

TEORIA DO FORRAGEAMENTO ÓTIMO: PREMISSAS E CRÍTICAS EM ESTUDOS COM AVES

Flávia Guimarães Chaves¹ & Maria Alice S. Alves²

¹Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes (IBRAG), Depto. de Ecologia, Laboratório de Ecologia de Aves, Universidade do Estado do Rio de Janeiro (UERJ). Rua São Francisco Xavier, 524 Rio de Janeiro, RJ Brasil. CEP: 20550-011.

²Departamento de Ecologia, IBRAG, Laboratório de Ecologia de Aves UERJ. Rua São Francisco Xavier, 524 Rio de Janeiro, RJ, Brasil. CEP: 20550-011.

E-mails: flaviagchaves@yahoo.com.br, masaal@globo.com

RESUMO

No presente trabalho foram exploradas as premissas da Teoria do Forrageamento Ótimo propostas por MacArthur e Pianka (1966) através de modelos desenvolvidos sobre cada fator que influencia no comportamento de forrageamento. São descritos exemplos da utilização dos modelos em estudos com aves e apresentadas as principais críticas à teoria.

Palavras-chave: Maximização de energia; decisão; *fitness*.

ABSTRACT

OPTIMAL FORAGING THEORY: PREMISES AND CRITIQUES FROM BIRD STUDIES. The present revision discusses the theoretical premises of the optimal foraging theory proposed by MacArthur and Pianka (1966) based on models of each relevant factor to the foraging behavior. Examples of model application with birds are described and the main critiques to the theory are presented.

Key-words: Energy maximization; decision; *fitness*

RESUMEN

TEORÍA DEL FORRAJEÓ ÓPTIMO: PREMISAS Y CRÍTICAS EN ESTUDIOS CON AVES. En el presente trabajo fueron exploradas las premisas de la Teoría del Forrajeo Ótimo propuestas por MacArthur y Pianka (1966) através de modelos desarrollados a partir de cada factor que influencia el comportamiento del forrajeo. Son descritos ejemplos de la utilización de los modelos en estudios con aves y son presentadas las principales críticas a la teoría.

Palabras clave: Maximización de energía; decisión; *fitness*.

INTRODUÇÃO

A sobrevivência e a reprodução de todos os animais somente é possível quando da disponibilidade de energia utilizável pelas células vivas. No reino animal, em particular, a alimentação, tipicamente a captura de presas, é o modo pelo qual esse recurso é obtido. Quanto mais presas são capturadas, mais energia é armazenada em compostos orgânicos. Para

capturarem o maior número de presas possíveis, cada predador desenvolveu estratégias específicas que favorecessem tal maximização. O conjunto dessas estratégias utilizadas por um indivíduo para encontrar, capturar, subjugar, engolir e combater os mecanismos de defesa desenvolvidos pelas presas recebe o nome de “forrageamento” (Pough *et al.* 2008).

Na atividade de forrageamento, quando uma presa em potencial é identificada, decisões por parte dos

predadores precisam ser tomadas. Essas decisões são analisadas em termos de custos e benefícios, levando-se em consideração aspectos fisiológicos (fome, saciação e custo energético) e ambientais (presença ou não de potenciais predadores e qualidade do habitat, averiguada em relação à quantidade de presas disponíveis).

Na tentativa de compreender os comportamentos e decisões dos indivíduos, a Teoria do Forrageamento Ótimo (TFO) foi proposta em 1966 pelos ecólogos Robert MacArthur e Eric Pianka com vistas a nortear os estudos subsequentes relativos ao comportamento alimentar. Segundo esta teoria, os custos em termos energéticos envolvidos na procura, captura e manipulação da presa não deve ser maior que os benefícios energéticos embutidos nos itens alimentares. Os animais teriam sido selecionados por seleção natural a tomarem decisões ótimas, tornando-se altamente adaptados na aquisição de recursos. Os mais adaptados apresentariam um elevado *fitness* culminando em um maior sucesso reprodutivo. No entendimento de Pyke (1984), a TFO compreende cinco premissas:

1) A contribuição individual de cada ser vivo para sua próxima geração dependerá do comportamento de

forrageamento realizado no presente. Tal contribuição poderá ser medida e validada por meio dos genes.

2) O comportamento de forrageamento é herdável.

3) A relação entre o comportamento de forrageamento e o *fitness* é conhecida.

4) O comportamento de forrageamento evolui, não havendo restrições genéticas (como por exemplo, erros no processo de *linkage*), apenas restrições no nível funcional, pois se assume que as propriedades físicas dos indivíduos, juntamente com sua morfologia, são previamente conhecidas e fixadas pela evolução.

5) O desenvolvimento do comportamento de forrageamento é mais rápido do que as mudanças nas condições (entende-se condições como as variáveis do processo) que levam ao desenvolvimento de tal comportamento.

A proposição da TFO para a comunidade científica propiciou a publicação de muitos artigos sobre esse tema. Uma diminuição no número de publicações ocorreu apenas no final da década de 80 e início da década de 90, com o surgimento das primeiras críticas à teoria (Figura 1). Os trabalhos desenvolvidos baseavam-se em modelos com o objetivo de corroborar ou não as premissas previamente mencionadas. Para a elaboração dessa revisão, foram utilizadas como

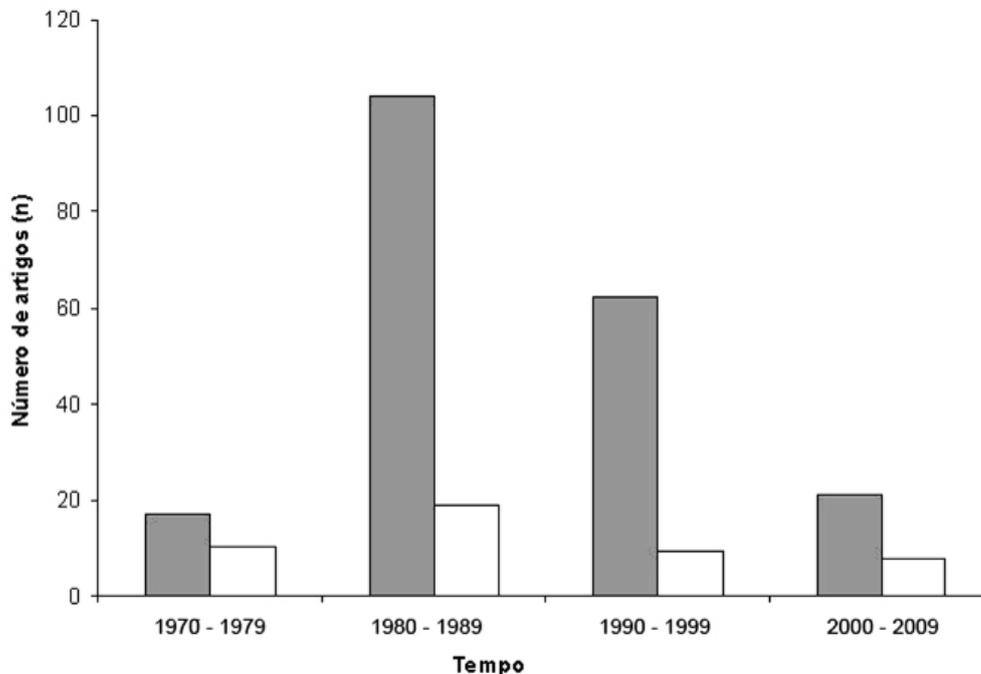


Figura 1. Relação entre o tempo (em décadas) e o número de artigos científicos sobre a Teoria do Forrageamento Ótimo.

Barras em cinza referem-se ao total de artigos científicos (204) e barras em branco aos artigos relacionados a aves (46).

Figure 1. Correlation between time (in decades) and the number of published scientific papers on Optimal Foraging Theory.

Gray bars indicate the total number of papers (204) and white bars indicate the number of articles with birds (46).

critério de busca as seguintes palavras-chave: “teoria do forrageamento ótimo” e “teoria do forrageamento ótimo + aves”. Como resultado foram encontrados 46 trabalhos (*Web of Science*, 25/08/2009) que relacionavam a teoria com o grupo de vertebrados buscado. Dentre os trabalhos encontrados, 34 estavam disponíveis para serem acessados, os quais foram incluídos nessa revisão. Estes trabalhos foram divididos em categorias de acordo com a abordagem: (i) dieta (n = 11), (ii) escolha da mancha (n = 3), (iii) quando partir em busca de uma nova mancha (n = 7), (iv) forrageamento na presença de predadores e competidores (n=4), (v) local central de forrageamento (n = 6), e (vi) estratégia de forrageamento (n = 3). O objetivo do presente artigo é analisar se os trabalhos encontrados na literatura científica sobre os modelos desenvolvidos para se testar a TFO estão de acordo com as premissas desta.

DIETA

Os estudos que determinam a dieta de uma dada espécie com frequência fornecem estimativas de quais ordens de artrópodes e/ou frutos são consumidos. Nesta perspectiva, quais tamanhos de presas devem ser ingeridas de maneira que a espécie se alimente otimamente?

Respostas a essa questão estão relacionadas às características de presas, como por exemplo, a quantidade de biomassa (LeBrasseur 1969) e/ou calorias (Rozin & Mayer 1961) juntamente com características dos predadores, como por exemplo facilidade de manipulação (Brink & Dean 1966) ou de captura (Rudebeck 1950, Pimlott 1967), comparando-as com a duração do forrageamento. Numa tentativa de compreender essa relação de custo-benefício baseando-se na TFO, foi proposto o Modelo da Dieta Ótima, que ranqueia os itens alimentares de acordo com a sua vantagem para o predador (Schoener 1971). As premissas do modelo são:

- 1) A ocorrência da predação é independente da abundância dos tipos de presas disponíveis, dependendo apenas da abundância da presa que tiver o maior valor energético.
- 2) O predador nunca deve se especializar no tipo de alimento que for menos rentável (Estabrook & Dunham 1976). Um aumento na abundância deste não deve afetar a dieta ótima.
- 3) Animais não podem exibir preferências parciais.
- 4) A taxa de encontro e captura das presas é sequencial em vez de simultânea.

O Modelo da Dieta Ótima pode ser expresso pela equação abaixo, onde e_i/t_i representam o “valor energético de cada presa”.

$$e_i = \frac{\text{Energia potencial} - \text{Custo de procura, manipulação e alimentação}}{\text{Tempo de procura} + \text{Tempo de manipulação e alimentação}}$$

Para se testar esse modelo, Richardson e Verbeek (1986) realizaram um estudo com a espécie *Corvus caurinus*, na ilha de Mitlenatch em British Columbia, com o objetivo de investigar se havia uma seleção de presas por tamanho na dieta deste animal. Esta espécie de corvo se alimenta principalmente de ostras. Quadrantes de 25 X 25cm (n = 202) que continham ostras de diferentes tamanhos foram demarcados. As ostras dentro desses quadrantes foram medidas e contadas. Para a determinação da frequência de tamanho das ostras ingeridas, carapaças ainda com restos de presas encontradas diariamente na área e aquelas em que as aves ainda estavam se alimentando foram coletadas e medidas (n = 3265). Os resultados indicaram haver seleção de presas pelo tamanho entre 32 e 33mm, corroborando a TFO (presas maiores possuem mais calorias, havendo dessa maneira uma maximização de energia) e o Modelo da Dieta Ótima (o predador se especializou na presa mais rentável). No entanto, Goss-Custard (1977), ao estudar o comportamento de forrageamento de *Tringa totanus*, predador voraz do poliqueta *Nereis diversicolor*, encontrou resultados que contrariam este modelo. Ao medirem o valor energético das presas e o tempo de manipulação, concluíram que a ave apresenta preferências parciais pelos tamanhos das presas, não havendo uma troca completa por um tamanho específico e, portanto, corroborando apenas a TFO (a troca pelos tamanhos é resultado de uma maximização de energia). Outros estudos realizados com espécies de diferentes famílias abordando a dieta foram unânimes em corroborar a TFO, mas apenas cerca de metade destes corroboraram o Modelo da Dieta Ótima (Tabela I).

ESCOLHA DA MANCHA

Em qual mancha forragear? Qual a disponibilidade de presas (analisada sob o aspecto de localização pelo predador) para uma dada espécie num determinado habitat?

A heterogeneidade dos habitats atua influenciando o comportamento de forrageamento das espécies. Um ambiente homogêneo na distribuição de seus recursos oferece maiores vantagens para as espécies que nele coexistem do que um ambiente heterogêneo. Entretanto, ambientes homogêneos são mais raros que os heterogêneos, o que “força” as espécies que residem nas áreas de manchas a estabelecer relações de custo-benefício que as favoreçam.

Os modelos de escolha de mancha pressupõem que as localizações são conhecidas (e este reconhecimento é instantâneo) e que a disponibilidade de recursos diminui com o tempo de forrageamento, embora seja renovável (Pyke 1984).

Cole *et al.* (1982) realizaram um experimento com beija-flores e duas flores artificiais (cada flor funcionava como uma mancha). Em uma das flores, a quantidade de néctar era repostada. A posição das flores foi trocada depois de um tempo. Os resultados corroboraram os pressupostos acima e os beija-flores inicialmente acertaram a localização das flores após estas terem suas localizações trocadas. Entretanto, as visitas às flores diminuíram com o tempo e a explicação estava na baixa recompensa (quantidade de néctar) que era repostada. Assim como Cole *et al.* (1982), Lima (1984) encontrou os mesmos resultados para a espécie de pica-pau *Picoides pubescens*.

Apesar das dificuldades apresentadas por alguns indivíduos em localizar as manchas alimentares imediatamente, ferindo uma das predições do modelo de escolha da mancha, o estudo foi considerado pelo autor estar de acordo com a TFO (as exceções seriam variações individuais decorrentes de baixa habilidade de detecção). Gawlik (2002) realizou um experimento de escolha de mancha aquática com oito espécies de aves, baseando as escolhas nas variáveis densidades de presas e profundidade da água nos sítios experimentais. A densidade das presas variou de três peixes/m² ou 10 peixes/m² e a profundidade dos sítios de estudo em 10cm, 19cm ou 28cm de água. Os peixes desapareceram mais rapidamente nas manchas mais rasas e com maior densidade de peixes e que apresentavam uma abundância elevada dos predadores *Eudocimus albus*, *Mycteria americana* e *Egretta thula*. Estas três espécies de aves optaram por forragear em novas manchas assim que houve um aumento no número de competidores inter e intraespecíficos pelas manchas de baixa qualidade.

PARTIDA DA MANCHA

Quando deixar a mancha de forrageamento? De acordo com a TFO, o tempo de permanência em cada mancha está diretamente relacionado com a

Tabela I. Artigos científicos que corroboram ou não o Modelo da Dieta Ótima e a Teoria do Forrageamento Ótimo. Os nomes científicos encontram-se em ordem alfabética.

Table I. Scientific papers that did and did not support the Optimal Diet Model and Optimal Foraging Theory. Scientific names are listed in alphabetic order.

Espécie	Corroborar o Modelo da Dieta Ótima?	Corroborar a teoria do Forrageamento Ótimo?	Fonte
<i>Hirundo rustica</i>	Não	Sim	Turner 1982
<i>Junco hyemalis</i>	Não	Sim	Thompson <i>et al.</i> 1987
<i>Junco phaeonotus</i>	Sim	Sim	Sullivan 1988
<i>Larus glaucescens</i>	Sim	Sim	Irons <i>et al.</i> 1986
<i>Larus occidentalis</i>	Não	Sim	Snellen <i>et al.</i> 2007
<i>Muscicapa striata</i>	Sim	Sim	Davies 1977
<i>Oystercatchers haematopus ostralegus</i>	Sim	Sim	Wanink & Zwarts 1996
<i>Parus major</i>	Não	Sim	Krebs <i>et al.</i> 1977, Houston <i>et al.</i> 1980, Rechten <i>et al.</i> 1983
<i>Zenaidura macroura</i>	Não	Sim	Hayslette & Mirarchi 2002

abundância de presas nesta (Norberg 1977). Um predador, ao forragear constantemente em uma determinada mancha de alimento, obtém informações a respeito de sua qualidade (disponibilidade de presas) e, quando esta decresce e as vantagens diminuem, o predador normalmente opta por deixar a mancha (Pyke 1984). Este decréscimo pode ter sido ocasionado simplesmente por diminuição do recurso, ou por dificuldades em capturar a presa (estratégias de defesa desta) ou, pela diminuição da capacidade de localizar novas áreas de alimentação com o passar do tempo (Krebs & Kalcenik 1991). Charnov (1976) desenvolveu o primeiro modelo de saída de uma mancha, denominado Teorema do Valor Marginal. Este modelo apresenta seis premissas:

- 1) O *fitness* do indivíduo aumenta linearmente com a taxa líquida de energia obtida.
- 2) O lucro energético da mancha depende do tipo de presa e é uma função associada à quantidade de tempo dispendido na mancha.
- 3) O lucro energético diminui com o aumento do tempo, pois o recurso diminui na mancha.
- 4) A qualidade de cada mancha é “conhecida” pelo

forrageador, assim como o tempo gasto entre as manchas.

5) É “conhecida” pelo forrageador a quantidade de manchas com o tipo de presa procurado e o custo energético (medido em relação ao tempo) das viagens entre e dentro das manchas para a procura e a captura das presas.

6) A decisão de partida de uma mancha se encontra baseada apenas no tempo gasto na mancha e na qualidade desta.

Krebs *et al.* (1974) testaram o conhecimento sobre as manchas de alimentação num experimento com *Parus atricapillus*. As manchas eram artificiais (cones) e continham apenas um tipo de presa em quantidades diferentes e distribuídas de forma aleatória (no mínimo um e no máximo, seis itens). As aves desistiram rapidamente de forragear nas manchas mais pobres, corroborando o Teorema do Valor Marginal. Diversos outros estudos foram realizados abordando o teorema, com relação à variável testada, e foram indicados os motivos que levaram as espécies a deixarem as manchas (Tabela II).

Tabela II. Estudos com aves relacionando variáveis testadas com os motivos pelos quais as espécies deixaram as manchas alimentares. Os nomes científicos encontram-se em ordem alfabética.

Table II. Scientific studies with birds correlating tested variables with the possible reasons for each species leaving a foraging patch. Scientific names listed in alphabetic order.

Espécie	Variável testada	Motivo de deixar a mancha	Fonte
<i>Ardea alba</i>	Disponibilidade de presas para captura e sucesso	Intervalo de tempo entre capturas elevado	Erwin 1985
<i>Egretta thula</i>	Disponibilidade de presas para captura e sucesso	Diminuição do número de presas	Erwin 1985
<i>Falco sparverius</i>	Tática de forrageamento e disponibilidade de presas para captura	Diminuição do número de presas	Rudolph 1982
<i>Ficedula hypoleuca</i>	Disponibilidade de presas para captura e sucesso	Diminuição do número de presas	Bibby & Green 1980
<i>Oxyura jamaicensis</i>	Disponibilidade de presas para captura	Diminuição do número de presas	Tome 1988
<i>Parus major</i>	Disponibilidade de presas para captura	Diminuição do número de presas	Cowie 1977
<i>Selasphorus platycercus</i>	Disponibilidade de néctar e quantidade de flores visitadas	Volume de néctar da última flor visitada ou média da quantidade de néctar entre as flores	Pyke 1978
<i>Selasphorus rufus</i>	Disponibilidade de néctar e quantidade de flores visitadas	Volume de néctar da última flor visitada ou média da quantidade de néctar entre as flores	Pyke 1978

FORRAGEAMENTO NA PRESENÇA DE PREDADORES E COMPETIDORES

Predadores e competidores influenciam fortemente as decisões de forrageamento. São variáveis que não podem ser desconsideradas quando o objetivo final é compreender, de modo preciso, o comportamento de forrageamento dos animais. A teoria prediz que se o risco de ser predado é elevado, a ave desiste de capturar uma determinada presa, preferindo manter baixos seus níveis de reserva (Rands & Cuthill 2001). Em relação à presença de competidores, as espécies tendem a mostrar uma mudança na taxa de energia obtida (quantidade ou tamanho das presas) para que alcancem a otimização energética.

Thompson & Barnard (1984) estudaram as espécies de ave *Vanellus vanellus* e *Pluvialis apricaria* com relação aos seus comportamentos de forrageamento. Estas duas espécies forrageiam juntas em ambientes naturais e o tamanho da presa ótimo é 17 e 32 mm, respectivamente. Entretanto, quando na presença de competidor (*Larus nidibundus*), a otimização das espécies é alcançada quando o tamanho das presas capturadas diminui para 17mm ou menos (60% é a porcentagem das vezes em que presas largas foram capturadas e perdidas para o competidor). A decisão de forrageamento ótimo para este último estudo mostra que o plástico é um comportamento.

Este tópico também foi testado em outros estudos considerando-se, por exemplo, um competidor da

mesma espécie ou a hierarquização social dentro de um grupo. Sínteses desses trabalhos encontram-se na Tabela III.

LOCAL CENTRAL DE FORRAGEAMENTO

Na estação reprodutiva, locais centrais são fixados pelos animais para o nascimento e desenvolvimento de seus descendentes. Estes locais centrais são visitados diariamente com elevada frequência tanto para vigilância quanto para alimentação da progênie. Sob este aspecto, quantas presas devem ser capturadas por viagem para se obter a maximização de energia?

Alex Kalcenik (1984) testou duas hipóteses que elucidariam o questionamento acima. A primeira hipótese, denominada de Hipótese da Taxa de Energia Extraída relacionava a energia extraída como uma função do número de presas coletadas (N) multiplicadas por sua energia (V) e dividida pelo tempo (T) que a ave gastava forrageando e em sua viagem de ida-volta da mancha para o ninho. A segunda hipótese, denominada de Hipótese do Ganho Familiar, propunha que o indivíduo forrageava maximizando a energia recebida para o crescimento de seus descendentes. Matematicamente, a energia era representada pela equação da hipótese anterior diminuída da energia despendida pelos pais coletando as presas (E_p) e diminuída da energia utilizada por todos os descendentes para solicitar alimento (E_c).

Tabela III. Estudos com aves relacionando o forrageamento na presença de predadores e competidores, indicando o comportamento decorrente. Os nomes científicos encontram-se em ordem alfabética.

Table III. Scientific studies with birds correlating foraging with the presence of predators and competitors, illustrating the resulting pattern of behavior. Scientific names listed in alphabetic order.

Espécie	Forrageamento na presença de competidor ou predador?	Comportamento evidenciado	Fonte
<i>Lonchura punctulata</i>	Competidor da mesma espécie	Diminuem a taxa de captura de presas de tamanho ótimo. Gastam mais tempo forrageando; reduzem o tempo de viagem entre manchas.	Gauvin & Giraldeau 2004
<i>Parus montanus</i>	Competidor da mesma espécie	Diminuem a taxa de captura de presas de tamanho ótimo.	Trandem & Lampe 1993
<i>Zonotrichia albicollis</i> (espécie com hierarquização social)	Competidor da mesma espécie e possíveis predadores	Indivíduos subordinados forrageiam em manchas de menor qualidade e com maior risco de predação.	Schneider 1984

$$E = \frac{N \times V}{T} \quad E = \frac{N \times V}{T} - E_p - E_c$$

No experimento de Kalcenik (1984), as aves recebiam minhocas (presas) em intervalos subsequentemente maiores (simulava-se dessa maneira a diminuição do retorno, como em um habitat natural). As aves deveriam decidir quando desistir de forragear e carregar as presas que eram fornecidas para o ninho. Os resultados indicaram que o número ótimo de presas que são carregadas ao ninho por viagem de forrageamento é uma função da distância do alimento ao ninho e do tempo gasto na procura e captura da presa. Quanto maior a distância, maior é a viagem e mais presas deveriam ser capturadas ou apenas uma presa grande, para que uma determinada espécie se comportasse de acordo com a TFO. Ao afastar cada vez mais a mancha de alimento do ninho este autor percebeu que em 63% das vezes as aves retornavam ao ninho com a quantidade de alimento prevista, sustentando a hipótese do ganho familiar. Este fato não significa que o indivíduo forrageia otimamente para si, mas que na estação reprodutiva investe sua energia na entrega de alimento aos filhotes.

Quando as aves estão se reproduzindo, este processo de maximização da energia apresenta um

acréscimo de variáveis atuantes (taxa de energia obtida nas manchas de forrageamento, distância entre os ninhos e as manchas de alimentação, energia gasta na viagem e na atividade de forrageamento) (Markman *et al.* 2004).

Weimerskirch (1995) ao estudar a espécie *Diomedea exulans* encontrou uma diferença intraespecífica nos locais de forrageamento que se refletia no comportamento da espécie. Machos forrageavam em águas Antárticas, onde a disponibilidade de alimento era maior e fêmeas, em águas subtropicais. Devido a esta diferença, inferiu que a fêmea aparentemente media os custos da viagem, pois seu ganho diário de energia era menor que o do macho. Outros estudos envolvendo este tópico se encontram resumidos na Tabela IV.

ESTRATÉGIA DE FORRAGEAMENTO

Qual a estratégia de forrageamento que deve ser adotada pelos indivíduos para que haja uma maximização da energia?

Huey & Pianka (1981) categorizaram o padrão de forrageamento das espécies em dois tipos: forrageadores ativos e sedentários. Diferenças no modo de forrageamento refletem-se em diferenças no

Tabela IV. Síntese de estudos com o grupo aves em relação ao tópico Locais Centrais de Forrageamento.

Table IV. Summary of published papers about Central-Place Foraging in birds.

Espécie	Objetivo	Resultado	Fonte
<i>Fratercula cirrhata</i>	Comparar a dieta entre adultos e ninhegos quanto ao conteúdo energético	Ninhegos eram alimentados com presas mais largas e com maior conteúdo energético.	Baird 1991
<i>Halobaena caerulea</i>	Determinar os gastos energéticos envolvido nas viagens de forrageio	Alternou-se entre viagens curtas e longas no período reprodutivo.	Weimerskirch <i>et al.</i> 2003
<i>Melanerpes uropygialis</i>	Comparar o tempo de viagem entre o ninho e diferentes manchas alimentares	Quanto mais distante a mancha, uma maior quantidade de presas era trazida ao ninho ou apenas uma de alto valor energético.	Martindale 1983
<i>Saxicola rubetra</i>	Comparar o tempo de viagem entre o ninho e diferentes manchas alimentares	Quanto mais distante a mancha, uma maior quantidade de presas era trazida ao ninho ou apenas uma de alto valor energético.	Andersson 1981

tipo de presas consumidas. Os forrageadores ativos se alimentam em sua maioria de presas sedentárias e de difícil detecção se comparadas com os sedentários, cujas presas são mais ativas e móveis. No custo energético, forrageadores ativos gastam mais energia que os sedentários; mas, na quantidade de energia ingerida diariamente para manter suas necessidades, os forrageadores ativos obtêm vantagem sobre os sedentários. Em números, os forrageadores ativos capturam cerca de 1,3 a 2,1 mais presas que os sedentários.

Entre três estratégias utilizadas pelas aves que “escalam” as árvores, Norberg (1983) resolveu testar qual a melhor estratégia de forrageamento. Estratégia 1) As aves saltavam para o dossel de cada árvore e voavam para as próximas em vôo planado (quando era possível). Estratégia 2) As aves saltavam para o tronco da árvore e voavam para o topo da próxima. Estratégia 3) As aves saltavam tanto para o dossel quanto para o tronco das árvores e voavam horizontalmente entre as árvores. Dentre essas estratégias, a última é melhor que a primeira na taxa de energia obtida se a distância entre as árvores é pequena. Se a distância for grande (metade da distância de um vôo planado em média) a primeira estratégia é a ótima. A segunda estratégia nunca foi ótima nos experimentos. Resultados similares foram encontrados no estudo de Brown (1993) com a águia *Haliaeetus leucocephalus* que trocava de estratégia de forrageio de acordo com a localização da presa em seu ambiente. Este predador se alimenta principalmente do peixe *Oncorhynchus mykiss*. O predador optava por ataques aéreos quando a presa estava em porções do rio com grande fluxo e queda de água e ataque diretamente no nível do solo quando a presa se encontrava dentro do rio, próximo às margens. Bautista *et al.* (1998) testaram como a espécie *Sturnus vulgaris* escolhia entre dois modos de forragear (andar e voar) dentro de dois tipos de tratamentos de acesso ao alimento (fácil e difícil). No tratamento difícil era maior o trabalho diário para se obter o alimento. E a ingestão diária desta era menor. O tratamento fácil era o contrário deste. O vôo foi a tática de forrageamento que resultou em um maior gasto energético em ambos os tratamentos. E a preferência entre andar ou voar era incompatível com a TFO, pois não houve uma maximização da energia líquida ganha por unidade gasta para alcançar a presa.

A união entre o modo de forrageamento e o tipo de presa é relevante para modelos de forrageamento ótimo (Schoener 1971). Predadores que forrageiam ativamente não irão apenas encontrar presas mais frequentemente (Norberg 1977), como também diferentes tipos de presas (Eckhardt 1979). Essa associação também é importante para modelos de competição interespecífica porque a velocidade de forrageamento, afeta a taxa de presas, influenciando consequentemente nas sobreposições das dietas entre predadores simpátricos (Gerritsen & Strickler 1977). Forrageadores ativos sobrepõem mais suas dietas (quantidade de presas) com outros forrageadores ativos em habitats diferentes do que com os predadores sedentários do mesmo hábitat. A TFO prediz que ambos os tipos de forrageadores podem coexistir se ambas as presas são suficientemente abundantes.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A proliferação de trabalhos relacionados à TFO ocorreu principalmente devido a essa teoria conferir um rigor aparente e predições passíveis de serem testadas num ramo da biologia que era praticamente desconhecido e subjetivo para a época. Hoje, os trabalhos relacionados à TFO têm declinado (Perry & Pianka 1997) e este fato é em parte uma reação às críticas que surgiram na década de 1990, refletindo o crescimento da conscientização por parte dos pesquisadores de quão complexa é a exclusão de outros fatores que poderiam estar atuando sobre o comportamento de forrageamento. Exemplos desses fatores seriam as estratégias de se evitar o encontro com predadores ou a procura por parceiras na estação reprodutiva (Perry & Pianka 1997).

Críticas à teoria e seus modelos podem ser encontradas nos trabalhos de Gould & Lewontin (1979), Pyke (1984), Pierce & Ollason (1987) e Sih (2001). As críticas referem-se principalmente ao delineamento das predições da teoria e seus modelos. Muitos dos experimentos gerados para se testar as hipóteses violavam predições do modelo; por exemplo, assumir que os indivíduos forrageavam e manipulavam as presas com eficiência constante. Entretanto, há várias evidências de que os predadores podem variar suas taxas de procura e manipulação de presas, pois podem aprender a forragear mais eficientemente ou este comportamento poderá se

manifestar quando estão famintos ou quando a presa é menos abundante (Sih 1982). Além disso, um pressuposto da TFO é que os organismos são livres para desenvolverem qualquer adaptação especificada por modelos ótimos, podendo este ser um fenótipo que, sob ação da seleção natural, ser fixado e passado para as próximas gerações. Também não se pode esquecer que estratégias ótimas podem não ocorrer na natureza. Pierce & Ollason (1987), bem como Macnamara & Houston (1985) questionaram como os animais aprendem a alcançar o ótimo definido pelo Teorema do Valor Marginal (Charnov 1976) e demonstraram que se os animais aprendem, como sugere o teorema, seria necessária uma quantidade de tempo infinita para o comportamento se converter ao ótimo (Pierce & Ollason 1987).

Deve-se então excluir por completo a TFO? Entendemos que não, pois apesar das críticas, a TFO fornece duas informações essenciais para os estudos de comportamento: (i) a predição de um possível desempenho ótimo e (ii) a indicação de potenciais metas para pesquisas futuras. No entendimento de situações mais complexas e realísticas, defende-se a elaboração de modelos mais dinâmicos, levando-se em conta interpretações filogenéticas e genéticas fundamentadas na história evolutiva das espécies (Cooper 1994). Em estudos recentes, novos modelos têm sido propostos na tentativa de explicar as decisões por determinado comportamento de forrageamento baseando-se em modelos individuais de comportamento para a obtenção de alimento. No caso desses novos modelos, ao contrário da TFO, assume-se que os indivíduos não apresentam informações completas acerca da qualidade da mancha onde o alimento é encontrado (Amano *et al.* 2006). Esses modelos também permitem a inclusão de variáveis que possivelmente atuam nas decisões ótimas como, por exemplo, a atração conspecífica ou a fidelidade à mancha (Hancock & Milner-Gulland 2006).

Exemplos desses estudos com modelos individuais, utilizando aves, abordam a importância da atração conspecífica para a obtenção de conhecimento acerca da qualidade das manchas (Hancock & Milner-Gulland 2006) e a influência negativa do cleptoparasitismo quando há um aumento de grupo (Amano *et al.* 2006). Esses estudos evidenciam que as interações sociais e a prática do cleptoparasitismo são forças seletivas

atuantes no processo de obtenção de informações sobre as manchas alimentares e de quando partir em busca de novas manchas para forrageamento. É necessário um maior número de estudos utilizando modelos individuais, cujas vantagens são a flexibilidade de relacionar diversas variáveis e a inexistência de uma regra geral que explique o aparecimento de determinado comportamento (Amano *et al.* 2006), de forma a permitir evidências para a Teoria do Forrageamento Ótimo.

AGRADECIMENTOS: Aos revisores anônimos do manuscrito, à Conservação Internacional do Brasil pela bolsa de mestrado concedida à Flávia G. Chaves e ao CNPq pela bolsa de Produtividade em Pesquisa concedida à Maria Alice S. Alves (Processo Nº 308792/2009-2).

REFERÊNCIAS

- AMANO, T.; USHIYAMA, K.; MORIGUCHI, S.; FUGITA, G. & HIGUCHI, H. 2006. Decision-making in group foragers with incomplete information: test of individual-based model in geese. *Ecological Monographs*, 76: 601-616.
- ANDERSSON, M. 1981. Central place foraging in the whinchat, *Saxicola rubetra*. *Ecology*, 62: 538-544.
- BAIRD, P.H. 1991. Optimal foraging and intraspecific competition in the Tufted puffin. *The Condor*, 93: 503-515.
- BAUTISTA, L.M.; TINBERGEN, J.; WIERSMA, P. & KACELNIK, A. 1998. Optimal foraging and beyond: How starlings cope with changes in food availability. *The American Naturalist*, 152: 543-561.
- BIBBY, C.J. & GREEN, R.E. 1980. Foraging behavior of migrant pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*, on temporary territories. *Journal of Animal Ecology*, 49: 507-521.
- BRINK, C.H. & DEAN, F.C. 1966. Spruce seed as a food of red squirrels and flying squirrels in interior Alaska. *The Journal of Wildlife Management*, 30: 503-12.
- BROWN, B.T. 1993. Winter foraging ecology of bald eagles in Arizona. *The Condor*, 95: 132-138.
- CHARNOV, E.L. 1976. Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, 9: 129-136.
- COLE, S.; HAINSWORTH, F.R.; KAMIL, A.C.; MERCIER, T. & WOLF, L.L. 1982. Spatial learning as an adaptation in hummingbirds. *Science*, 217: 655-657.

- COOPER, W.E. 1994. Chemical discrimination by tongue-flicking in lizards: a review with hypotheses on its origin and its ecological and phylogenetic relationships. *Journal of Chemical Ecology*, 20: 439-487.
- COWIE, R.J. 1977. Optimal foraging in the great tits (*Parus major*). *Nature*, 268: 137-139.
- DAVIES, N.B. 1977. Prey selection and social behavior in wagtails (Aves: Motacillidae). *Journal of Animal Ecology*, 46: 37-57.
- ECKHARDT, R.C. 1979. The adaptive syndromes of two guilds of insectivorous birds in the Colorado Rocky Mountains. *Ecological monographs*, 49: 129-149.
- ERWIN, R.M. 1985. Foraging decisions, patchy use, and seasonality in Egrets (Aves: Ciconiiformes). *Ecology*, 66: 837-844.
- ESTABROOK, G.F. & DUNHAM, A.E. 1976. Optimal diet as a function of absolute abundance, relative abundance and relative value of available prey. *American Naturalist*, 110:401-13.
- GAUVIN, S. & GIRALDEAU, L. 2004. Nutmeg manikins (*Lonchura punctulata*) reduce their feeding rates in response to simulated competition. *Behavioural Ecology*, 139: 150-156.
- GAWLIK, D.E. 2002. The effects of prey availability on the numerical response of wading birds. *Ecological monographs*, 72: 329-346.
- GERRITSEN, J. & STRICKLER, J.R. 1977. Encounter probabilities and community structure in zooplankton: a mathematical model. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 34: 73-82.
- GOSS-CUSTARD, J.D. 1977. Optimal foraging and the size selection of worms by redshank (*Tringa tetanus*) in the field. *Animal Behavior*, 25: 10-29.
- GOULD, D.J. & LEWONTIN, R.C. 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London*, 205: 581-598.
- HANCOCK, P.A. & MILNER-GULLAND, E.J. 2006. Optimal movement strategies for social foragers in unpredictable environments. *Ecology*, 87: 2094-2102.
- HAYSLETTE, S. & MIRARCHI, R.E. 2002. Foraging patch-use and within patch diet selectivity in Mourning Doves, *Zenaida macroura*. *Ecology*, 83: 2637-2641.
- HOUSTON, A.I.; KREBS, J.R. & ERICHSEN, J.T. 1980. Optimal prey choice and discrimination time in the great tit (*Parus major*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 6: 169-175.
- HUEY, R.B. & PIANKA, E.R. 1981. Ecological consequences of foraging mode. *Ecology*, 62: 991-999.
- IRONS, D.B.; ANTHONY, R.G. & ESTES, J.A. 1986. Foraging strategies of glaucous-winged gulls in a rocky intertidal community. *Ecology*, 67: 1460-1474.
- KALCENIK, A. 1984. Central place foraging in starlings (*Sturnus vulgaris*), I. Patch residence time. *Journal of Animal Ecology*, 53: 283-299.
- KREBS, J.R.; RYAN, J.C. & CHARNOV, E.L. 1974. Hunting by expectation or optimal foraging? A study of patch use by chickadees. *Animal behavior*, 22: 953-964.
- KREBS, J.R.; ERICHSEN, J.T.; WEBBER, J.I. & CHARNOV, E.L. 1977. Optimal prey selection in the great tit (*Parus major*). *Animal behavior*, 25: 30-38.
- KREBS, J.R. & KALCENIK, A. 1991. Decision-making. Pp. 105-136. In: J.R. Krebs & N.B. Davies (eds.). *Behavioral Ecology* (Third Edition). 482p.
- LeBRASSEUR, R.J. 1969. Growth of juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keto*) under different feeding regimes. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 26: 1631-45.
- LIMA, S.L. 1984. Downy woodpecker foraging behavior: efficient sampling in simple stochastic environments. *Ecology*, 65:166-174.
- MacARTHUR, R.H. & PIANKA, E.R. 1966. On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist*, 100: 603-609.
- MacNAMARA, J.M. & HOUSTON, A.I. 1985. Optimal foraging and learning. *Journal of Theoretical Biologist*, 117: 231-249.
- MARKMAN, S.; PINSHOW, B.; WRIGHT, J. & KOTLER, B.P. 2004. Food patch use by parent birds: to gather food for themselves or for their chicks? *Journal of Animal Ecology*, 73: 747-755.
- MARTINDALE, S. 1983. Foraging patterns of nestling gila woodpeckers. *Ecology*, 64: 888-898.

- NORBERG, R.A. 1977. An ecological theory on foraging time and energetic and choice of optimal food-searching method. *Journal of Animal Ecology*, 46: 511-529.
- NORBERG, R.A. 1983. Optimal locomotion modes of foraging birds in trees. *Ibis*, 125: 172-180.
- PERRY, G. & PIANKA, E.R. 1997. Animal foraging: past, present and future. *Trends in ecology and evolution*, 12: 360-364.
- PIERCE, G.L. & OLLASON, J.G. 1987. Eight reasons why optimal foraging theory is a complete waste of time. *Oikos*, 49: 111-118.
- PIMLOTT, D.H. 1967. Wolf predation and ungulate populations. *American Zoologist*, 7: 267-278.
- POUGH, F.H., JANIS, C.M. & HEISER, J.B. 2008. *A vida dos vertebrados* (4 edição). Atheneu, São Paulo. 750p.
- PYKE, G.H. 1978. Optimal foraging in hummingbirds: testing the marginal value theorem. *American Zoologist*, 18: 739-752.
- PYKE, G.H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15: 523-575.
- RANDS, S.A. & CUTHILL, I.C. 2001. Separating the effects of predation risk and interrupted foraging upon mass changes in the blue tit *Parus caeruleus*. *Proceedings of the Royal Society of London*, 268: 1783-1790.
- RECHTEN, C.; AVERY, M.I. & STEVENS, J.A. 1983. Optimal prey selection: why do great tits show partial preferences? *Animal behavior*, 31: 576-584.
- RICHARDSON, H. & VERBEEK, N.A.M. 1986. Diet selection and optimization by northwestern crows feeding on Japanese littleneck clams. *Ecology*, 67: 1219-1226.
- ROZIN, P. & MAYER, J. 1961. Regulation of food intake in the goldfish. *American Journal of Physiology*, 201: 968-974.
- RUDEBECK, G. 1950. The choice of prey and modes of hunting of predatory birds with special reference to their selective effect. *Oikos*, 2: 65-88.
- RUDOLPH, S.G. 1982. Foraging strategies of American kestrels during breeding. *Ecology*, 63: 1268-1276.
- SCHOENER, T.W. 1971. Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2: 369-404.
- SCHNEIDER, K.J. 1984. Dominance, predation and optimal foraging in white-throated sparrow flocks. *Ecology*, 65: 1820-1827.
- SIH, A. 1982. Optimal patch-use: variation in selective pressure for efficient foraging. *American Naturalist*, 120: 665-685.
- SIH, A. & CHRISTENSEN, B. 2001. Optimal diet theory: when does it work and when and why does it fail? *Animal behavior*, 61: 379-390.
- SNELLEN, C.L.; HODUM, P.J. & FERNANDEZ-JURICIC, E. 2007. Assessing western gull predation on purple sea urchins in the rocky intertidal using optimal foraging theory. *Canadian journal of Zoology*, 85: 221-231.
- SULLIVAN, K. A. 1988. Age-specific profitability and prey choice. *Animal behavior*, 36: 613-615.
- THOMPSON, D.B.A. & BARNARD, C.J. 1984. Prey selection by plovers: optimal foraging in mixed-species groups. *Animal behavior*, 32: 554-563.
- THOMPSON, D.B.; TOMBACK, D.F.; CUNNINGHAM, M.A. & BAKER, M.C. 1987. Seed selection by dark-eyed Juncos (*Junco hyemalis*): optimal foraging with nutrient constraints? *Oecologia*, 74: 106-111.
- TOME, M.W. 1988. Optimal foraging: food patch depletion by ruddy ducks. *Oecologia*, 76: 27-36.
- TRANDEM, N. & LAMPE, H.M. 1993. Foraging theory – simultaneous encounters and effect of interference competition and prey size on the choice of food items in the willow tit (*Parus montanus*). *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, 14: 101-118.
- TURNER, A.K. 1982. Optimal foraging by the swallow (*Hirundo rustica* L.) – prey size selection. *Animal behavior*, 30: 862-872.
- WANINK, J.H. & ZWARTS, L. 1996. Can food specialization by individual *Oystercatchers Haematopus ostralegus* be explained by differences in prey specific handling efficiencies? *Ardea* 84A: 177-198.
- WEIMERSKIRCH, H. 1995. Regulation of foraging trips and incubation routine in male and female wandering albatrosses. *Oecologia*, 102: 37-43.
- WEIMERSKIRCH, H.; ANCEL, A.; CALOIN, M.; ZAHARIEV, A.; SPAGIARI, J.; KERSTEN, M. & CHASTEL, O. 2003. *Oecol. Aust.*, 14(2): 369-380, 2010

Foraging efficiency and adjustment of energy expenditure in a pelagic seabird provisioning its chick. *Journal of Animal Ecology*, 72: 500-508.

Submetido em 15/09/2009.

Aceito em 12/12/2009.