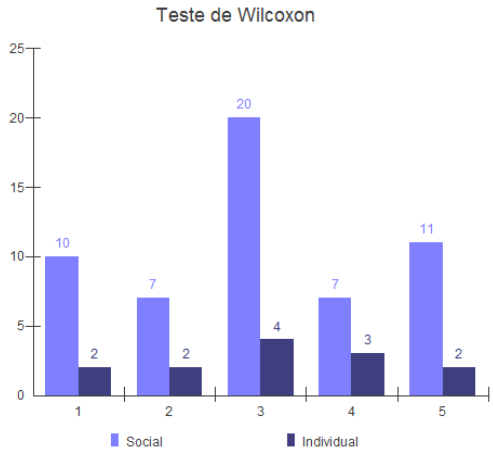

Figura 13: visita social vs. individual a PR (p=0,0431) para USURPADORES

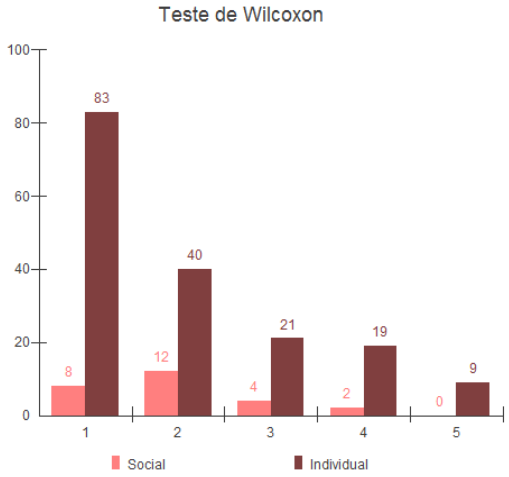

Figura 14: visita social vs. individual a PSR (p=0,431) para USURPADORES
Usurpadores: 1. Cacá; 2. Café; 3. Careca; 4. Davi; 5. Suspeito

4.3. Escolha de Indivíduos Fonte de Informações Sociais

Foram computados 134 eventos em que os animais utilizaram uma fonte de informação social de forma direta, ou seja, ao se juntar ou deslocar animal de plataforma. Esses eventos foram analisados quanto as identidades do indivíduo ator da visita e indivíduo fonte de informação, de modo a revelar se haveria uma preferência por alguma característica do animal fonte ou se o uso de informação social seria reflexo da disposição espacial dos indivíduos, com animais seguindo as escolhas de companheiros de grupo com quem mantêm relações de proximidade.

Para investigamos se animais pertencentes a determinados grupos demonstrariam preferência por seguir animais de seus grupos ou de outro grupo em particular, os agrupamos de acordo com: parentesco, estratégia de forrageio e sexo, e analisamos as escolhas com o teste de Wilcoxon. Quanto ao parentesco, por exemplo, testamos (dois a dois) se animais da família do A preferiam seguir seus parentes ou indivíduos de outras famílias (FAM A *vs.* FAM C; FAM A *vs.* FAM F; FAM A *vs.* FAM J; FAM A *vs.* machos). Também agrupamos as escolhas de todos os animais em duas categorias: seguir parentes *vs.* não parentes.

Dentre os fatores testados, sexo pareceu ser relevante, com machos preferindo seguir outros machos (p=0,058), porém fêmeas parecem não ter uma preferência (p=0,374) – frequência absoluta na Tabela 4. Não foi possível observar a uma preferência significativa de animais seguirem membros de sua própria família (p=1,0), no entanto, a distribuição de uso de informação social entre famílias está representada na Tabela 5 e é possível observar que os animais das famílias A e C parecem seguir mais animais aparentados. Quanto à estratégia de forrageio, não foi encontrada nenhuma relação quanto a esse tipo de agrupamento, exceto que Usurpadores preferem seguir Oportunistas a seguir outros Usurpadores (p=0,431), a distribuição de uso de informação social entre os indivíduos usando diferentes estratégias está representada na Tabela 6. De forma geral, animais preferem seguir indivíduos produtores de informação (Batedores + Oportunistas) a seguir animais informados (Informados + Usurpadores) (p=0,0125), mais uma vez, confirmando as funções esperadas pela definição.

Tabela 4: Uso de informação social de acordo com gênero. Observadores nas linhas, observados nas colunas.

	MACHOS	**FÊMEAS**
MACHOS	42	23
FÊMEAS	25	18

Tabela 5: Uso de informação social entre membros de diferentes famílias. Machos de famílias não identificadas foram agrupados. Observadores nas linhas, observados nas colunas

	MACHOS	FAM A	FAM C	FAM F	FAM J
MACHOS	3	2	9	0	10
FAM A	0	10	5	0	4
FAM C	3	8	22	0	10
FAM F	0	0	0	0	0
FAM J	5	2	6	0	10

Tabela 6*:* Uso de informação social entre indivíduos utilizando diferentes estratégias. Observadores nas linhas, observados nas colunas.

	BAT	OPO	INF	USU
BATEDORES	9	3	1	0
OPORTUNISTAS	11	20	8	12
INFORMADOS	2	8	1	3
USURPADORES	7	23	8	11

Ademais, investigamos a relação entre os indivíduos envolvidos em instâncias de uso de informação social direta, ou seja, entre o indivíduo ator de uma visita social e o animal que estava anteriormente na plataforma, a fonte de informação. Fizemos o teste de correlação de matrizes tau Kr (Hemelrejk, 1990) para comparar M1, matriz de uso de informação social, com uma matriz de proximidade entre os indivíduos, e não foi enontrada correlçaõ entre esses fatores (p=0,41).

Visto que a medida de proximidade entre os indivíduos não pareceu influenciar na escolha de um indivíduo fonte, pasamos a analisar que características do animal observado poderiam estar ligadas a essa escolha, ainda com o tau Kr para correlação de matrizes (Hemelrejk, 1990). O posto hierárquico dos animais não pareceu influenciar na escolha, não foi observada tedência a observar animais subordinados (p=0,95), dominantes (p=0,95) ou animais de hieraquia semelhante ao ator da visita (p=0,98). Foi enocntrada, no entanto, uma preferência dos animais por seguirem batedores ativos (p=0,005) e animais mais jovens (p=0,0225).

4.4. Resultados descritivos

Após idetificarmos os animais de acordo com a estratégia adotada, foi possível observar que, de fato, os animais diferiam enormemente em esforço de busca. Foi observado que apenas um, de 23 animais, foi responsável por quase 20% das inspeções; do outro lado do espectro, o animal que menos fez inspeções foi responsável por apenas 0,34% destas, por exemplo. Também foi possível observar diferenças quanto à ordem de chegada dos animais e uso de informação social. A Tabela 7 mostra as porcentagens de primeira inspeção, inspeções totais e uso de informação social para cada indivíduo grupo de animais adotando diferentes estratégias.

Estratégia	Indivíduo	1ª inspeção	Inspeção	Info Social
BATEDORES	AÇU	6.25%	8.19%	2.90%
	AGL	8.33%	5.46%	2.90%
	ALC	4.17%	5.80%	3.62%
	FLO	8.33%	4.78%	0.00%
	JNT	14.58%	11.60%	0.00%
	Total	41.67%	35.84%	9.42%
OPORTUNISTAS	ACA	6.25%	7.51%	10.14%
	CJU	6.25%	6.48%	11.59%
	JBA	6.25%	6.48%	7.25%
	VVA	6.25%	6.14%	10.14%
	VDK	12.50%	18.77%	3.62%
	Total	37.50%	45.39%	42.75%
INFROMADOS	ABE	8.33%	4.10%	2.17%
	AMR	2.08%	2.05%	0.72%
	ANA	0.00%	0.68%	2.17%
	CIS	0.00%	1.02%	1.45%
	CLD	2.08%	3.75%	2.17%
	VAL	2.08%	0.68%	1.45%
	Total	14.58%	12.29%	10.14%
USURPADORES	CCA	0.00%	0.34%	7.25%
	CFE	0.00%	2.39%	8.70%
	CRC	0.00%	1.37%	4.35%
	DAV	2.08%	0.68%	10.87%
	SUS	2.08%	1.37%	6.52%
	Total	4.17%	6.14%	37.68%

Tabela 7: Resultados descritivos: Proporção de 1ª inspeção de uma sessão, total de inspeções e de informação social direta por cada indivíduo e total para grupo de indivíduos utilizando a mesma estratégia,

5. DISCUSSÃO

No presente trabalho, encontramos que (1) ao forragear socialmente, indivíduos do grupo estudado investem diferencialmente na busca por oportunidades de produzir e usurpar, adotando uma de quatro estratégias; (2) animais empregando estratégias distintas são atraídos por características diferentes de plataformas; e (3) quando há o uso de informação social, os animais mostram seletividade quanto à identidade da fonte de informação, demonstrando uma preferência por seguir animais mais jovens e batedores mais ativos. Discutimos os resultados com a literatura de forrageio social (GIRALDEAU, CARACO 2000; GALEF, GIRALDEAU, 2001); influências sociais na aprendizagem (FRAGASZY, VISALBERGHI, 2001. HOPPITT, LALAND, 2013) e uso de informação (DANCHIN *et al.,* 2004; VALONE, 2007).

5.1.Estratégias de Forrageio

No presente trabalho, partimos da hipótese de que em um grupo de macacos-prego que forrageia de forma relativamente coesa, os indivíduos adultos poderiam ser classificados em uma das três estratégias de forrageio descritas na literatura (VICKERY *et al.*, 1991). Como justificado anteriormente, focamos os esforços de análise nas interações entre os animais maduros com o aparato experimental e entre si. É importante ressaltar que duas fêmeas adultas não se envolveram o suficiente com o experimento, portanto foram excluídas de nossas análises. Em um experimento de campo em que a participação de cada animal é voluntária, é esperado que alguns animais participem mais outros menos. No caso dessas duas fêmeas não há indicações comportamentais de que estes animais estariam motivados a participar dos experimentos já que uma delas, a Física, era comumente visualizada nos arredores da estação sem fazer visitas, mesmo sem outros indivíduos (potenciais competidores) por perto. Por outro lado a outra, Frida, só foi avistada na estação uma vez durante a ceva e outra durante o experimento.

Até então, estudos quanto à dinâmica do forrageio social com primatas neotropicais haviam classificado indivíduos quanto à estratégia analisando apenas a proporção de produção de informação sobre a localização de recompensa (inspeções), mas não o uso social dessa informação. Por exemplo, Bicca-Marques e Gaber (2005) e Garber, Bicca-Marques e Azevedo-Lopes (2009) estudaram grupos de micos amazônicos (*Saguinus imperator* e *Saguinus fuscicolli*) que consistiam de três até no máximo 11 indivíduos apenas em que interações

agonísticas eram pouco frequentes. Nesses dois estudos, foi utilizado um procedimento experimental parecido com o nosso, com uso de plataformas em que a primeira visita a cada plataforma também era designada uma inspeção. Os animais foram classificados em Batedores, Usurpadores e Oportunistas com base na frequência de inspeções: se um animal era responsável por inspeções em uma frequência acima do esperado ao acaso, esse animal era classificado como Batedor; se ele executasse inspeções em uma frequência abaixo do acaso, ele era considerado Usurpador; e se sua frequência de inspeções não fosse diferente do esperado ao acaso, o animal era um Oportunista. Para esses grupos de vida livre compostos de poucos indivíduos, coube este método de classificação. Porém, na presente pesquisa, trabalhamos com um grupo de macaco-prego com mais de 40 indivíduos, vivendo em um ambiente com muitas fontes de alimento, e portanto julgamos que esta classificação seria incompleta e inadequada para descrever o que observamos. O grupo estudado no presente trabalho difere dos grupos observados por Garber e colaboradores por, além de apresentar um número muito maior de indivíduos, estar confinado a um parque. Consideramos que em um grupo com características como o nosso "não produzir" não implica necessariamente em "usurpar".

Assim, percebemos a necessidade de adicionar mais um fator para classificar os animais do grupo estudado, por isso, utilizamos também a frequência do uso de informação social. Encontramos que, de fato, os animais diferiram enormemente em esforço de busca por fontes de alimento. Foi observado que apenas um, de 23 animais, foi responsável por quase 20% das inspeções; do outro lado do espectro, o animal que menos fez inspeções foi responsável por apenas 0,34% destas. Animais também diferiram quanto ao uso de informação social, com alguns indivíduos fazendo esse uso frequentemente e outros não utilizando essa fonte de informação em absoluto. Foi de acordo com as discrepâncias nestes dois fatores que pudemos classificar os animais estudados em uma entre quatro, e não três, estratégias: Batedores, Oportunistas, Informados e Usurpadores, descritos a seguir.

5.1.1. Batedores

Encontramos cinco animais utilizando a estratégia de produzir: Janete, Flor, Alice, Angélica e Açúcar. Todos são animais de baixo posto social, sendo Janete e Angélica duas fêmeas adultas, nascidas antes de 2002, Alice e Flor fêmeas adultas mais jovens, nascidas após 2004 e Açúcar, um macho sub-adulto. Juntos, esses animais foram responsáveis por quase 36% das inspeções, além de terem sido os primeiros a chegar na estação experimental em aproximadamente 42% das sessões. Por outro lado, raramente foram observados seguindo

outros nas suas escolhas de plataformas a visitar (ou seja, utilizando informação social de maneira direta). Janete e Flor não seguiram escolhas de outros indivíduos em nenhuma das sessões experimentais; e Açúcar, Angélica e Alice, todos filhos da Ana, somaram apenas 9,4% das visitas sociais. Outros pesquisadores também encontraram primatas subordinados adotando uma estratégia de Batedor (*Sapajus* - DI BITETTI, JANSON, 2001; *Papio* – KING, ISAAC, COWLISHAW, 2011). Di Bitetti e Janson (2001) e Hirsch (2007) observaram animais subordinados com característica de Batedores ocupando uma posição de vanguarda no grupo, semelhante ao encontrado no presente trabalho, com Batedores frequentemente sendo os primeiros a chegar à estação.

5.1.2. Oportunistas

Assim como os Batedores, os animais classificados como Oportunistas também foram responsáveis por grande parte das inspeções. Vodka, macho sub-adulto, foi o animal que mais fez inspeções entre todos indivíduos: 18,8%. Os demais oportunistas: Jabá, Vavá, Caju e Acácio somaram 26,6% das inspeções. Esses animais também pareciam ocupar uma posição de vanguarda, sendo os primeiros a chegar na estação em 37,5% das sessões. Diferentemente dos Batedores, esses animais foram responsáveis por 42,75% das visitas sociais. Quanto à idade e posto social Vodka, Caju e Acácio são machos sub-adultos, Acácio e Caju estão no topo da hierarquia. Vodka, assim como as irmãs Jabá e Vavá ocupam uma posição intermediária na hierarquia. Foi descrito por Janson (1990), em trabalho realizado com grupos na Amazônia peruana, que machos sub-adultos e fêmeas de posto intermediário de macacos-prego tendiam a se locomover evitando o centro do grupo, mas sem grandes preferências em relação a outros tipos de posicionamento espacial. No presente trabalho, pela grande frequência com que Oportunistas foram os primeiros a chegar na estação, acreditamos que esses animais também assumiam posições periféricas que os permitiam tanto produzir como utilizar informação sobre disponibilidade de alimento.

Garber, Bicca-Marques e Azevedo-Lopes, (2009) manipularam, em seus experimentos, a disponibilidade e distribuição de alimento em diferentes condições experimentais. Eles encontraram que os micos estudados flexivelmente alteravam a estratégia utilizada de forma a buscar a estratégia mais eficiente para cada situação. Desse modo, eles encontraram que a estratégia mais comumente utilizada era justamente uma estratégia Oportunista. Por outro lado, eles encontraram que animais subordinados utilizando uma estratégia Oportunista obtiveram sucesso menor do que animais dominantes utilizando a mesma

estratégia. Assumindo que os macacos-prego estudados se comportam de forma semelhante aos micos observados por Garber e colaboradores (2009), é possível que na única condição experimental do nosso trabalho, a estratégia Oportunista não tenha gerado um balanço adequado entre custos e benefícios para animais subordinados, e por isso não tenhamos encontrado esses animais agindo oportunisticamente.

5.1.3. Informados

Como mencionado anteriormente, percebemos que a estratégia "usurpador" não é abrangente o suficiente para explicar o comportamento de todos os animais responsáveis por uma baixa frequência de inspeções, como utilizado por Garber e colaboradores (BICCA-MARQUES E GARBER, 2005; GARBER, BICCA-MARQUES, AZEVEDO-LOPES, 2009). Observamos que em um grupo com tantos indivíduos competindo por alimento, "não-produzir" não necessariamente significa "usurpar". Amora, Val, Abelha, Cisca, Ana e Claudia foram animais que raramente eram o primeiro animal a chegar na estação (6,25%), foram responsáveis por uma baixa frequência de inspeções (12,3%), e também não eram observados seguindo outros animais nas suas escolhas (8%). Ou seja, esses animais não produziam informação sobre fontes de alimentos, mas também não usurpavam dos recursos encontrado por outros, como que na relação clepto-parasítica prevista por Caraco e Giraldeau (1991) ao propor o modelo usurpador-produtor. Essa estratégia foi utilizada por um grupo também heterogêneo, Amora, Val e Abelha são animais de posto social muito baixo, Amora e Val são fêmeas jovens, nascidas após 2004 e Abelha é um macho adulto. Já Cisca, Claudia e Ana são fêmeas de posto mais alto, sendo que Cisca é a fêmea alfa do grupo.

O uso de uma estratégia Informada ressalta como o ambiente social do macaco-prego pode ter fortes influências no comportamento de indivíduos, ainda que informação social esteja disponível em formato de alterações físicas do ambiente, subproduto do comportamento de coespecíficos (FRAGASZY *et al.*, 2013). Macacos-prego são muito interessados nas atividades de alimentação de seus companheiros de grupo, e adquirem informação sobre alimento a partir de uma variedade de dicas sociais que canalizam o comportamento do animal informado (VISALBERGHI, ADESSI, 2003). Aqui, distinguimos um animal Informado de um Observador pela fonte de informação: Observadores assistem as ações de coespecíficos, como nos eventos uso de ferramentas para quebra de coco (OTTONI, RESENDE, IZAR, 2005; COELHO *et al.,* 2015) em que animais inexperientes assistem animas proficientes. Informados utilizam dicas sociais independente de observação direta. Em outras palavras, Observadores

utilizam o comportamento de outros animais como fonte de informação, enquanto Informados utilizam os produtos do comportamento dos mesmos.

Por outro lado, Observadores distinguem-se de Usurpadores pela forma com que exploram a fonte de informação. No caso de macacos assistindo evento de quebra de coco, é possível haver a formação de sítios de quebra onde observadores inspecionam o ambiente alterado e consomem apenas restos de alimento (OTTONI, RESENDE, IZAR, 2005; COELHO *et al.,* 2015). Já Usurpadores são animais que se apropriam dos recursos encontrados por outros ao se juntar ou deslocar companheiros de grupo (CARACO, GIRALDEAU, 1991).

5.1.4. Usurpadores

Uma parcela do grupo estudado foi observada empregando a estratégia de Usurpador, agindo da forma clepto-parasítica descrita no modelo (CARACO, GIRALDEAU, 1991). Usurpadores ocasionalmente deslocavam outros animais das plataformas, assim como o observado por Di Bitetti, Janson (2001). Neste experimento, Usurpadores efetuaram 37,7% das visitas sociais, raramente foram o primeiro animal a chegar à estação (4,17%) e realizaram poucas inspeções (6,14%). Davi, Suspeito, Cacá, Café e Careca agiram dessa forma. Davi e Suspeito são os machos alfa e beta respectivamente, Cacá é a fêmea beta do grupo e Café e Careca são machos sub-adultos, de posto intermediário, porém filhos da fêmea alfa. Isso confirma, mais uma vez, o padrão encontrado na dinâmica do forrageio social em outras espécies de primatas, com animais dominantes explorando recursos encontrados por subordinados (DI BITETTI, JANSON, 2001; BICCA-MARQUES, GARBER, 2005, KING, ISAAC, COWLISHAW, 2011). Essa relação também foi encontrada em outras ordens e classes (Artiodactyla- HELD *et al.* 2010, STEARS *et al.,* 2014; aves – STAHL *et al,* 2001, LENDVAI *et al.,* 2006, McCORMACK *et al.,* 2007) e é o esperado pelo modelo de Barta e Giraldeau (1998) ao considerar o efeito de hierarquias de dominância na escolha individual de produzir ou usurpar.

5.1.5. Um grupo, múltiplas estratégias

A premissa central do modelo produtor-usurpador supõe que a presença de usurpadores diminui aptidão dos produtores (RANTA *et al.,* 1996; CARACO, GIRALDEAU, 1991), portanto surge a questão de como e por que essa relação entre animais de diferentes fenótipos se mantém. A primeira explicação é a constatação óbvia de que quando animais forrageiam em grupo, o encontro de uma fonte de alimento disponibiliza esse recurso para muitos como uma consequência quase inescapável do forrageio social (VICKERY *et al.*, 1991). Visto que a proporção de produtores-usurpadores é dependente de frequência, Caraco, Giraldeau (1991)

previram que em um grupo em que a proporção de usurpadores é zero é criada uma situação instável que pode criar um desvio unilateral com todos os produtores alterando a estratégia para usurpar. Ou seja, ao tentar aumentar seu saldo energético, todos os indivíduos acabam diminuindo sua taxa de consumo. Esse tipo de competição poderia causar a dissolução do grupo. Assim, Caraco e Giraldeau (1991) concluem que é necessário que haja cooperação entre animais sociais com diferentes fenótipos para manutenção de uma taxa de sobrevivência adequada em grupos de forrageadores sociais, em que inevitavelmente irão existir produtores e usurpadores.

Assim, vimos que diferenças fenotípicas em estratégias de forrageio são construídas de forma a refletir outras diferenças de fenótipo, sendo a estrutura hierárquica um fator de grande importância, sobretudo em grupos de primatas (DI BITETTI, JANSON, 2001; BICCA-MARQUES, GARBER, 2005; KING, ISAAC, COWLISHAW, 2011). Além disso, há estudos que discutem a influência de outras variáveis fenotípicas na tomada de decisão de forrageio. Por exemplo, diferenças na condição metabólica (LENDVAI, LIKER, BARTA, 2006; DAVID, GIRALDEAU, 2011), padrões associativos entre os indivíduos, estado reprodutivo, e ainda fatores ecológicos (KING, ISAAC, COWLISHAW, 2009) provavelmente também ajudam a moldar a dinâmica do forrageio social e consequente adoção de diferentes estratégias. Outro fator muito importante que influencia a estratégia empregada por determinado indivíduo é sua posição espacial relativa ao grupo (DI BITETTI, JANSON, 2001; KING, ISAAC, COWLISHAW, 2009). No entanto, a escolha espacial de um indivíduo já foi demonstrada estar intimamente relacionada com a hierarquia de dominância em macacos-prego (JANSON, 1990).

Por termos adotado dois critérios para classificação de diferentes estratégias (uso da informação social e inspeção) e levarmos em consideração as diferentes fontes de informação social (produtos do comportamento *vs.* atividade de companheiros), encontramos quatro estratégias. É interessante ressaltar que na condição experimental investigada, os Oportunistas agiram, antes de tudo, como produtores de informação, pois eles mostraram uma preferência por inspeções a visitas sociais. Dessa maneira, as quatro estratégias observadas podem facilmente voltar a ser duas: Produtores são os animais que encontram e disponibilizam informação para o restante do grupo, os nossos Batedores e também Oportunistas; e Informados são os animais que tomam proveito da informação produzida por outros, ou seja, nossos Informados e Usurpadores. Neste trabalho não utilizamos a dicotomia produtor-usurpador (o mais comum na literatura) por acreditarmos que a palavra usurpador implica na relação clepto-parasítica que não é consistente com o comportamento de todos os animais não-produtores

estudados. Confiamos que a dicotomia produtor-informado seja mais adequada para descrever nossos resultados.

5.2. Uso de Informação Social

A observação direta de um animal comendo em uma fonte de alimento ilustra o que alguns pesquisadores chamam de Informação Pública, uma fonte de informação social presumidamente mais rica por anunciar a qualidade do recurso (DANCHIN *et al.,* 2004*;* COOLEN *et al.*, 2005; VALONE, 2007). Valone (2007) supôs que Informação Pública seria comumente utilizada por animais de espécies altamente sociais, sobretudo primatas. No entanto, experimentos de laboratório oferecem indícios de que macacos-prego não utilizam essa fonte de informação como esperado por Valone (2007). Nesses experimentos, novos itens alimentares eram apresentados a macacos em condições associais *vs.* sociais. Foi encontrado que macacos-prego aumentam o consumo de um alimento novo quando expostos à atividade de alimentação de outros macacos, independente de compatibilidade do que está sendo consumido (ADESSI, VISALBERGHI, 2001; VISALBERGHI, ADESI, 2003). Na natureza, o forrageamento de um macaco-prego em uma mancha de alimento geralmente ocorre em sincronia com o forrageamento do resto do grupo, o que vai ocasionar em diferentes indivíduos se alimentando do mesmo item. No entanto, conforme Visalberghi e Adessi (2003) discutem não se pode afirmar que macacos-prego aprendam sobre qualidade do alimento a partir da observação das escolhas de outros, e processos de aprendizagem mais simples como de associação podem dar conta de explicar o fenômeno (FRAGASZY, VISALBERGHI, 2001).

Mesmo que Informação Pública não seja utilizada, acreditamos que informação social possa ser obtida a partir de diferentes fontes que podem envolver custos e benefícios variados. Animais podem utilizar dicas sociais produzidas inadvertidamente que convêm informação discreta, comumente sobre localização ou presença e ausência de recurso (COUSSI-KORBEL, FRAGASZY, 1995; DALL *et al.,* 2005). Por outro lado, animais podem obter informação a partir da observação direta das atividades de coespecíficos, uma fonte de informação mais exata, com poucas chances de estar desatualizada (Valone, 2007). Essas duas formas de utilizar informação social não diferem em natureza do processo cognitivo ou complexidade do que pode ser aprendido. No entanto, uma fonte de observação social direta pode estar sujeita à modulação pelas relações sociais pré-existentes entre os animais envolvidos, de modo a indivíduos terem oportunidades diferentes de utiliza-la (COUSSI-KORBEL, FRAGASZY, 1995).

Na tarefa de forrageio social proposta pelo experimento, animais poderiam adquirir informação individual ao realizar inspeções (INSP); utilizar informação provindas do subproduto do comportamento de outros ao realizar visitas a plataformas já inspecionadas (V.IND); ou observar as atividades de companheiros e seguir diretamente suas escolhas no caso de visitas sociais (V.SOC). Sendo assim, depois de encontrado que, de fato, os animais no grupo estudado forrageiam utilizando diferentes estratégias, passamos a perguntar: que conjunto de informações é utilizado por animais adotando estratégias distintas? Nossos primeiros resultados, de forma bem simples, mostram que, independente da estratégia utilizada, tanto a presença de recompensa, quanto de outros animais alteram a probabilidade de um animal visitar determinada plataforma. Mas para entender o que isso quer dizer, foi necessário analisar as escolhas de indivíduos empregando diferentes estratégias separadamente, o que ajudou a caracterizar ainda mais as diferenças comportamentais de animais adotando estratégias distintas.

5.2.1. Batedores

Somente Batedores demonstraram uma preferência clara por visitas individuais, seja para todas as visitas, quanto para visitas a plataformas com recompensa. Ainda, Batedores demonstraram uma preferência por produzir informação a utilizar. É interessante observar que esses animais, quando utilizaram informação social diretamente de outros indivíduos, quase exclusivamente, tiraram proveito de informação provinda de animais de sua própria família. Como mencionado anteriormente, o grupo "Batedores" é composto por animais subordinados que tendiam a chegar na estação antes da chegada de outros animais. Sendo assim, a baixa frequência de visitas sociais enriquece a descrição da estratégia. Batedores são animais que buscam uma posição de vanguarda ao forragear, muitas vezes explorando fontes de alimento antes da chegada de outros indivíduos. Por serem animais subordinados, evitam seguir as escolhas de coespecíficos, mantendo-se assim longe de conflitos. Há indicações que esses animais sejam produtores de informação justamente por não poderem depender de informações produzidas por outros devido à sua baixa habilidade competitiva (DALL *et al.,* 2005; HIRSH, 2007). Assim, é esperado que animais subordinados, que não desfrutam da segurança do centro do grupo ou não consigam obter resultados desejáveis nessa posição (JANSON, 1990; HALL, FEDIGAN, 1997), tenham a necessidade de forragear na periferia do grupo de forma a adotar uma estratégia que implica na descoberta de novas fontes de informação sobre alimento (LALAND, READER, 2000; GALEF, 2003).

5.2.2. Oportunistas

Oportunistas adotaram uma estratégia intermediária entre produzir e utilizar informação, e a comparação entre visitas sociais e individuais refletiu isso. Não foi encontrada diferença estatisticamente sensível de uma preferência por visitar plataformas ocupadas ou vazias. Esse grupo formado por machos sub-adultos e fêmeas de posto intermediário parecia ter mais oportunidade de seguir as escolhas de outros indivíduos e serem tolerados por um segmento maior do grupo. Isso é visível por suas visitas sociais não se restringirem a seguir membros da própria família, Oportunistas seguiram animais de famílias, sexos e idades variadas. Desse modo, Oportunistas são animais relativamente tolerados que têm a oportunidade de consumir parte dos recursos descobertos por outros, assim não têm a necessidade de explorar à frente do grupo. Por outro lado, podem não ter acesso ao centro do grupo nem uma preferência por outra posição relativa (JANSON, 1990). Assim, por vezes, forrageiam em posição de vanguarda e agem como produtores. Por vezes, chegam depois em uma fonte de alimento descoberta, e agem como usurpadores.

5.2.3. Informados:

Os animais que foram classificados como Informados formam um grupo socialmente heterogêneo, mas que lidaram com os desafios do experimento sempre utilizando informação proveniente do produto do comportamento de outros, uma informação social indireta. Em geral, esses animais evitaram visitar plataformas ocupadas por outros indivíduos, mostrando uma preferência por utilizar informação proveniente do subproduto das visitas de outros, evitando assim competição direta. Essa diferença não foi significativa para visitas às plataformas de recompensa, porém havia uma tendência de os animais preferirem plataformas vazias. Combinando essas informações com o que já foi apresentado, podemos dizer que animais utilizando a estratégia Informado são animais que parecem não explorar individualmente as plataformas. Em duas sessões, inclusive, um desse animais (Abelha) foi o primeiro a chegar na estação, porém não começou a fazer visitas até que outros animais executassem as primeiras inspeções. Nesse sentido, agem de forma semelhante aos Usurpadores, porém Informados utilizam informação proveniente do produto do comportamento de outros, depois que este indivíduo já não esteja presente na plataforma. Essa fonte de informação tem o custo potencial de estar desatualizada, uma vez que os animais que já passaram pela plataforma podem ter esgotado as recompensas. Já a observação da atividade de alimentação em uma plataforma informa seguramente sobre a presença de recurso. A oportunidade de tirar proveito desse tipo mais exato de informação parece ser, pelo menos em parte, mediada pelas relações de

dominância, já que o Informado que conseguiu utilizar essa fonte de informação foi a fêmea alfa, Cisca. Esse animal não é classificados como Usurpador, no entanto, por utilizar a fonte de informação social direta em frequência baixa, comparada à frequência com que Usurpadores a utilizaram.

5.2.4. Usurpadores:

Se o que controla as oportunidades de utilizar informação direta das atividades de coespecíficos são as relações hierárquicas, é esperado que usurpadores, animais de alto posto social, sejam livres para se apropriar das descobertas de coespecíficos. Assim, testamos se os usurpadores seguem as escolhas dos outros animais indiscriminadamente ou se eles seguem apenas as escolhas bem-sucedidas. Encontramos que Usurpadores fazem preferencialmente visitas sociais apenas quando as escolhas de outros renderam recompensas, o que nos mostra o uso preferencial de informação social direta: é o animal se alimentando, não a simples presença de outro animal ou mesmo de alimento, que é a informação relevante atraindo usurpadores a uma dada plataforma. Usurpadores, por serem socialmente dominantes, são animais que se aproveitam da oportunidade de se juntar ou deslocar outros animais. Desse modo, usurpadores não precisam se posicionar na frente do grupo, se apropriando das escolhas de outros indivíduos apenas quando essas escolhas resultam em recompensa.

Em experimento de laboratório, foi observado que quando um macaco-prego está comendo, é comum que outro se aproxime, olhe e cheire o alimento que o primeiro está consumindo. Ademais, o mesmo alimento disponível livre de coespecíficos não promoveu o mesmo tipo de interesse. Desse modo, acredita-se que é a combinação comida + indivíduo, e possivelmente a atividade de um companheiro social com a comida, aumente o interesse sobre aquele item alimentar. Em outras palavras, a saliência de um alimento é aumentada pelo simples fato de estar sendo manipulada (VISALBERGHI, ADESSI, 2003). Para o nosso experimento, essa descoberta corrobora a suposição de que a observação direta de um companheiro social se alimentando é uma fonte informacional mais atraente do que a informação ecológica ou mesmo informação social indireta de presença de alimento. No entanto, acesso a essa fonte de informação envolve competição, no mínimo, com o animal observado. No grupo estudado, os custos associados ao uso de informação social direta parecem estar intimamente relacionados com a hierarquia de dominância.

5.2.5. Hierarquia e forrageio social:

Macacos-prego comumente forrageiam em manchas alimentares não monopolizáveis. Por não se esgotarem rapidamente, favorecem a disponibilidade de informação social sobre

localização de recurso o que, por sua vez, promove a ocorrência de uma interação do tipo *producer-scrounger* (JANSONS, 1990; HALL, FEDIGAN, 1997; HIRSH, 2007). No presente trabalho, buscamos uma situação experimental que simulasse o encontro natural de manchas de alimento, de modo a revelar esse tipo de interação. Assim, observamos animais de posto social mais baixo comumente chegando primeiro na estação experimental e iniciando a exploração dos recursos. Animais dominantes chegavam depois e se apropriavam das descobertas de outros. Não amostramos a disposição espacial dos indivíduos fora do contexto experimental, no entanto é esperado que esse tipo de competição influencie na distribuição espacial dos animais no grupo (HIRSH, 2007).

É importante considerar que custos e benefícios do forrageio social são diferentes para animais dominantes e subordinados. Hirsh (2007) modelou as interações competitivas do forrageio social levando em consideração diferenças hierárquicas e encontrou que subordinados devem forragear na periferia do grupo. Explorar o ambiente à frente do grupo confere o benefício de possibilidade de monopolização de itens pequenos e raros, assim como o benefício de tirar proveito da parcela reservada ao animal que descobriu o recurso (*finder's share* – DI BITETTI, JANSON, 2001). Por outro lado, essa posição de vanguarda implica em maiores riscos de predação e de separar-se do grupo (HIRSH, 2007).

Já ocupar o centro do grupo confere a possibilidade de utilizar informações produzidas por companheiros sociais sobre recursos. Porém essa posição privilegiada envolve altos custos competitivos. Consequentemente, apenas animais dominantes (e tolerados, na sua maioria juvenis) conseguem desfrutar dessa posição. Subordinados podem ser agressivamente repelidos do centro do grupo por dominantes (JANSON, 1990), mas também a simples baixa eficiência competitiva desses animais pode explicar a preferência por forragear na periferia (HALL, FEDIGAN, 1997).

Em um estudo anterior, Ferreira (2004) não encontrou esse padrão de distribuição de animais dominantes e subordinados para os animais do Parque Ecológico do Tietê. No momento desse estudo, o grupo era composto por apenas 26 indivíduos e, assim como no presente trabalho, recebiam provisionamento diário. É possível que a baixa competição por alimento tenha alterado o padrão típico de proximidade esperado para animais do gênero *Sapajus*. Por outro lado, Ferreira (2004) observou o uso de locais de dormida menos apropriados por animais subordinados. No presente trabalho, ao menos no contexto experimental de competição por um recurso raro não disponível fora da condição experimental (amendoins), a ordem de chegada

dos indivíduos na estação sugere uma disposição espacial semelhante ao observado por Janson (1990) e Hall e Fedigan (1997) e esperado por Hirsh (2007).

5.3. Escolha de Indivíduos Fonte de Informações Sociais

Como visto, o uso de informação social foi desigual entre diferentes membros do grupo e entre diferentes categorias de estratégia de forrageio, sendo predominantemente utilizada por Usurpadores, animais dominantes. Em seguida, investigamos se ao fazer uso de informação social direta os animais apresentam algum tipo de preferência pelas fontes de informação. Partimos da hipótese de que as identidades de animais envolvidos em eventos de uso de informação social direta afetam as oportunidades de aprendizagem (COUSSI-KORBEL, FRAGASZY, 1995), e que macacos-prego são animais seletivos a respeito de com quem aprender e que fontes de informação social utilizar (OTTONI, RESENDE, IZAR, 2005; COELHO *et al.,* 2015).

Verificamos que a estratégia de forrageio adotada é um dos aspectos que influencia na possibilidade de utilização da informação produzida, com animais preferindo seguir produtores de informação (Batedores+Oportunistas) a animais informados (Informados+Usurpadores). Essa preferência só pôde ser revelada quando agrupamos as categorias. Separadamente, analisamos as escolhas dos animais adotando cada estratégia buscando constatar se, por exemplo, Batedores seguiam preferencialmente outros Batedores, Informados, Oportunistas ou Usurpadores. Nesse tipo de análise, só foi possível identificar uma preferência de Usurpadores em seguir Oportunistas a seguir outros Usurpadores. Quanto ao sexo, encontramos uma preferência de machos seguirem as escolhas de outros machos. Caju é um macho Oportunista que foi o animal mais seguido por outros. Machos Usurpadores frequentemente utilizaram informações produzidas pelo Caju. Assim, acreditamos que as mesmas escolhas revelaram tanto a tendência de Usurpadores seguirem Oportunistas, quanto de machos seguirem outros machos.

Também analisamos as escolhas de fonte de informação social entre as famílias. Apesar de não termos encontrado diferenças significativas quanto ao uso preferencial de informação produzida por animais aparentados, a frequência absoluta de uso de informação em relação ao parentesco mostra uma tendência de animais da família do A e do C em seguir parentes. Essa constatação é interessante pois estas são as duas famílias mais coesas na rede social do grupo. O consumo de alimento descoberto por parentes é interpretado de formas opostas na literatura disponível, enquanto alguns pesquisadores defendem que animais devem evitar consumir

alimento descoberto por parentes (VICKERY *et al.,* 1991), dificilmente animais conseguirão aproveitar das descobertas de indivíduos que não os toleram, e tolerância deve ser maior entre indivíduos aparentados (KING, ISAAC, COWLISHAW, 2009).

Também, analisamos se a estrutura espacial do grupo ou características do indivíduo fonte estariam ligadas com essa escolha. Se os animais não estivessem escolhendo ativamente uma fonte de informação preferencial, seria esperado que as oportunidades de uso de informação social estivessem correlacionadas com as relações de proximidade entre os indivíduos. Essa correlação não foi encontrada, o que sugere uma preferência ativa por fontes de informação. No caso, encontramos uma preferência clara de seguir animais jovens e batedores ativos.

5.3.1. Sub-Adultos como fonte preferencial de informação

Na tarefa proposta por este experimento, machos sub-adultos foram altamente ativos e participativos, a maior parte deles sendo classificada em estratégias produtoras de informação. Primatas juvenis passam mais tempo forrageando do que adultos para compensar a baixa eficiência na atividade (JANSON, van SCHAIK, 2002), o que aumenta as chances de animais mais jovens serem os primeiros a descobrir novas fontes de alimento. Ademais, Ferreira (2004) encontrou para o grupo do PET que juvenis aumentam a proporção de tempo dedicada ao forrageio durante o desenvolvimento, com juvenis mais velhos mais ativos que infantes e juvenis mais novos, o que combina com a alta atividade de sub-adultos observada em nosso experimento. Por outro lado, dois sub-adultos foram classificados como Usurpadores. Esses animais eram os filhos mais novos da fêmea alfa. Talvez esses animais não tenham tido a necessidade e/ou oportunidade de produzir por ainda desfrutarem da tolerância e posição central no grupo, reservada a juvenis, por conferir maior proteção (JANSON, van SCHAIK, 2002). No entanto, não podemos descartar a possibilidade de que esses dois animais não estavam motivados para produzir.

5.3.2. Batedores ativos como fonte de informação

Forragear distante do centro do grupo implica em um maior risco de predação e de perder-se do grupo para tais forrageadores (HIRSH, 2007). Por isso, é esperado que apenas animais que não consigam combinar uma estratégia de evitar risco com um forrageio eficientes ajam como Batedores, explorando e gerando informação sobre novas fontes de alimento (READER, LALAND, 2000; GALEF, 2003). É esperado que animais jovens e subordinados sejam mais ineficientes na disputa por alimento (DI BITETTI, JANSON, 2001; JANSON, van

SCHAIK, 2002), o que pode fazê-los buscar um posicionamento relativo ao grupo onde haja menor competição, ou seja, um posicionamento periférico (HALL; FEDIGAN, 1997).

Assim como para distribuição espacial, Ferreira (2004) não encontrou essa menor eficiência esperada para jovens e subordinados, tampouco maior tempo dedicado ao forrageio em um estudo no PET alguns anos atrás. É possível que o crescimento do grupo ao longo dos anos tenha intensificado a competição por alimento. No momento de coleta de dados do presente trabalho, o grupo estava explorando áreas do parque previamente não utilizadas com frequência (observação pessoal). Também, o procedimento experimental foi planejado para aumentar a pressão competitiva por alimento. Assim, encontramos uma maior atividade de animais sub-adultos e subordinados.

Foi constatado que a alta atividade de animais agindo como Batedores estava correlacionada com a proficiência dos mesmos, já que o posto criado a partir de todas inspeções, o posto de Batedor utilizado na correlação de matrizes, não diferia estatisticamente do posto criado com as inspeções apenas a Plataformas de Recompensa. Assim, Batedores ativos são também os Batedores mais eficientes. Desse modo, encontramos que a escolha de uma fonte de informação social é um processo ativo e não-aleatório, com os animais seguindo preferencialmente batedores mais proficientes, o que aumenta as recompensas de usurpar, assim como o constatado por Ottoni, Resende, Izar, 2005; Coelho *et al.,* 2015.

Como não relativizamos os dados, pode surgir a dúvida de que esses animais foram seguidos por simplesmente interagirem mais com os aparatos do experimento, ofertando maiores chances de serem seguidos em suas escolhas. No entanto, a alta atividade dos animais utilizando uma estratégia de Batedor é justamente uma característica da estratégia de animais que precisam forragear por mais tempo e em uma posição de vanguarda para garantir resultados satisfatórios. Sendo assim, não podemos confirmar o emprego de uma estratégia "quem" de aprendizagem social (HOPPITT, LALAND, 2013) ou viés de transmissão em que a identidade do animal observado altera a saliência e probabilidade da informação ser utilizada.

Em outro contexto, no entanto, foi encontrado que os animais do grupo estudado faziam o emprego de uma estratégia "quem" de aprendizagem social. Esses animais espontaneamente utilizam ferramentas para quebrar cocos, e esse comportamento é mantido no grupo através de aprendizagem social, em parte transmitida a partir de eventos de observação do comportamento de quebra. Foi encontrado que os observadores parecem ter algum tipo de entendimento quanto a proficiência relativa de seus companheiros de grupo, ativamente buscando observar animais

proficientes na tarefa de quebra, o que mostra uma preferência (emprego de estratégia) por aprender com animais bem-sucedidos (RENDELL *et al.*, 2011; HOPPITT, LALAND, 2013).

Na situação experimental do presente trabalho, podemos afirmar que os animais não seguiam simplesmente as escolhas de companheiros sociais mais próximos, já que não foi encontrado um valor significativo na correlação entre proximidade e uso de informação social, da mesma foram que em Ottoni, Resende, Izar, 2005; Coelho *et al.,* 2015. No entanto, também não podemos afirmar que houve o emprego de uma estratégia de aprendizagem social já que os animais preferencialmente seguidos eram também os animais mais ativos. O que podemos é confirmar o papel dos Batedores e também Usurpadores como produtores ativos de informação que fica disponível para outros membros do grupo, sendo preferencialmente utilizada.

5.4. Discussão Geral e Conclusão

O desafio de forragear socialmente é encarado por animais de diferentes maneiras, o que pode ser entendido como uso de estratégias. As decisões comportamentais na busca por alimento implicam, certamente, em quão rentável serão as escolhas do indivíduo na tarefa de forrageio. No presente estudo, não medimos o sucesso de indivíduos ou das estratégias empregadas. Focamos o olhar para como as relações hierárquicas afetam as escolhas estratégicas de indivíduos inseridos em diferentes contextos sociais, e como isso se reflete em acesso a diferentes fontes de informação que carregam custos e benefícios desiguais.

Uma fonte associal de informação é custosa no sentido de que estar na frente do grupo implica em um maior risco de predação (HIRSH, 2007), além do gasto de energia na atividade. Utilizar informação social indireta, ou dicas sociais produto do comportamento de outros, elimina esses custos, porém pode estar desatualizada (Rieucau, Giraldeau, 2011). Já a observação direta da atividade de coespecífico, no caso alimentação em uma plataforma, é uma fonte de informação rica, que tem custos associados, por implicar em competição pelo recurso disponível (DALL *et al.,* 2005).

Para resolver o problema de forrageio social proposto pelo experimento, os macacos-prego observados poderiam utilizar uma fonte de informação associal. Essa era a estratégia utilizada por Batedores, animais que preferencialmente produziram informação. Diferente do que era assumido pelo primeiro modelo de forrageio social na perspectiva produtor-usurpador (*producer-scrounger* -- BARNARD, SIBLY, 1981), não encontramos uma incompatibilidade entre produzir e utilizar informação social. Até mesmo alguns Batedores utilizaram informação

social direta no decorrer das sessões, sendo que tiraram proveito de informação quase exclusivamente produzida por animais aparentados. Acreditamos que para que haja a exploração de uma fonte de informação social é necessário que o animal informado seja tolerado pelo produtor da informação. Assim, é esperado que animais subordinados explorem descobertas apenas de parentes, por tolerância ser maior entre indivíduos aparentados. A adoção de uma estratégia "oportunista" parece não ser proveitosa para animais subordinados justamente por essa limitação em explorar fontes de informação social reduzidas. Animais identificados como Oportunistas foram animais de posto social intermediário a alto que aproveitaram de uma variedade de fontes de informação social.

Informação social foi amplamente utilizada por animais dominantes. O que corrobora o que é esperado de acordo com a literatura de forrageio social para primatas (DI BITETTI, JANSON, 2001; BICCA-MARQUES, GARBER, 2005, KING, ISAAC, COWLISHAW, 2011): dominantes usurpando a descobertas de subordinados (DI BITETTI, JANSON, 2001; BICCA-MARQUES, GARBER, 2005, KING, ISAAC, COWLISHAW, 2011). Diferentemente do que é apreciado por trabalhos anteriores, consideramos diferentes fontes de informação social, analisando as oportunidades de acesso às mesmas. Encontramos dois modos de lidar com o desafio proposto pelo experimento utilizando informação social. Há animais que se informam a partir de dicas e alterações sociais do ambiente físico, e animais que exploram as atividades de outros como fonte de informação a partir de observação direta: Informados e Usurpadores respectivamente. Foi possível observar que as oportunidades de explorar essas fontes distintas de informação eram mediadas pelas relações hierárquicas.

Usurpadores são animais que, por definição, exploram preferencialmente as fontes sociais de informação. Assim, os eventos de uso de informação social foram predominantemente protagonizados por Usurpadores. Desse modo, quando analisamos as preferências do grupo quanto a características da fonte de informação social, identificamos, na verdade, a preferência dos Usurpadores, animais dominantes. O que não quer dizer que outros animais do grupo não tenham uma preferência ou tenham preferência igual à que foi encontrada. Usurpadores que têm alta habilidade competitiva preferem seguir justamente animais mais ativos, consequentemente mais proficientes na tarefa do forrageio. Outros, podem preferir seguir a escolha de um animal que os tolere, ainda que esse animal não seja o explorador mais eficiente. Foi possível identificar essa tendência nas escolhas dos Batedores, animais subordinados.

De forma geral, a escolha de estratégia de forrageio se mostrou intimamente relacionada com as relações de dominância. Por outro lado, o emprego de estratégias pareceu refletir, pelo menos em parte, a disposição espacial dos indivíduos dentro do grupo. Como foi observado por Janson (1990) e Hall e Fedigan (1997) uma forte influência da hierarquia social na estrutura espacial de grupos *Sapajus* e *Cebus*, acreditamos que o fator causal mais importante quanto ao emprego de estratégias é a hierarquia.

O estudo da dinâmica social no forrageio de primatas neotropicais é um campo rico que ainda tem muitas lacunas a serem preenchidas. A comparação de espécies com diferentes estruturais sociais devem revelar diferenças marcadas em como animais competem por recursos e como assimetrias sociais refletem-se em oportunidades de forrageio. Para macacos-prego, questionamentos como sobre a relação custo/benefício de diferentes estratégias podem ser respondidos ainda pelos frutos do presente protocolo experimental. Por outro lado, esperamos que investigações desse tipo em outras populações também gerem resultados diferentes, uma vez que a dinâmica do forrageio está ligada à disponibilidade de recursos.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ADESSI, E., VISALBERGHI, E. Social facilitation of eating novel food in tufted capuchin monkeys (Cebus apella): input provided by group members and responses affected in the observer. **Animal Cognition.** v. 4. p. 297-303. 2001.

AGOSTINI, I., VISALBERGHI, E. Social Influences on the Acquisition of Sex-Typical Foraging Patternes by Juveniles in a Group of Wild Tufted Capuchin Monkeys (*Cebus nigritus*). **American Journal of Primatology**, v. 65, p. 335-351, 2005

ALFARO-LYNCH J. W., SILVA-JR., J. S., RYLANDS, A. B. How Different Are Robust and Gracile Capuchin Monkeys? An Argument for the Use of *Sapajus* and *Cebus*. **American Journal of Primatology**, v. 74, p. 273-286, 2012.

ALTMAN, J. Observational Study of Behavior: sampling methods. **Behaviour**, v. 49, p. 223-265, 1976.

BARNARD, C. J., SIBLY, R. M. Producers and Scroungers: a General Model and its Application to Captive Flocks of House Sparrows. **Animal Bihaviour**, v. 29, p. 543-550, 1981;.

BARTA, Z., GIRALDEAU, L. 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.

BICCA-MARQUES J. C., & GARBER P. A. Use of Social and Ecological Information in Tamarin Foraging Decision. **International Journal of Primatology**, v. 26, p. 1321-1344, 2005.

CARACO, T. & GIRALDEAU, L. Social Foraging: Producing and Scrounging in a Stochastic Environment. **Journal of Theoretical Biology**,v. 153, p. 559-583. 1991.

CLARK, C. W., MANGEL, M, Foraging and Flocking Strategies: Information in an Uncertain Environment. **The American Naturalist**, v. 123, n. 5, p.626-641, 1984

COELHO, C. G., FALÓTICO, T., IZAR, P., MANNU, M., RESENDE. B. D., SIQUEIRA, J. O., OTTONI, E. B., Social learning strategies for nut-cracking by tufted capuchin monkeys (*Sapajus* spp.). **Animal Cognition**, v. 18, p. 911-919, 2015.

COOLEN, I, WARD, A. J. W., HART, P. J. B., LALAND, K. N., Foraging nine-spined sticklebacks prefer to rely on public information over simpler social cues. **Behavioral Ecology**, v. 64, p. 865-870, 2005.

COUSSI-KORBEL, S. &FRAGASZY, D. M. On the relation between social dynamics and social learning. **Animal Behaviour**, v. 50, p. 1441-1453, 1995.

DALL, S. R. X, GIRALDEAU, L., OLSSON, O., McNAMARA, J. M., STEPHENS, D. W. Information and its use by animals in evolutionary ecology. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 20, p. 186-193, 2005.

DANCHIN, E., GIRALDEAU, L., VALONE, T. J., WAGNER, R. H. Public Information: From Nosy Neighbors to Cultural Evolution. **Science**, v. 305, p. 487-491, 2004.

DAVID, M., GIRALDEAU, L. Zebra finches in poor condition produce more and consume more food in a producer-scrounger game. **Behavioral Ecology**, v.171, 1-7, 2011.

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.

FALÓTICO, T. **Flexible and Conservative Features of Social Systems in Tufted Capuchin Monkeys: Comparing the Socioecology of Sapajus libidinosus and Sapajus nigritus.** Tese de doutorado. Instituto de Psicologia , Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil. 2011.

FERREIRA, R.G. **Coalitions and Social Dynamics of a Semi-free Raging *Cebus paella* Group.** Phd dissertation, Department of Biological Anthropology, University of Cambridge, Cambridge, UK. 2004.

FERREIRA, R. G., LEE, P. C., IZAR, P. Food Competition in a Semi-Free-Ranging *Cebus apella* Group. **Folia Primatologica**, v. 79, p. 463-475, 2008.

FRAGASZY, D. & PERRY, S. Towards a biology of traditions. In: **The biology of traditions:** models and evidence. Cambridge: Cambridge University Press. 2003, p. 1-50.

FRAGASZY, D. M. & VISALBERGHI E. Recognizing a Swan: Socially–biased Learning. **Psychologia**, v. 44, p. 82-98, 2001.

FRAGASZY, D. M., VISALBERGHI, E., FEDIGAN, L. M. **The Complete Capuchin***:* the biology of the genus *Cebus*. New York. Cambridge University Press, 2004. 339p.

FRAGASZY, D. M., BIRO, D., ESHCHAR, Y., HUMLE, T, IZAR, P., RESENDE, B., VISALBERGHI, E. The fourth dimention of tool use: temporally enduring artefacts aid primate learning to use tools. **Philosophical Transactions of the Royal Society**, v. 368, p. 1-10, 2013.

GALEF, B. G., Why behavior patterns that animals learn socially are locally adaptive. **Animal Behaviour,** v. 49, p .1325–1334, 1995.

GALEF, B. G., JR & GIRALDEAU (2001), Social influences on foraging in vertebrates: causal mechanisms and adaptive functions. **Animal Behaviour**, v. 61, p. 3–15, 2001.

GALEF, B. J., Social Learning: promoter or inhibitor of innovation. In: READER, S. M., LALAND, K. N. (Eds.). **Animal Innovation.** New York: Oxford University Press, 2003. P. 137-152.

GARBER, P. A., BICCA-MARQUES, J. C., AZEVEDO-LOPES, M. A. O. Primate Cognition: Integrating Social and Ecological Information in Decision-Making. In: GARBER, P. A., ESTRADA, A., BICCA-MARQUES, J. C., HEYMANN, E. W., STRIER, K. B. (Ed.), **South American Primates: Comparative Perspectives in the Study of Behavior, Ecology, and Conservation.** Chicago: Springer, 2009. p. 365-385.

GIRALDEAU, L., CARACO T. Social Foraging Theory: Definitions, Concepts, and Methods. In: **Social Foraging Theory**. Princeton: Princeton University Press, 2000. p. 3-34.

GOMES, D. F. (2006). **Ecologia Cognitiva e Forrageio Social em Macacos-prego, *Cebus negritus* (GOLDFUSS, 1809)**. Dissertação de mestrado, Faculdade de Biociências, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS. 2006.

HALL, C. L., FEDIGAN, L. M. Spatial benefits afforded by high rank in white-faced capuchins. **Animal Behaviour.** v.53, p.1069-1082. 1997.

HEMELRIJK, C. K. A. Matrix Partial Correlation Test used in Investigations of Reciprocity and Other Social Interaction Patterns at Group Level. **Journal of Theoretical Biology**. v. 143, p. 405-420, 1990.

HIRSCH, B. T. Costs and Benefits of Within-Goup Spatial Posotion: A Feeding Competition Model. **Quarterly Review of Biology**, v. 82, n. 1, p. 9-27, 2007.

HOPPITT, W., LALAND, K. N. **Social Learning:** An Introduction to Mechanisms, Methods, and Models. Princeton: Princeton University Press, 2013. 307p.

HELD, S. D. E., BYRNE, R. W., JONES, S., MURPHY, E., FRIEL, M., MENDL, M. T. Domestic pigs, *Sus scrofa*, adjust their foraging behavior to whom they are foraging with. **Animal Behavior**, v. 79, p. 857-862, 2010.

IZAR, P**. Análise da estrutura social de um grupo de macacos-prego (*Cebus apella*) em condições de semi-cativeiro**. Dissertação de Mestrado, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, Universidade de São Paulo, P. 1994.

IZAR, P., VERDERANE, M., PETERNELLI-DOS-SANTOS, L., MENDONÇA-FURTADO, O., PRESOTTO, A., TOKUDA, M., VISALBERGHI, E., FRAGASZY, D. Flexible and Conservative Features of Social Systems in Tufted Capuchin Monkeys: Comparing the Socioecology of Sapajus libidinosus and Sapajus nigritus. **American Journal of Primatoly**, v. 74, p.315-331, 2012

JANSON, C. H. Ecological consequences of individual spatial choice in foraging groups of brown capuchin monkeys, *Cebus apella*. **Animal Behavior**, v. 40, p. 922-934, 1990.

JANSON, C. H., van SHAIK, Ecological risk aversion in primates: slow and steady wins the race. In: PEREIRA, M., FAIRBANKS, L. (Eds.). **Juvenile Primates**. New York: Oxford University Press, 2002. p. 62-73.

KING, A., J., ISAAC, N. J. B., COWLISHAW, G. Ecological, social, and reproductive factors shape producer-scrounger dynamics in baboons. **Behavioral Ecology**, v.95, p. 1039-1049, 2011.

LALAND, K. N., READER, S. M. Primate Innovation: Sex, Age and Social Rank Differences. **International Journal of Primatology**, v. 22, n. 5, 787-805, 2000.

LENDVAI, A. Z., LIKER, A., BARTA, Z. The effects of energy reserves and dominance on the use uf social-foraging strategies in house sparrows. **Animal Behaviour,** v. 72, p. 747-752, 2006.

McCORMACK, J. E., JABLONSKI, P. G., BROWN, J. L. Producer-scrounger roles and joining based on dominance in a free-living group of Mexican jays (*Aphelocoma ultramarine*). **Behaviour**, v. 144, p. 967-982, 2007.

OTTONI, E. B. & MANNU, M. Semifree-ranging tufted capuchins (*Cebus apella*) spontaneously use tools to crack pen nuts. **International Journal of Primatology**, v. 22, p. 347-358, 2011.

OTTONI, E. B., RESENDE, B. D. & IZAR, P. Watching the best nutcrackers: what capuchin monkeys (*Cebus apella*) know about others' tool-using skills. **Animal Cognition**, v. 24, p. 215-219, 2005.

OTTONI, E. B. & IZAR, P. Capuchin Monkey Tool Use: Overview and Implications. Evolutionary Anthropology, v. 17, p. 171-178, 2008.

RANTA, E., PEUHKURI, N., LAURILA, A., RITA, H., METCALFE, N. B. Producers, scroungers and group structure. **Animal Behaviour**, v. 51, p. 171-175, 1996.

RENDELL, L., FOGARTY, L., HOPPITTT, J. E., MORGAN, J.H., WEBSTER, M. M., LALAND, K. N. Cognitive culture: theoretical and empirical insights into social learning strategies. **Trends in Cognitive Science**, v. 1, n. 2, p. 68-76. 2011.

RESENDE, B. D., IZAR, P. Cognição Animal. In: YAMAMOTO, M. E., VOLPATO, G. L. (Org.). 2ª ed. **Comportamento Animal**. Natal, EDUFRN. 2011. p. 159-173.

RIEUCAU, G. & GIRALDEAU, L., Exploring the costs and benefits of social information use: an appraisal of current experimental evidence. **Philosophical Transactions of the Royal Society Biologial Sciences**. vol. 366, p. 949-957. 2011.

SHETTLEWORTH, S. J. **Cognition, Evolution and Behavior**. 2ª ed. New York. Oxford University Press. 2010. 715p.

STAHL, J., TOLSMA, P. H., LOONEN, M. J. J. E., DRENT, R. H. Subordinates explore but dominants profit: resource competition in high Arctic barnacle goose flocks. **Animal Behavior,** v. 61, p. 257-264, 2001.

STEARS, K., KERLEY, G. I.H., SHRADER, A. M. Group-Living Herbivores Weigh Up Food Availability and
Dominance Status when Making Patch-Joining Decisions. **Plos One**, v. 9, n. 10, p 1-12, 2014.

SUEUR, C., PETIT, O., DE MARCO, A., JACOBS A. T., WATANABE, K., THIERRY, B. A comparative network analysis of social style in macaques. **Animal Behaviour** v. 82, p. 845-852. 2011.

TIDDI, B., AURELI, F., SCHINO, G., VOELKL, B. Social Relationships Between Adult Females and the Alpha Male in Wild Tufted Capuchin Monkeys. **American Journal of Primatology**, v. 73, p. 812-820, 2011.

VALONE, T, J. From eavesdropping on performance to copying the behavior of others: a review of public information use. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 62, p.1-14, 2007.

van den BOS, R., JOLLES, J. W., HOMBER, J. R. Social modulation of decision-making: a cross-species reviw. **Frontiers in Human Neuroscience**, v. 7, p. 1-16, 2013.

VERDERANE, M. P., IZAR, P., VISALBERGHI, E., FRAGASZY, D. M. Socioecology of wild bearded capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*): an analysis of social relationships among female primates that use tools in feeding. **Behaviour,** v.150, p.659-689, 2012

VICKERY, W.L., GIRALDEAU L.A., TEMPLETON, J.J., KRAMER, D.L., CHAPMAN, C.A. Producers, scroungers, and group foraging. **The American Naturalist**, v. 137, p. 847–863, 1991.

VISALBERGHI, E., ADESSI, E. Food for thought: social learning about food in feeding capuchin monkeys. In: FRAGASZY, D. & PERRY, S. (Eds.). **The Biology of Traditions:** models and evidence. Cambridge: Cambridge University Press. 2003, p. 187-212.

Apêdice1: Etograma - Descrição das categorias comportamentais agonísticas observadas, todos os comportamentos, exceto “espera”, foram observados tanto no contexto experimental quanto ao longo das oservações naturalísticas. “Espera” só pôde ser identificado no contexto experimental.

COMPORTAMENTO	**DESCRIÇÃO**
DESLOCAR	Quando um indivíduo causa o deslocamento de outro devido a sua aproximação, seja se plataformas quanto em outros contextos.
AMEAÇAR	Indivíduo exibe postura de ameaça, balançando o corpo para frente e para os lados, mostra os dentes, levanta a cauda e pode vocalizar.
AGRESSÃO	Indivíduo bate e/ou morde outro animal.
DEMONSTRAR SUBMISSÃO	Indivíduo abaixa o corpo e abaixa e levanta os olhos. Pode esticar a boca, com os dentes pouco à mostra, e vocalizar alto e ritmado.
ESPERA	Indivíduo observa atentamente a presençade outro animal em plataforma experimental. Após a saída do animal observado, o observador assume a posição na plataforma.