

Universidade de Brasília

Instituto de Psicologia

Departamento de Processos Psicológicos Básicos

Programa de Pós-Graduação em Ciências do Comportamento

**ANÁLISE ETOLÓGICA DO FORRAGEIO SOCIAL DE ALIMENTOS  
ANTRÓPICOS POR *Sapajus libidinosus* (Spix, 1823) (*Primates: Cebidae*)**

Ricardo Vasquez Mota

Brasília – DF

2018



Universidade de Brasília

Instituto de Psicologia

Departamento de Processos Psicológicos Básicos

Programa de Pós-Graduação em Ciências do Comportamento

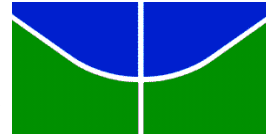
**ANÁLISE ETOLÓGICA DO FORRAGEIO SOCIAL DE ALIMENTOS  
ANTRÓPICOS POR *Sapajus libidinosus* (Spix, 1823) (*Primates: Cebidae*)**

Ricardo Vasquez Mota

Brasília, novembro de 2018

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA

INSTITUTO DE PSICOLOGIA



DEPARTAMENTO DE PROCESSOS PSICOLÓGICOS BÁSICOS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS DO COMPORTAMENTO

---

**ANÁLISE ETOLÓGICA DO FORRAGEIO SOCIAL DE ALIMENTOS**

**ANTRÓPICOS POR *Sapajus libidinosus* (Spix, 1823) (*Primates: Cebidae*)**

**ETHOLOGICAL ANALYSIS OF SOCIAL FORAGING OF ANTHROPIC FOOD BY**

***Sapajus libidinosus* (Spix, 1823) (*Primates: Cebidae*)**

**ANÁLISIS ETOLÓGICA DEL FORRAJEIO SOCIAL DE COMIDA ANTRÓPICA**

**POR *Sapajus libidinosus* (Spix, 1823) (*Primates: Cebidae*)**

RICARDO VASQUEZ MOTA

Orientador: Prof. Dr. Francisco Dyonisio Mendes Cardoso

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências do Comportamento do Departamento de Processos Psicológicos Básicos do Instituto de Psicologia, Universidade de Brasília, como requisito parcial à obtenção do Título de Doutor em Ciências do Comportamento – Área de concentração: Cognição e Neurociências do Comportamento.

Brasília, novembro de 2018

## Índice

Banca examinadora	v
Dedicatória	vi
Agradecimentos	vii
Índice de Quadros	1
Índice de Tabelas	2
Índice de Figuras	3
Índice de abreviaturas	4
Resumo	5
Abstract	6
Resumen	7
Introdução	8
<i>Producer-Scrounger and Foragers</i>	11
<i>Sapajus libidinosus</i>	15
Objetivos	18
Objetivo Geral	18
Objetivos Específicos	18
Hipótese	19
Justificativa	20
Métodos	22
Previsões do Modelo <i>Producer-Scrounger</i>	22
Sujeitos	23
Local	24
Autorizações da Pesquisa	24
Procedimentos da Coleta Comportamental Sistematizada	25

Evento Comportamental: Forrageamento Antrópico	26
Classe Comportamental: Usurpação	27
Generalizações do Modelo	27
Área de Estudo	33
Análise de Dados	34
Equipamentos de Campo	34
Financiamento	35
Resultados: Ambiente Social e Físico	36
Reconhecimento do Grupo Social	36
Características do Grupo	42
Locomoção e Uso do Espaço pelo Grupo	43
Recursos Silvestres	45
Recursos Antrópicos	46
Descrições Comportamentais Complementares	48
Resultados: Generalizações do Modelo	54
Frequências e Porcentagens Preliminares	54
Custo do Forrageio Antrópico	55
A Vantagem do Batedor	56
Proporções Estratégicas	57
Alianças de Forrageio	58
Variabilidade da Densidade de Recursos Antrópicos	62
Discussão	65
Conclusões	74
Referências	76

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA

INSTITUTO DE PSICOLOGIA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS DO COMPORTAMENTO

BANCA EXAMINADORA

---

**Prof. Dr. Francisco Dyonísio Cardoso Mendes, UnB / PPB**  
Presidente da banca

---

**Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Maria Ângela Guimarães Feitosa, UnB / PPB**  
Membro Efetivo Interno

---

**Prof. Dr. Raphael Moura Cardoso, PUC / GO**  
Membro Efetivo Externo

---

**Prof. Dr. Danilo Simonini Teixeira, UESC / BA**  
Membro Efetivo Externo

---

**Prof. Dr. Antônio Pedro de Mello Cruz, UnB / PPB**  
Membro Suplente

*Dedico este trabalho ao meu pai,  
Roger Humberto Vazquez Suarez,  
instrutor de sobrevivência na selva.*

## **Agradecimentos**

**Agradecimentos:** Ao meu orientador Prof. Dr. Francisco Dyonisio Mendes Cardoso e a sua família. Aos professores Dr<sup>ª</sup> Juliana B. Fachini e Dr. Eduardo Gomes. Ao colega Thiago Goulart Mora. Aos colegas da pós-graduação Murilo Camargo, Carol Lisboa, Saul, Tulio, Ricardo, Thalita e muitos outros... Aos professores do Instituto de Psicologia da UnB Dr. Pedro Cruz e Dra. Maria Ângela G. Feitosa por aceitarem contribuir na minha banca de defesa. Ao professor Dr. Mauro Junior por contribuir na minha qualificação. Aos professores Dr. Danilo Simonini e Dr. Raphael Cardoso pelas contribuições na minha banca de defesa. Ao professor Dr. Sergio Leme da Silva. Aos colegas de magistério do IESB. Ao professor Rafael Dietzsch e ao amigo Marshal Petry pela ajuda na edição das imagens. Aos meus alunos e professores. Um agradecimento especial a todos os voluntários da pesquisa: Coro, Fernanda, Pedro, Leticia, Vitor, Jose, Jade... aos funcionários do PNB: Cibele, Fabio, Felipes, Jean, Ivanildo e tantos outros... A minha grande família brasileira e boliviana, a todos. Um agradecimento especial a minha esposa Adriana (sem você não teria dado nada certo) e meus amados filhos Humberto e Raúl. A minha avó Eleanor. Ao meu pai Roger e minha mãe Suely. Às minhas irmãs Andrea e Alexsandra. A Mario Bonino Vazquez (+). A Paulo Vazquez Valadão. A família da minha esposa. Aos meus amigos, todos vocês.

*- Ricardo Vasquez -*



## Índice de Quadros

Quadro 1. Anotações do Modelo <i>Producer-Scrounger</i>	12
Quadro 2. Etograma: Listagem de definições Operacionais	32
Quadro 3. Nomeação e posição hierárquica ( <i>Ph</i> )	37
Quadro 4. Descrições Físicas dos Membros do Grupo	40
Quadro 5. Lista de alimentos antrópicos	48
Quadro 6. Descrição de uma defesa por coespecífico	50

## **Índice de Tabelas**

Tabela 1. Número de Defesas Entre as Díades Defensor / Defendido	49
Tabela 2. Frequências e porcentagens das estratégias.	54
Tabela 3. Matriz do Agrupamento para as Díades de Forrageio social	59
Tabela 4. Matriz de Frequências Entre as Díades Batedor / Usurpador	59
Tabela 5. Tipo de Usurpação por Individuo	62

## Índice de Figuras

Figura 1. Áreas ( $A_x$ ) de Forrageio Antrópico	33
Figura 2. Fotografias do cotidiano do grupo	43
Figura 3. Vista aérea da mata ciliar do Córrego do Acampamento	45
Figura 4. Forrageio de recursos antrópicos.	47
Figura 5. Setas ponderadas da frequência de defesas	53
Figura 6. Proporção para o forrageio em lixeiras	55
Figura 7. Comparação entre a quantidade ingerida pelos batedores e pelos usurpadores.	57
Figura 8. Comparação entre as proporções das estratégias para os adultos.	58
Figura 9. Rede social da proximidade das díades sociais durante os eventos de forrageio antrópico	60
Figura 10. Linhas ponderadas da frequência de usurpações.	61
Figura 11. Proporções da escolha de estratégia para cada indivíduo em três ambientes: Alta, Média e Baixa densidade de manchas alimentares.	63
Figura 12. Proporções de escolha de estratégia para cada indivíduo em relação ao total de visitantes registrados no dia.	64

## Lista de Abreviaturas e Siglas

<i>a</i> :	Vantagem do batedor.
<i>A / F</i> :	Parte dos usurpadores.
<i>BSS</i> :	<i>Behaviorally Stable Solution</i> .
<i>c</i> :	Parte dos batedores.
<i>DF</i> :	Distrito Federal.
<i>EEE</i> :	Estratégias Evolutivamente Estáveis.
<i>F</i> :	Produtividade total da mancha alimentar.
<i>f</i> :	Frequência.
<i>FD</i> :	<i>Frequency-dependency</i> .
<i>h</i> :	Quantidade ingerida pelos usurpadores.
<i>H<sub>0</sub></i> :	Hipótese nula.
<i>N</i> :	Total de indivíduos.
<i>PNB</i> :	Parque Nacional de Brasília.
<i>p</i> :	Significância de probabilidade.
<i>PV</i> :	Piscina Velha.
<i>q</i> :	Proporção de usurpadores.
<i>UC</i> :	Unidade de Conservação.
<i>r</i> :	Proporção de oportunistas
<i>t</i> :	Proporção de batedores.
<i>X<sup>2</sup></i> :	Estatística do Qui-quadrado.
<i>%</i> :	Porcentagem.

## RESUMO

A espécie *Sapajus libidinosus* (macaco-prego) forrageia em ambientes antrópicos. Esses indivíduos são destacados pela capacidade cognitiva e pela flexibilidade comportamental singular entre os *Platirryni*. São apontadas homoplasias com os humanos para essa espécie, sugerindo uma evolução convergente. O contato dos macacos-prego com os humanos é marcado pelo conflito em ambientes limítrofes, muitas vezes dentro de Unidades de Conservação (UC). O Parque Nacional de Brasília (PNB), UC do Distrito Federal, é conhecido pelos conflitos entre visitantes e um grupo de macacos-prego. Justificamos este trabalho pela demanda ambiental de contenção de conflitos entre os humanos e os macacos por um lado e, por outro, pelo entendimento da dinâmica comportamental associada a essa espécie de primata neotropical. O objetivo principal da pesquisa foi analisar as previsões do modelo *producer-scrounger* no forrageio social de recursos antrópicos do grupo de *Sapajus libidinosus* residentes na área de visitação do PNB. O modelo foi generalizado e adaptado às exigências ambientais da realidade do PNB. O grupo de macacos também foi examinado nos quesitos: (a) número de indivíduos; (b) hierarquia; (c) associação; (d) uso do espaço. Como metodologia, foram usadas técnicas de observação direta do comportamento categorizado. Os resultados apontaram valor preditivo para o modelo, com sucesso em prever as proporções de escolhas estratégicas no grupo. As conclusões da tese discorreram a respeito das interações de macacos com os humanos, sobre as complexidades da cooperação intragrupo e sobre a evolução da cooperação em primatas.

**Palavras-Chave:** Batedor-Usurpador; Rede Social; Cooperação; Psicologia Evolucionista; Interações Interspecíficas.

## ABSTRACT

The black-striped capuchin monkey (*Sapajus libidinosus*) performs its foraging behavior in anthropic environments. The individuals are well known for their cognitive ability and unique behavioral flexibility among the *Platirryni*. The occurrence of homoplasy between this species and humans has been pointed out, suggesting a convergent evolution. The contact with humans is marked by conflict in areas of limit, often within conservation units. The National Park of Brasília (*Parque Nacional de Brasília – PNB*), located in Federal District of Brazil, is one of the major locations where conflicts with human visitors are reported. This work was justified by the demand, on the one hand, for solution of conflicts between humans and monkeys and, on the other, for understanding the behavioral capacity in this neotropical primate species. The main objective was the analysis of the predictions of a “producer-scrounger” model in social foraging of the anthropic resources in a group of black-striped capuchins, located in the visitors area of the PNB. The model was generalized, in adaptation to the environmental reality of the PNB. The group of monkeys was also inspected regarding: (a) number of individuals; (b) hierarchy; (c) association; (d) use of space. Techniques of direct observation and categorization of behavior were chosen as methodology. The results indicate that the model was successful in predicting the strategical choices of monkeys in the group. As a conclusion, the matter of human interactions with monkeys was discussed, along with the complexity of intra-group cooperation and evolution of cooperation in primates.

**Keywords: Producer-Scrounger; Social Network; Cooperation; Evolutionary Psychology; Interspecific Interactions.**

## RESUMEN

El mono capuchino (*Sapajus libidinosus*) realiza su comportamiento de forrajeo en ambientes antrópicos. Los individuos son bien conocidos por su capacidad cognitiva y flexibilidad de conducta única entre los *Platirryni*. Se ha señalado la aparición de homoplasia entre esta especie y los humanos, lo que sugiere una evolución convergente. El contacto con los humanos está marcado por conflictos, a menudo dentro de unidades de conservación. El Parque Nacional de Brasilia (Parque Nacional de Brasilia - PNB), ubicado en el Distrito Federal, Brasil, es uno de los principales lugares donde se reportan conflictos con visitantes humanos. Este trabajo se justificó, por un lado, la busca por solución de conflictos entre humanos y monos y, por otro lado, por comprender la capacidad comportamental en esta especie de *primate* neotropical. El objetivo principal fue el análisis de las predicciones de un modelo de *producer-scrounger* en el forrajeo social de los recursos antrópicos del grupo de capuchinos ubicados en el área de visitación del PNB. El modelo fue generalizado, en adaptación a la realidad ambiental del PNB. El grupo de monos también fue inspeccionado con respecto a: (a) número de individuos; (b) jerarquía; (c) asociación; (d) uso del espacio. Técnicas de observación directa y categorización del comportamiento fueron escogidas como metodología. Los resultados indican que el modelo fue exitoso en predecir las elecciones estratégicas de los monos en el grupo. Como conclusión, se discutió el tema de las interacciones humanas con los monos, junto con la complejidad de la cooperación intragrupo y la evolución de la cooperación en *primates*.

**Palabras clave:** Productor-Usurpador; Red Social; Cooperación; Psicología Evolucionista; Interacciones Interspecíficas.

## **Análise Etológica do Forrageio Social de Alimentos Antrópicos**

**por *Sapajus libidinosus* (Spix, 1823) (*Primates: Cebidae*)**

Forrageio refere-se à procura manual ou busca visual, perseguições e subjugamento, como é o caso da caça ou, também, a simples ingestão de alimento. Assim, forragear é procurar alimento e, para tanto, os seres vivos apresentam diferentes estratégias. O modo de forrageio é essencial ao sucesso, uma vez que envolve aquisição de energia vital para o organismo. O alimento é um bem limitado e, por isso disputado pelos diferentes indivíduos que o consomem. Essa situação atribui a todos os consumidores uma relação de competidores entre si. Algumas espécies favorecem estratégias de forrageamento individual (Alcock, 2011). Entretanto, alcateias, cardumes e bandos ilustram o forrageio em grupo. Surge, assim, uma questão sobre a existência de alguma vantagem ou custo em forragear com um grupo social composto por competidores dos recursos disponíveis e limitados.

Grupos sociais afetam o comportamento alimentar, o que causa pressões seletivas que podem tanto estimular quanto restringir a formação da convivência em grupo (Vickery, Giraldeau, Templeton, Kramer, & Chapman, 1991). Para além dessas suposições, o forragear juntos conduz à organização social, ao trabalho em equipe por sinergia.

Vivendo e aprendendo a jogar, diz a música popular em referência ao grande jogo da sobrevivência. Considerar as relações sociais dentro de um jogo implica em entender a situação como interações estratégicas à procura do melhor resultado, de ganhar o jogo, ou melhor, maximizar os ganhos. Alguns jogos têm sempre soma zero no seu *payoff*, o ganho total de um jogador significa a perda total do outro, modelo que retrata jogos de ataque e competição, como o xadrez por exemplo, mas não os de colaboração, que supõe ganhos e perdas conjugadas (Yamamoto & Lacerda, 2018). Ao ressaltar os impactos sociais do grupo nos indivíduos, passa-se a considerar o envolvimento da interação social em uma situação de *Frequency-Dependency* (FD) (Barnard & Sibly, 1981). Essa situação de *payoff*, na qual o desempenho entre os



jogadores não implica como regra na perda dos outros competidores, mas influencia de outras formas seus custos e benefícios, em outras palavras, as recompensas como função das ações de outros jogadores. Essa ideia torna possível pensar em jogos corporativos, organizacionais, o empreendimento conjunto. Seu desenvolvimento teórico deu espaço ao que é conhecido como teoria do forrageamento social (Giraldeau & Dubois, 2008). Essa possibilidade de mais de uma escolha estratégica abre espaço para o conceito de Estratégias Evolutivamente Estáveis (EEE). Esse conceito foi descrito por Maynard Smith, em 1979. Nesse artigo, se introduz a teoria dos jogos evolutivos. As EEE são um Equilíbrio de Nash, quer dizer, a estabilidade das recompensas se sustenta o suficiente para a manutenção biológica da estratégia no repertório comportamental ao longo de gerações. Assim, o conceito de EEE se refere à estabilidade de duas ou mais estratégias que acontecem simultaneamente e em eficiência econômica, isto é, um bom uso dos recursos: uso ótimo.

A estabilidade estratégica depende de uma compensação absoluta entre as estratégias, sem que uma seja superior a outra, ou seja, uma distribuição exata entre perdas e ganhos para cada escolha, podendo o jogador sempre consumir o mesmo do recurso, independente da estratégia. A estabilidade reside nessa distribuição. Entretanto, essa compensação exata é improvável. Como já foi dito, os recursos são limitados e, em ambientes naturais, a taxa de renovação do recurso segue padrões sensíveis e flutuantes (Garber, 2004). Um jogo evolutivo segue as regras da seleção natural: seu resultado não pode ser outro além de soluções evolutivamente estáveis. A melhor estratégia passa, com o tempo, a ser adotada pela maioria sem ser alterada por qualquer outro comportamento razoável.

Em uma relação FD, com indivíduos de comportamento flexível, encontramos uma conjuntura que favorece a modulação de uma ou outra estratégia a depender do momento da oferta e disponibilidade dos recursos. Algumas manchas alimentares podem ser, por vezes,

constantes e, outras vezes, raras e a produtividade dessas fontes, conter desde comida suficiente apenas para aquele que acha o recurso até alimentos em abundância para todos.

Outro ponto importante do ambiente natural é a natureza competitiva das fontes de consumo, pois apenas animais restritos em sua dieta sofreriam com poucos recursos substitutos, assim como aqueles que dependem de apenas uma fonte alimentar, o que caracterizaria um sistema econômico fechado ou de monopólio do recurso. Contudo, o ambiente realista nos proporciona um sistema de insumos com o qual podemos ter diferentes posturas: (a) a indiferença na escolha entre fontes de bens substitutos ou (b) a preferência por uma fonte influenciada por ganhos e custos envolvidos. Em animais com dietas onívoras, o leque de escolhas para a tomada de decisão implica em economias complexas que obrigam o consumidor a substituir bens, aumentar ou diminuir consumo de um bem, às vezes até parar de consumir algum item da dieta e, em alguns casos, elaborar sofisticadas formas de adquirir um bem precioso, mas custoso. É nessa última suposição que a sinergia do grupo pode ser estimulada na sua manutenção biológica, como produto do resultado ótimo.

A microeconomia envolvida na oferta e demanda dos bens de consumo pode ser descrita no seu equilíbrio fora de crise. Assim, podemos descrever também o equilíbrio necessário entre relações de EEE, inclusive em ambientes realistas, com padrões variáveis e diferentes tipos de fontes alimentares e cujos esquemas de disponibilidade podem ser alterados constantemente, obrigando os jogadores a se adaptarem às novas regras e mudar sua estratégia em contingência às variações do mercado ao longo do tempo. A latência reativa dos jogadores a esses esquemas inconstantes impede o jogo para algumas espécies incapazes. A flexibilidade comportamental eficiente seria uma habilidade necessária para os jogadores capazes e um limitador para o jogo de muitos que não foram aparelhados biologicamente para o desafio. Supõe-se assim uma exigência de processamento neurocognitivo superior para tomada de decisão.

### ***Producer-Scrounger and Foragers***

Teorias de jogos são modelos teóricos matemáticos comuns em estudos sobre a seleção natural sob uma perspectiva da psicologia evolucionista (Alencar & Yamamoto, 2009; Yamamoto, Alencar, & Lacerda, 2018). São utilizados para explorar decisões dentro de uma mesma competição e podem ser utilizados para prever a resposta do jogador em diferentes condições ambientais. Ganhar no jogo depende do sucesso da escolha, dessa forma os estudiosos de teoria de jogos tentam entender o comportamento ideal quando a melhor jogada depende da jogada dos outros. O modelo *Producer-Scrounger and Foragers* proposto por Vickery e seus colaboradores em 1991, tem sido empregado e adaptado para entender o forrageio social nos animais que vivem em grupo (Giraldeau & Caraco, 2000). Desde sua proposta o modelo *producer-scrounger* é o mais explorado nos estudos de forrageamento social e nos oferece inúmeras possibilidades teóricas conforme variáveis novas são incorporadas às equações logarítmicas genéticas que simulam jogos evolutivos em centenas de gerações (Hamblin, 2011).

No Brasil, os estudos experimentais e de campo na ecologia do comportamento utilizam como tradução de *producer*, *scrounger* e *opportunist* os termos batedor, usurpador e oportunista, respectivamente (Bicca-Marques & Garber, 2005; Guedes, 2012; Miranda, 2015). A estratégia oportunista refere-se ao modo de forragear em que se alterna entre batedor (produtor da fonte alimentar pela busca) e usurpador (estratégia de se alimentar por meio da produção do batedor). O modelo prevê que as proporções das estratégias (batedor, usurpador e oportunista) distribuídas no grupo giram em torno de duas condições: a produtividade<sup>1</sup> de cada

---

<sup>1</sup> A produtividade de uma fonte alimentar pode ser, nos extremos, definida como muito baixa, isto é, apenas para o batedor e alguns usurpadores ou, no outro extremo, exageradamente alta, com comida para todos os forrageadores, independente da estratégia.

fonte de alimento achada pelos batedores; e a densidade<sup>2</sup> dessas fontes disponíveis para os batedores. Essas condições são flutuantes, com quatro possíveis cenários: (a) alta densidade com alta produtividade; (b) alta densidade com baixa produtividade; (c) baixa densidade com alta produtividade e (d) baixa densidade com baixa produtividade. Assim, há momentos em que aqueles que são usurpadores passam a ser oportunistas ou o contrário, com os batedores assumindo um papel de usurpador. O modelo alvitra outras variáveis que influenciariam a escolha por uma das estratégias, entre elas o tamanho do grupo, o fenótipo do indivíduo e as características sociais hierárquicas da espécie (Vickery et al. 1991). Maiores especificações podem ser vistas no Quadro 1 que explica algumas colocações mais específicas do modelo *producer-scrounger*.

Quadro 1  
**Anotações do Modelo *Producer-Scrounger*.**

Definição	Anotação (símbolo)
Proporção de jogadores dentro do grupo cuja estratégia é procurar por alimento de forma ativa, direto na fonte como batedores. Exploram primeiro o recurso alimentar.	$t$
Proporção de jogadores usurpadores que se alimenta ou tenta se alimentar a partir de um recurso alimentar antrópico explorado previamente por um batedor.	$q$
Proporção de jogadores oportunistas que alternam entre ser batedores ou usurpadores sem preferências aparentes por uma estratégia dominante.	$r$
O sucesso de forrageio dos batedores é a quantidade total de alimento antrópico ingerido pelos indivíduos que utilizam a estratégia de batedor.	$c$

---

<sup>2</sup> A densidade das fontes alimentares se refere à disponibilidade de manchas de recursos para achados pelos batedores e oportunistas para o grupo, em alguns casos raros e custosos de achar, em outros, abundantes e fáceis de achar por todos os forrageadores.

O sucesso de forrageio dos usurpadores é a quantidade total de alimento antrópico ingerido pelos indivíduos do grupo usurpadores.	$h$
A vantagem do batedor é a quantidade de alimento ingerido pelo batedor antes da chegada dos usurpadores	$a$
Quantidade total de alimento contido no alvo antrópico, refere-se à produtividade do recurso.	$F$
Razão que sobra da vantagem do batedor, parte dos usurpadores, definida como $A = F - a$ , o total da produção menos a vantagem do batedor.	$A / F$
Condição em que o sujeito não perde $c$ de forma proporcional ao que está ganhando com $h$ , Causando a supercompensação derivada da abundância. Alta densidade de recursos. Esta condição provoca soma do <i>playoff</i> acima do esperado.	$c + h > 1$
A subcompensação é aquela condição em que o sujeito não ganha $c$ de forma proporcional ao que está perdendo com $h$ , provocado pela escassez. Baixa densidade de recursos provoca um <i>playoff</i> com soma abaixo do esperado.	$c + h < 1$
Condição em que o uso de uma estratégia por $r$ significa na sua perda proporcional pelo uso da outra estratégia pois existe uma compensação em equilíbrio entre as duas estratégias do jogo que regula o <i>playoff</i> equitativamente.	$c + h = 1$

Em suma, a suposição principal desse modelo nos indica que, quando animais forrageiam em grupo, a produção de poucos pode significar a alimentação de muitos com uma inevitável partilha do alimento e que essa divisão do produto total pode acontecer de diferentes formas. O equilíbrio para conseguir uma estabilidade evolutiva das estratégias, nesses casos, depende das proporções de escolhas pelos estrategistas, sendo necessariamente pelo menos um produtor para cada situação ambiental.

As EEE envolvidas no jogo de produtores e usurpadores mantêm o equilíbrio em uma condição *sine qua non* em que os jogadores consigam adaptar seu comportamento para as proporções ótimas entre a razão das estratégias, maximizando o ganho. Grupos de indivíduos que apareçam na população desempenhando uma proporção diferente, isto é, que não sigam a

regra, seriam selecionados pela natureza para a extinção, junto com seu comportamento mutante por ineficiência. O processo de seleção natural que conduz uma população para a condição de EEE funciona a partir de uma função do tipo FD. Nessa configuração, a adequação de um fenótipo é dependente da frequência desse fenótipo em relação aos outros fenótipos da população (Hamblin, 2011).

Essa postura estritamente genética do comportamento abriu questões que separam o tempo evolutivo da espécie e o tempo ecológico do indivíduo, envolvendo assim tanto questões distais e quanto proximais como definidas por Tinbergen na década dos sessenta como paradigma fundamental das questões etológicas. As pressões seletivas operam ao longo das gerações formando EEE. No entanto, o organismo precisa também de uma adaptação proximal em seu curto tempo de vida, um aprendizado de como resolver o problema da escolha do melhor papel estratégico.

Dawkins, em seu célebre livro do gene egoísta de 1971, propõe as bases daquilo que foi desenvolvido por Giraldeau e Dubois em 2008 como *Behaviourally Stable Solution* (BSS). O clássico *best-seller* de Dawkins abre uma nova forma de ser darwinista, aceitando a teoria da evolução e suas regras, mas reconhecendo que existem outros meios replicadores. Aponta o “meme” como mecanismo replicador do fenômeno cultural<sup>3</sup>.

As BSS são comportamentos não genéticos replicados pelo meme, em um sistema evolutivo cultural. Esses mecanismos básicos inscrevem os organismos em um universo da memória que satisfaz os pressupostos adaptativos como funcional. O funcionalismo não genético envolvido nas tradições deve ter proporcionado ao homem, e a outros flexíveis, a possibilidade de sobrevivência nas condições complexas que enfrentaram.

---

<sup>3</sup> Hoje em dia a Teoria do Meme deu espaço a áreas como a Memética (acusada de ser uma ciência falsa) e é mais lembrada como sinônimo de humor visual pronto para a internet, o que é uma pena, vista a genialidade de seus postulados.

Uma das principais previsões do modelo é que a usurpação será a escolha da maioria, o que, deduz-se, implica em impor um custo a se considerar para a socialização. Apenas um indivíduo produzindo e sustentando vários parasitas não é aquilo que se costuma chamar de colaboração ou vantagem de se viver em grupo, pelo menos sob a perspectiva do indivíduo produtor. Essas questões sofreram diferentes explorações teóricas a respeito: (a) algumas conjunturas chamadas de “*information sharing*”, consideram que o tamanho do grupo certamente influencia na taxa de descoberta. Este tipo de análise se preocupa principalmente com a vantagem funcional da sociabilidade, o que motivou a indicar tamanhos de grupos ótimos (Caraco & Wolf, 1975; Clark & Mangel, 1984). A estabilidade nesses casos pressupõe membros iguais no grupo em relação ao comportamento de produzir ou se aproveitar e, a depender do tamanho do grupo, a especialização acaba se diluindo entre tantos jogadores. Entretanto, em outras conjunturas teóricas (b) o cleptoparasitismo<sup>4</sup> dentro do grupo de forrageio, como regra geral do comportamento usurpador (Barnal & Sibly, 1981). Nenhuma linha incorpora a aprendizagem social nos seus modelos, contudo, essa questão não tem sido ignorada (Hamblin, 2011) e seu estudo nos abre possibilidades para além do aproveitamento do trabalho alheio, mas para *playoffs* maximizados pela cooperação inteligente, coordenada e simultânea, que não poderia acontecer de forma genética, mas dentro do tempo ecológico do indivíduo e seu grupo, derivado de arranjos do tipo BSS.

### ***Sapajus libidinosus***

Os macacos-prego são primatas neotropicais que pertencem ao gênero *Sapajus* distribuídos pela América do Sul. A espécie *Sapajus libidinosus* é endêmica do Brasil. Essa espécie apresenta distribuição geográfica que abrange parte significativa do nordeste, a partir da bacia dos rios Itapecuru e Mearim e segue para oeste do rio São Francisco, atravessando o cerrado

---

<sup>4</sup> Termo utilizado para se referir ao comportamento usurpador por meio da hierarquia ou disputa de poder entre os jogadores pelo alimento.

no centro-oeste e chegando nos estados de Mato Grosso, Minas Gerais e São Paulo, onde são apontados seus limites de ocupação e seus grupos variam de 6 a 20 indivíduos (Rylands & Kierulff, 2015). Aponta-se perda significativa de habitat para áreas urbanas invasoras. Com o avanço urbano dos humanos nas áreas florestais, alguns grupos de macacos-prego têm sido atraídas pelo alimento de origem antrópica. Esses encontros costumam gerar conflitos com humanos (Lousa, 2013). Os macacos-prego são caracterizados por uma dieta generalista, isto é, flexível em função da disponibilidade de recursos e oportunidades. Obviamente é um animal que se interessa pela comida dos humanos quando encontra ambientes urbanizados. As queixas, geralmente publicadas pela mídia, são de mordidas ou arranhões quando há contatos agressivos durante o forrageamento no meio humano.

Macacos-prego possuem uma flexibilidade comportamental amplamente reconhecida (Ottoni, 2009): suas capacidades cognitivas permitem que tenham acesso a uma dieta onívora altamente variada alcançada por meio de suas habilidades tanto arborícolas quanto terrestres, quando necessário, de um curioso dom para a manipulação de objetos e de sua organização em grupos sociais complexos típicos de primatas (Fragaszy, Fedigan, & Visalberghi, 2004). A espécie é um excelente modelo para contribuir com o conceito de evolução cultural e social sob uma perspectiva psicobiológica, inteligente o suficiente para tomar decisões rápidas e adaptativas.

Alimentos de origem antrópica são uma fonte de energia importante para um grupo de *Sapajus libidinosus* que habitam o Parque Nacional de Brasília (PNB), geralmente provisionados por meio dos visitantes que lá se alimentam (Pinha, 2007; Saito, Brasileiro, Almeida & Tavares, 2010; Brasileiro, Almeida & Saito, 2011; Sacramento, 2014; Camargo, 2018). Estudos etológicos locais têm relacionado a influência de recursos antrópicos no comportamento de interação dos macacos com os humanos que os provisionam, intencionalmente ou não (Sabatini, Stammati, Tavares, & Visalberghi, 2008; Camargo, 2018).



Essa situação coloca em jogo a indiferença entre os recursos antrópicos processados ricos em calorias e os recursos naturais crus, e por isso menos digeríveis. A microeconomia envolvida entre a oferta de alimento antrópico e a demanda do total de indivíduos do grupo pode, em tese, privilegiar tanto estratégias conjuntas quanto individuais e a resposta ao estímulo de variação constante deve ter uma flexibilidade rápida, condição para poucos animais silvestres, ou para apenas, neste bioma, o macaco-prego.

## Objetivos

### Objetivo Geral

Analisar as previsões do modelo *producer-scrounger* no forrageio social de recursos antrópicos do grupo de *Sapajus libidinosus* residentes na área de visitação do PNB.

### Objetivos Específicos

1. Realizar a identificação sistemática dos adultos do grupo.
2. Identificar alianças entre as díades do grupo durante o forrageio antrópico.
3. Classificar as relações hierarquizadas dentro do grupo durante o período de coleta de dados.
4. Descrever o ambiente, incluindo características sociais, físicas e geográficas.
5. Listar os tipos de alimentos consumidos pelos macacos.
6. Discriminar áreas de distribuição dos recursos antrópicos no local.
7. Verificar a flexibilidade comportamental das estratégias em relação a densidade e produtividade das manchas alimentares.
8. Descrever as interações com os humanos durante o forrageio antrópico dos macacos.

## **Hipótese**

As previsões do modelo *producer-scrounger* possuem uma lógica causal forte o suficiente para persistirem em uma configuração ambiental e social complexa como a de forrageio em ambientes antrópicos e em contato direto com os humanos.

## **Justificativa**

Justificamos o estudo das estratégias de forrageio social e do grupo de macacos-prego na área da Piscina Velha (PV) do PNB porque entendemos a relação entre alimentação de origem antrópica e interação com humanos como decisiva para a convivência entre as duas espécies. Esse grupo de macacos em especial tem sido observado em outras pesquisas acadêmicas, é sabido que possui vários anos de relacionamento com os visitantes do parque e acreditamos que pode se tornar sujeito para estudos psicobiológicos longitudinais envolvendo diversas situações, como interações com os humanos e outros temas relevantes a ecologia comportamental aplicada.

A reação dos humanos de afugentar os macacos de seus pertences, quando direcionada de forma intimidadora, além de provocar a fuga, provoca no grupo a defesa pelo coespecífico, resultando algumas vezes em conflitos graves como mordidas, eventos que já foram noticiados diversas vezes dentro do PNB. Conhecer a dinâmica do conflito torna-se importante para planejar qualquer medida de manejo no futuro. Os dados contribuem para a administração do PNB ao ilustrar a situação de contato entre seus visitantes e os macacos-prego. Essa demanda por si só já nos confere relevância prática para esta tese.

Atualmente separar o mundo natural do artificial ou antrópico perde cada vez mais seu sentido – é impossível imaginar o mundo sem nossa presença e sem nosso efeito (Gaynor, 2018). Produzimos enormes impactos como fenômeno de aceleração do aquecimento global: impactos destrutivos para ecossistemas delicados como no desastre em Mariana em 2015 e impactos locais como o avanço urbano e seus perigos aos organismos silvestres. Surge, assim, de urgência, ou, para alguns, de emergência, a necessidade conservacionista de entender o processo adaptativo dos sistemas para nossa presença invasiva. O alimento de origem antrópico é um dos fatores que impactam nos ecossistemas silvestres.

Alimento antrópico é um atrativo para macacos-prego. Entretanto, o manejo desses animais não é simples, tanto para o cidadão comum, quanto para os administradores de reservas com humanos por perto, pois os comportamentos que eles operam no ambiente são difíceis de prever por conta do desenvolvido raciocínio de tomada de decisão da espécie.

Estimar a previsibilidade de modelos matemáticos em situações naturalistas testam a validade ecológica (externa) dessas equações. Não encontramos, na nossa literatura pesquisada, estudos com platirrinos sobre poder preditor do modelo *producer-scrounger* que utilizem apenas técnicas de observação do comportamento em ambiente natural e que a variável independente seja própria da ecologia local sem manipulação direta ou controle das variáveis. Os estudos sobre o modelo se concentram no laboratório com animais confinados, aves em sua grande maioria (King, Issac, & Gowlshaw, 2009) e em pesquisas que introduzem plataformas para controlar a disponibilidade do recurso alimentar, em tentativa de recriar condições experimentais fora do ambiente laboratorial (Bicca-Marques & Garber, 2005; Guedes, 2012; Miranda, 2015). Esse ponto confere a este trabalho relevância metodológica e teórica. Outra característica peculiar é o fato de a fonte alimentar antrópica envolver outros competidores fora do grupo social, como humanos ou outros animais, causando atritos entre as espécies. A complexidade social e a flexibilidade comportamental dos *Sapajus libidinosus* em conjunto com o contexto interativo com os humanos é um teste ambiental para o modelo de batedores e usurpadores fora do laboratório. Possibilita-se assim uma nova forma de testar o modelo *producer-scrounger* na realidade concreta, características que outorgam virtudes de originalidade para este trabalho. Modelos matemáticos são sensíveis a variáveis externas quando suas exigências não necessariamente satisfazem um teste de realidade.

## Métodos

### Previsões do Modelo *Producer-Scrounger*

1. Podem coexistir três tipos de estrategistas: batedor, usurpador e oportunista. A estratégia de usurpador é a preferida pela maioria dos membros do grupo, mas nunca por todos.
2. A distribuição das estratégias no grupo depende dos parâmetros descritos a seguir:
  - a. a compatibilidade entre ser batedor ou usurpador (produção da mancha alimentar). A vantagem do batedor determina a estratégia. Em situações de pequena produção espera-se que usurpadores tendam a usar a estratégia de oportunistas.
  - b. a proporção de manchas alimentares que são divididas com os usurpadores (densidade de manchas alimentares). Em ambientes de supercompensação (muita oferta) há uma tendência no aumento do número de oportunistas e o contrário na subcompensação (baixa oferta). Considera-se um ambiente compensado quando o rendimento do uso de uma estratégia é proporcional à perda pelo desuso da outra estratégia. Ambientes subcompensados ou supercompensados não proporcionam uma distribuição exata, sendo menor o *payoff* no primeiro e maior no segundo ao total esperado para o grupo todo usufruir. Essas possíveis variações no ambiente afetariam a escolha dos jogadores por uma estratégia.

- a. O tamanho efetivo do grupo, isto é, o total de indivíduos.  
Grupos de primatas com muitos membros favorecem o aparecimento de oportunistas. Grupos pequenos favorecem a especialização dos membros em uma das estratégias
- b. Fatores orgânicos e sociais (tamanho, idade, posição social) podem afetar o poder preditivo do modelo a partir dos seus três parâmetros: (a) produtividade das manchas alimentares; densidade de oferta de manchas alimentares e (c) o tamanho efetivo do grupo.

Fatores de custos podem afetar os três parâmetros. Por exemplo, a competição com outras espécies.

### **Sujeitos**

O grupo de *Sapajus libidinosus* estudado habita o PNB e que tem sido observado por estudos recentes (Pinha, 2007; Sabbatini *et al.* 2008; Saito, Brasileiro, Almeida, & Tavares, 2010; Brasileiro, Almeida, & Saito, 2011; Sacramento, 2014; Camargo, 2018). Nomeou-se o grupo como Grupo do Rambo, seguindo a sugestão de Sacramento (2014) e Camargo (2018). O grupo é composto por 13 indivíduos que habitam matas de galeria dos arredores das duas piscinas da Água Mineral, uma área aberta para visitação. Dos 13 macacos, quatro são adultos, um é subadulto, quatro são jovens e quatro são infantes. Nos adultos, para a identificação personalizada, manteve-se a maioria das nomenclaturas usadas por Sacramento (2014), pois se trata de um dos poucos e mais recentes estudos realizados *in situ*, mas para a redação dos resultados deste estudo foi seguida uma nomenclatura ressaltando o gênero, idade e posição hierárquica.

## **Local**

Os sujeitos habitam as matas ao redor do complexo para os visitantes do parque chamado de Água Mineral, especialmente nas proximidades da área conhecida como Piscina Pedreira ou Piscina Velha. Neste lugar os visitantes humanos no parque podem tomar banho em águas correntes desviadas das inúmeras nascentes do parque. A visitação ao público externo é aberta todos os dias. A piscina é rodeada pela mata ciliar que acompanha o Córrego do Acampamento e suas nascentes até desembocar no Córrego do Bananal. Os macacos costumam utilizar sua vegetação para passar a noite e o dia. Além da mata ciliar, os macacos utilizam os arredores descampados das piscinas naturais. Não há relatos de uso, pelo grupo de estudo, de outros tipos de matas do parque, que é formada, em sua imensa maioria, por campo sujo, árvores do cerrado e da espécie invasora capim-gordura (*Melinis minutiflora*). Seu horário de funcionamento para visitação é de 06:00 às 17:00 horas. Entretanto, raramente as duas piscinas são abertas ao mesmo tempo, sendo a maioria das vezes uma alternância entre elas que não funciona de forma proporcional, mas adequada às demandas da administração do local. Outros fatores também provocam o fechamento da visitação como a limpeza semanal de cada piscina ou o eventual fechamento do parque. É proibido entrar nas piscinas mesmo com o menor chuvisco, na época da chuva, e por ameaças de queimadas, na época da seca.

## **Autorizações da Pesquisa**

Foram realizadas aproximadamente 800 horas de observação, durante os anos de 2014, 2015 e 2016, distribuídas em aproximadamente 120 dias de campo com entorno de 6 a 7 horas no local por dia. Essas observações incluem: (a) o reconhecimento do local e de áreas de mata por meio da exploração do ambiente; (b) a captura de áudio e imagem dos animais e (c) o teste piloto de diferentes procedimentos de amostragem e registro para a observação do comportamento; (d) a construção da metodologia pelo planejamento das generalizações do modelo *producer-scrouger* e (e) construção do etograma de trabalho. Essas observações



preliminares prepararam a viabilidade do estudo por meio da habituação dos animais à proximidade constante do pesquisador, o reconhecimento e identificação dos membros do grupo de estudo, o seguimento e observação de pontos de dormir, e de observações *ad libitum* sobre interações com os humanos e sobre as formas de forrageio de alimento antrópico pelos macacos. Também foi realizado um mapeamento do local e ambiente. Estas observações tiveram fins exploratórios com a autorização para atividades com finalidade científica número: SISBIO 46301-1 com data de emissão de 28/10/2014 e suas revalidações posteriores junto ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Natureza. Todos esses procedimentos do estudo de identificação do grupo e do ambiente fazem parte da pesquisa submetida ao comitê de ética no uso animal IB/UnB e aprovada com registro 153395/2015 em colaboração com o pesquisador Murilo Reis Camargo. Os dados para a análise do forrageamento antrópico foram gerados com aproximadamente 265 horas de observação direta durante 53 dias entre os meses de agosto de 2017 e março de 2018 com a autorização SISBIO: 55601/1 e submissão e aprovação pelo comitê de ética no uso animal IB/UnB sob o registro 23106.045066/2017-01.

### **Procedimentos da Coleta Comportamental Sistematizada**

Foram realizados diferentes protocolos de registros para observação direta do comportamento. As técnicas de observação tiveram como referencial teórico Danna e Matos (2011) e Altman (1974). Foram as seguintes: (a) Contínuo cursivo para a descrição *ad libitum* do ambiente físico e social e para a descrição do repertório comportamental local para a construção de categorias comportamentais e (b) Contínuo categorizado para realizar uma amostragem das frequências dos eventos comportamentais categorizados em todas suas ocorrências.

O procedimento de aplicação dos protocolos de registro consistiu na observação direta do comportamento dos macacos-prego sem manipulações de variáveis, perturbações ou interferências do observador que possam alterar a rotina dos sujeitos da pesquisa. Utilizamos

como variável independente mudanças no ambiente que já acontecem sem o controle do pesquisador. Por isso, a coleta de dados foi discreta e a uma distância mínima ( $\pm 8$  metros) dos macacos no local onde estão habituados a conviver com humanos.

**Evento comportamental principal: Forrageio Antrópico.**

Anotaram-se, como eventos, todas as ocorrências em que um macaco inspeciona pela primeira vez um alvo antrópico<sup>5</sup>. Seguiu-se com a anotação da sequência de macacos que chegarem ou que se alimentarem da fonte ou da comida levada pelo macaco batedor. O estado do alvo também foi anotado nos seus detalhes: (a) se a comida antrópica estava visível à distância ou encoberta antes de o macaco se aproximar e (b) se algum humano estava presente em um raio de aproximadamente 3 metros do alvo antrópico. Seguiu-se o seguinte esquema para definir a amplitude temporal de cada evento:

(a) Início do evento: quando o macaco se locomove em direção da comida chegando a uma distância de  $\pm 1$  metro. Cada evento é considerado a partir da ação do batedor de se aproximar do alvo antrópico.

(b) Término do evento: quando o macaco pega a comida ou abandona a empreitada antes de achar a comida (gira o corpo em outra direção e se distancia do alvo). Considera-se abandono quando o animal solta os sacos ou mochilas dos humanos ou se afasta do local. Entretanto, o evento pode seguir sendo registrado na medida em que entram os usurpadores na ação, dessa forma o evento termina até o ultimo usurpador inspecionar a mancha alimentar.

---

<sup>5</sup> Nomeou-se alvo antrópico o objeto ou conjunto de objetos reunidos em um só ponto de referência com interesse para os macacos: geralmente aglomerados de mochilas, bolsas e embalagens que eventualmente carregam alimentos dos visitantes do parque, assim como lixeiras e restos de alimentos abandonados pela área de visitação.

### **Classe comportamental: Usurpação.**

Consideramos quatro categorias comportamentais para a classe usurpação: (a) usurpação no alvo antrópico por meio do uso da pista visual (social) emitida pelo batedor, utilizando-se como critério a chegada imediatamente posterior de um coespecífico na mancha alimentar; (b) partilha, ou consumo compartilhado do recurso com um ou mais coespecíficos, sem ter sido o produtor; (c) cleptoparasitismo, efetuado por um indivíduo dominante sobre um subordinado, apropriando-se do recurso alimentar; (d) consumo dos restos abandonados, como embalagens e sobras de cascas de frutas. Os detalhes de usufruto do comestível foram anotados em ordem e em número de macacos, isto é, cada evento teve a contagem dos macacos que participaram como usurpadores a partir do seu reconhecimento, na ordem de aparecimento cronológico durante o evento. Também foram anotados o sucesso em se alimentar e a qualidade dessa alimentação, tanto em relação ao tipo de alimento (*in natura* ou processada) quanto à sua quantidade relativa.

### **Generalizações do modelo.**

Para adaptar as variáveis e parâmetros utilizados na equação do modelo *producer-scrounger* ao ambiente natural de coleta generalizamos seus pressupostos para a realidade do forrageio antrópico do grupo de estudo. Seguimos uma série de convenções arbitrárias:

- (a) Os sujeitos foram ranqueados e classificados quanto à estratégia de forrageio utilizada com base na frequência de ocorrências como batedor de cada alvo ou no comportamento de usurpador. Foram criadas listas ranqueadas a partir do: (a) total de ocorrências do evento de forrageio antrópico em que cada indivíduo foi classificado como batedor e (b) total de ocorrências por evento de forrageio antrópico em que o indivíduo fez o papel de usurpador.
- (b) Foi definido, para o subgrupo de adultos, as proporções de produtores ( $t$ ), de usurpadores ( $q$ ) e de oportunistas ( $r$ ) em diferentes situações de compensação ambiental

entre as estratégias medidas em relação aos seguintes critérios: (a) visitação total do dia<sup>6</sup> e (b) pela oferta estimada durante cada evento comportamental coletado por meio da contagem do total de alvos dentro da área de forrageio.

(c) A compensação ambiental não foi controlada, mantendo-se as relações ecológicas do sistema local. Entretanto, estimou-se a densidade dos recursos antrópicos por meio de duas medidas: (a) o total de visitantes (pagantes, mensalistas e isentos) registrados no dia de visita ao PNB pela bilheteria do parque; e (b) A contagem de alvos antrópicos em três áreas da zona de forrageio, escolhidas arbitrariamente nos estudos preliminares da pesquisa, durante cada evento. No primeiro caso, como critério ordinal separou-se o total de visitantes em dois níveis, a baixa densidade, quando tínhamos uma frequência menor ou igual a 1000 visitantes registrados ( $f_{visitantes} \leq 1000$ ) e a alta densidade, para números acima de 1000 pessoas ( $f_{visitantes} > 1000$ )<sup>7</sup>. No segundo caso, as três áreas foram escolhidas por conta do alto índice de ocorrências, separando-se como critério ordinal em três níveis: a baixa densidade, quando a frequência foi menor ou igual a dez ( $f_{alvos} \leq 10$ ), média densidade, para a contagem entre 11 e 20 alvos, e alta densidade, para contagens acima de 21 alvos ( $f_{alvos} \geq 21$ ).

(d) Assume-se que o alimento antrópico ocorre em um número variável de alvos, cada um contendo  $F$  porções. Aquilo que o batedor come antes da chegada dos usurpadores é a *vantagem do batedor* =  $a$ . A vantagem do batedor foi estimada de duas formas: (a) anotando-se o consumo do alimento em qualquer quantidade para cada estrategista do tipo batedor dentro de evento; e (b) anotando-se a quantidade relativa ao tamanho do pote ganho por cada indivíduo envolvido no evento como batedor ou usurpador. Como referência usamos a mão do macaco, sendo porções maiores do que a mão foram

---

<sup>6</sup> Dado cedido pela administração da Unidade de Conservação a partir da bilheteria do parque.

<sup>7</sup> Foram realizados cálculos com diferentes escalas ordinais, alguns dividiram a amostra com intervalos de 3 a 4 níveis, mas todos os resultados obtidos tiveram uma interpretação análoga

categorizadas como Farto (quantidade maior do que cabe nas mãos do macaco), as porções que couberam na mão do macaco de Punhado e quantidades minúsculas como gotas e migalhas apenas lambidas nas embalagens de Migalha.

- (e) O restante,  $A = F - a$ , é dividido entre o batedor e os usurpadores<sup>8</sup>. A *parte dos usurpadores* é referida da proporção  $A/F$ , foi estimada com a média de usurpadores por evento que partilham o recurso.
- (f) O modelo assume que todos os indivíduos são iguais, o que não é o caso do nosso grupo de estudo, pois encontramos diferenças de tamanho, idade, posição social, sexo, dentre outras características. Essa heterogeneidade do grupo torna uma estratégia mais atraente em detrimento de outra dependendo dessas limitações fenotípicas. Isto invariavelmente muda a frequência de cada estratégia em equilíbrio e uma de suas características seria o aparecimento e coexistência das três estratégias em uma gama mais ampla do que o previsto. Isso fica óbvio quando pensamos em filhotes bem pequenos, que serão parte da proporção  $q$ , usurpando dos maiores, por conta da inexperiência em obter alimento como produtores. Por esse motivo, nas análises, consideramos sua inclusão relativa ao seu fenótipo.
- (g) Duas características do alvo antrópico serão anotadas: (a) a presença visual do alimento no alvo, antes da chegada do batedor. O intuito é medir o poder de atração da pista visual, já que sabidamente os primatas são extremamente visuais (Auricchio, 2017). A outra característica do alvo antrópico anotado foi se tinha algum humano ao redor do alvo, estimávamos um raio de três metros a partir de inferência visual, o intuito desta medida era estimar a aversão aos humanos e caracterizar a presença humana como um

---

<sup>8</sup> Vickery e seus colaboradores (1991) consideram aqui a divisão equitativa dos restos entre o batedor e seus usurpadores, supondo que aquilo que sobrou depois da retirada da vantagem do batedor seria dividido entre todos, como no caso de uma galinha que acha um balde de grãos: ela não necessariamente se retira do pote, pois continua comendo com as outras que chegarem depois, comportamento típico de aves. Não é isso que se espera do suposto cleptoparasitismo em sociedades hierárquicas como os primatas.

custo maior aos macacos. A categoria considera apenas o estado do alvo no momento em que o animal se aproxima em direção ao alvo. Alvos que passem a ser defendidos por humanos depois desse movimento foram considerados abandonados pelos humanos.

- (h) Matrizes de idade e hierarquia foram colocadas em uma escala ranqueada para realizar relações com o tipo de estratégia de preferência para cada fenótipo.
- (i) Com base nas ocorrências conjuntas foi estipulada a proximidade entre os membros do grupo de forrageio a partir do Índice de Jaccard, calculando o sujeito A e o sujeito B na formula  $S(A, B) = \frac{a}{a+b+c}$ , contando que  $a$  = frequência de registros de A e B juntos;  $b$  = frequência de registros de B sem A e  $c$  = frequência de A sem B. Medida já utilizada em outros estudos para estimar proximidade (Izar, 1994).
- (j) Com a frequência de usurpadores por batedor definimos a preferência entre diferentes batedores por meio de uma matriz de escolha social.
- (k) Os modificadores definidos para o usurpador (no alvo; cletoparasitismo; partilha; nos restos) nos proporcionaram a possibilidade de criar matrizes de preferências de usurpar cruzadas com a matrizes fenotípicas.
- (l) Consideramos como custo do forrageio antrópico a aproximação com os humanos. Para relativizar uma aversão aos humanos (Gaynor, 2018), analisamos a preferência por alvos abandonados a alvos do tipo lixeira.
- (m) Os eventos comportamentais relevantes foram descritos e analisados a partir dos dados gerados pelo método *ad libitum* que retrataram cooperação e estratégias grupais de enfrentamento dos ataques humanos.
- (n) Os resultados serão descritos separados entre: (a) deduções referentes à identificação do grupo social, descrição ambiental, descrição de categorias comportamentais e

descrição do alvo antrópico sob o título de Resultados do cenário social e físico. (b)

Resultados das generalizações do modelo *producer-scrounger*.

Quadro 2

**Etograma: Listagem de Definições Operacionais**

COMPORTAMENTOS AFILIATIVOS	
Catação (CA)	Procura de parasitas no pelo de outro animal.
Brincar (BR)	Dois ou mais macacos brincam de bater, correr ou morder.
Corte (CT)	Dois macacos com o comportamento de brincar, mas alternando para montar ou a cópula.
Juntos (JU)	Anota-se toda vez que dois ou mais macacos são vistos juntos em grupo.
Partilha (PA)	Quando um indivíduo que está comendo ou segurando alimento permite que outro pegue desse alimento.
COMPORTAMENTOS AGONÍSTICOS	
Deslocar (DE)	Deslocamento de um indivíduo devido à aproximação de outro.
Ameaçar (AM)	Postura característica, balançando o corpo para frente e para os lados, exibindo os dentes, levantando a cauda e às vezes vocalizando.
Agressão (AG)	Indivíduo bate ou morde outro.
Submissão (SB)	Abaixa o corpo, abaixa e levanta os olhos; pode esticar a boca, com os dentes pouco à mostra, vocalizações ritmadas.
Espera (EP)	Indivíduo observa atentamente a presença de outro animal; após a saída do animal observado, o observador assume a posição.
INTERAÇÃO COM HUMANOS	
Ameaça do macaco (AM)	Macaco se aproxima bruscamente do humano (AB); vocalização (VC); mostra os dentes (MD); mover galhos (MG).
Ameaça do humano (AH)	Humano atira água ou objeto no macaco (AA ou AO), aproximação brusca do humano (AB) ou grito (GT).
Fuga do macaco (FM)	O macaco foge após aproximação ou ameaça do humano.
Fuga do humano (FH)	O humano foge após aproximação ou ameaça do macaco.
Provisionamento de alimento (PR)	Arremesso (A) ou entrega (E) de alimento.
Contato agressivo (CA)	Mordida (MD) ou arranhão (AR).
Contato pacífico (CP)	Toque. Estratégia Pedinte (PD): macaco se aproxima do humano vagarosamente, com um ou dois braços estendidos em direção do humano, palmas para cima. O rosto do macaco mantém os lábios



	juntos e retos sem mostrar dentes ou o interior da boca, olhar para o humano com olhos abertos e sobrancelhas levantadas. Uma foto ilustrativa pode ser vista na Figura 2
Sem interação (SI)	Macaco e humano próximos (- 1m), mas sem interação alguma.

*Nota:* siglas usadas apenas durante a coleta dos dados e não constam, por esse motivo, na lista de abreviaturas e siglas desta tese.

## Área de Estudo

A partir de um ponto imaginário, criou-se um mapa que divide nossa área de estudo em partes com tamanho diferentes, mas que mantém alguma homogeneidade em sua topografia. Utilizamos 36 áreas que circundam o ponto como um relógio, em três voltas. Esses detalhes podem ser apreciados na Figura 1.



Figura 1. **Áreas (Ax) de Forrageio Antrópico.**

Foto de satélite com o norte geográfico na parte superior da imagem (retirada do Google Earth Pro) da PV. A zona foi dividida em áreas assimétricas, considerando a localização e a homogeneidade ambiental de cada espaço, por exemplo A10 é coberta de árvores de copa e relativamente menor que A9, que se trata de um descampado.

## **Análise dos Dados**

Considerando que os dados foram coletados da totalidade da população de macacos-prego que forrageiam na PV, isto é, que não se tratava de uma amostra, utilizamos o Qui-quadrado apenas para comparar a força (contundência) de associação entre as variáveis testadas em relação as mudanças ambientais, não como teste de probabilidade. Assim, as proporções das categorias comportamentais (estratégias de forrageio como variável dependente) foram comparadas na sua força de associação com os três parâmetros preditores do modelo *producer-escrounger*: (a) produtividade do recurso, (b) densidade dos recursos e (c) total de indivíduos no grupo, por meio do teste estatístico não paramétrico Qui-quadrado ( $X^2$ ) na primeira condição e por meio de estatísticas descritivas nas outras duas condições. Os cálculos foram realizados empregando o *software* livre *R 14.0* como ferramenta estatística<sup>9</sup>.

## **Equipamentos de Campo**

Foi utilizado um *Software* de planilhas informatizadas para registro de dados. Escolhemos o aplicativo *Numbers*, na sua versão 3.0.5, desenvolvido pela *Apple Inc.* em 2016. O *software* funciona em um *tablet* desenvolvido pela mesma empresa. Criamos uma planilha com 28 colunas para diferentes registros. Os registros foram reforçados com gravações de imagens efetuadas com câmera semiprofissional com tripé.

---

<sup>9</sup> Os dados analisados pelo Qui-quadrado também foram processados por meio da análise de regressão binomial, mas como os resultados foram análogos, optamos por apenas manter o resultado do Qui-quadrado para ilustrar a contundência da resposta.

## **Financiamento**

A pesquisa contou, para sua realização, com o apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001 [This study was financed in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nivel Superior – Brasil (CAPES) – Finance Code 001].

## **Resultados do Cenário Social e Físico**

### **Reconhecimento do Grupo Social**

Os indivíduos foram identificados por meio de sessões fotográficas e de filmagem individuais e em grupo. Cada sujeito foi nomeado e presumida sua posição hierárquica a partir do tamanho, das interações agonísticas observadas e de submissão durante a coleta dos dados. Todos foram separados por sexo e posição no grupo, lembrando que o dimorfismo sexual nesta espécie é acentuado em relação ao tamanho. Os infantes e os jovens foram reunidos em dois grupos para facilitar a análise dos dados e evitar os possíveis erros e lacunas de identificação dos indivíduos imaturos durante a coleta dos dados. O Quadro 3 dispõe os membros do grupo em ordem hierárquica e com uma breve observação do animal. Em seguida, O Quadro 4 oferece imagens e uma descrição de cada macaco.

Quadro 3  
**Nomeação e Posição Hierárquica (*Ph*)**




Sujeito (Nome)	<i>Ph</i>	Observações
Macho 1 (Rambo)	1	<p>Nomeado por Sacramento (2014) como Rambo. Animal mais robusto do grupo e que se identifica como o primeiro na posição de hierarquia devido ao seu porte claramente avantajado em relação ao grupo. Há registro de interações agonísticas contra os visitantes. De difícil habituação, pois não tolera muita aproximação, realizando ameaças e avanços nos pesquisadores. Foi avistado diversas vezes brincando e partilhando comida com os indivíduos imaturos do grupo, que supomos serem sua prole. Muito agressivo com machos que raramente apareceram na piscina. Na interação com os outros macacos é comum observar ele deslocar os outros do lugar com a sua chegada.</p>
Fêmea 1 (Rihana)	2	<p>Rihana é uma fêmea adulta nomeada por Sacramento em 2014. Animal de porte adulto. Relativamente mansa, permite aproximações dos pesquisadores e visitantes. Teve dois partos registrados pela observação nos últimos três anos. Foi avistada diversas vezes partilhando comida com Rambo e os indivíduos imaturos do grupo, que supomos serem sua prole. De fácil identificação, pois apresenta topete único no grupo.</p>

<p>Fêmea 2 (Cotoca)</p>	<p>3</p>	<p>Fêmea adulta nomeada por Sacramento em 2014. Animal de porte adulto. Animal arisco, não permite aproximações dos humanos. Raramente foi vista partilhando comida com os filhotes, geralmente com a própria cria. Nunca foi vista brincando com o grupo de filhotes ou de jovens ou participando de alguma catação com o grupo. De fácil identificação, devido a cauda decepada próxima ao tronco. Último parto em dezembro de 2016. A partir daí foi vista constantemente com o filhote.</p>
<p>Macho 2 (Dida)</p>	<p>4</p>	<p>Macho adulto. Animal com aparição constante na PV. Forrageia bastante comida antrópica, algumas vezes de forma solitária e outras acompanhado dos filhotes e jovens que geralmente também acompanham Rambo e Rihana. Nomeado pelo pesquisador Murilo Camargo.</p>
<p>Sub-adulto (Mini)</p>	<p>5</p>	<p>Animal macho de porte pequeno. É visto frequentemente acompanhando Dida. Muito forrageador da comida humana, tem uma cicatriz profunda de corte na mão direita que limitou seus movimentos. Nomeado pelo pesquisador Murilo Camargo.</p>

<p>Jovens (Anelado; Cambita; Jovem e Pequena)</p>	<p>6*</p>	<p>No total, quatro indivíduos conhecidos. A principal característica deste grupo é a difícil distinção entre eles e a indefinição do sexo ainda em alguns. Reconhecemos: (a) Anelado: principal característica é o pelo claro. Raramente é avistado na PV para forrageio, quando aparece geralmente está acompanhado no final do dia para brincar com o grupo jovens embaixo das árvores na beira da piscina; (b) Cambita: animal de porte pequeno. (c) Pequena: aparentemente fêmea, com os membros finos e pelagem clara. (d) Jovem: nome dado a um terceiro indivíduo muito parecido com Anelado e Cambita, sendo fácil confundi-los. Quando não foi possível identificar exatamente o indivíduo foi chamado de Jovem como nome genérico.</p>
<p>Infantes (Rixar; Farofa; Fofu e Goku)</p>	<p>7*</p>	<p>(a) Rixar: filhote da Rihana, nascido em janeiro de 2016. A principal característica é o sexo não definido e o tamanho pequeno do corpo. Alguns ainda são carregados nas costas; (b) Farofa: filhote que aparece raramente. Desconhecida a mãe, pois já foi visto com Rihana e Cotoca; (c) Fofu: Filhote que aparece em maior frequência. Geralmente seguindo a Rihana; (d) Goku: Filhote da Cotoca.</p>

Nota: \*Ph presumido para todos os membros das categorias Jovens e Infantes.

Quadro 4  
**Descrições Físicas dos Membros do Grupo**

Sujeito (Nome)	Observação	Fotografia
Macho 1 (Rambo)	Fotografia realizada em 19 de maio de 2015. Rambo já era o dominante. Nota-se os antebraços robustos e o topete bipartido com as extremidades arredondadas.	
Fêmea 1 (Rihana)	Fotografia realizada em 04 de fevereiro de 2016. Nota-se o topete reto e exagerado. Carregando o Rixar, nessa época com aproximadamente dois meses.	
Fêmea 2 (Cotoca)	Fotografia realizada em 13 de abril de 2016. Sua cauda decepada facilita seu reconhecimento. Seu rosto também é bastante característico e seu topete é espetado para cima bipartido em pontas finas.	



<p>Macho 2 (Dida)</p>	<p>Fotografia realizada em 16 de outubro de 2016. Muito parecido com o Rambo, apenas com o corpo menos robusto, mas com porte adulto, além de visualmente ser mais juvenil.</p>	
<p>Sub-adulto (Mini)</p>	<p>Fotografia realizada em 29 de outubro de 2016. Animal macho, mas com porte de uma fêmea adulta e pequeno topete em desenvolvimento.</p>	
<p>Jovens</p>	<p>Fotografia realizada em 19 de maio de 2015. Animais de pequeno porte em relação aos adultos. Não apresentam topetes. De difícil identificação, tanto do nome quanto do sexo. Geralmente andam em grupo acompanhando os adultos.</p>	
<p>Infantes</p>	<p>Fotografia realizada em 08 de outubro de 2016. Rixar com 10 meses. Ainda com o pelo característico de infante. Na ocasião acompanha a Rihana durante forrageio antrópico.</p>	

## **Características do Grupo**

Grupo com 13 indivíduos, multimacho e predominantemente jovem, na razão de um adulto para cada 2,25 não-adultos. Apresentam tradição estável de quebra de coco com uso de ferramenta (Camargo, 2018) e, durante as observações, foi possível registrar de forma anedótica o uso de copos como transportadores de líquido ou comida<sup>10</sup>, formigas sendo esmagadas para passar no pelo (repelente?), varetas para forragear nas paredes de pedra e galhos atirados em cobras, entre outras curiosidades comportamentais que merecem ser descritos e categorizados em futuras observações (Ver Figura 2). A habituação agonística com os humanos é uma das principais características do grupo. Atualmente o grupo é conhecido pela administração do parque pelas ocorrências com mordidas aos visitantes registradas na enfermaria do local, sendo que todos ataques registrados foram do Macho 1. Uma curiosidade sobre esses ataques com mordida é que envolveram a defesa de outro macaco, sempre de um infante.

---

<sup>10</sup> Comportamento ainda sem definição operacional fechada, ainda sobre análise.

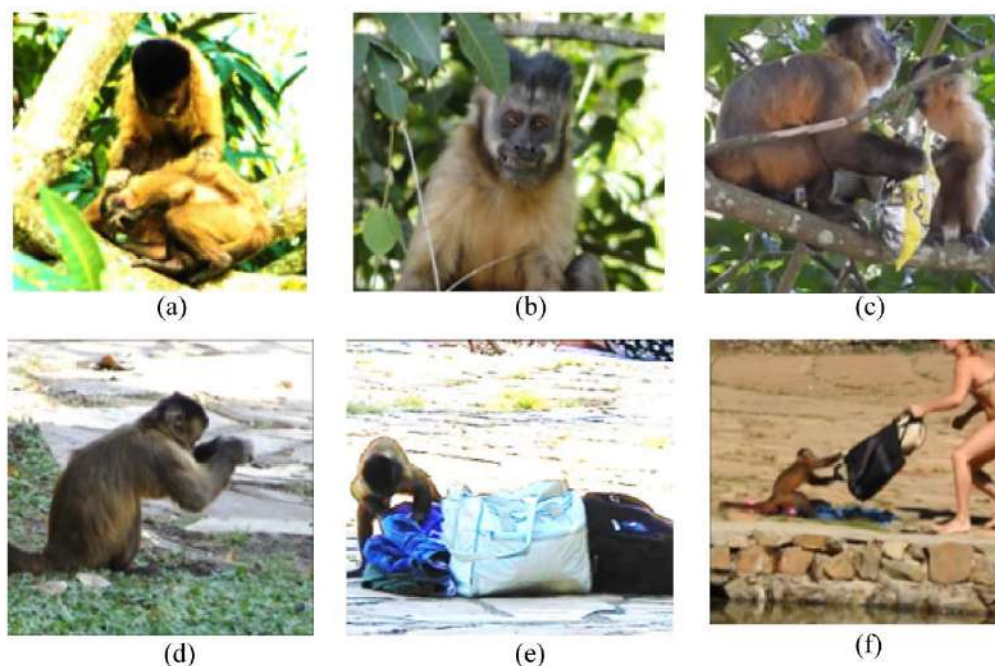


Figura 2. **Fotografias do cotidiano do grupo.**

Imagens da parte superior: (a) Macho 1 fazendo catação de um dos Infantes; (b) Fêmea 2 com a configuração emocional da face em *display* de agressividade, muitas vezes essa configuração é confundida com um sorriso pelos visitantes e (c) Partilha de alimento antrópico do Macho 1 com um dos Infantes. Imagens da parte inferior: (d) Tradição no grupo de uso de ferramentas, na imagem o indivíduo Subadulto usa uma pedra para quebrar um coquinho; (e) Procura manual em alvo antrópico abandonado. Durante o forrageio alguns já foram vistos e filmados abrindo *zippers* e caixas com destreza motora admirável nas mãos e (f) O maior custo do alimento antrópico é o enfrentamento com os humanos, muitas vezes de forma agressiva e com ataques dos humanos com aproximações bruscas e, nos extremos, atirando objetos ou líquidos no macaco.

### **Locomoção e Uso do Espaço Pelo Grupo**

O grupo mantém uma rotina diária de percursos entre as duas piscinas do parque, ocupando a mata ciliar alta do córrego do acampamento. Os macacos só são avistados fora da mata ciliar no contexto da área descampada em volta das duas piscinas naturais para forrageio de comida ou como local de descanso e de partilha de comida, bem como para brincar em grupo, para catação entre eles e para dormir no meio do dia. Estimamos o espaço de uso do grupo a partir

do reconhecimento ambiental e de ocorrências registradas no local. O polígono de uso estimado tem um perímetro de aproximadamente 2,93 quilômetros e 0,22 quilômetros quadrados de área<sup>11</sup>. Regularmente o grupo se desloca em uma rota entre as piscinas de aproximadamente 686 metros ao leste da PV e, periodicamente, explora as áreas sul e oeste por um trajeto que circunda a PV por aproximadamente 701 metros. Também foi reconhecido um local de dormir rotineiro ao norte da PV, em um lugar com árvores altas e com emaranhados de vegetação do tipo trepadeira, onde os macacos entram no início do crepúsculo. Curiosamente essa área também é o local com maior altitude da área de uso. Além desse local de dormir, os macacos costumam descansar nas árvores que circulam uma pequena lagoa perene de formato redondo e com diâmetro aproximadamente de dez metros, localizado a 80 metros ao leste da PV. Os locais e rotas citados podem ser observados no mapa da Figura 3. Dentro do mapa de áreas descrito na Figura 1, os dados apontaram claramente uma preferência para as áreas 24 e 12, 9, 10 e 23 locais com o solo descampado, mas que a cobertura das árvores permite ampla locomoção arborícola, mantendo-os afastados dos humanos.

---

<sup>11</sup> Todas as medidas de distância resultaram de ferramentas disponíveis no serviço pago *online* do servidor *Google Earth Pro*.



Figura 3. **Vista aérea da mata ciliar do Córrego do Acampamento.** Foto de satélite com o norte geográfico na parte superior da imagem (retirada do Google Earth Pro) da área destinada às piscinas naturais no PNB. Pode-se notar a PV à esquerda. Polígono Branco: área de uso contínuo. Polígono Vermelho Maior: área de forrageio de recursos antrópicos na PV. Polígono Vermelho Menor: área de descanso e partilha durante o forrageio na PV. Polígono Azul: área de recolhimento noturno. Trilha Marrom: percurso entre as piscinas. Trilha Verde: percurso de forrageio Sul / Oeste.

## Recursos Silvestres

Os macacos apresentam uma dieta variada e rica dentro do PNB na forma de pequenas aves, insetos, lagartos, frutos diversos, sementes diversas e flores. Registraram-se os seguintes recursos sendo consumidos por eles: fruto da maria-mole (*Guapira graciliflora*); fruto da frutade-pomba (*Erythoxylum decidem*); sementes de pata-de-vaca (*Bauninia monandra*); sementes de jequitibá-branco (*Cariniana estrellensis*); frutos da mangueira (*Mangifera indica*); frutos da goiabeira (*Psidium guajava*); fruto do abacateiro (*Persea americana*); fruto do ingá-feijão (*Inga laurina*); sementes da pinha-do-brejo (*Talauma ovata*); fruto do jatobá-do-cerrado (*Hymenaea stigonocarpa*); fruto da curiola (*Pouteria ramiflora*); fruto da gameleira (*Ficus adhatodifolia*) entre diversas outras árvores, flores e brotos de capim e bromélias, assim como castanhas das palmeiras do local e recursos do tipo proteína animal (aves, lagartos, insetos e ovos de diversas espécies). Estes dados coincidem com os apresentados por Sacramento (2014)

e Sabbatini et al. (2008), que apontam grande variabilidade desses recursos, que consideram abundantes dentro da mata.

### **Recursos Antrópicos**

Os recursos antrópicos são trazidos pelos visitantes do parque. Entre esses alimentos, tem sido comum encontrarmos tanto alimentos naturais, como bananas, quanto alimentos industrializados, como doces, embutidos e diversos tipos de salgadinhos. As bebidas também podem ser divididas entre naturais (*in natura*), como água de coco verde, e processadas, como refrigerantes. Para mais detalhes observar o Quadro 5 com uma pequena lista de substâncias que os macacos foram vistos ingerindo.

Os recursos antrópicos podem ser adquiridos diretamente dos pertences dos visitantes, algumas vezes pela iniciativa do macaco e outras, oferecidas pelos humanos, mas também podem ser adquiridos de forma indireta, da lixeira ou quando são largados pela área de visitação. Nesse sentido, a oferta de alimentos antrópicos está diretamente relacionada com o número de visitantes: quanto mais visitantes, maior a densidade de recursos disponíveis<sup>12</sup>. Alguns grupos de visitantes trazem comida para muitos adultos humanos, com paneladas de galinhadas, bolos inteiros em grupos diversos de instituições grandes como escolas, asilos e parecidos.

As porcentagens do tipo de qualidade da comida antrópica na amostra indicaram 57 % de alimentos processados e 43 % de alimentos *in natura*.

---

<sup>12</sup> Dados estatísticos confirmando essa colocação foram encontrados, em 2017, pelo aluno de graduação Pedro Belloti (IP/UnB) em trabalho acadêmico de iniciação científica ainda não publicado.



Figura 4. **Forrageio de recursos antrópicos.** Situações identificadas: (a) procura nas lixeiras; (b) provisionamento por humanos de forma pacífica como Pedinte (Descrito no Quadro 2 como subcategoria da classe comportamental Contato Pacífico); (c) alvos visíveis e (d) alvos sem alimento visível, note a capacidade para abrir mochilas e contêineres dos humanos. Note-se também a postura dos animais, de vigilância em equipe contra humanos hostis.

---

*Nota:* fotografias dentro da zona de forrageio.

Quadro 5  
**Lista de Alimentos Antrópicos**

<b>Alimento</b>	<b>Observação</b>
Alimentos <i>in natura</i>	banana, goiaba, manga, abacaxi, melancia, mamão, abacate, mexerica, uva, coco verde.
frutas secas	Banana passa, uva passa
Carboidratos processados	Pães diversos, biscoitos, pamonhas, bolachas doces, salgadinhos industrializados, pasteis fritos e guarnições diversas (arroz, feijão, macarrão e farinha).
Proteínas de origem animal	Ovo, carne (boi; frango), embutidos (presuntos, salaminhos, mortadelas, salsichas).
Líquidos	Sucos de frutas naturais e industrializados, refrigerantes diversos.
Laticínios	Iogurte, queijos diversos, picolés e sorvetes.
Alimentos anedóticos	Balas e chicletes diversos, margarina (gordura vegetal) e protetor solar.

### **Descrições Comportamentais Complementares**

A descrição *ad-libitum* da defesa por coespecífico foi anotada em relação à frequência e à direção das díades sociais e exemplificada na Figura 5. A forma como acontece esse tipo de evento foi registrada e exemplificada no Quadro 6. Ao todo, registramos 73 eventos de defesa por coespecífico. A matriz de relacionamento entre as díades defensor / defendido é descrita na Tabela 1. Cada indivíduo foi escalado em uma lista de defensores: Macho 1 = 44 defesas; Fêmea 1 = 10 defesas; Macho 2 = 9 defesas; Jovens = 7 defesas; Subadulto = 4 defesas; Infantes = 1 defesa e Fêmea 2 = 0 defesas.






Tabela 1  
**Número de Defesas Entre as Díades Defensor / Defendido**




	Jovens	Macho 2	Macho 1	Fêmea 1	Fêmea 2	Subadulto	Infantes
Jovens	1	0	1	3	0	1	1
Macho 2	4		1	0	0	1	3
Macho 1	3	6		23*	2	3	1
Fêmea 1	0	0	5		0	0	5
Fêmea 2	0	0	0	0		0	0
Subadulto	1	1	0	1	0		1
Infantes	0	0	1	0	0	0	0


*Notas:* (a) Defensores na primeira coluna e defendidos na primeira linha. (b) \* maior discrepância entre as defesas.

Outros registros foram relacionados à presença de *scroungers* de aprendizagem social (Ottoni, Rezende & Izar, 2005) durante a defesa contra os humanos, na situação em que os menores repetiam o movimento, na retaguarda, os adultos em reações comportamentais categorizadas no etograma como “Mover Galhos” ou “Mostrar Dentes”. Mas nem todo contato com humanos foi agressivo. Outras configurações de forrageio foram anotadas, inclusive afiliativas. Nesse contexto destaca-se o “Pedinte”, categoria comportamental descrita da seguinte forma: macaco se locomove (pequenos passos vagarosamente) em direção a um humano, com o rosto sem emoção clara ou definida, a boca fechada e os lábios retos e os olhos abertos em direção fixa ao humano. Os braços são estendidos em direção aos humanos, palmas das mãos para cima. O exemplo “b” da Figura 4 apresenta uma imagem da categoria. Essa categoria foi registrada em praticamente todo o grupo na seguinte ordem por frequência: Fêmea 1 = 5; Infantes = 4; Macho 2 = 3; Macho 1 = 2; Jovens = 2; Fêmea 2 = 1; Subadulto = 1.

Quadro 6  
**Descrição de uma Defesa por Coespecifico**

Sujeitos	Observação	Frames
<p><b>Frame 1</b></p> <p><b>Sujeito:</b> Fêmea 1</p>	<p>Fêmea 1 em A12.            Manuseia um alvo antrópico.            Sem alimento visível e Sem humanos presentes em um raio de 3 metros. O alvo é composto por mochilas e contêineres.</p>	
<p><b>Frame 2</b></p> <p><b>Sujeito:</b> Macho 1</p>	<p>Macho 1 em A24 na copa das árvores. O rosto e o corpo virados para o local onde está a Fêmea 1 (solo da A12).</p>	
<p><b>Frame 3</b></p> <p><b>Sujeitos:</b> humano e Fêmea 1</p>	<p>Humano faz aproximação brusca em direção da Fêmea 1. Fêmea 1 pula em direção da árvore mais próxima enquanto realiza vocalizações de alarme e <i>display</i> de agressividade em direção ao humano.</p>	

<p><b>Frame 4</b></p> <p><b>Sujeito:</b></p> <p>Macho 1</p>	<p>Macho 1 desce da árvore em A24 e corre (alta velocidade) em direção da Fêmea 1 em A12.</p>	
<p><b>Frame 5</b></p> <p><b>Sujeitos:</b></p> <p>humano, Fêmea 1 e Macho 1</p>	<p>Macho 1 e Fêmea 1 em A12 realizam <i>display</i> de agressividade contra o humano. O humano se afasta dos macacos aproximadamente 2 metros.</p>	
<p><b>Frame 6</b></p> <p><b>Sujeitos:</b></p> <p>humanos, Fêmea 1 e Macho 1.</p>	<p>Aglomerado de humanos olhando em direção do Macho 1 a 2 metros de distância. Todos em A12. Macho 1 segura uma panela de comida humana e corre em direção de A24. Em A24 escala uma árvore carregando a panela.</p>	

<p><b>Frame 7</b></p> <p><b>Sujeitos:</b> Macho 1 e Infante.</p>	<p>Macho 1 na copa de uma árvore de A24 segura uma panela de comida antrópica. A 50 centímetros de distância um dos Infantes realiza vocalizações de chamado de comida. Ambos comem no fim do evento.</p>	
--	---	--

*Nota: Frames de filmagem realizada no dia 27/07/2017. Neste evento um total de sete macacos comeram além do Macho 1: Fêmea 1, Macho 2, Subadulto, dois Jovens e um Infante.*

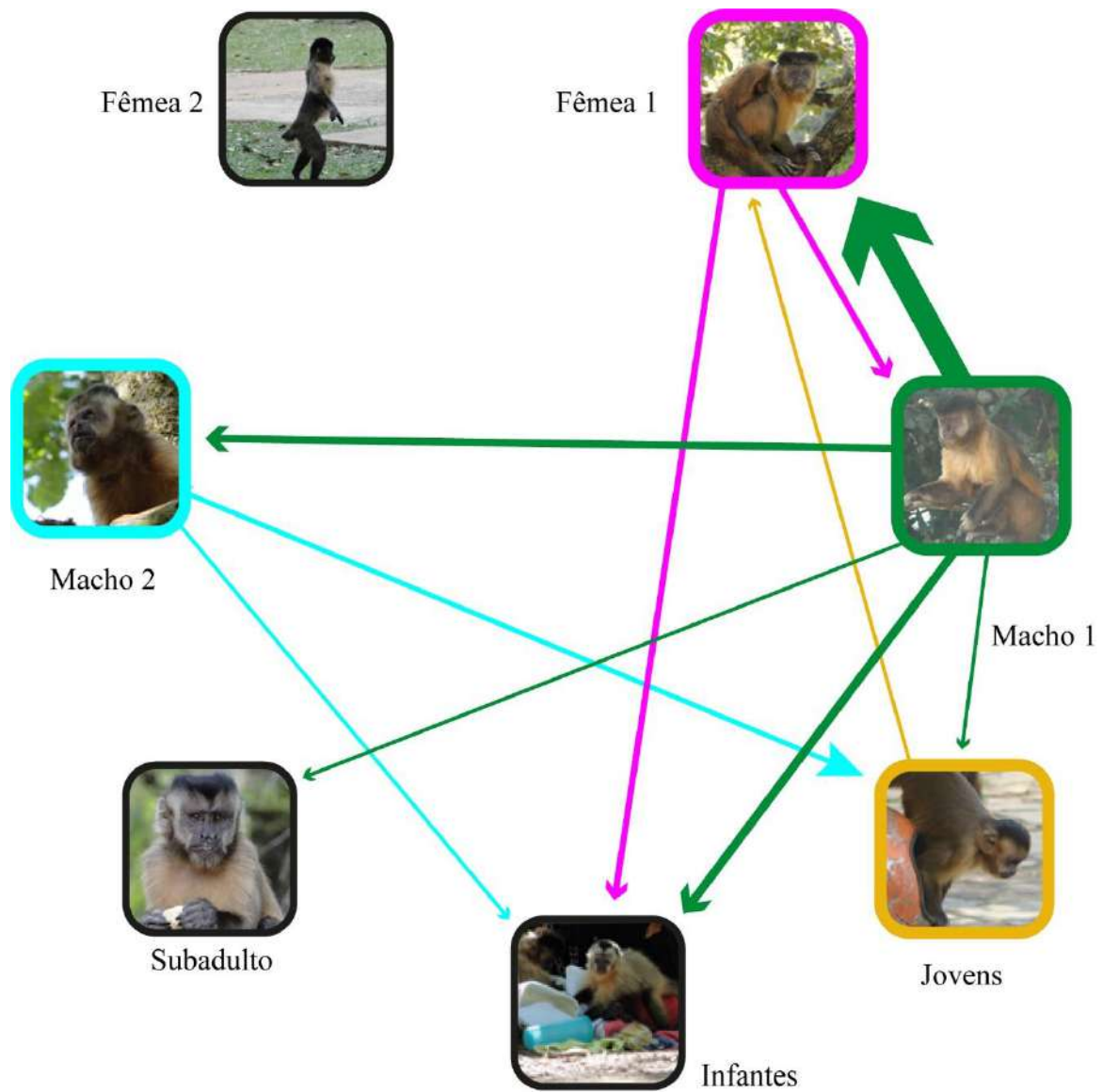


Figura 5. **Setas ponderadas da frequência de defesas.**

**Notas:** (a) As cores da linha e do enquadre combinadas indicam o defensor e a largura das linhas a intensidade da frequência de eventos; (b) Foram retiradas da representação gráfica eventos com frequência < 3.

## Resultados: Generalizações do Modelo *Producer-Scrounger*

### Frequências e Porcentagens Preliminares

Obteve-se 455 ocorrências para os batedores e 443 ocorrências de usurpações. As frequências por indivíduos podem ser vistas nas Tabela 2, com duas colunas principais, a primeira com o posicionamento da frequência e porcentagem para a estratégia batedor e a segunda com os dados da estratégia de usurpador.

Em relação às frequências, os membros do grupo também foram posicionados do maior ao menor batedor e, da mesma forma os usurpadores na estratégia de usurpar. A linha de posicionamento de preferência por um batedor seguiu esta ordem: (a) Fêmea 1 = (167 usurpadores); (b) Macho 2 = 123; (c) Subadulto = 45; (d) Fêmea 2 = 40; (e) Jovens = 33; (f) Macho 1 = 24 e (g) Infantes = 11, e para a estratégia de usurpador, colocamos em ordem de frequências em que o indivíduo fez o papel de usurpador: (a) Jovens = 131 (eventos em que foi usurpador); (b) Infantes = 125; (c) Macho 1 = 61; (d) Subadulto = 54; (e) Macho 2 = 28; (f) Fêmea 2 = 23 e (g) Fêmea 1 = 21.

Tabela 2  
**Frequências e Porcentagens das Estratégias**

	Batedor		Usurpador	
	<i>f</i>	%	<i>f</i>	%
Fêmea 1	112	84	21	16
Macho 2	117	81	28	19
Subadulto	52	49	54	51
Fêmea 2	76	77	23	23
Jovens	44	25	131	75
Macho 1	23	27	61	73
Infantes	31	20	125	80

## Custo do Forrageio Antrópico

O principal custo do forrageio antrópico implica diretamente na interação com os humanos. Os visitantes realizam um duplo vínculo com o grupo, com alguns provendo os macacos e outros fazendo ameaças e até agressões nas seguintes frequências: (a) afiliativas: 38 provisionamentos e (b) agonísticas: 108 aproximações bruscas, 17 gritos, e 18 arremessos de objetos ou líquidos. Para esses dados obteve-se uma razão de 1,2 : 4,6 para interações afiliativas e agonísticas respectivamente.

Outro método empregado para medir a aversão aos humanos foi o forrageio nas lixeiras, por se tratar de alimento que geralmente não é defendido pelos humanos nem vigiado. Na Figura 6 pode-se apreciar as diferentes especializações no grupo e preferência por forragear nas lixeiras.

A escolha do alvo também foi tendenciosa para evitar os humanos, com 65 % das ocorrências em alvos abandonados pelos humanos.

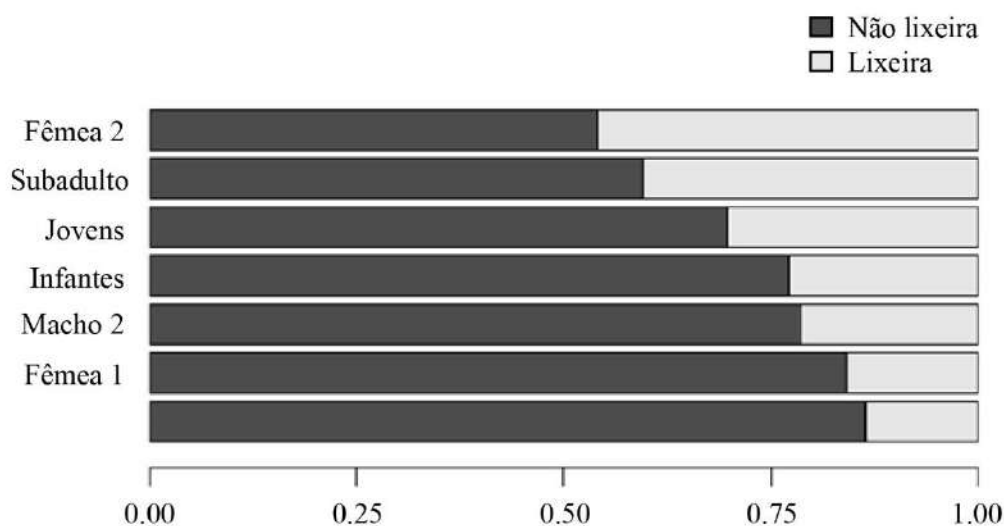


Figura 6. **Proporções para o forrageio em lixeiras.**

Nota: Força de associação entre as variáveis pelo teste  $X^2 = 29,67$  e  $p < .01$ .

## A Vantagem do Batedor

Para estimar a vantagem do batedor as frequências para o sucesso em comer foram divididas entre ambas as estratégias e, com o emprego do teste não paramétrico  $X^2$ , comparou-se a associação entre as variáveis envolvidas. Os batedores comeram 277 vezes dos 455 eventos e os usurpadores 350 vezes em 443 eventos. As proporções do sucesso em comer (comer / não comer) como variável associada em relação alguma das duas estratégias (batedor / usurpador) foram testadas com a estatística *Pearson's*  $X^2 = 34,15$  e  $p < ,01$ . Esse dado induz inferir maior vantagem para o usurpador, o que nos levaria a supor, em parte, a preferência pelo uso dessa estratégia nos adultos do grupo, sem considerar a quantidade ingerida. Na impossibilidade de controlar exatamente com dados intervalares a quantidade ingerida, optou-se por dados ordinais e foram anotadas, para as 627 ocorrências de sucesso em comer, 509 ocorrências das subcategorias Migalha (quantidade minúscula de alimento), Punhado (quantidade que cabe nas mãos dos macacos) e Farto (quantidade que excede o espaço das mãos do macaco). Os resultados foram respectivamente, primeiro para os batedores (129 / 57 / 39) e segundo para os usurpadores (129 / 76 / 79). Ao testar a associação das variáveis, com a estatística do teste  $X^2$ , foi rejeitada a  $H_0$ . Na Figura 7 podem-se visualizar essas diferenças e os valores do teste estatístico  $X^2$ .



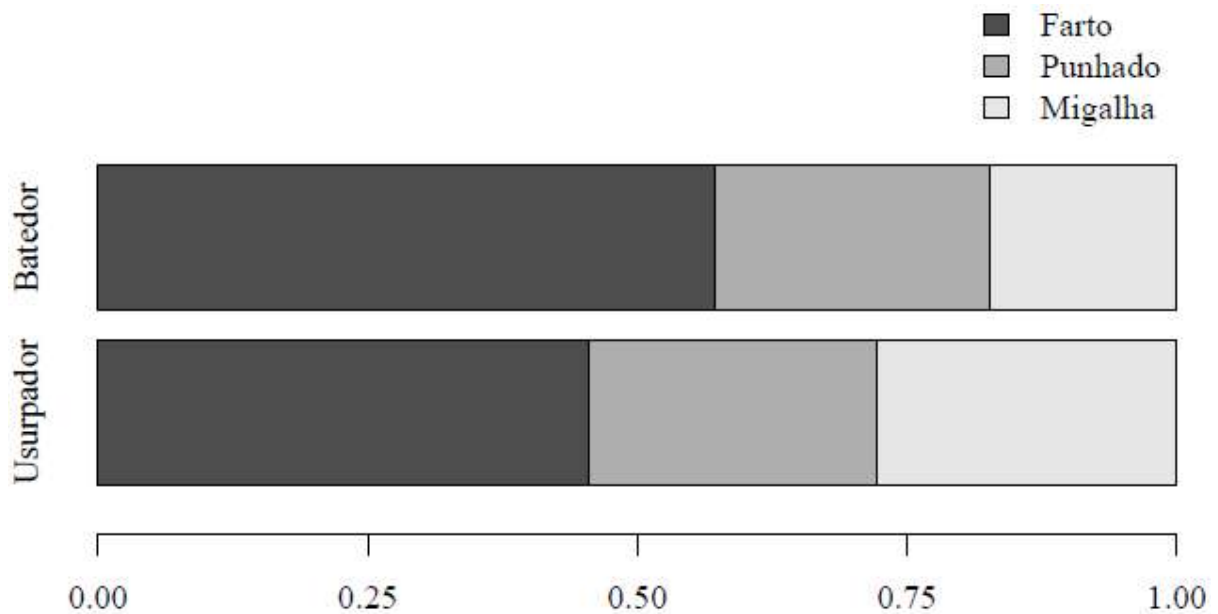
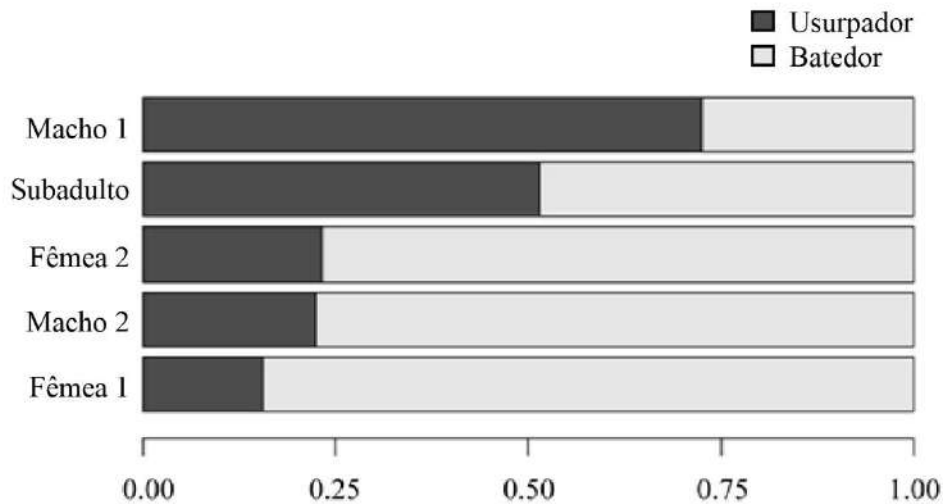


Figura 7. **Comparação entre a quantidade ingerida pelos batedores e pelos usurpadores.**

Nota: proporções comparadas pela estatística do teste  $X^2 = 9,32$  e  $p < .01$ .

### Proporções Estratégicas

Os indivíduos adultos foram dispostos, nas proporções de seus resultados por estratégia, na Figura 8. Com esses dados classificou-se, por meio das devidas porcentagens, cada indivíduo como batedor, oportunista e usurpadores. Como regra para a classificação, assumidos que o jogador deve ter sua estratégia dominante maior ou igual a  $3/4$  do total de eventos em que participou, dessa forma a razão  $t : q : r$  considerada foi  $3 : 2 : 2$ , com a Fêmea 1, Fêmea 2 e Macho 2 como batedores, o Subadulto e o Macho 1 como oportunistas, com a observação que o Macho 1 tem uma tendência forte e clara para a usurpação (ver Figura 6). Os indivíduos jovens e infantes foram considerados usurpadores seguindo nossa regra. Ao analisar a razão de preferências entre ser batedor, oportunista ou usurpador apenas entre os adultos e o Subadulto foi obtido o valor  $3 : 2 : 0$ , com as fêmeas e o Macho 2 adotando estratégia de batedores e o Macho 1 e o Subadulto, de oportunistas. Assim, podem se definir, entre apenas os adultos, as proporções de  $t + q + r = 1$ , com  $0,75 + 0,25 + 0,00 = 1$  com  $N = 4$ .



**Figura 8. Comparações entre as proporções das estratégias para os adultos.**

*Nota:* Proporções comparadas pela estatística do teste  $X^2 = 109,48$  e  $p < .01$ .

### Alianças de Forrageio

O tamanho total do grupo não é representado durante os eventos de forrageio. Muitas vezes, na realidade, o forrageio se tratava de uma dupla (18,74 %) ou, na maioria das vezes, uma investida individual (55,37 %). A média de indivíduos participantes nos eventos de forrageio foi 1,99 e o desvio padrão = 1,79, sendo o mínimo de participantes por evento um e o máximo 13. Esses dados indicam uma rede de relações intragrupo, com alianças e escolhas de quem usurpar entre os membros do grupo. Em outras palavras, durante as decisões tomadas de como se posicionar espacialmente durante o jogo simultâneo não são aleatórias.

A escolha pelo forrageio solitário ou em subgrupos de três indivíduos leva a pensar em alianças que implicam em uma tomada de decisões sociais. Com o Índice de Jaccard conseguiu-se estimar a proporção de agrupamento entre os membros do grupo durante o forrageio (ver Tabela 3). Formaram-se díades para calcular as vezes em que dois jogadores eram vistos em evento de forrageio antrópico conjunto, independente da estratégia escolhida (Figura 9), resultados que corroboram com a ideia de alianças entre jogadores específicos. Cada díade foi escalada em uma lista com seu respectivo índice calculado resultando na matriz de relacionamento.

Tabela 3

**Matriz de Agrupamento para as Díades de Forrageio Social**

	Infantes	Macho 1	Fêmea 1	Fêmea 2	Macho 2	Subadulto
Jovens	0,27	0,27	0,19	0,09	0,21	0,17
Infantes		0,29	0,23	0,14	0,15	0,15
Macho 1			0,28	0,09	0,15	0,13
Fêmea 1				0,07	0,08	0,10
Fêmea 2					0,07	0,13
Macho 2						0,20

*Notas:* (a) Defensores na primeira coluna e defendidos na primeira linha. (b)\* maior discrepância entre as defesas.

Os resultados apontam as decisões tomadas pelos animais na hora de escolher quem usurpar, eles podem ser apreciados na representação gráfica de rede social da Figura 10. Essa Figura consegue representar bem o papel da Fêmea 1 como batadora preferida do grupo. A Tabela 4 apresenta a matriz das frequências das díades batador / usurpador.

Tabela 4

**Matriz das Frequências Entre as Díades Batador / Usurpador**

	Fêmea 1	Infantes	Macho 1	Jovens	Macho 2	Subadulto	Fêmea 2
Jovens	4	9	4	8	3	4	1
Macho 2	6	18	16	51		29	3
Macho 1	4	9		7	2	1	1
Fêmea 1		56	34	44	11	13	9
Fêmea 2	3	15	3	7	6	6	0
Subadulto	3	14	3	11	5		9
Infantes	1	4	1	3	1	1	0

*Nota:* Batadores na primeira coluna e usurpadores na primeira linha.

A Tabela 5 indica que os maiores cleptoparasitas são os machos adultos, entretanto, com um olhar mais detalhado, notou-se que esse tipo de usurpação acontece raramente e geralmente

na forma de deslocar o indivíduo subordinado do local em que o dominante chega. Nesses dados também é possível notar a partilha dos alimentos entre os macacos como uma forma de usurpação.

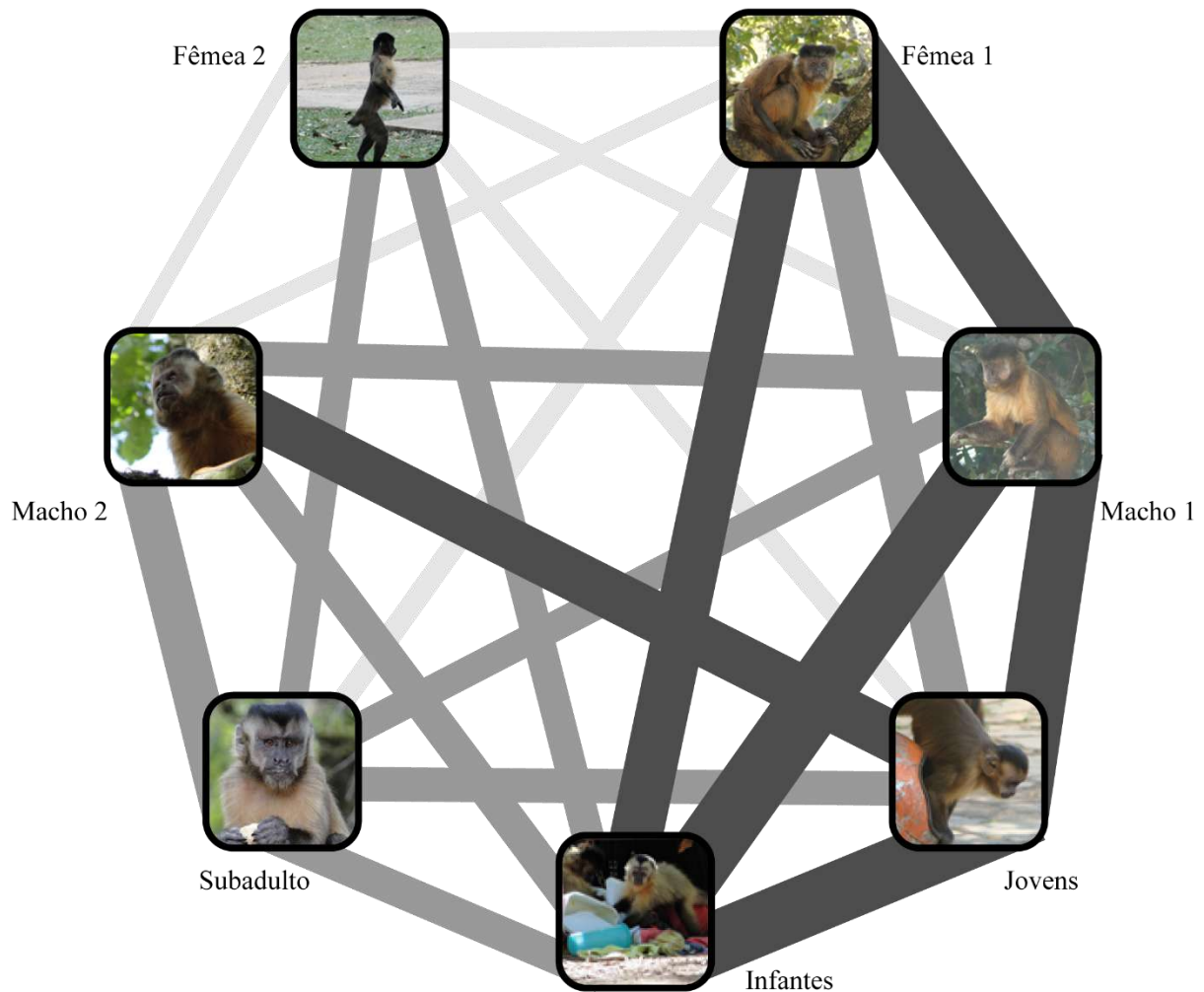


Figura 9. **Rede social da proximidade das díades sociais durante os eventos de forrageio antrópico.**  
As linhas indicam a díade e a largura da linha a intensidade da proximidade (força de união). As linhas cinza escuras indicam as relações mais fortes. As linhas cinzas indicam uma relação mediana e as linhas claras indicam uma relação fraca.

*Nota:* Espessuras das linhas ponderadas a partir do Índice de Jaccard para os indivíduos envolvidos em cada evento de forrageio antrópico.

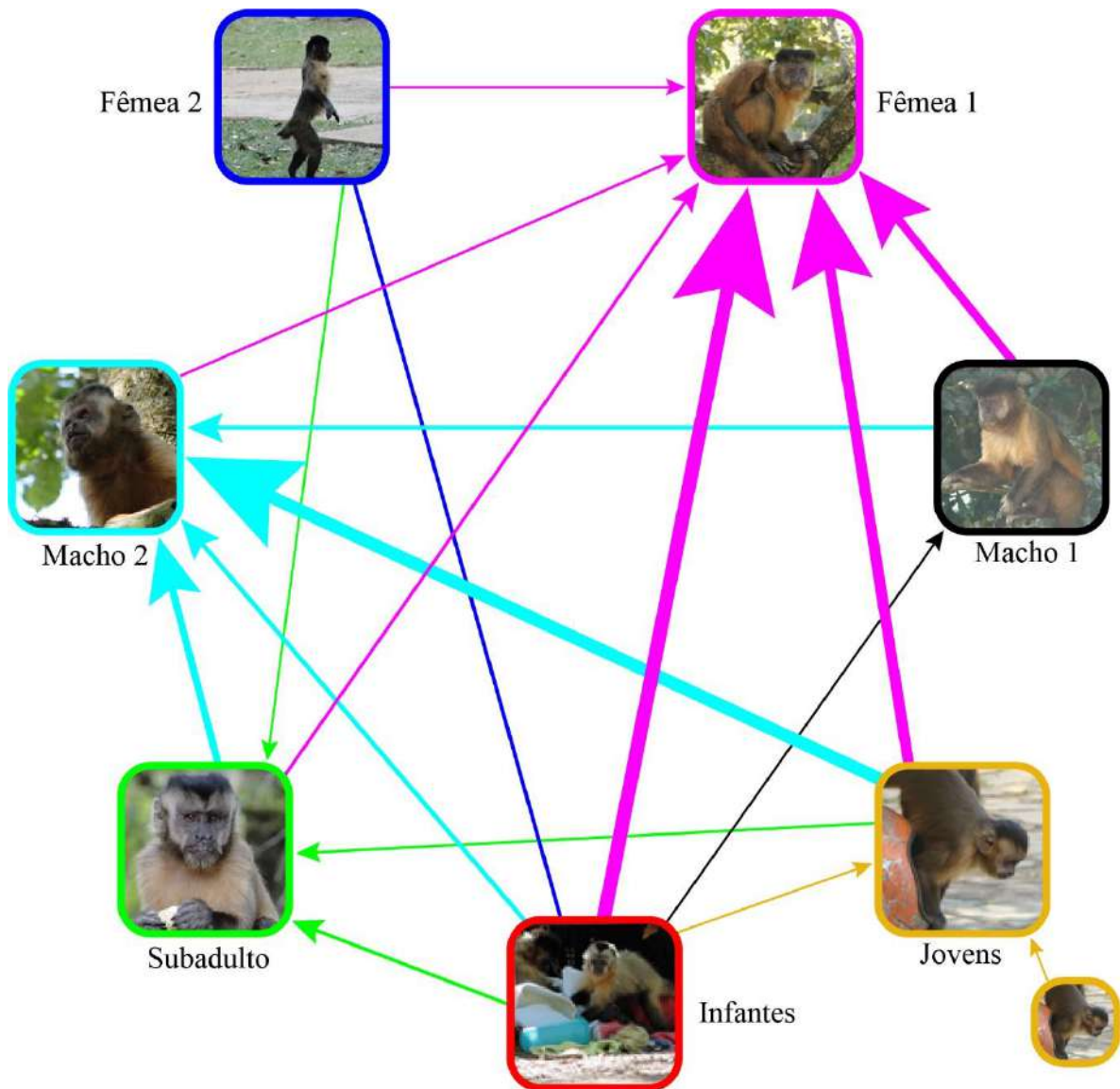


Figura 10. **Linhas ponderadas da frequência de usurpações.**

Notas: (a) As linhas coloridas em conjunto ao enquadre colorido indicam a direção da usurpação e a largura das setas a intensidade dessa usurpação pela frequência ponderada; (b) Foram retiradas da representação gráfica as frequências abaixo de cinco ocorrências.

Tabela 5  
**Tipo de Usurpação por Indivíduo**

	Alvo	Cleptoparasitismo	Partilha	Restos
Fêmea 1	0,71	0,05	0,14	0,10
Fêmea 2	0,74	0,00	0,00	0,26
Infantes	0,34	0,00	0,45	0,21
Jovens	0,54	0,03	0,20	0,23
Macho 1	0,72	0,11	0,08	0,07
Macho 2	0,61	0,11	0,07	0,21
Subadulto	0,65	0,02	0,09	0,24

### **Variabilidade na Densidade de Manchas Alimentares**

Foram comparadas as proporções de escolha de estratégia para cada indivíduo a partir de um delineamento de avaliação de sujeito único em duas generalizações do modelo *producer-scrounger*: (a) Alta, Média e Baixa densidade de oferta de manchas alimentares e (b) Alta e Baixa visitação registrada na bilheteria do dia no PNB. As discrepâncias mais acentuadas foram marcadas nas representações gráficas das Figuras 11 e 12.

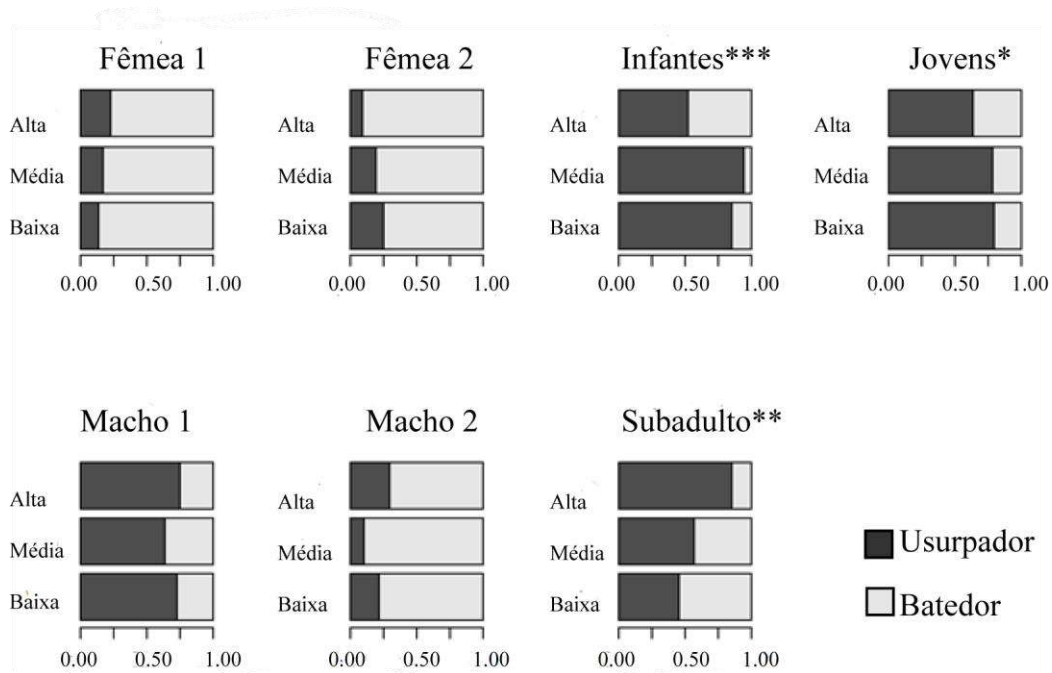


Figura 11. **Proporções da escolha de estratégia para cada indivíduo em três ambientes: Alta, Média e Baixa densidade de manchas alimentares.**

Frequências por indivíduo em cada intervalo (usurpador / batedor): (a) **Fêmea 1**: alta (6 / 20), média (3 / 14) e baixa (12 / 78); (b) **Fêmea 2**: alta (1 / 9), média (2 / 8) e baixa (20 / 59); (c) **Infantes\*\*\***: alta (23 / 15), média (18 / 1) e baixa (84 / 15); (d) **Jovens\***: alta (19 / 13), média (22 / 7) e baixa (9 / 24); (e) **Macho 1**: alta (17 / 5), média (8 / 5) e baixa (36 / 13); (f) **Macho 2**: alta (10 / 28), média (1 / 17) e baixa (17 / 72); (g) **Subadulto\*\***: alta (11 / 02), média (9 / 7) e baixa (34 / 43).

Nota: \*\*\*Forte discrepância; \*\* discrepância média; \*leve tendência para a diferença.

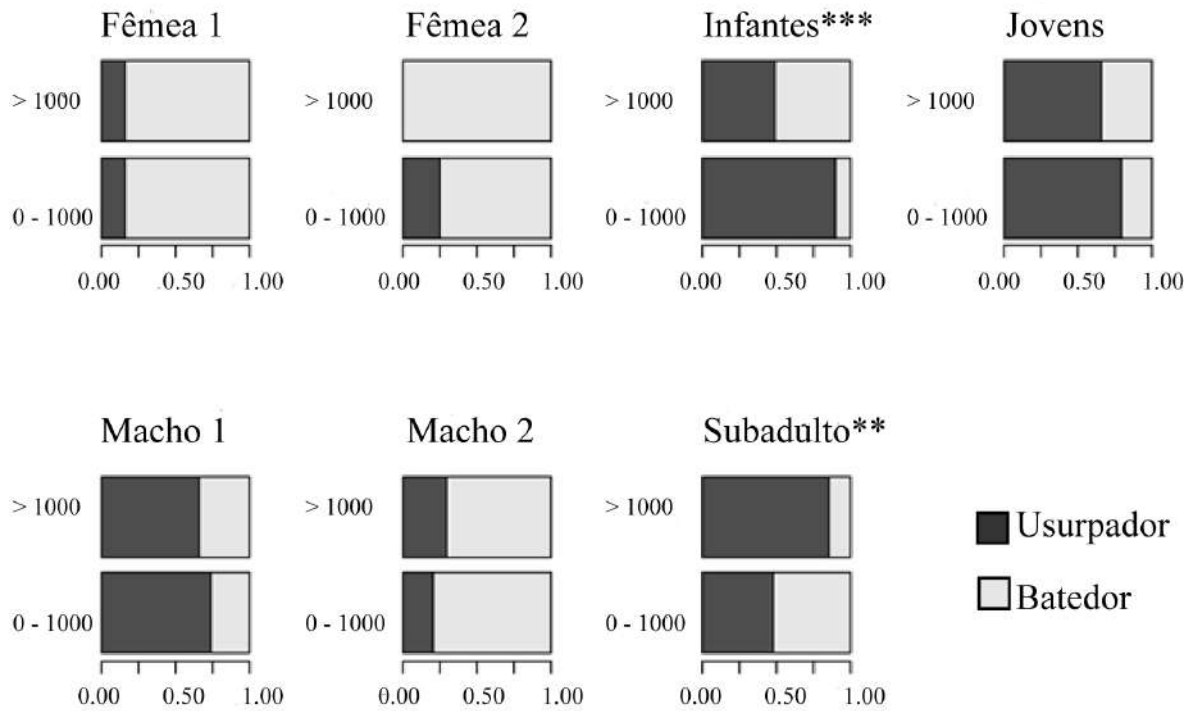


Figura 12. **Proporções de escolha de estratégia para cada indivíduo em relação ao total de visitantes registrados no dia.**

Frequências associadas: (a) **Fêmea 1**: > 1000 (4 / 21), 0 - 1000 (17 / 91); (b) **Fêmea 2**: > 1000 (0 / 9), 0 - 1000 (23 / 67); (c) **Infantes\*\*\***: > 1000 (24 / 18), 0 - 1000 (101 / 13); (d) **Jovens**: > 1000 (22 / 13), 0 - 1000 (109 / 31) (e) **Macho 1**: > 1000 (11 / 5), 0 - 1000 (50 / 18) (f) **Macho 2**: > 1000 (9 / 23), 0 - 1000 (19 / 94) e (g) **Subadulto\*\***: > 1000 (11 / 02), 0 - 1000 (43 / 50).

Nota: \*\*\*Forte discrepância; \*\* discrepância média; \*leve tendência para a diferença.



## Discussão

Com relação à alimentação, notou-se que os recursos silvestres não são escassos e que os macacos não se alimentam nem diariamente nem exclusivamente dos recursos antrópicos, mesmo sendo bastante apreciados por eles. O grupo costuma fazer investidas de forrageio antrópico dentro da área de visitação cotidianamente, mas limitados aos horários de abertura ao público externo, isto é, são atraídos pelos visitantes humanos do PNB.

Em relação à qualidade do alimento antrópico notou-se que uma parte considerável teria sido de frutas *in natura*, mas a maior parte foi de alimentos processados e alguns industrializados (Ver Quadro 5). Ademais, mesmo quando se trata de frutas *in natura*, não são do tipo indicado para um animal silvestre, pois muitas delas já foram parcialmente consumidas e, algumas, deixadas no caroço fresco. Esses alimentos provavelmente representam ameaça à saúde dos macacos, pois há possibilidade de conter contaminação decorrente dos humanos e de nossas doenças. A pesquisa de Sacramento (2014) já havia apontado abundância de alimentos na mata do Córrego do Acampamento disponíveis para o grupo, embora investissem muito na comida antrópica. A Figura 4 indica que a procura por alimento antrópico pelo grupo não é desempenhada da mesma forma sempre que acontece, mas com morfologias comportamentais variadas.

Assumimos que o *payoff* em jogos FD possibilitam maior sucesso no trabalho em equipe seguindo a lógica da sinergia no trabalho, em detrimento da produção individual. Há, na literatura da cooperação animal, numerosas evidências de agrupamentos de predadores para a caça de presas maiores ou quantidades fartas de alimento: o exemplo clássico são os leões e sua caça conjunta (Sheel & Packer, 1991; Stander, 1992). As vantagens do trabalho em equipe são descritas exaustivamente na literatura de recursos humanos (gestão de pessoas), ao ponto que, no linguajar da área, seja comum substituir o termo empregado pelo de colaborador. Entretanto, em ambientes lotados de agentes colaboradores, aqueles que fogem à regra, por

serem raros, têm maior sucesso. Foi assim que Barta & Giraldeau (1998) explicaram o efeito da hierarquia nos dominantes durante o forrageio do grupo em determinados ambientes descompensados. Nesse texto é apontado que a posição de usurpador é desvantajosa quando aparece em abundância, mas é lucrativa quando rara e assumida apenas pelos dominadores, como foi o caso do Macho 1, o dominante do grupo.

O primeiro objetivo da análise do modelo *producer/scrounger* foi verificar a coexistência dos três estrategistas dentro do grupo de forrageio social de recursos antrópicos. Nos 455 eventos de batadores registrados, notam-se facilmente indivíduos especializados dentro do grupo. A estratégia de usurpador não é a mais popular entre os adultos. Apenas o macho dominante adota com maior frequência essa posição (ver Figura 8), mas de uma forma mais próxima do estilo oportunista.

Para verificar a compensação do ambiente, estimou-se a vantagem do batedor. Primeiramente, relacionamos os dados do sucesso em comer com as duas estratégias e, no resultado, aparentemente os usurpadores teriam maior sucesso, conforme o mostrado nos resultados referentes. Entretanto, essa primeira análise não levou em consideração a quantidade ingerida por cada jogador nem a possibilidade de os usurpadores se aproximarem apenas depois que a pista social sugerisse sucesso do batedor. Ao discriminar o sucesso em comer entre as subcategorias Farto, Punhado e Migalha, nota-se que a vantagem do batedor está exatamente no tamanho da porção. Isto é, o batedor costuma comer a banana e o usurpador, com maior probabilidade, fica apenas com a casca dela. Isso se dá também para as comidas processadas, quando, por exemplo, o batedor toma o suco industrial e o usurpador tem maior probabilidade de apenas lambe o interior da embalagem. Esse é um forte indicativo de que a produtividade dos eventos de forrageio antrópico no local é baixa e vantajosa apenas para o batedor, na maior parte das vezes.

Com relação ao tamanho do grupo, a literatura aponta que, em grupos grandes a pista social favorece a estratégia dos usurpadores, pois o especialista produtor se dilui entre tantos indivíduos que seguem a pista social de forma oportunista. O grupo do Rambo não é grande o suficiente para gerar esse efeito com apenas quatro adultos. Isso, junto com a forte vantagem apontada para o batedor, faz com que seja de se esperar que a estratégia de usurpador não seja a preferida, e sim a exceção. O que explica em parte a distribuição das porcentagens entre os adultos.

Outro ponto que indica contundentemente a desvantagem de usurpar é o tamanho do subgrupo que consegue explorar a mancha alimentar. Houve, nos registros deste trabalho, apenas uma ocorrência em que o grupo inteiro ingeriu comida de uma única mancha alimentar. Na maior parte das ocorrências de forrageio a partilha do recurso terminava antes do segundo usurpador conseguir participar do evento. Com esses resultados (Ver pag. 56), podemos indicar com firmeza que os alvos antrópicos explorados pelos macacos dificilmente saciaram o grupo todo, mas apenas alguns indivíduos, o que contribui mais uma vez para a preferência pelo estilo batedor nos adultos.

As condições subcompensadas encontradas no cenário ambiental da PV, conforme nossas estimativas para a produtividade dos alvos, relacionadas às condições previstas do modelo, confirmaram a tendência por um forrageio individual como batedor. No texto original de Vickery et al. (1991) é apresentada uma tabela (*Table 1*, pag. 854) com as proporções esperadas de  $t$ ,  $q$ , e  $r$  para a formação de um equilíbrio de Nash do tipo EEE sobre algumas condições sugeridas. O esperado para uma produtividade baixa ( $A/F \leq 1/N$ ) é uma tendência forte para o aumento da proporção  $t$  e exclusivamente de batedores no caso da condição de produtividade dos recursos se apresentar muito abaixo, apenas para o batedor. Foi esse cenário o reconhecido por esta investigação na zona de forrageio antrópico do grupo: baixa produtividade do recurso alimentar para os usurpadores, uma vantagem clara do batedor, com distribuição das

proporções do grupo tendendo claramente para essa estratégia entre os adultos. Apenas o Macho 1 e os indivíduos imaturos não seguiram essa regra. Entretanto, isso também era esperado devido às posições desses elementos. Pode-se indicar que os pressupostos do modelo estudado, pelo menos nesta configuração, foram adequados ao manter sua predição.

Prosseguindo com a investigação para outro parâmetro, que também tem efeito sobre a compensação do ambiente, decidiu-se verificar as generalizações que estimaram a densidade das manchas alimentares disponíveis para os batedores e oportunistas. A condição ambiental da densidade de recursos, diferentemente da estimativa da vantagem do batedor, pode ser monitorada em sua variância. Presumimos que o aumento da densidade de alvos importa no aumento da probabilidade de achar um alvo pelos batedores e oportunistas, e nessa condição, no seu extremo, leva o grupo para uma condição de predominância de  $r$  (ver também a *Figure 2* no texto de Vickery et al., pag. 855, que coloca linhas de tendência para o limiar de mudanças nas proporções esperadas para que se constitua uma EEE).

As variações ambientais encontradas no PNB, relativas à densidade das manchas alimentares, foram categorizadas em contagem relativa de alvos durante o registro de cada evento e no total registrado pela bilheteria do PNB em relação à visitação. Nos adultos, todos mantiveram suas proporções parecidas e não alteraram a posição estratégica do indivíduo significativamente nas diferentes condições, mantendo o *status* estratégico conferido a partir do critério de 75 % de uso de uma estratégia dominante. O mesmo não aconteceu com os indivíduos mais imaturos: subadulto, jovens e infantes. Esses indivíduos menores, ainda desenvolvendo suas cognições social e espacial, bem como ganhando experiência, parecem ter um comportamento mais instável e, por isso, provavelmente mais suscetível à variação ambiental.

As premissas do modelo apontam que, quando uma das estratégias se torna rara, ela se torna mais rentável. Dito de outra forma, quando uma estratégia não é adotada pela maioria seu

retorno aumenta por falta de competidores apostando nessa via (Hamblin, 2011). Constatou-se que o único indivíduo fora da norma foi o Macho 1. Confirmou o esperado a partir das mudanças propostas para o modelo *producer-scrounger* por Barta & Giraldeau (1998).

Os humanos são considerados o extremo da flexibilidade comportamental. No presente estudo reagiram de inúmeras formas às investidas dos macacos, algumas vezes provisionando-os, outras vezes enfrentando-os. Como pode ser visto nos resultados referentes a estas ocorrências, a razão entre essas duas formas de encontros favorece as interações agonísticas, pois foram mais frequentes. Dessa forma, o contato com os humanos se torna um transtorno para o grupo, pelas ameaças e agressões banais que recebe nos dias de visitação.

Durante o forrageio, pode-se notar que o macaco mais individualista (Fêmea 2, ver Figura 6) prefere, de forma significativa, vasculhar o lixo, evitando enfrentar os humanos, o que pode sugerir uma desvantagem, pois os alimentos do lixo não têm a mesma qualidade dos encontrados dentro das sacolas, tratando-se geralmente de cascas ou embalagens, mas compensaria pelo custo menor, sem a vigilância ou zelo dos humanos. Para apoiar essa ideia, nota-se também, que os indivíduos imaturos têm um comportamento próximo, enquanto os demais adultos evitam o lixo, sem se arrisarem ao invadirem o campo dos visitantes. Nos outros adultos batedores também se notou uma aversão aos humanos na escolha dos alvos antrópicos, os dados apontam que a presença de humanos (vigilância do recurso) também influencia a escolha de alvo. Suspeita-se que as porcentagens só não são maiores porque, provavelmente, alvos abandonados só são encontrados raramente<sup>13</sup>. É notória a sua aversão aos humanos e reafirma-se que o maior custo para o grupo é esse contato estressante.

---

<sup>13</sup> Existe uma rotina (insistente) no treinamento dos funcionários do parque em alertar aos usuários sobre os perigos relacionados ao abandonar seus pertences com alimentos. Essa rotina se manteve durante toda a coleta. Todos os visitantes são alertados na entrada do passeio, durante a acomodação e quando porta alimentos insistentemente, pois esse é um dos “problemas” mais comuns no livro de ocorrências do PNB.

Entende-se que o estímulo de atração dos macacos não corresponde aos humanos, mas à sua comida. As pessoas, nesses casos, funcionam, no máximo, como estímulo discriminativo<sup>14</sup> da possibilidade de encontrarem alimento antrópico. Um macaco sozinho pode não ser muito ameaçador para os humanos, mas, quando reunidos em grupos causam mais temor. Pode-se dizer que um grupo, ou até uma dupla de adultos, terá a vantagem da maior intimidação, inclusive entre os machos mais valentões dos humanos. Dessa forma, abre-se uma possibilidade para que o jogo de soma não zero produza aquilo que reconhecemos como colaboração.

O modelo *producer-scrounger* de Barnard & Sibly (1981) supõe o cleptoparasitismo como fenômeno global de usurpação e sua lógica segue a de jogos do tipo ataque defesa, transformando o jogo *producer-scrounger* em uma versão do jogo gavião / falcão<sup>15</sup> para grupos (Hamblin, 2011). No cleptoparasitismo, os usurpadores vigiam os que procuram comida para se apropriarem de parte do alimento encontrado e assim diminuírem o custo e risco de predação (Di Biteti & Jason, 2001). Em primatas, tem se observado que os adultos dominantes tendem a parasitar batedores subordinados (Drapier, Ducoing, & Thierry 1999; Bicca-Marques, 2000; Di Biteti & Jason, 2001; Liker & Barta, 2002; Bicca-Marques & Garber, 2005; Miranda, 2015). Como foi colocado, o dominante do grupo é também o maior usurpador dos adultos. Agora, observando a Tabela 5, o argumento agonístico perde o sentido. Os dados dessa Tabela nos apresentam uma matriz do tipo de usurpação por indivíduo. Nota-se que os Machos 1 e 2 são os maiores cleptoparasitas do grupo, mas, ao se analisar com mais atenção, nota-se que esse padrão é pequeno em relação ao total de eventos registrados, representando aproximadamente 10% das usurpações de cada um.

---

<sup>14</sup> Termo comportamentalista que sinaliza, no ambiente, o momento favorável para que um evento comportamental seja reforçado.

<sup>15</sup> Jogo onde o custo para o que ataca (gavião) encontrar outro gavião. O enfrentamento como paradigma do jogo.

Outra função notada para o Macho 1 foi a de defensor. O agrupamento já foi descrito como tática de defesa em outras espécies colaborativas (Sheel & Packer, 1991; Stander, 1992). Nos registros de defesa por coespecífico nota-se ser essa sua especialidade, defendendo dos humanos tanto os batedores quanto os usurpadores durante o forrageio social, mas de forma bem acentuada em relação à Fêmea 1, principal batedora e a preferida por todos para usurpar (Ver Figura 10).

Registrou-se também a defesa por coespecífico, fenômeno interessante que parece influenciar o *playoff* do jogo de soma não-zero. Ela envolve um sistema sofisticado de comunicação vocal, de posicionamentos táticos de vanguarda e retaguarda e, de *scroungers* menores observando e aprendendo a defesa por coespecífico. Parece tomar forma como estratégia de grupo, para além da estratégia individual, táticas simultâneas. Na teoria de jogos, separam-se os jogos por turnos dos jogos simultâneos, em que os jogadores tomam sua decisão ao mesmo tempo.

Essa relação intergeracional é explorada pela literatura primatológica, ressaltando a tolerância entre os animais para o aprendizado social, especialmente no forrageio com uso de ferramentas, surgindo modelos importantes sobre tradições em comunidades primatas (Otoni, Resende & Izar, 2005). A dinâmica social de primatas neotropicais sugere a manutenção de tradições comportamentais dentro dos grupos familiares por gerações, transmitidas por animais mais experientes e reconhecidos na sua identidade e sucesso na produção pelos outros (Coussi-Korbel & Fragaszy, 1995).

O Quadro 6 descreve sete *frames* de filmagem realizada durante a coleta em que o alvo antrópico era muito custoso, mas produtivo. Um total de sete macacos comeram nesse evento. O sucesso coletivo, isto é, um *playoff* alto para todos, torna-se um evento cooperativo poderoso, e perigoso também. Existem hoje no país diversos locais em que os macacos-prego se tornaram um problema de convivência grave com os humanos. A fama da espécie chega ao cúmulo de

um programa de televisão por assinatura (sensacionalista) colocá-lo como uma das maiores ameaças animais aos humanos das Américas. Esse tipo de conflito provoca reações dos homens – inclusive há, no PNB, uma ocorrência de extermínio de macacos-prego por um visitante.

Uma das nossas justificativas para realizar esta pesquisa foi reunir informações úteis para entender a interação entre os humanos e os macacos. Os dados parecem indicar que existe uma tendência entre os imaturos em se aventurar como batedores em eventos de forrageio antrópico quando há um aumento da densidade de recursos disponíveis (Ver Figuras 11 e 12), elevado o risco de que humanos sejam hostis com eles. Esses momentos parecem ser os mais arriscados para acontecer um acidente maior com os macacos, do tipo com mordida, pois suspeita-se que esses ataques mais incisivos pelo Macho 1 estariam relacionados a defender sua prole, elucidando as dinâmicas interativas das situações de risco de ataque pelo macaco nós humanos. Ao evitarmos de forma acertada as interações agonísticas interespecíficas contribuimos com a conservação dos macacos-prego, visto que evitaríamos a retaliação letal dos humanos.

O papel evolutivo de cultura é muito caro para a Psicologia Evolucionista: hoje há uma tendência para a integração dos diferentes olhares científicos, sejam estes cognitivos, comportamentais, oriundos da antropologia ou de uma variedade de campos com interesse no fenômeno (Lordelo, 2010). Seu estudo (evolução da cultura) já foi palco para as grandes confusões da sociobiologia, das teorias consideradas mais especulativas e de ideias que não foram digeridas como deveriam (o meme de Dawkins por exemplo). Dentre as ideias destaca-se o papel do comportamento cooperativo como base fundamental dos módulos destinados a evolução da cultura, mesmo que considerado um paradoxo para a suposta competição dos jogos nas regras da seleção natural. Entretanto, como foi apontado na introdução, isso não se aplica a equilíbrios de Nash do tipo FD, como é o caso do modelo estudado nesta tese, evitando a ideia ultrapassada (deturpada) da lei do mais forte. Exige-se, pela seleção natural, que apenas



os jogadores maximizem os ganhos, em média, para garantir a prole e assim, a sua continuidade genética.

## Conclusões

Com relação aos nossos objetivos de pesquisa, a discussão respalda o poder preditivo do modelo e as interferências, já esperadas, reativas aos padrões hierárquicos e de fenótipos do grupo. Levam à conclusão que, mesmo em situações que exijam flexibilidade comportamental, os parâmetros que dividem o grupo entre os que produzem e aqueles que se aproveitam da produção são fortes o suficiente para influenciarem escolhas de estratégias pelos jogadores, em direção à uma EEE.

Abordagens do tipo etológicas dão maior sustentabilidade a teorias de jogo que se apresentam em suas equações, por assim dizer, muito limpas, das variáveis que não foram previstas (nem imaginadas) e que possivelmente apareceram no mundo concreto. Assim, os dados indicam força na capacidade preditiva do modelo *producer-scrounger*, rejeitando a  $H_0$  de que o não se sustentaria na situação proposta, com tantas variáveis possíveis decorrentes da presença dos humanos e sua flexibilidade comportamental extrema. Assim, reforça seus pressupostos para estudos ecológicos comportamentais.

O foco no forrageio de alimentos antrópicos aproximou este trabalho das interações entre macacos e humanos. Esta pesquisa contribui para o acompanhamento social do grupo, ao continuar o processo dinâmico de identificação, apropriado para uso de futuras pesquisas no local. Conseqüentemente, e aclarar melhor essa relação interespecífica, ao subsidiar elementos que fundamentem medidas de manejo mais eficazes dentro do PNB, no sentido de controlar o índice de ataques aos visitantes e os momentos mais propícios para um acidente. As informações prestadas nesta pesquisa contribuem com essa relevância prática. Inclusive, dentro dessa perspectiva, os pesquisadores de primatas dentro do PNB podem ser eventualmente convidados para efetuar treinamentos com os funcionários ou até intervenções no campo. Durante a coleta da pesquisa já aconteceram esses tipos de eventos a convite da administração do PNB. Uma das maiores vantagens do método de observação direta do comportamento é essa

proximidade com a realidade que permite enxergar para além das variáveis experimentais e conhecer o local e sua natureza.

Por fim, outro ponto discutido foi a cooperação. Relações sociais que implicam em resultados soma não zero não necessariamente impõem a cooperação na população (Yamamoto, Alencar & Lacerda, 2018), apenas outorgam a potencial situação de soma não zero<sup>16</sup>. Esse potencial cooperativo, quando acontece, tende a se replicar, como um meme. Esses resultados de jogos de soma não zero parecem fundamentar nosso contrato social sob uma perspectiva evolucionista. Ottoni (2018) descreve a ideia de “inteligência cultural”. Nela, as demandas decorrentes de técnicas cada vez mais sofisticadas de forrageio, moldaram a curiosidade e a tolerância própria de animais flexíveis, como o macaco-prego, além de possibilitar uma sociabilidade capaz de transmitir padrões em forma de tradições locais. O modelo mostrou-se útil para identificar, no trabalho de campo, momentos colaborativos dentro do jogo de forrageio soma não-zero.

---

<sup>16</sup> Yamamoto e suas colaboradoras indicam, no seu texto de 2018, a preferência, na área, pelo termo “jogos de soma não zero” em relação ao termo “cooperação”, pelo sentido mais preciso.

## Referências

- Alencar, A. I., & Yamamoto, M. E. (2009). A teoria dos jogos como metodologia de investigação científica para a cooperação na perspectiva da psicologia evolucionista. *Psico. PUCRS*, 39, 522-529.
- Altman, J. (1974). Observational Study of Behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49 (3/4) 227-267.
- Auricchio, P. (2017). Introdução aos primatas. Edição do autor. 1ª ed.
- Alcock, J. (2011). Comportamento Animal: uma abordagem evolutiva. Porto Alegre, Artmed.
- Barnard, C. J., & Sibly, R. M. (1981). Producers and scroungers: a general model and its application to captive flocks of house sparrows. *Animal behavior*, 29: 543-550.
- Barta, Z., & Giraldeau, L. (1998). The effect of dominance hierarchy on the use of alternative foraging tactics: A phenotype limited producing-scouring game. *Behaviour Ecology and Sociobiology*, 42 (3), 217-223.
- Brasileiro, L., Almeida, L. E., & Saito, C. H. (2011). Percepção dos visitantes do Parque Nacional de Brasília sobre sua interação com *Cebus libidinosus*: subsídios para uma prática de educação ambiental e de conduta consciente de visitantes de unidade de conservação da natureza. *Rev. eletrônica Mestr. Educação. Ambiental*. 26, 1517-1256.
- Bicca-Marques, J. C. (2000). Cognitive aspects of within-patch foraging decisions in wild diurnal and nocturnal New World monkeys. Ph.D. thesis, University of Illinois.
- Bicca-Marques, J. C., & Garber, P. A. (2005). Use of social and ecological information in tamarin foraging decisions. *Interational Journal of Primatology*, 26: 1321-1344.
- Camargo, M. R. (2018). Comportamento de forrageio de um grupo de macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) em área de visitação humana. Tese de Doutorado. Programa de Pós-graduação em Ciências do Comportamento. Instituto de psicologia, Universidade de Brasília. Distrito Federal, Brasil.

- Caraco, T., & Wolf L. L. (1975). Ecological determinants of group sizes of foraging lions. *American Naturalist* 109, 343-352.
- Clark, C., & Mangel, M. (1984). Foraging and Flocking Strategies: Information in an Uncertain Environment. *The American Naturalist*, 123, 5, 626-641. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/2461242>.
- Coussi-Korbel, S., & Fragaszy, D. M. (1995). On the relation between social dynamics and social learning. *Animal Behavior*, 50 (6), 1441-1453.
- Danna, M. F., & Matos M. A. (2011). Aprendendo a observar. Edicon. São Paulo. 2<sup>a</sup> edição.
- Di Bitetti, M. S., & Jason, C. H. (2001). Social foraging and the finder's share in capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Animal Behavior*, 62, 47-56.
- Drapier, M., Ducoing, A. M., & Thierry, B. (1999). An experimental study of collective performance at a foraging task in Tonkean macaques. *Behavior*, 136: 99-117.
- Hamblin, S. (2011). Progress in the producer-scrouter game: information use and spatial models. Université du Québec à Montréal. Thesis of Doctor Degree.
- Fragaszy, D. M., Fedigan, L., & Visalberghi, E. (2004). The complete capuchin. The biology of the genus *Cebus*. Cambridge University Press.
- Gaynor, K. M., Hojnowski, Ch. E., Carter, N. H., & Brashares, J. S. (2018). The influence of human disturbance on wildlife nocturnality. *Science*, 360, 1232-1235.
- Garber, P. A. (2004). New perspectives in primate cognitive ecology. *American Journal of Primatology*, 62, 133-137.
- Giraldeau, L.-A, & Caraco T. (2000). Social Foraging Theory: Definitions, Concepts, and Methods. In: Social Foraging Theory. Princeton: Princeton University Press.
- Giraldeau, L.-A & Dubois, F. (2008). Social foraging and the study of exploitative behaviour. In: Brockmann, H. J., Snowdon, C. T., Roger, T. J, Naquib, M., & Wynne-Edwards, K. E., editors, *Advances in the study of behavior*, 38, 59-104.

- Guedes, D. (2012). Estratégias de forrageio em micos-estrelas (*Callithrix penicillata*): Os micos usam jogos durante o forrageio social?. Tese de doutorado, Rio Grande do Sul, Brasil.
- Izar, P. (1994). Análise da estrutura social de um grupo de macacos-prego (*Cebus apella*) em condições de semi-cativo. Dissertação de mestrado, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo. São Paulo, Brasil.
- King, A. J., Isaac, N. J. B., & Cowlshaw, G. (2009). Ecological, social, and reproductive factors shape producer–scrounger dynamics in baboons, *Behavioral Ecology*, 20, Issue 5, 1, 1039–1049, <https://doi.org/10.1093/beheco/arp095>
- Linker, A., & Barta, Z. (2002). The effects of dominance on social foraging tactic use in house sparrows. *Behavior*, 139, 1061-1076.
- Lousa, T. C., (2013). Influências dos alimentos antrópicos no comportamento e ecologia de macacos-prego. Dissertação de mestrado. Instituto de Psicologia, Universidade de Brasília. Distrito Federal, Brasil.
- Lordelo, E. R., (2010). A Psicologia Evolucionista e o conceito de cultura. *Estudos de Psicologia (Natal)*, 15 (1), 55-62. <https://dx.doi.org/10.1590/S1413-294X2010000100008>.
- Maynard, S. J. (1979). Game theory and the evolution of behavior. *Proceedings of the Royal Society of London*, 205, 475-488.
- Miranda, M. A. L. (2015). Estratégias de forrageio e uso de informação por macacos-prego (*Sapajus* sp.) semi-livres. Dissertação (Mestrado) – Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- Otoni, E. B. (2009). Uso de ferramentas e tradições comportamentais em macacos-prego (*Cebus* spp). Habilitation Thesis, Instituto de Psicologia, University of São Paulo, São Paulo, Brasil. doi:10.11606/T.47.2010.tde-03052010-123419. Retrieved 2018-06-22, from [www.teses.usp.br](http://www.teses.usp.br)

- Otoni, E. B., Resende, B. D., & Izar, P. (2005). Watching the best nutcrackers: What capuchin monkeys (*Cebus apella*) know about other's tool-using skills. *Animal Cognition*, 24: 215-219.
- Otoni, (2018). A evolução da inteligência e a cognição social. In: Manual de Psicologia Evolucionista. Org.: Yamamoto, M. E. & Valentova, J. V. Natal : EDUFRN.
- Pinha, S. P. (2007). Interações sociais em grupos de macacos-prego (*Cebus libidinosus*) no Parque Nacional de Brasília. Dissertação de mestrado, Departamento de Ecologia, Universidade de Brasília. Distrito Federal, Brasil.
- Rylands, A. B., & Kierulff, M. C. M. (2015). *Sapajus libidinosus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015: e.T 136346A70613080  
<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.20151.RLTS.T136346A70613080.en>. Downloaded on 31 May 2018.
- Sabbatini, G., Stammati, M., Tavares, M. C. H., & Visalberghi, E. (2008). Behavioral flexibility of a group of bearded capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) in the National Park of Brasília (Brazil): Consequences of cohabitation with visitors. *Braz. J. Biol.*, 68(4), 685-693.
- Sacramento, T. S. (2014). Influência da disponibilidade de alimentos sobre os comportamentos de um grupo de *Sapajus libidinosus* e análise das interações e conflitos entre humanos e macacos-prego no Parque Nacional de Brasília, DF. Dissertação de mestrado. Instituto de Biologia, Universidade de Brasília. Distrito Federal, Brasil.
- Saito, C. H., Brasileiro, L., Almeida, L. E., & Tavares, M. C. H. (2010). Conflitos entre macacos-prego e visitantes no Parque Nacional de Brasília: Possíveis soluções. *Sociedade & Natureza*, 22 (3), 515-524.
- Scheel, D. & Packer, C. (1991). Group hunting behaviour of lions: a search for cooperation. *Anim. Behav.*, 41, 697-708.

- Stander, P. E. (1992). Cooperative hunting in lions: the role of the individual. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 29, 445-454.
- Vickery, W. L., Giraldeau, L., Templeton, J. J., Kramer, D. L., & Chapman, C. A. (1991). Producers, scroungers, and group foraging. *The American Naturalist*, 137, 847-863.
- Yamamoto, M. E., Alencar, A. I., & Lacerda (2018). Competição e cooperação. In: Manual de Psicologia Evolucionista. Org.: Yamamoto, M. E. & Valentova, J. V. Natal: EDUFRN.