

UNIVERSIDADE FEDERAL DE ALFENAS

CARLA APARECIDA DA COSTA

Descrição do repertório vocal e análise da função das vocalizações de curto alcance do bugio ruivo (*Alouatta guariba clamitans*)

Alfenas/MG
2016

CARLA APARECIDA DA COSTA

**Descrição do repertório vocal e análise da função das vocalizações curto
alcance do bugio ruivo (*Alouatta guariba clamitans*)**

Dissertação apresentada como parte dos requisitos
para a obtenção do título de mestre em Ecologia e
Tecnologia Ambiental pela Universidade Federal de
Alfenas

Orientador: Rogério Grassetto Teixeira da Cunha
Coorientador: Dilmar Alberto Gonçalves de Oliveira

Alfenas/MG
2016

Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP) Biblioteca
Central da Universidade Federal de Alfenas

Costa, Carla Aparecida da.

Descrição do repertório vocal e análise da função das
vocalizações de curto alcance do bugiu ruivo (*Alouatta guariba
clamitans*) / Carla Aparecida da Costa. -- Alfenas - MG, 2016.
56 f.

Orientador: Rogério Grassetto Teixeira da Cunha.

Dissertação (Mestrado em Ecologia e Tecnologia Ambiental) -
Universidade Federal de Alfenas, 2016.

Bibliografia.

1. Vocalização Animal. 2. Alouatta. 3. Comunicação Animal.
4. Comportamento Animal. I. Cunha, Rogério Grassetto Teixeira da.
II. Título.

CDD-591.59



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
Universidade Federal de Alfenas / UNIFAL-MG
Programa de Pós-graduação – Ecologia e Tecnologia Ambiental

Rua Gabriel Monteiro da Silva, 700. Alfenas - MG CEP 37130-000
Fone: (35) 3299-1419 (Coordenação) / (35) 3299-1392 (Secretaria)
<http://www.unifal-mg.edu.br/ppgca/>



CARLA APARECIDA DA COSTA

“Descrição do repertório vocal e análise da função das vocalizações do bugio ruivo
(Alouatta guariba clamitans)”.

A Banca julgadora, abaixo assinada, aprova a
Dissertação apresentada como parte dos
requisitos para a obtenção do título de Mestre em
Ecologia e Tecnologia Ambiental pela
Universidade Federal de Alfenas. Área de
Pesquisa: Meio Ambiente Sociedade e
Diversidade Biológica.

Aprovada em: 28 de janeiro de 2016.

Prof. Dr. Rogério Grassetto Teixeira da
Cunha

Assinatura: _____

Instituição: UNIFAL - MG

Profa. Dra. Patrícia Ferreira Monticelli

Assinatura: _____

Instituição: USP

Profa. Dra. Christini Barbosa Caselli

Assinatura: _____

Instituição: UESC

Dedico ao meu filho Alexandre que acha legal ter uma mãe cientista, mas não gosta de macacos porque eles deixam sua mãe longe.

AGRADECIMENTOS

Agradeço o Professor Rogério que me aturou esses anos me ensinado os passos da ciência.

A minha família, meu Esposo Daniel que me deu forças e não me deixou desistir desta caminhada, ao meu Pai José e minha Mãe Neusa por todo apoio durante esta etapa da minha vida.

Agradeço aos funcionários do Parque Estadual Nova Baden em Lambari-MG e ao Funcionários do CEPESBI e colaboradores do Projeto Bugio em Inaidal-SC pelo apoio durante a coleta de dados, sem o auxílio desta esta pesquisa não poderia ser realizada.

E finalmente a UNIFAL-MG e ao Programa de Mestrado de Ecologia e Tecnologia pelo suporte na realização desta pesquisa.

“Os homens devem moldar seu caminho. A partir do momento que você vir o caminho em tudo que fizer, você se tornará o caminho”

Miyamoto Musashi

RESUMO

A comunicação animal usa diversos canais de comunicação dos mais simples aos mais complexos, dentre eles a comunicação vocal é o mais estudado. A vocalização tem o papel funcional de mediar interações sociais intraespecíficas e interespecíficas. Somente um sinal vocal, por si só, pode provocar respostas adequadas nos ouvintes na ausência de outros estímulos. Nos primatas neotropicais a comunicação vocal possivelmente é o principal canal de comunicação entre os indivíduos, devido à baixa viabilidade dos outros meios de comunicação. O gênero *Alouatta* possui uma comunicação acústica única, devido as modificações anatômicas especializadas para a vocalização, este gênero é capaz de produzir vocalizações que alcançam grandes distancias. Estas características particulares destas sempre foram alvo de muitos estudos, no entanto os animais deste gênero possuem também vocalizações de baixo alcance, e este repertório raramente é estudado. Com o intuito de preencher esta lacuna de conhecimento, nós descrevemos o repertório vocal de curto alcance de *Alouatta guariba clamitans*, no artigo: Beyond roaring: the lower amplitude calls of the brown southern howler monkey (*Alouatta guariba clamitans*) submetido ao International Journal of Primatology, onde identificamos 8 tipos vocais acusticamente distintos, e relacionamos estes a estados comportamentos específicos e a possíveis funções.

Palavras-chave: Vocalizações. Repertório. *Alouatta guariba clamitans*. Chamadas de curto alcance. chamadas de contato. chamadas de brincadeiras. chamadas de infantes.

ABSTRACT

Animal communication uses various communication channels of the simplest to the most complex among them voice communication is the most studied. The vocalization is the functional role of mediating intraspecific and interspecific social interactions. Only the voice signal without the need for other communicative signals can trigger appropriate responses in listeners. In neotropical primates voice communication is possibly the main channel of communication between individuals due to low viability of other media. The genus *Alouatta* possess a unique vocal communication. Due to some peculiar anatomical adaptations, species of the genus are able to produce extremely loud calls which may reach great distances. These particular characteristics were the focus of several descriptive and functional studies. However, the species also have several low amplitude calls, and such repertoire has been neglected. Aiming to fulfill this gap, we describe the low amplitude vocal repertoire of the southern brown howler monkey (*Alouatta guariba clamitans*) in the article: Beyond roaring: the lower amplitude calls of the brown southern howler monkey (*Alouatta guariba clamitans*) submitted to the International Journal of Primatology. We identified eight acoustically distinct vocal types, and described the behavioral states to which they were more commonly associated, proposing hypotheses for the functions of these calls.

Key words: Vocalizations. Repertoire. *Alouatta guariba clamitans*. soft calls. contact calls. play calls. infant calls.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	8
2	REVISÃO DE LITERATURA	19
2.1	Comunicação	11
2.1.1	Comunicação Acústica	14
2.2	Repertório vocal e estrutura das vocalizações	16
2.3	Função das vocalizações	17
2.4	Vocalizações	18
2.4.1	Vocalizações de contato	22
2.4.2	Vocalizações de brincadeira	23
2.4.3	Vocalizações em interações mãe-filhote	24
2.4.4	Vocalizações de alimentação	25
2.5	Vocalizações no gênero Alouatta	26
	REFERÊNCIAS	28
	ANEXO	37

1 INTRODUÇÃO

A comunicação animal tradicionalmente é definida como o processo em que um indivíduo usa um determinado tipo de sinal para modificar o comportamento de outro indivíduo; ela media praticamente todos os comportamentos sociais importantes (KREBS; DAWKINS, 1984; MCGREGOR; PEAKE, 2000).

Uma vocalização é um tipo de sinal acústico de comunicação. Sua emissão ocorre quando uma corrente de ar é convertida em energia acústica (FITCH; HAUSER, 2003). A comunicação sonora é uma modalidade muito eficiente, pois o som pode variar em frequência, amplitude e periodicidade (BRADBURY; VEHRENCAMP, 1998), os sinais acústicos podem ser rapidamente iniciados, parados ou modificados para enviar uma mensagem urgente, e não está limitada a barreiras ambientais, sendo bastante eficazes à distância e podendo carregar um alto conteúdo de informação (KREBS; DAWKINS, 1984).

As vocalizações podem representar a modalidade de sinalização mais eficaz em animais de habitat noturno ou de espécies florestais (MCCOMB; REBY, 2010). Os sons podem sofrer várias interferências como atenuação, reverberação de acordo com Maciej et al. (2011), mas em ambientes florestais as vocalizações emitidas por primatas têm a capacidade de transpor barreiras ambientais alcançando o receptor (EGNOR; HAUSER, 2004).

O conjunto das vocalizações de uma espécie é definido como repertório, que normalmente se divide em repertório de curta e de longa distância. As vocalizações de longa distância são de alta amplitude, características que atenuam os efeitos da reverberação, sendo assim capazes de transpor longas distâncias (MITANI; STUTH 1998).

O repertório vocal de uma espécie pode ser estudado do ponto de vista estrutural e/ou funcional. Os estudos estruturais procuram descrever as vocalizações do ponto de vista de parâmetros físicos temporais e espectrais. O estudo das características acústicas de vocalizações animais permite que se verifique, por exemplo, se estas contêm informações sobre atributos do vocalizador, incluindo seu tamanho, idade, sexo, e status reprodutivo, estado emocional e estado físico (FITCH, 1997; MCCOMB; REBY, 2010). Tais sinais podem assim fornecer aos

receptores informação instantânea sobre os atributos do chamador, além de sua localização (MCCOMB; REBY, 2010).

Já os estudos funcionais procuram analisar a função das vocalizações, ou seja, sua contribuição para a sobrevivência e/ou reprodução dos indivíduos. Há várias funções que são tradicionalmente atribuídas às vocalizações, que normalmente são de curta distancia. Algumas delas são: contato, que está relacionada a coesão grupal e a manutenção ou recuperação do contato com indivíduos (CUNHA; BYRNE, 2009, DITTUS, 1984, RENDALL, CHENEY; SEYFARTH, 2000; RAMOS-FERNANDEZ, 2005). Estas vocalizações podem também orientar a movimentação (CHENEY, SEYFARTH; PALOMBIT, 1996; CUNHA; BYRNE, 2009). Ou ainda estares relacionadas a brincadeira: que são vocalizações específicas durante estes comportamentos lúdicos, possuindo elementos sonoros curtos, organizados em série com baixa amplitude (ALDIS, 1975; MASATAKA; KOHDA, 1988; VETTIN; TODT, 2005). O choro é um padrão vocal presente desde o nascimento que tem a função de restabelecer o contato físico com a mãe sendo a principal maneira de contato entre mãe e filhote (MAESTRIPIERI; CALL, 1996; RENDALL; OWREN, 2002).

Dentre os primatas neotropicais, o gênero *Alouatta* possui uma comunicação acústica única, devido à complexidade, frequência de uso e modificações anatômicas especializadas para a vocalização (OLIVEIRA, 2002). Algumas das vocalizações emitidas pelos indivíduos são muito intensas, parcialmente devido ao desenvolvimento do osso hióide, podendo ser ouvidas a vários quilômetros (AURICCHIO, 1995; OLIVEIRA, 2002). O rugido é a vocalização características dos bugios de acordo com Altmann (1959) e a mais estudada. No gênero *Alouatta*, as vocalizações de longo alcance parecem ser associadas a contextos de territorialidade e defesa de recursos (AGUIAR et al. 2003; CHIARELLO 1992. OLIVEIRA 2002; STEINMETZ 2005). A maior parte dos registros destas vocalizações está associada ao encontro ou presença de grupos distintos (OLIVEIRA, 2011).

Apesar da prevalência dos estudos com vocalizações de longo alcance, pelos menos outros 17 tipos de vocalizações usadas em contextos da curta distância já foram identificadas para o gênero *Alouatta* (CALEGARO-MARQUES; BICCA-MARQUES, 1994). No entanto, apesar dos avanços nas pesquisas, muitas espécies ainda não têm seu repertório básico descrito. Neste sentido, a descrição básica do repertório de muitas espécies pode levar ao aprofundamento dos conhecimentos

sobre elas e abre possibilidades para novas pesquisas sobre as vocalizações. Os estudos do repertório vocal incluem que uma análise do contexto comportamental das vocalizações, é uma maneira de investigar a comunicação vocal de uma espécie, permitindo a comparação entre espécies de estrutura chamada, significado e função, bem como de complexidade repertório e flexibilidade e contribuem muito para o conhecimento da evolução dos sistemas vocais de comunicação.

2 REVISÃO DE LITERATURA

A comunicação animal usa diversos canais de comunicação dos mais simples aos mais complexos, dentre estes canais a comunicação vocal é o mais estudado. A vocalização tem o papel funcional de mediar interações sociais intraespecíficas e interespecíficas. Somente um sinal vocal, por si só, pode provocar respostas adequadas nos ouvintes na ausência de outros estímulos (TEMPLETON, GREENE e AVIS, 2005). A seguir apresentamos uma revisão detalhada sobre o assunto.

2.1 Comunicação

A comunicação animal pode ser definida como o processo em que um indivíduo, o emissor, usa sinais para modificar o comportamento de outro indivíduo, o receptor, que capta este sinal (KREBS; DAWKINS, 1984). Estes sinais podem ser químicos, visuais, elétricos ou sonoros e normalmente eles evoluíram com uma determinada finalidade (DEAG,198; KREBS; DAWKINS, 1984).

A comunicação está presente em praticamente todos os comportamentos sociais importantes. Para que ocorra a comunicação, devem estar envolvidos pelo menos dois indivíduos, um emissor e um receptor, assim consideramos a comunicação em si também como um comportamento social (MCGREGOR; PEAKE, 2000). Na comunicação podem estar envolvidos uma combinação complexa de sinais como sinais visuais, sonoros e olfativos, que podem estar simultaneamente envolvidos na transmissão de um sinal (DEAG,1981). Um exemplo disto pode ser percebido no encontro entre dois cães, sinais sonoros olfativos e visuais estão envolvidos quando eles se avaliam mutuamente.

Os sinais são estímulos produzidos pelo remetente e propagados através de um meio até outro animal, estes podem estar relacionados com condições de interesse para o receptor e sido emitidos intencionalmente com essa finalidade. Mas, por outro lado também podem ter sido gerados inadvertidamente ou como um sub-produto de alguma outra função além de comunicação, no entanto, este sinal, ainda

pode fornecer informações aos receptores e em um último caso podem ser produzidos intencionalmente mas não tem interesse para o receptor (BRADBURY; VEHRENCAMP, 1998). A comunicação pode ser compreendida como transmissão de uma mensagem, a qual carrega uma informação que media a interação entre o emissor e o receptor (BRADBURY; VEHRENCAMP, 2011). A informação carregada em um sinal pode reduzir a incerteza acerca do comportamento de um receptor após o sinal, ou ainda podem carregar uma informação sobre algo externo, como a presença de um predador (SEYFARTH et al, 1980).

Diferentes canais sensoriais podem ser utilizados para a comunicação. Essa diferença decorre do fato de que os diversos meios de comunicação diferem em seu ajuste aos hábitos e habitats de cada grupo de animais (Krebs; Davies, 1966). Assim para se estabelecer, ocorrem os seguintes passos: geração de um sinal, modificação deste sinal; emissão para o meio onde é propagado, propagação no meio, percepção do sinal pelo receptor, modificação do sinal quando necessário para melhorar a detecção e resolução, e, finalmente a identificação e classificação do sinal percebido (BRADBURY; VEHRENCAMP, 1998).

As informações transmitidas podem ter a finalidade de “manipular” o comportamento do receptor, assim o processo de evolução favoreceu o emissor a proporcionado que ele obtenha vantagens com a alteração do comportamento do emissor (KREBS; DAWKINS, 1984).

Por exemplo, os chimpanzés (*Pan troglodytes*) gritam quando estão envolvidos em disputas agressivas, e as vítimas produzem sinais acusticamente diferentes de acordo com a gravidade da agressão que estão recebendo e os ouvintes responderam de maneiras diferentes aos gritos (WICH; STERCK, 2003). O comportamento dos espectadores e vítimas de agressão depende tanto de suas próprias relações com os combatentes quanto da relação entre os outros animais envolvidos (WICH; STERCK, 2003; SLOCOMBE, E KLAUS ZUBERBÜHLER, 2007). Em casos graves de agressão, os gritos das vítimas algumas vezes foram exagerados em relação à gravidade do ataque, evidenciando que o comportamento pode ser alterado, dependendo da percepção da relação entre o adversário e seus aliados em potencial (CHENEY, 2011; SLOCOMBE; KLAUS ZUBERBÜHLER, 2007).

Não há nenhuma evidencia de que os animais emitam sinais que transmitam informações sobre as suas interações cooperativas em situações que exigem que

ambos, emissores e receptores, cooperem e beneficiem-se em média, durante a troca de sinais (BRADBURY; VEHRENCAMP, 1998). Mas, se dois animais cooperarem para obter uma recompensa, para esta cooperação ocorrer deve haver uma comunicação mediada por sinais (NOË, 2006).

Vários tipos de informações podem ser fornecidas pelos sinais, como a identidade do remetente, o sexo, a idade, o status de dominância, e sua localização. Em alguns casos, o sinal pode conter informações sobre o emissor ou mesmo sobre o meio, como a presença de predadores, membros da mesma espécie que se aproximam ou fontes de alimentos (BRADBURY e VEHRENCAMP, 1998).

Muitos sinais fornecem ainda informações sobre as condições do remetente. Estes sinais na maioria das vezes são honestos. No entanto, há casos de sinais enganosos que, embora os receptores possam punir remetentes fraudulentos em situações de conflito de interesse, nestes casos é necessária a garantia de honestidade nos sinais (ALCOOK, 2010). Entretanto, na ausência de conflito de interesse entre o emissor o receptor ou em situações onde ele é mínimo, não são necessárias garantias de honestidade e os sinais fraudulentos são mais comuns (KREBS; DAWKINS, 1984).

Um mesmo sinal pode ainda conter várias informações e pode ser usado em vários contextos como, por exemplo, a chamada de um sapo, que pode indicar o tamanho do corpo do emissor e a identidade de sua espécie no mesmo sinal, ou os pássaros que têm suas canções elaboradas para repelir os machos e atrair as fêmeas ao mesmo tempo (BRADBURY; VEHRENCAMP, 1998).

Normalmente as espécies apresentam um repertório de sinais que pode ser dividido em classes funcionais, tais como: sinais agressivos, sinais de acasalamento, sinais de integração social, e sinais relacionados ao ambiente, sendo que cada classe pode apresentar mais ou menos sinais dependendo da espécie (BRADBURY; VEHRENCAMP, 1998).

Além dos hábitos e habitats, outras características do canal de comunicação ou do sinal, como custo energético, alcance do sinal, tempo de degradação, capacidade em cruzar obstáculos e facilidade de localização do indivíduo emissor são fatores que interferem no uso ou não de determinado sinal em uma circunstância particular, sendo que algumas destas características podem sofrer mudanças em resposta a pressões evolutivas (ALCOOK, 2010). Por exemplo, lebistes machos com cores alaranjadas são mais atrativos as fêmeas, neste caso o

sinal visual foi selecionado, dentre outros motivos, por ser o mais eficiente no ambiente em que vivem, a água, e por mediar a comunicação de maneira mais eficiente.

Durante a propagação, o meio geralmente causa alguma distorção do sinal emitido devido às suas características (BRADBURY; VEHRENCAMP, 1998). Cada um dos canais de comunicação tem uma característica em particular, tendo vantagens e desvantagens. No caso da comunicação química, por exemplo, os odores são menos flexíveis quanto a sua variação, devido a isso a capacidade do remetente de controlar a transmissão é limitada, mas em contrapartida são energeticamente menos custosos e podem durar mais tempo (KREBS; DAWKINS, 1984). Além disto, o canal químico tem uma transmissão de sinal consideravelmente mais lenta, o seu campo de estímulo não contém nenhuma informação direcional e a padronização temporal é impossível, dificultado a localização do emissor (ALCOOK, 2010).

Cada canal sensorial tem vantagens e desvantagens diferentes, os sinais químicos possuem baixa exposição do emissor ao predador, um longo alcance e um baixo custo energético e de degradam lentamente em contrapartida eles possuem pouca flexibilidade carregando pouca informação que dificilmente pode ser modificada. Os sinais visuais, por sua vez, colocam o remetente em grande evidência, degradam-se muito rápido e a informação perde-se rapidamente e tem dificuldade em transpor obstáculos, embora também tenham um baixo custo energético. Por fim, os sinais acústicos, apesar do alto custo energético e rápida degradação, tem uma alta carga de informações, boa capacidade de transposição de obstáculos e um longo alcance (KREBS; DAWKINS, 1984).

2.1.1 Comunicação Acústica

A propagação do som requer um meio, podendo ser transmitido por materiais fluidos, como a água e o ar, ou sólidos como madeira ou aço, sendo produzido através de uma vibração que perturba as moléculas próximas gerando ondas longitudinais que se propagam em todas as direções partindo da fonte (BRADBURY; VEHRENCAMP, 1998).

O som é percebido quando essas ondas colidem com o órgão receptor e causam uma perturbação mecânica que é detectada pelo sistema nervoso (VIELLIARD; SILVA, 2009). Basicamente então o som é uma vibração e, entre os animais, há cinco mecanismos básicos para a produção de vibrações: vibração muscular de uma membrana, estridulação, fluxo forçado de um orifício médio para um menor, vibração muscular de apêndices e percussão em um substrato (BRADBURY; VEHRENCAMP, 1998).

O som é uma modalidade de comunicação muito eficiente, podendo variar em frequência, amplitude e periodicidade. A variação destes três parâmetros permite a criação de uma complexa gama de sinais. Como as ondas de som se movem rapidamente, seja através do ar, atingido cerca de 344 m/s, da água, na qual podem ser quatro vezes mais rápidas e em sólidos, onde podem chegar a ser quinze vezes mais rápidas que o no ar (BRADBURY; VEHRENCAMP, 1998). Os sinais acústicos podem ser rapidamente iniciados, parados ou modificados para enviar uma mensagem urgente.

Essa vibração produz uma onda periódica, que determina a frequência fundamental da vocalização (FITCH; HAUSER, 2003). Os sons não vocais são aqueles que são produzidos por outras estruturas que não envolvem o trato vocal, por exemplo: estridulação em insetos, onde a produção de som é feita pela fricção de uma parte do corpo contra outra, bater no peito, bater objetos contra o meio, bater na água, vibrações sísmicas, tamborilar, expulsão de ar pela bexiga natatória e ou pelas guelras em peixes (BRADBURY; VEHRENCAMP, 1998). Por exemplo, algumas espécies de insetos, como os coleópteros das famílias *Scarabaeidae*, *Tenebrionidae* e *Curculionidae*, utilizam a estridulação, que pode ser definida como processo de produção de som através da fricção de duas partes do corpo dos insetos, sendo o som específico para cada espécie e geralmente relacionado ao comportamento reprodutivo (COKL; VIRANT-DOBERLET 2003). Outro exemplo é a comunicação sísmica em elefantes. Estes animais são capazes de produzir e perceber sinais sísmicos, e de se orientar pela direção da vibração, além de responder a ela corretamente (LANGBAUER, 2000).

A comunicação acústica apresenta as vantagens de não ser limitada por barreiras ambientais, ser eficaz à distância, possuir uma enorme gama de variação, tanto nos mecanismos de produção como nos de percepção do sinal e pode carregar um alto conteúdo de informação (KREBS; DAWKINS, 1984).

Porém, ela tem as desvantagens de poder revelar a localização do remetente para um potencial predador, ser menos eficaz em ambientes ruidosos, ter um alto custo energético, requerer que o receptor tenha um sistema nervoso com estruturas desenvolvidas para a recepção e interpretação deste sinal, e sofrer efeito de atenuação, pois sua intensidade cai rapidamente com a distância da fonte (BRADBURY; VEHRENCAMP, 1998).

2.2 Repertório vocal e estrutura das vocalizações

Repertório vocal é o conjunto de todas as vocalizações de uma espécie e seu estudo busca descrever estas vocalizações, procurando associá-las aos contextos em que são produzidas e/ou às respostas que produzem em outros indivíduos. O estudo do repertório vocal normalmente o divide em repertório de curta e de longa distância. As vocalizações de longa distância são de alta amplitude, características que atenuam os efeitos da reverberação, sendo assim capazes de transpor longas distâncias (MITANI; STUTH 1998). Este tipo de vocalização é mais comum na comunicação entre grupos ou entre indivíduos separados por longas distâncias. Já as vocalizações de curta distância são geralmente de baixa amplitude e normalmente estão ligadas à comunicação entre os indivíduos dentro de um grupo, sendo um tipo de vocalização menos estudado devido as dificuldades de gravação.

Há basicamente dois tipos de repertórios vocais: os graduados e os isolados. Um sistema de sinais graduado possui uma variação contínua entre os tipos de sinal, ou seja, não há limites claros para discriminar um tipo de sinal de outro, enquanto repertórios isolados consistem em sinais sem intermediários (KAMMERSCHMID; FISCHER, 1998). Repertórios vocais compostos por sinais graduados são esperados em espécies que habitam locais que possibilitem um grande contato supõe-se ser mais frequente em espécies menos dependentes de sinais sonoros para sua regulação social, por outro lado, repertórios vocais de espécies de habitats com restrições visuais, tenham um repertório vocal com transições claras, tanto dentro como entre os tipos de chamada (KAMMERSCHMID; FISCHER, 1998).

As pesquisas com primatas não humanos muitas vezes já avançaram além de descrição do repertório e se concentram nas relações dentro de um único contexto, examinando estímulos que provocam a chamada e contextos comportamentais que a influenciam, por exemplo, como tem sido feito com as chamadas de alarme (FISCHER; HAMMERSCHMIDT, 2001; ZUBERBÜHLER, 2000). Porém, para compreender a relação entre o comportamento vocal e o comportamento social, é importante que seja investigado não apenas as chamadas em um contexto particular, mas também a relação entre tipos de chamadas dentro do repertório vocal de uma espécie (GROS-LOUIS et al, 2008).

Apesar dos avanços nas pesquisas, muitas espécies ainda não têm seu repertório básico descrito. Neste sentido, a descrição básica do repertório de muitas espécies pode levar ao aprofundamento dos conhecimentos sobre elas e abre possibilidades para novas descobertas sobre as vocalizações e são a base de estudos futuros mais específicos. Os estudos do repertório vocal incluem que uma análise do contexto comportamental das vocalizações, é uma maneira de investigar a comunicação vocal de uma espécie, permitindo a comparação entre espécies de estrutura chamada, significado e função, bem como de complexidade repertório e flexibilidade e contribuem muito para o conhecimento da evolução dos sistemas vocais.

2.3 Função das vocalizações

Estudos funcionais são aqueles que buscam relacionar uma vocalização com sua função. Dentro dos estudos funcionais das vocalizações há duas linhas teóricas principais. Uma delas trata a vocalização como uma mera expressão do estado emocional do indivíduo, ou seja, seriam um subproduto do estado emocional do indivíduo. As vocalizações então seriam produzidas devido a estados específicos emocionais que ocorreriam espontaneamente ou induzidos pelo ambiente (SCHRADER; TODT, 1998).

Segundo esse pensamento, as vocalizações produzidas durante estados emocionais aflitivos seriam atonais e abruptas, essa teoria ficou conhecida como a de regras motivacionais-estruturais (MORTON,1977), a vocalização carrega

uma informação que caracteriza o estado emocional do indivíduo emissor, no qual os estados emocionais ou níveis de excitação experimentadas pelo animal são refletidos nas características da vocalização. A relação entre a comunicação vocal e o estado emocional do indivíduo tem sido documentado em aves e muitos outros mamíferos (MORTON, 1977; OWREN; RENDALL 2001).

Assim como muitos outros mamíferos e aves, alguns primatas podem produzir vocalizações quando expostos a predadores, chamadas que têm a função de alertar os outros membros do grupo, comunicando a presença do predador. Neste contexto a vocalização tem a função de transmitir uma informação (SCHLENKER, 2013; TOWNSEND; MANSER, 2013).

Uma vocalização funcionalmente referencial é aquela em que as chamadas podem funcionar como sinais referenciais, ou semânticas, no sentido de que os destinatários são capazes de ligar uma vocalização em particular a um objeto ou evento externo (ZUBERBÜHLER ET AL. 1999; SEYFARTH; CHENEY 2003).

A comunicação semântica para animais foi descrita inicialmente nos macacos vervet (*Chlorocebus aethiops*), que emitem vocalizações acusticamente distintas para diferentes tipos de predadores, e cada uma provoca uma resposta diferente nos demais membros do grupo (SEYFARTH, CHENEY; MARLER, 1980). O mesmo tipo de fenômeno foi descrito por Zuberbühler (2000) para *Cercopithecus diana* e por Zuberbühler (2001) para *Cercopithecus campbelli*. No Novo Mundo existem poucos estudos que evidenciem este tipo de comunicação, estando basicamente restritos a micos segundo Kirchof; Hammerschmidt (2006), à macacos-prego segundo Wheeler (2010) e sauás (CÄSAR et al, 2012).

Estudos mostram a presença da referencialidade em diversos contextos ainda. Chimpanzés cativos, por exemplo, produzem chamadas funcionalmente referenciais em resposta a diferentes tipos de alimentos, embora o mecanismo não tenha sido esclarecido (SLOCOMBE; ZUBERBÜHLER, 2006). Ela ainda foi relatada em contextos sociais, como as de macacos rhesus (*Macaca mulatta*) que produzem vocalizações distintas em resposta a níveis diferentes de agressividade (GOUZOULES et al. 1984).

2.4 Vocalizações

Uma vocalização é um tipo de sinal acústico de comunicação. Sua emissão ocorre quando uma corrente de ar é convertida em energia acústica (FITCH; HAUSER, 2003). Ao emanar dos pulmões, o fluxo de saída do ar passa pela glote fornecendo, direta ou indiretamente, através do pectinamento dos sacos aéreos, a energia para os sinais acústicos (FITCH; HAUSER, 2003; BRADBURY; VEHRENCAMP, 1998). Na produção de som através do trato vocal, o sistema respiratório funciona como fonte de energia e a laringe e o trato vocal supralaríngeo produz, filtra e modula o som antes de emití-lo para o ambiente (FITCH, 2006). Esse modelo de produção e de filtro das vocalizações descrito e chamado de “fonte-filtro” (FITCH, 1997).

Nos anfíbios, répteis e mamíferos, a fonte é normalmente a laringe, enquanto que nas aves a siringe é a fonte de voz. Essas fontes contêm estruturas elásticas móveis que atuam como vibradores mecânicos. Na laringe, estes vibradores são as pregas vocais, enquanto na siringe são os lábios siringeais em passeriformes e as membranas timpaniformes laterais em pombos (FITCH; HAUSER, 2003).

O som tonal é constituído somente pela frequência fundamental acrescida ou não de harmônicos, sem vibrações estridentes ou erráticas. Já a vocalização atonal e composta por sons roucos ou estridentes com distribuição difusa de energia, produzidos por oscilações erráticas. No sonograma elas apresentam-se como uma ou mais faixas grossas, impossibilitando a detecção da frequência fundamental e seus harmônicos. Uma única vocalização pode conter trechos tonais e atonais variando dentro de um espectro.

Nos sons tonais, a vibração das estruturas elásticas produz uma onda periódica que determina a frequência fundamental da emissão vocal, e os múltiplos inteiros desta são chamados de harmônicos. Os movimentos das pregas vocais podem ser periódicos e estáveis, o que leva à produção de sons tonais, com frequência fundamental, podendo possuir harmônicos, mas também podem ser altamente aperiódicos ou caóticos, o que leva a produção de sons atonais, como em gritos (FITCH, 2006). As vocalizações aperiódicas podem ser muito importantes no repertório vocal dos mamíferos, pois há indícios que elas ampliam o repertório de acodo com Hauser et al. (2002), sendo que estas vibrações aperiódicas caracterizam-se por um espectro de banda larga, com energia em várias frequências diferentes, aparentemente aleatórias. Estas vocalizações assemelham-se a ruídos

raras em condições não patológicas em humanos está presente em grande parte dos repertórios de primatas não humanos (FITCH et al., 2002).

O trato vocal atua como filtro para modelar o espectro de saída de voz através das frequências ressonantes do trato vocal, denominadas deformantes por Fitch (2006), que são determinadas pelo comprimento e pela forma do trato vocal. Assim, animais grandes têm formantes vogais longos e baixos. Esse processo de modelagem pode tanto enfatizar algumas frequências quanto abafar outras, por antirressonância. Assim, o trato vocal funciona como uma sequência de tubos de ar com ressonâncias naturais que amplificam e filtram seletivamente determinadas frequências, moldando assim o espectro da vocalização que é emitida para o ambiente. Esse processo produz picos, denominados "formantes", sendo que o percentual de frequência destes picos muitas vezes é caracterizado como o timbre da vocalização (MCCOMB; REBY, 2010). O timbre é uma característica que não é determinada pela intensidade e duração das emissões, estando diretamente ligado às características do indivíduo e pode diferenciar duas ondas de mesma amplitude e espectro de frequência.

Variando a posição da laringe, os mamíferos alteram a frequência dos formantes e, assim, podem produzir sons nasais, orais ou uma combinação dos dois (FITCH, 2000). Assim, as cavidades orais e nasais agem como um filtro (FITCH, 2006, MCCOMB; REBY, 2010). Os mamíferos possuem o trato vocal com uma conformação que lhes permitem respirar enquanto engolem devido a laringe que se liga diretamente com a parte posterior das passagens nasais, devido a essa conformação do trato vocal permite a filtragem de sons nasais, orais ou dos dois (FITCH, 2006).

Em todos os mamíferos estudados até o momento, os sons filtrados pela cavidade oral são mais altos, como os gritos, e os sons filtrados pelas narinas são mais silenciosos, como grunhidos, o que se deve à presença de tecidos esponjosos e da complexidade maior das cavidades nasais e, conseqüentemente, de uma maior superfície de contato, que absorve e suaviza o som (FITCH, 2000).

Por meio da combinação de variações na fonte e no filtro, podem ser produzidas uma infinidade de sons através da produção de diversos tipos de padrões de vibração nas pregas vocais, diferente, dos humanos, que possuem a capacidade de moldar o trato vocal para criar diferentes padrões e, assim, produzir

sons distintos, os primatas não humanos dependem muito mais da variação de vibração para criar sons distintos (OWREN; RENDALL, 2001).

Durante o processo de evolução, houve o surgimento de diversas adaptações nos sistemas de comunicação acústica, no que se refere à produção e/ou filtragem do som (FITCH, HAUSER, 2003). Este processo favoreceu modificações anatômicas responsáveis pela filtragem do som (MCCOMB; REBY, 2010). As modificações de fonte não são muito comuns em tetrápodes. Já as modificações de filtro são as mais variadas, como sacos aéreos, alongamento do trato vocal e dilatação do osso hioide em bugios, que atuam modelando o sinal produzido.

Além de adaptações morfológicas, o tamanho corporal do indivíduo pode interferir em algumas características das vocalizações. Assim, como o tamanho do corpo é uma variável biológica extremamente importante, pois o tamanho de um animal é um forte indicador do seu potencial de combate, e um bom indicador do potencial de defesa de recursos (FITCH; HAUSER, 1995). As características da vocalização estão relacionadas com o tamanho corporal, devido ao tamanho dos vários componentes do aparelho de produção do som, por exemplo, o tamanho dos pulmões, pregas vocais e vocal trato tem um efeito importante sobre a saída acústica (FITCH, 1997).

A evolução dos sistemas de comunicação propiciou a existência de uma grande variedade de vocalizações nos mamíferos, e muitas espécies desenvolveram uma série de adaptações relacionadas a este comportamento, como modificações anatômicas para produção de sons com características específicas, capacidade de aprendizagem vocal e percepção de infrassom e ultrassom (FITCH, 2006).

A produção de um sinal vocal pode ter vários custos para o indivíduo, como, por exemplo, as demandas energéticas necessárias para a produção do som de acordo com Ilany et al. (2013) e o aumento da visibilidade e alerta a um potencial predador (WARD et al, 2003; SAMPLE, HSU; AGORAMOORTHY, 2010).

No entanto, diversos sistemas de comunicação vocal evoluíram de maneira a evitar ou minimizar estes custos, como no caso da produção de sinais com propriedades acústicas aversivas (SHERMAN, 1980; ZUBERBUHLER et al, 1999; SEYFERTY; CHENEY, 2003). Ou a seleção de sinais com características que dificultem a localização por parte de predadores, comum em muitos chamados de contato.

As vocalizações podem representar a única modalidade de sinalização eficaz em animais de habitat noturno ou de espécies florestais (MCCOMB; REBY, 2010). Os sons podem sofrer várias interferências como atenuação, reverberação (MACIEJ et al. 2011). Mas em ambientes florestais as vocalizações emitidas por primatas têm a capacidade de transpor barreiras ambientais alcançado o receptor (EGNOR; HAUSER, 2004).

O estudo das características acústicas de vocalizações animais permite que se verifique, por exemplo, se estas contêm informações sobre atributos do vocalizador, incluindo seu tamanho, idade, sexo, e status reprodutivo, estado emocional e estado físico (FITCH, 1997; MCCOMB; REBY, 2010). Tais sinais podem ainda fornecer aos receptores informação instantânea sobre a localização e os atributos do chamador (MCCOMB; REBY, 2010).

2.4.1 Vocalizações de contato

A vocalizações de contato são aquelas usadas em situações em que o indivíduo vocaliza para manter contato a curta distância ou até recuperar o contato com outros indivíduos amplamente separados, podendo ser usada ainda para contatar indivíduos próximos ou até mesmo para iniciar uma viagem em grupo (CUNHA; BYRNE, 2009).

Vocalizações de contato são comuns entre os mamíferos sociais, principalmente entre os primatas, e entre os pássaros. Nos primatas, estas chamadas são emitidas periodicamente por indivíduos distantes e em situações onde o risco de separação é elevado, como no forrageio em vegetação densa ou em situações de movimento do grupo (RENDALL, CHENEY; SEYFARTH, 2000; RAMOS-FERNANDEZ, 2005). Uma característica comum das chamadas de contato é que elas podem ser ouvidas por membros do grupo que não estão em contato visual com o emissor, o que é comum em sociedades de fissão-fusão (RAMOS-FERNANDEZ, 2005).

Chamadas de contato parecem ter as funções de manter a coesão do grupo, e de iniciar e definir a direção do movimento do grupo (CHENEY, SEYFARTH; PALOMBIT, 1996; CUNHA; BYRNE, 2009). Em algumas espécies, chamadas de

longa distância também podem servir como sinais de recrutamento para uma fonte de recursos alimentares (CHAPMAN; LEVEBRE, 1990).

As vocalizações de contato também podem fornecer regularmente informações sobre distâncias espaciais entre os indivíduos, a fim de manter a coesão do grupo em todos os momentos, como relatado por Trillmich et al (2004) em lêmures da espécie *Propithecus verreauxi*. A estrutura de chamadas de contato é muitas vezes compatível com o controle da localização dos membros do grupo específicos, muitos estudos tem explorado se estas chamadas resultam em uma troca de informação para a sincronização das atividades ou se são o reflexo do estado motivacional subjacente entre os membros do grupo essa distinção não afeta as explicações finais da função das chamadas de contato, mas podem refletir diferenças importantes nos mecanismos regem a produção chamada (RENDALL et al., 2000).

2.4.2 Vocalizações de brincadeira

Numerosos estudos sobre os mamíferos têm demonstrado que a exploração e as brincadeiras são importantes no desenvolvimento e na socialização dos jovens. É durante os comportamentos lúdicos que jovens animais beneficiam-se com experiências de aprendizagem que facilitam a integração da infante com grupo social, situações propícias ao aprendizado de habilidades sociais, papéis sexuais, comportamento de cópula, comportamento maternal, controle da agressividade, entre outros (BALDWIN; BALDWIN, 1978).

Muitos mamíferos usam vocalizações específicas durante estes comportamentos lúdicos (MASATAKA; KOHDA, 1988). Estas vocalizações apresentam uma estrutura similar em diferentes espécies de primatas, inclusive com certa similaridade com o riso humano (VETTIN; TODT, 2005). Elas consistem em elementos sonoros curtos, organizados em série, e, em muitas espécies, têm uma baixa amplitude (VETTIN; TODT, 2005). Esta última característica pode ser o motivo dos poucos estudos com esta modalidade de vocalização (KIPPER; TODT, 2002).

Durante o comportamento de brincadeira, pode-se observar também uma estrutura vocal bastante diversificada. Essas chamadas são geralmente de alta

frequência com sons claros, seu tom é altamente variável e ligeiramente modulada (MASATAKA; KOHDA, 1988).

As vocalizações de brincadeira de diferentes espécies de primatas mostram uma estrutura semelhante, eles consistem de elementos sonoros curtos, que são organizadas em série e têm uma baixa amplitude (ALDIS, 1975. Algumas vocalizações de brincadeira de maior amplitude podem servir para chamar a atenção dos membros do grupo que não estejam envolvidas na brincadeira (BIBEN et al., 1989).

As vocalizações constantes durante o comportamento de brincadeira podem estar relacionadas à atração da atenção dos adultos para vigilância dos que brincam (BIBEN; SYMMES, 1986; BIBEN et al., 1989). Durante comportamentos de brincadeira que envolvem luta, o envio de um sinal sonoro adicional pode aumentar a probabilidade do comportamento ser entendido como brincadeira, outra possibilidade é que estas vocalizações sejam semelhantes ao riso humano (VETTIN; TODT, 2005).

2.4.3 Vocalizações em interações mãe-filhote

Jovens primatas exibem um notável repertório vocal. Em muitas espécies, os vários padrões vocais parecem presentes desde o nascimento; estes sinais vocais podem funcionar primordialmente para restabelecer o contato físico com a mãe (MAESTRIPIERI; CALL, 1996).

Entre as infantes de primatas não-humanos, o choro representa a principal forma de comunicação vocal entre mãe e filhote (MAESTRIPIERI; CHAMADA, 1996). O choro é particularmente característico de interações que envolvem conflitos entre mãe e prole, como quando os bebês são rejeitados em suas tentativas de obter acesso ao mamilo (RENDALL; OWREN, 2002). Acredita-se que estes chamados foram selecionados para serem aversivos tanto para as mães quanto para outros membros do grupo, a ponto das mães modificarem sua resposta ao choro de acordo com seu ambiente social; se os animais dominantes, potencialmente agressivos estão por perto, as mães são mais propensas a permitir o acesso do

bebê para o mamilo do que se eles não estão em proximidade (SEMPLE et. al., 2009).

A maioria dos estudos de vocalizações materno-infantis em primatas investigaram se as mães podem discriminar vocalizações de seus filhotes. No entanto, há poucos estudos sobre o comportamento da mãe em relação às diferentes vocalizações dos filhotes (MAESTRIPIERI, 2001). Rendall et al., (2000) investigou a interação entre mãe e filhote em chamadas de contato, onde os filhotes ao serem separados de sua mãe emitem uma vocalização que leva as mães a procurem imediatamente os filhotes, mas dificilmente respondem a eles com vocalizações.

2.4.4 Vocalizações de alimentação

Chamados associados a contextos de alimentação normalmente estão relacionados à atração de indivíduos fora do alcance visual do sinalizador para uma fonte de alimento; nestes casos, esta chamada fornece informações a terceiros sobre a comida disponível (EVANS; EVANS 1999; WILKINSON; BOUGHMAN 1998). A produção de chamados enquanto se alimentam ocorre em algumas espécies, e pode ser uma resposta direta à presença de alimentos, e os ouvintes podem simplesmente vir a associar a chamada com um contexto de alimentação (GROS-LOUIS, 2004).

Em algumas espécies, no entanto, os indivíduos vocalizam em taxa mais elevada na presença de certos tipos de alimentos. Dependendo da fonte e da disponibilidade de alimento, ao emitir estas vocalizações outros indivíduos se deslocam para o local e o emissor pode ter benefícios indiretos, como diminuição do risco de predação ou aumento das oportunidades de acasalamento (CAINE et al. 1995; EVANS; MARLER, 1994)

Há evidências de que em alguns casos as chamadas associadas à comida têm função diferente para o emissor e para o ouvinte (GROS-LOUIS, 2004). Então, essa vocalização teria função de sinalizar o estado do locutor e conseqüentemente informariam o ouvinte da fonte de alimento (CLARK; WRANGHAM, 1994).

Outra hipótese é que os chamados associados à alimentação funcionam como regulador do espaçamento entre indivíduos durante o forrageamento, diminuindo assim a competição (PALOMBIT, 1992). Por fim, estas chamadas podem servir ainda para anunciar a posse do alimento (HAUSER, 1992).

2.5 Vocalizações no gênero *Alouatta*

Dentre os primatas neotropicais, o gênero *Alouatta* possui uma comunicação acústica única, devido à complexidade, frequência de uso e modificações anatômicas especializadas para a vocalização (OLIVEIRA, 2002). Algumas das vocalizações emitidas pelos indivíduos são muito intensas, parcialmente devido ao desenvolvimento do osso hioide, podendo ser ouvidas a vários quilômetros (AURICCHIO, 1995; OLIVEIRA, 2002). O rugido é a vocalização característica dos bugios segundo Altmann, (1959) e a mais estudada. No entanto, pelos menos outros 17 tipos de vocalizações diferentes já foram identificadas para outra espécie do gênero, *Alouatta caraya* (CALEGARO-MARQUES; BICCA-MARQUES, 1994).

No gênero *Alouatta*, as vocalizações de longo alcance parecem ser associadas a contextos de territorialidade, podendo ser interpretadas com a função de defesa de espaço, sendo emitida nas bordas do território (AGUIAR et al. 2003). Outra proposta é que elas sirvam para a defesa de recursos e para a avaliação dos oponentes (CHIARELLO 1992. OLIVEIRA 2002a; AGUIAR et al. 2003; STEINMETZ 2005). E a maior parte dos registros destas vocalizações está associada ao encontro ou presença de grupos distintos (OLIVEIRA, 2011).

Em *Alouatta guariba clamitans*, o rugido, vocalização mais comumente estudada, possui uma fonte glotal com frequência fundamental em torno de 90 -110 Hz, foi observada a variação de vocalizações entre emissões mais roucas ou mais tonais possivelmente deriva de uma variação no uso das estruturas ressonantes durante a emissão, estas ocorrem principalmente no soluço e na fase inalante do rugido, tal variação parece ser mais comum durante a inalação (OLIVEIRA, 2002).

A laringe dos machos adultos do gênero *Alouatta* parece ser anatomicamente modificada para ser uma fonte produtora de baixa frequência e alta amplitude, possuindo longas cordas vocais que podem ser fortemente tensionadas por uma

musculatura associada bastante desenvolvida (SCHÖN YBARRA, 1988). Um efeito ressonante particularmente marcante seria fornecido pelas cavidades volumosas da câmara hioide e do par de sacos aéreos laterais faringianos, dando a característica rouca e a grande amplitude das vocalizações de longo alcance dos bugios (OLIVEIRA, 2002).

A rouquidão é uma característica marcante das vocalizações de longo alcance dos bugios, particularmente dos rugidos. Essa rouquidão possivelmente é devido a filtragem que o som sofre no trato vocal superior. Em *A. guariba* aparentemente há um padrão de picos de frequências enfatizadas e vales de frequências abafadas, provavelmente devido a essa filtragem (OLIVEIRA, 2002).

Existem poucos estudos acerca do repertório vocal das espécies deste gênero que ocorrem no Brasil. Especificamente sobre as vocalizações da espécie *Alouatta guariba clamitans*, foram encontrados apenas os estudos feitos por Cunha e Jalles-Filho (2007) e por Oliveira (1997; 2002). Tais estudos abordam apenas as vocalizações de alta amplitude. Além disso, os estudos acerca do repertório vocal deste gênero não abordam a comunicação semântica e as vocalizações de baixa amplitude.

REFERÊNCIAS

- ALBUQUERQUE, V. J.; CODENOTTI, T. L. Etograma de um Grupo de Bugios-pretos, *Alouatta caraya* (Humboldt, 1812) (Primates, Atelidae) em um Habitat Fragmentado; **Revista de Etologia**, v. 8, n. 2, p. 97-107, 2006
- ALTMANN, J. Observational study of behavior: sampling methods. **Behavior**. v. 49, n. 3, p. 27-265, 1974
- ALTMANN, S. A. Field observations on a howling monkey society. **J. Mammal**. v. 40, n. 3, p. 317-330, 1959.
- AURICCHIO, P. **Primates do Brasil**, Terra Brasilis, São Paulo-SP, 1995.
- BALDWIN, J. D.; BALDWIN, J. I.; J. I. Exploration and Play in Howler Monkeys (*Alouatta palliata*); **Primates**, v. 19, n. 3, p. 411- 422, 1978
- BASTOS, A. C. (Coord.). **Caracterização ambiental da reserva biológica de Nova Baden**. Lambari: Baden, Instituto Estadual de Florestas, 1994.
- BICCA-MARQUES, J.C.; SILVA, N.R.; GOMES, D.F. Ordem Primates. In: REIS, N.R.; PERACCHI, A.L.; PEDRO, W.A.; LIMA, I.P. **Mamíferos do Brasil**, Londrina, p. 101-148, 2006.
- BRADBURY, J. W.; VEHRENCAMP, S. L. **Principles of animal communication**, Sinauer Associates, 2011, 882p.
- BRADBURY, J. W.; VEHRENCAMP, S. L. **Principles of animal communication**. 1998. 882p
- CAINE, N. G., ADDINGTON, R. L.; WINDFELDER, T. L.; Factors affecting the rates of food calls given by red-bellied tamarins. **Animal Behaviour**, n. 50, p. 53-60, 1995
- CALEGARO-MARQUES, C. AND BICCA-MARQUES, J. C. Vocalizações de *Alouatta caraya* (Primates, Cebidae). In S. F. Ferrari and H. Schneider (eds.), **A Primatologia no Brasil**, v. 5, p. 129–140. Belém-PA, 1995.

CARNAP, R., **Introduction to Symbolic Logic and its Applications**. New York: Dover. 1958

CÄSAR, C., BYRNE, R. W., HOPPITT, W., YOUNG, R. J.; ZUBERBÜHLER, K. Evidence for semantic communication in titi monkey alarm calls. **Animal Behaviour**, n. 84, p. 405-411, 2012.

CHAPMAN, C. A.; LEVEBRE, L.; Manipulating foraging group size: spider monkey food calls at fruiting trees. **Animal Behaviour**, n. 39, p. 891–896, 1990

CHENEY, D. L. Extent and limits of cooperation in animals. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 108, n. 2, p. 10902-10909, 2011.

CHENEY, D. L.; SEYFARTH, R. M.; PALOMBIT, R.; The function and mechanisms underlying baboon ‘contact’ barks; **Animal Behaviour**, n. 52, p. 507–518, 1996

CHENEY, D. L.; SEYFARTH, R. M.; PALOMBIT, R.; The function and mechanisms underlying baboon ‘contact’ barks, **Animal Behaviour**, n. 52, p. 507–518, 1996

CLARK, A. P.; WRANGHAM, R. W.; Chimpanzee arrival panthoots: do they signify food or status? **International Journal of Primatology**, n. 15, p. 185-205, 1994

COKL, A. & M. VIRANT-DOBERLET. Communication with substrateborne signals in small plant-dwelling insects. **Annual Review of Entomology** V. 48, p. 29–50, 2003

CUNHA, R. G. T.; BYRNE, R. W.; The use of vocal communication in keeping the spatial cohesion of groups: intentionality and specific functions. In: **South American Primates**. Springer New York, 2009, p. 341-363.

CUNHA, R. G. T.; JALLES-FILHO, E.; The roaring of southern brown howler monkeys (*Alouatta guariba clamitans*) as a mechanism of active defence of borders. **Folia primatológica**, v. 78, n. 4, p. 259-271, 2007.

DAL´MORO, D. G., et al. Etograma quantitativo do Bugio-Ruivo (*Alouatta guariba clamitans*) em ambiente natural. **Anais...** XXI Encontro Anual de Etologia e II Simpósio de Ecologia Comportamental e de Interações. Uberlândia, MG. 2003

DAVIES NB, KREBS JR, WEST SA. **An introduction to behavioural ecology**. 4 ed.. Oxford, 2012

DAWKINS R, KREBS JR. Animal signals: Information or manipulation? In: Krebs JR, Davies NB, (eds). **Behavioural, ecology: An evolutionary approach**. Oxford, p. 282–309, 1978

DAWKINS, M. S. **Explicando o comportamento animal**. São Paulo: Manole, 1989. 100 p.

DEAG, J. M.; **O comportamento social dos animais**, São Paulo; EPU; Ed da Universidade de São Paulo, 1981. Temas de Biologia , v. 2697, 1981

DITTUS, W. P. J. Toque macaque food calls: semantic communication concerning food distribution in the environment. **Animal Behaviour**, V. 32, p. 470–477.1984

EVANS, C. S.; EVANS, L.; Chicken food calls are functionally referential. **Animal Behaviour**, n. 58, p. 307319, 1999

EVANS, C. S.; MARLER, P. Food calling and audience effects in male chickens, *Gallus gallus*: their relationships to food availability, courtship and social facilitation. **Animal Behaviour**, n. 47, p. 1159-1170. 1994.

FISCHER, J., & HAMMERSCHMIDT, K. Functional referents and acoustic similarity revisited: The case of Barbary macaque alarm calls. **Animal Cognition**, v. 4, p. 29–35. 2001

FITCH W. T. 'The phonetic potential of nonhuman vocal tracts: Comparative cineradiographic observations of vocalizing animals.' *Phonetica* 57, 205–218. 2000

FITCH, T. Production of vocalizations in mammals. **Visual Communication**, v. 3, n. 2, p. 145-175, 2006.

FITCH, W. T.; HAUSER, M.D.; Unpacking "Honesty": Vertebrate Vocal Production and the Evolution of Acoustic Signals In: **Acoustic Communication**, SIMMONS, A.; FAY, R. R.; POPPER, A.N. (Eds.), New York: Springer., 2003

FITCH, W. Tecumseh. Vocal tract length and formant frequency dispersion correlate with body size in rhesus macaques. **The Journal of the Acoustical Society of America**, v. 102, n. 2, p. 1213-1222, 1997.

GOUZOULES, S., GOUZOULES, H. & MARLER, P. 1984: Rhesus monkey (*Macaca mulatta*) screams: representational signaling in the recruitment of agonistic aid. **Animal Behavior**. V. 32, p. 182—193, 1984

GROS-LOUIS, J.; The function of food-associated calls in white-faced capuchin monkeys, *Cebus capucinus*, from the perspective of the signaller, **Animal Behaviour**, n. 67, p. 431-440, 2004

GROS-LOUIS, Julie J. et al. Vocal repertoire of *Cebus capucinus*: acoustic structure, context, and usage. **International Journal of Primatology**, v. 29, n. 3, p. 641-670, 2008.

HAUSER, M. D., Costs of deception: cheaters are punished in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). **Proceedings of the National Academy of Sciences**, n. 89, p.12137-12139. 1992

HAUSER, M. D.; A Primate Dictionary? Decoding the Function and Meaning of Another Species' Vocalizations. **Cognitive Science** v. 24 n. 3, p. 445—475, 2000

HAUSER, M. D.; CHOMSKY, Noam; FITCH, W. Tecumseh. The faculty of language: What is it, who has it, and how did it evolve?. **science**, v. 298, n. 5598, p. 1569-1579, 2002.

HAUSER, Marc D. The evolution of nonhuman primate vocalizations: effects of phylogeny, body weight, and social context. **American Naturalist**, p. 528-542, 1993.

HOLLÉN, L.I.; RADFORD, N.A.; The development of alarm call behaviour in mammals and birds, **Animal Behaviour** n. 78 p. 791—800, 2009

IEF. Plano de Manejo do Parque Estadual Nova Baden. Belo Horizonte: **Instituto Estadual de Florestas de Minas Gerais**, Viçosa: ONG Ambiente Brasil, 2009

ILANY, A., BAROCAS, A., KAM, M., ILANY, T.,; GEFFEN, E. The energy cost of singing in wild rock hyrax males: evidence for an index signal. **Animal Behaviour**, v. 85, n. 5, p. 995—1001, 2013

JARDIM, M.M.A.; OLIVEIRA, L.F.B. . Aspectos ecológicos e do comportamento de *Alouatta fusca* (Geoffroy, 1812) na Estação Ecológica de Aracuri, RS, Brasil. In: Alonso, C & Langguth, A. (Eds.). **A Primatologia no Brasil**, n. 7, p. 151-169. 2000

KIPPER, S.; TODT, D.; The use of vocal signals in the social play of Barbary macaques.- **Primates**, n. 43 p. 3-17, 2002

KIRCHHOF, J.; HAMMERSCHMIDT, K. Functionally referential alarm calls in tamarins (*Saguinus fuscicollis* and *Saguinus mystax*): evidence from playback experiments. **Ethology**, n.112, p. 346-354. 2006.

KREBS, J. R., & DAWKINS, R.. Animal signals: mind-reading and anipulation. **Behavioural Ecology: an evolutionary approach**, n. 2, p .380-402. 1984

LANGBAUER, W; R. Elephant communication. **Zoo Biology**, v. 19, n. 5, p. 425-445, 2000.

MAESTRIPIERI, D.; Is there mother–infant bonding in primates? **Developmental Review**, v. 21, n. 1, p. 93-120, 2001.

MAESTRIPIERI,D.; CALL,J. Mother-Infant Communication in Primates, In: ROSENBLATT, J. S.; SNOWDON, C.T. (Ess, **Advances in the Study of Behavior**, Academic Press, V. 25, p. 613-642, 1996

MASATAKA N, KOHDA M. Primate play vocalizations and their functional significance. **Folia Primatol**; v. 50, n. 2, 1988

MCCOMB, K., REBY, D.; **Communication in Terrestrial Animals**, Encyclopedia of Neuroscience, p. 1167-1171, 2010

MCGREGOR, P. K.; PEAKE, T. M. Communication networks: social environments for receiving and signalling behaviour. **Acta ethologica**, v. 2, n. 2, p. 71-81, 2000.

MENDES, S.L. Estudo ecológico de *Alouatta fusca* (Primates: Cebidae) na Estação Biológica de Caratinga, MG. **Revista Nordestina de Biologia**. v. 6, p. 71-104, 1989

MITANI, J.C. & STUHT, J. The evolution of nonhuman primates loud calls: Acustic adaptation for long distance transmission. **Primates**, v. 39, p. 171-182, 1998

MORTON, E. S. On the occurrence and significance of motivation-structural rules in some bird and mammal sounds. **American Naturalist**, p. 855-869, 1977.

MUSASHI, M. **O Livro dos Cinco Anéis–Gorin No Sho**. São Paulo: Conrad Editora 2006.

NOË .R. Cooperation experiments: coordination through communication versus acting apart together. **Animal Behaviour**, n. 71, p. 1-18, 2010.

OLIVEIRA, D. A. G.; Vocalizações de longo alcance do bugio (*Alouatta fusca clamitans*) na área do Parque Estadual da Cantareira (São Paulo, SP). **Dissertação** (Mestrado) - Universidade de São Paulo, São Paulo, 1997,

OLIVEIRA, D. A. G.; Vocalizações de longo alcance de *Alouatta fusca clamitans* e *Alouatta belzebul belzebul* : estrutura e contextos. **Tese** (Doutorado), Instituto de Psicologia - Universidade de São Paulo, 2002

OWREN, M. J.; RENDALL, Drew. Sound on the rebound: bringing form and function back to the forefront in understanding nonhuman primate vocal signaling. **Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews**, v. 10, n. 2, p. 58-71, 2001.

PALOMBIT, R., A preliminary study of vocal communication in wild long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). II. Potential of calls to regulate intergroup spacing. **International Journal of Primatology**, n. 13, p. 183-207. 1992

RAMOS-FERNANDEZ, G. Vocal Communication in a Fission-Fusion Society: Do Spider Monkeys Stay in Touch With Close Associates? **International Journal of Primatology**, v. 26, n. 5, 2005

RENDALL D.; OWREN M.J., Animal vocal communication: say what?, In:BEKOFF, M., ALLEN, C., BURGHARDT G. EDS. **The cognitive animal. Empirical and theoretical perspectives on animal cognition** p. 307–313, 2002

RENDALL, D., CHENEY, D. L., & SEYFARTH, R. M. Proximate factors mediating “contact” calls in adult female baboons (*Papio cynocephalus ursinus*) and their infants. **Journal of Comparative Psychology**, v. 114, n. 1, p. 36–46. 2004

RENDALL, D.; CHENEY, D. L.; SEYFARTH, R. M.; Proximate Factors Mediating "Contact" Calls in Adult Female Baboons (*Papio cynocephalus ursinus*) and Their Infants, **Journal of Comparative Psychology**, v. 114, n. 1, p. 36-46, 2000

RIBEIRO, S; BICCA-MARQUES, J.C. Características da paisagem e sua relação com a ocorrência de bugios-ruivos (*Alouatta guariba clamitans* Cabrera, 1940; Primates, Atelidae) em fragmentos florestais no Vale do Taquari, RS. **Natureza & Conservação**, Curitiba, v. 3, n. 2. p. 65-78, 2005.

SALMI, R., HAMMERSCHMIDT, K., & DORAN-SHEEHY, D. M.). Western Gorilla Vocal Repertoire and Contextual Use of Vocalizations. **Ethology**, v.119, n.10, p. 831–847. 2013

SCHLENKER, Philippe et al. Monkey semantics: two ‘dialects’ of Campbell’s monkey alarm calls. **Linguistics and Philosophy**, v. 37, n. 6, p. 439-501, 2014. .

SEMPLE, S., HSU, M. J., & AGORAMOORTHY, G.; Efficiency of coding in macaque vocal communication. **Biology Letters**, v. 6, n . 4, p. 469-471. 2010

SEMPLE, S.; HIGHAM, J.P.; Primate Signals: Current Issues and Perspectives, **American Journal of Primatology**; n. 75, p. 613–620, 2013

SEYFARTH RM, CHENEY DL. Signalers and receivers in animal communication. **Annual Review of Psychology**; n. 54, p. 145-73, 2003.

SEYFARTH, R. M.; CHENEY, D. L.; MARLER, P.; Monkey responses to three different alarm calls: evidence of predator classification and semantic communication. **Science**, v. 210, n. 4471, p. 801-803, 1980.

SEYFARTH, R. M.; Vocal communication and its relation to language. In: SMUTS, B. B. et. al.(eds.), **Primate Societies**, p. 440-451. , Chicago. 1987.

SHERMAN PW. 1980. The limits of ground squirrel nepotism. In: BARLOW, G. W.; SILVERBERG, J.; (eds); **Sociobiology: Nature/Nurture**, pp. 505–44. 1999,

SLOCOMBE K.E.; ZUBERBÜHLER K.; Food-associated calls in chimpanzees: Responses to food types or food preferences? **Animal Behaviour** n. 72, p. 989–999, 2006

SLOCOMBE, K. E.; ZUBERBÜHLER, K. Chimpanzees modify recruitment screams as a function of audience composition. Proceedings of the **National Academy of Sciences**, v. 104, n. 43, p. 17228-17233, 2007.

SPINOZZI, G., Categorization in monkeys and chimpanzees. **Behavioural Brain Research**, n. 74, p. 17–24, 1996.

TEMPLETON, C. N.; GREENE, E.; DAVIS, K.; Allometry of alarm calls: black-capped chickadees encode information about predator size. **Science**, n. 308 p.1934-1937. 2005.

TITZE, I. R. **Principles of voice production**. Englewood Cliffs, NJ: Prentice Hall, 1994

TOWNSEND, S. W.; MANSER, M. B. Functionally Referential Communication in Mammals: The Past, Present and the Future. **Ethology**, v. 119 n. 1, p. 1–11. 2013

TRILLMICH, J.; FICHTEL, C.; KAPPELER, P. M. Coordination of group movements in wild Verreaux's sifakas (*Propithecus verreauxi*). **Behaviour**, v. 141, n. 9, p. 1103-1120, 2004.

VETTIN, J.; TODT, D.; Human laughter, social play, and play vocalizations of non-human primates: an evolutionary approach, **Behaviour**, n. 142, p. 217-240, 2005

VIELLIARD, J. M. E.; SILVA, M. L. D.. Bioacústica-bases teóricas e regras práticas de uso em ornitologia. Ornitologia e conservação: ciência aplicada, técnicas de pesquisa e levantamento 1º edição, p. 315-326, 2010.

WAAL, F. B. M. Attitudinal reciprocity in food sharing among brown capuchin monkeys. **Animal Behaviour**, n, 60, p. 253–261. 2000

WARD, S., SPEAKMAN, J. R.; SLATER, P. J. B.; The energy cost of song in the canary *Serinus canaria*. **Animal Behaviour**.v. 66, p. 893–902, 2003

WHEELER, B. C.; Selfish or altruistic? An analysis of alarm call function in wild capuchin monkeys, *Cebus apella nigritus*. **Animal Behaviour**, n. 76, p. 1465–1475, 2008.

WHEELER, B.; Production and perception of situationally variable alarm calls in wild tufted capuchin monkeys (*Cebus apella nigritus*). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, n. 64, p. 989-1000. 2010.

WICH, S. A.; STERCK, E. H. M. Possible audience effect in Thomas langurs (Primates; *Presbytis thomasi*): an experimental study on male loud calls in response to a tiger model. **American Journal of Primatology**, v. 60, n. 4, p. 155-159, 2003.

WILKINSON, G. S.; BOUGHMAN, J. W.; Social calls coordinate foraging in greater spear-nosed bats. **Animal Behaviour**, n. 55, p. 337-350, 1998

ZUBERBÜHLER, K. Predator-specific alarm calls in Campbell's guenons. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, n. 50, p. 414-422. 2001.

ZUBERBÜHLER, K., CHENEY, D. L.; SEYFARTH, R. M.; Conceptual semantics in a nonhuman primate. **Journal of Comparative Psychology**, n. 113, p. 33-42. 1999.

ZUBERBUHLER, K.; JENNY, D.; BSHARY, R.; The predator deterrence function of primate alarm calls. *Ethology* n. 105 p. 477-90

ZUBERBÜHLER, K.; Referential labelling in Diana monkeys. **Animal Behaviour**, n.59, p. 917-927. 2000

ZUNINO, G.E. Algunos aspectos de la ecología y etología del mono aullador negro (*Alouatta caraya*) en habitat fragmentados, **Doctoral Thesis**, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, 1986

ANEXO

ARTIGO SUBMETIDO A REVISTA INTERNATIONAL JOURNAL OF PRIMATOLOGY

Beyond roaring: the lower amplitude calls of the brown southern howler monkey (*Alouatta guariba clamitans*)

Authors: Costa, A. C.; Oliveira, D. A. G.; Cunha, R. G. T.

The genus *Alouatta* possess a unique vocal communication. Due to some peculiar anatomical adaptations, species of the genus are able to produce extremely loud calls which may reach great distances. These particular characteristics were the focus of several descriptive and functional studies. However, the species also have several low amplitude calls, and such repertoire has been neglected. Aiming to fulfill this gap, we describe the low amplitude vocal repertoire of the southern brown howler monkey (*Alouatta guariba clamitans*). We identified eight acoustically distinct vocal types, and described the behavioral states to which they were more commonly associated, proposing hypotheses for the functions of these calls.

Key words: soft calls, contact calls, play calls, infant calls

INTRODUCTION

Among the Neotropical primates, the species of the genus *Alouatta* have an acoustical communication with a unique complexity (Oliveira, 2002). Their vocal communication system has several vocal types, their extremely loud calls being the most prominent ones (Altmann, 1959). The species of the genus produce intense vocalizations (named roars and barks), which are considered the most powerful among the Neotropical primates (Auricchio, 1995). Taking into account call duration and amplitude in relation to their body size, they probably have the most powerful calls among primates in general (Cunha *et al*, 2015). Some utterances may be heard several kilometers away (Baldwin e Baldwin, 1976; Auricchio, 1995; Oliveira, 2002).

Such loud call features are only possible due to anatomical modifications of the vocal organs, such as the greatly enlarged hyoid bone and anatomical modifications at the larynx (Schön, 1964,1970). The hyoid bone is hollow and inflated, forming a resonance box (Kelemen e Sade, 1960). In addition, the larynx of the adult howler monkey males seems to be anatomically modified to produce sounds of low frequency and high amplitude, showing long vocal folds that can be strongly pulled by the well-developed associated muscles. (Schön, 1964,1970).

Due to such anatomical adaptations of the vocal tract and the striking features of their loud calls, these calls are the most studied ones in the genus: *A. guariba clamitans* (Chiarello, 1995 Oliveira, 2002, Steinmetz, 2005), *A. palliata* (Chivers,1969 e Whitehead, 1989, 1995), *A. pigra* (Kitchen, 2004, 2006 e Cornick & Markowitz, 2002; Sekulic, 1982). Several different, non-exclusive, functions have been hypothesized for these loud calls, most prominently resource defense, particularly of space and/or females (reviewed in Kitchen *et al.* 2015).

For *Alouatta guariba clamitans*, their loud calls are the only calls from the repertoire which have been well studied (Oliveira, 2002; Chiarello, 1995; Holzmann, 2013). They are low-frequency, atonal calls showing frequency bands (Oliveira, 2002). For other species of the genus at least 17 other call types have been identified, produced in different contexts, such as isolation, conflict, copulation, stress and play (Calegario-Marques e Bicca-Marques, 1995; Neville et al, 1988; Baldwin & Baldwin 1976). However, studies dealing with them are mostly qualitative and there is little research with specific calls.

Studies describing the full repertoire of a species are important, since they are the base upon which one can advance the study of particular calls and propose and test functional hypotheses. Currently, there is no report on the soft calls of *Alouatta guariba clamitans*, and such information is important both for basic knowledge on the species as well as for its conservation. The present study aimed at describing the low amplitude vocal repertoire in physical terms, the contexts of emission and proposing functional hypotheses.

MATERIAL AND METHODS

Study species

The study species, *Alouatta guariba clamitans*, is endemic to the Atlantic forest, living in groups up to 15 animals (Auricchio, 1995; Bicca-Marques et al, 2006). They have a reddish brown fur, showing sexual dimorphism in body size and color, males being larger (up to 9 Kg) and having a more red fur color (Auricchio, 1995).

Study sites

We carried out the study in two phases. The first phase was conducted with free-range animals, which was followed by data collected with captive animals.

We conducted the first phase at Nova Baden State Park, in Lambari-MG, southeastern Brazil (Figure 1), which has a 214.47 ha area (Bastos, 1994). The park is comprised of Mountain Semideciduous Seasonal Forest in good status of conservation (IEF,2012). Several groups in the park are habituated to human presence, due to the park being opened for visitation. We followed 7 groups in the park from July to December, 2014, totaling 342 observation sessions.

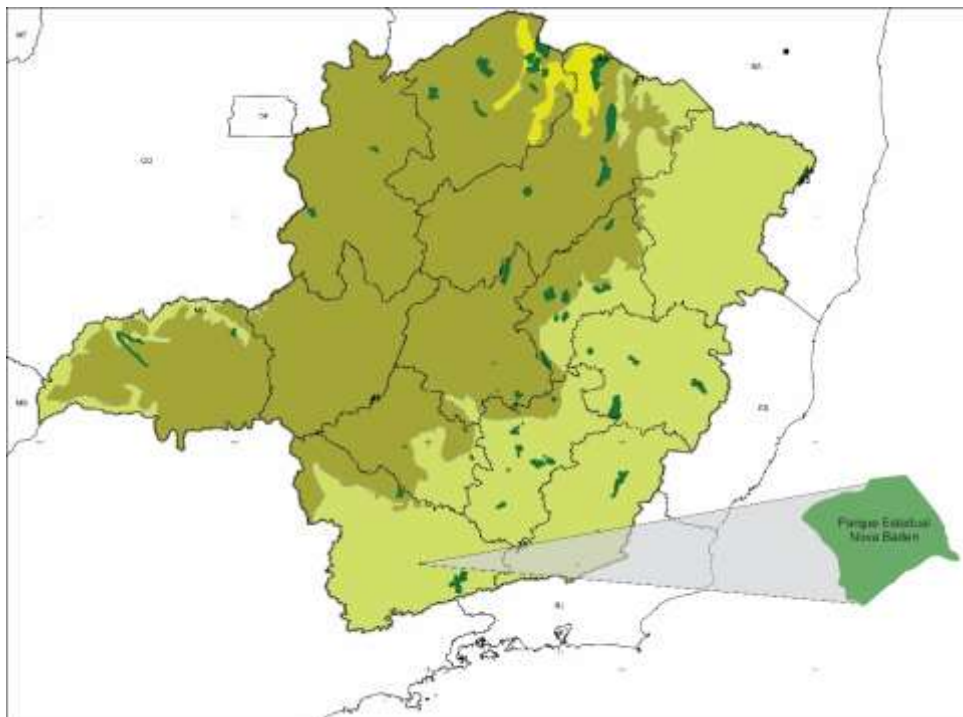


Figure 1 – Study area: Nova Baden State Park

We collected the captivity data at Indaial Biological Research Center (CEPESBI) and Primate Observation Facility at Morro Geisler, in Indaial – SC, where the Howler Project is based (IBAMA – Scientific Breeding Facility, register number 1/42/98/000708-90, Indaial, SC). At this facility, the animals are kept in enclosures with 1-3 individuals, comprising 37 adult animals adultos, 1 juvenile and 1 infant.

At this facility we conducted 329 observation sessions with these 39 individuals between August and September, 2015, totaling 54h50mim of collected data. We registered 298 vocal samples produced by focal animals, which were subsequently associated to behavioral states.

Behavioral recording

One of us (CAC) registered the data through focal animal sampling (Altmann, 1974), in 10 minute sessions, followed by 5 minutes of interval, after which another animal was randomly selected. Behavioural states were registered in a continuous fashion, employing the categories described in Table 1 (modified from Albuquerque e Codenotti, 2006).

TABLE 01 – Behavioral states employed in the data collection

Behavior	Description
Resting	Animal is inactive and not carrying out any other activity.
Maintenance	Self-grooming. Rubbing the anus in branches after defecation. Rubbing the nose after sneezing.
Invitation to play	Biting, pulling and pushing other individuals, not engaged in play, in non-aggressive contexts.
Play	Play with and without social interaction.
Locomotion	Moving between branches and/or trees for distances smaller than three consecutive trees.
Traveling	Moving for more than three consecutive trees, without stopping.

Feeding	Manipulation and ingestion of food items, and drinking water.
Alert	Animal scanning the environment or staring at some fixed place, while in a laying or sitting position.
Agonistic	Aggressive displays and calls. Fighting.
Long-range calls	Roars and barks.
Grooming	Involves both carrying out and receiving grooming.
Reproduction	Inspecting and sniffing genital organs. Copulation.
Parental and aloparental care	Breast feeding. Carrying infant and making bridges over gaps. Attempts to steal infants from mothers.
Not visible	Animal out of sight of the observer.
Other	Behaviors which do not fit into previous categories.

We also collected data on concurrent behavioral events, which included some predefined vocal types (uoudo, grunting, incipient roar, muttering, crying, snarling and screaming), based on previous experience of the researchers with the species. We also registered calling from non focal individuals close to the focal ones, in an *ad libitum* fashion (Altmann, 1974).

We took note of the age-sex class of the focal animal and, whenever possible, of the animals which produced calls registered *ad libitum*, according to the following categories, after Mendes (1989): infants (animals aided by adults during the daily activities, being carried ventrally or dorsally all or most of the time); juvenile (completely independent individual, larger than an infant, but smaller than an adult female); adult female (darker fur, uncovered genital organ, with a triangular shape); adult male (individuals larger than adult females, long beard, thick fur showing a strong reddish color; well developed and uncovered testes); sub-adult male (individuals larger than adult females, and smaller or equal in size to adult females, but showing a fur which is less reddish).

Recording of calls

We both recorded calls in an opportunistic fashion as well as attempted to record for longer periods, aiming at maximizing the variety and number of recorded calls. We registered, for each recorded call, time of start and end, identity of the caller, apparent reactions from other group members, as well as any relevant observations about the immediate context. We carried out recordings with a ZOOM H4n recorder and a directional Sennheiser microphone ME66/K6. We recorded at 16 bits and with a 44.1 kHz sampling frequency.

Acoustic analysis

We first carried out a preliminary classification of the calls, based on the predefined types, on perceived acoustic similarities and on differences on the overall aspect of spectrograms. We then conducted more detailed measurements on these types. The predefined vocal category “cry” was split, for further analysis, into three sub-types, based on differences perceived by the human ear. We measured all parameters in the softwares Praat 5.4.05 and Raven-pro 1.5.

We extracted the following measurements from the calls: Frequency 5% and Frequency 95% (these measurements from the software Raven are preferred over minimum and maximum frequency, since they are more robust, see Charif, et al. 2010); Frequency band showing the higher energy (peak frequency); Start frequency (whenever possible); End frequency (whenever possible); Number of repetitions (for calls showing repetition of similar units); duration 90%; Duration of pauses; Total duration; Number of harmonics; Number of frequency bands (in atonal calls); Duration from the start of the call up to its point of higher frequency; Duration from the point with the higher frequency until the end of the call; Frequency variation (difference between frequency 5% and 95%); Number of different elements; Jitter; Shimmer .

Statistical analysis

To verify if there is an association between some calls and the behavioral contexts in which they are emitted, we conducted a G test of independence for those call types with enough dsample size. We compared the number of calls in each context to what would be expected if the call occurred independently from the context.

To verify if the call types group themselves in a multivariate space, we carried out a Principal Component Analysis (PCA). We selected twenty random samples of each predefined call type for this analysis. We employed only the parameters for which we had data for all the vocal types (Frequency 5%; Frequency 95%; Peak frequency; Duration; Number of harmonics; Frequency variation; Number of frequency bands; Number of different elements; Jitter and Shimmer). To analyze if the groups in the PCA show significant statistical difference we carried out a PERMANOVA with the Gower similarity index and employing Bonferroni's sequential correction.

RESULTS

Acoustic structure of the calls

We recorded 695 call samples, with 102.07 minutes of recordings. From these recordings, we identified eight vocal types (Figures 2 to 9, Table 3).

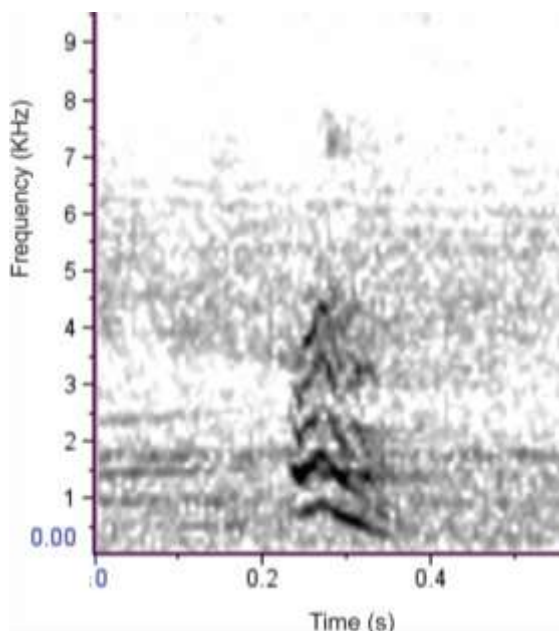


Figure 02: Call type 1. Gaussian window. Window size: 512 samples.

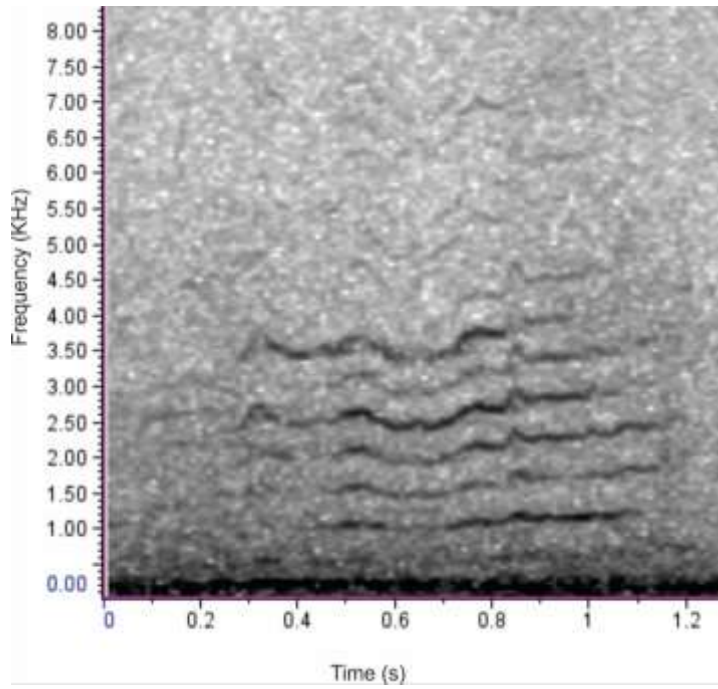


Figure 03: Call type 2. Gaussian window. Window size: 1024 samples.

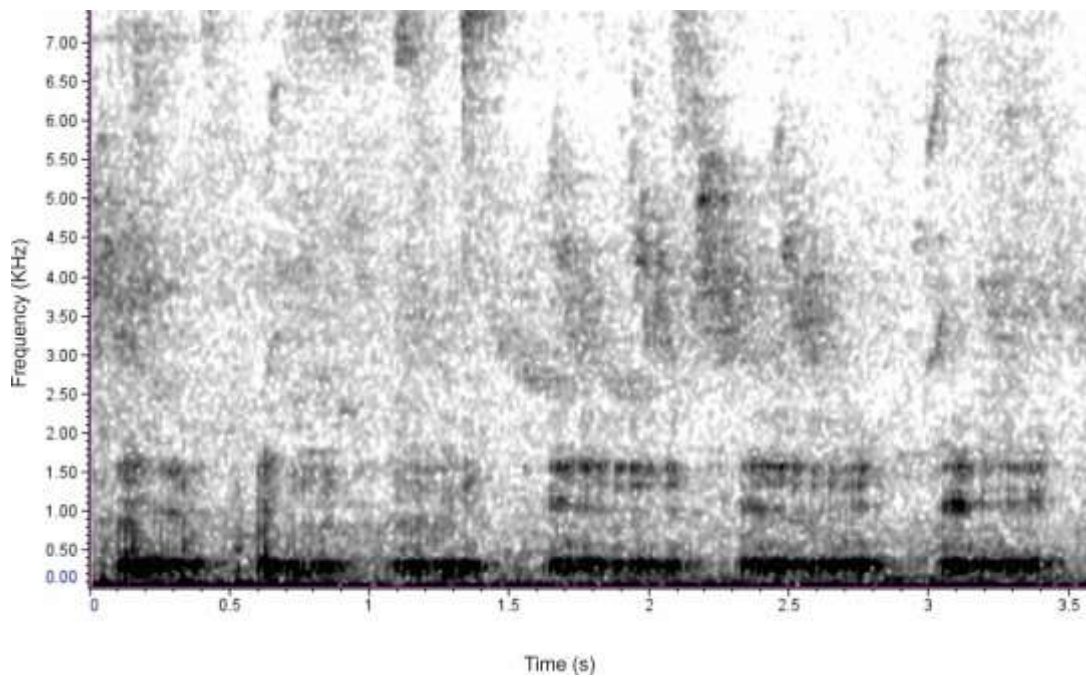


Figure 04: Call type 3. Gaussian window. Window size: 1024 samples.

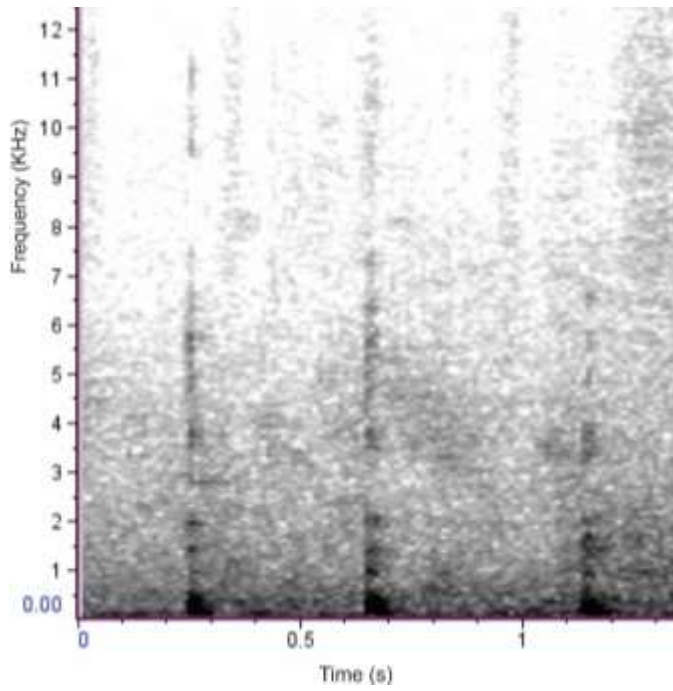


Figure 05: Call type 4. Gaussian window. Window size: 1024 samples.

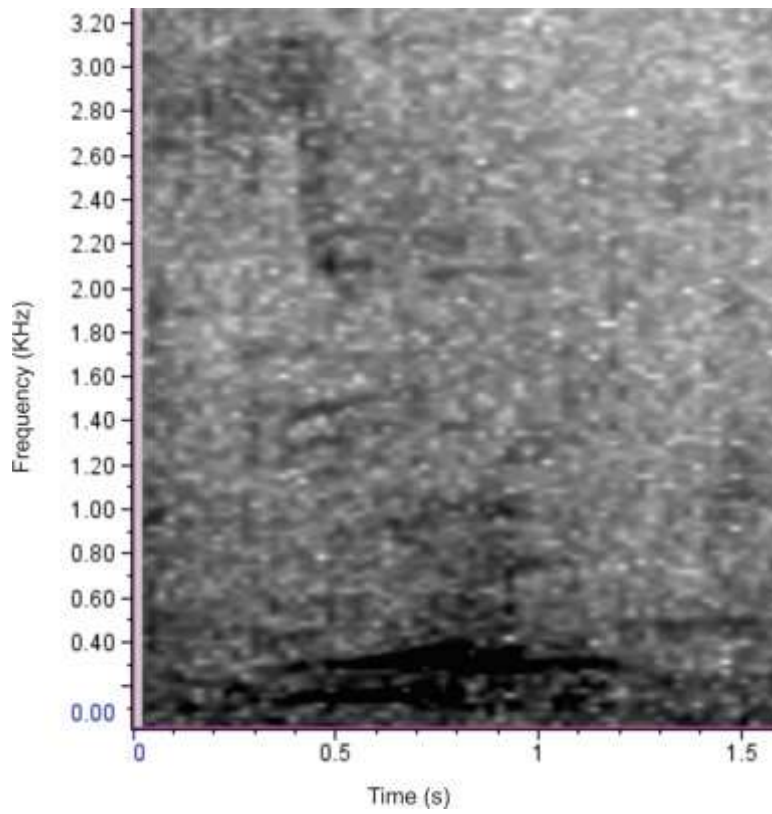


Figure 06: Call type 5. Gaussian window. Window size: 2048 samples.

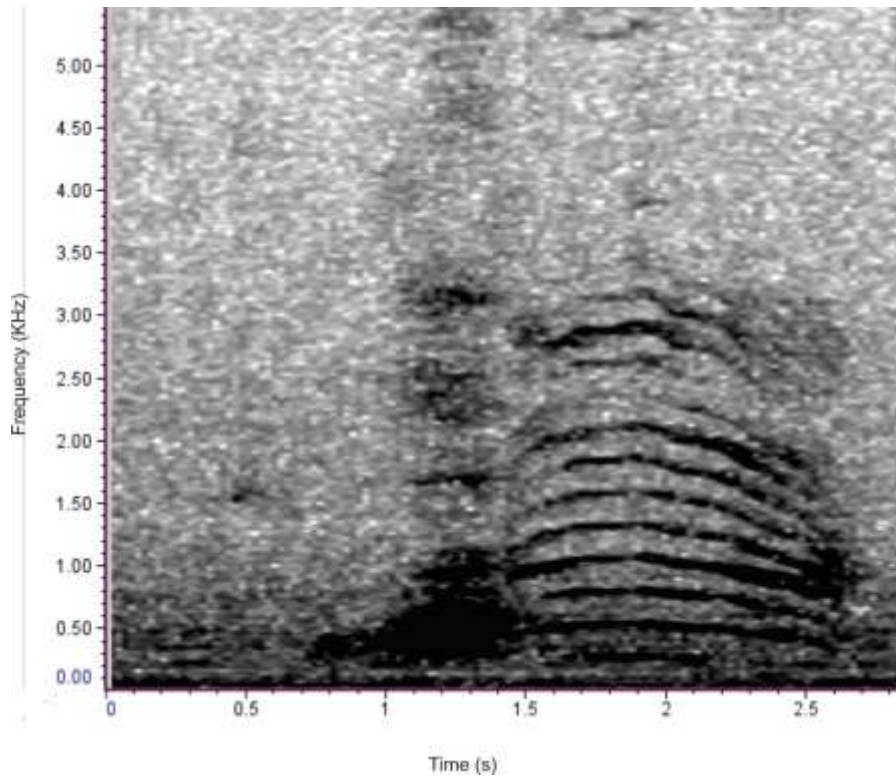


Figure 07: Call type 6. Gaussian window. Window size: 2048 samples.

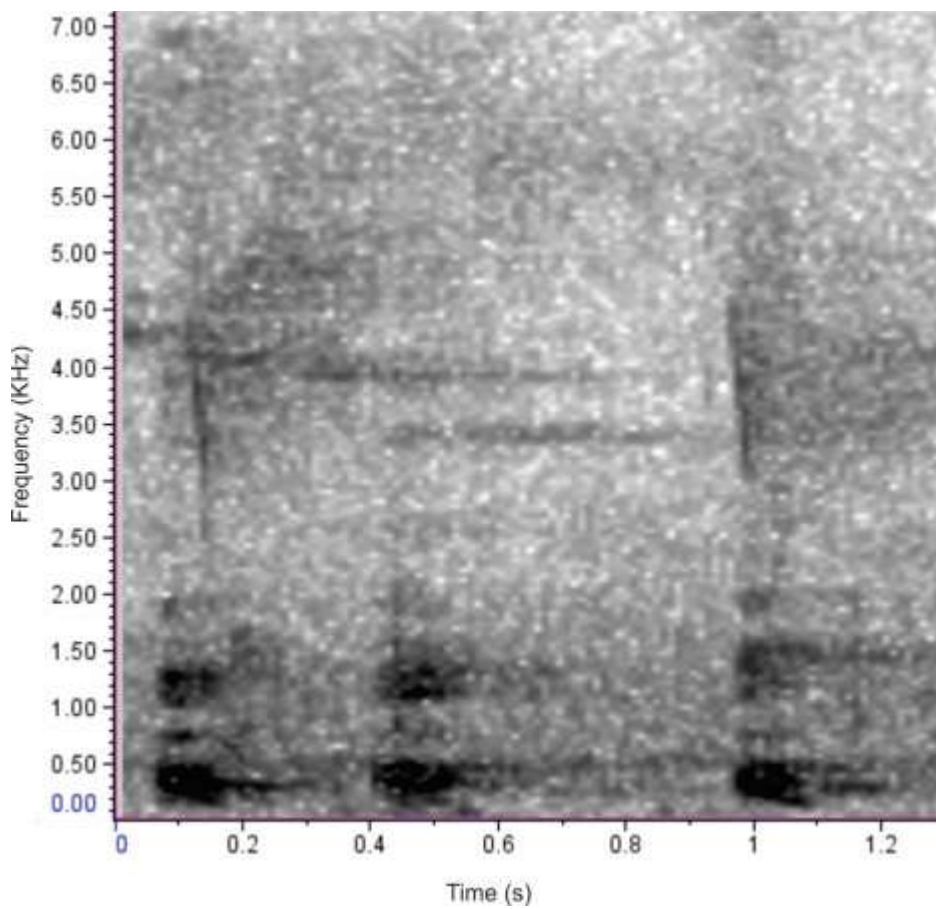


Figure 08: Call type 7. Gaussian window. Window size: 1024 samples.

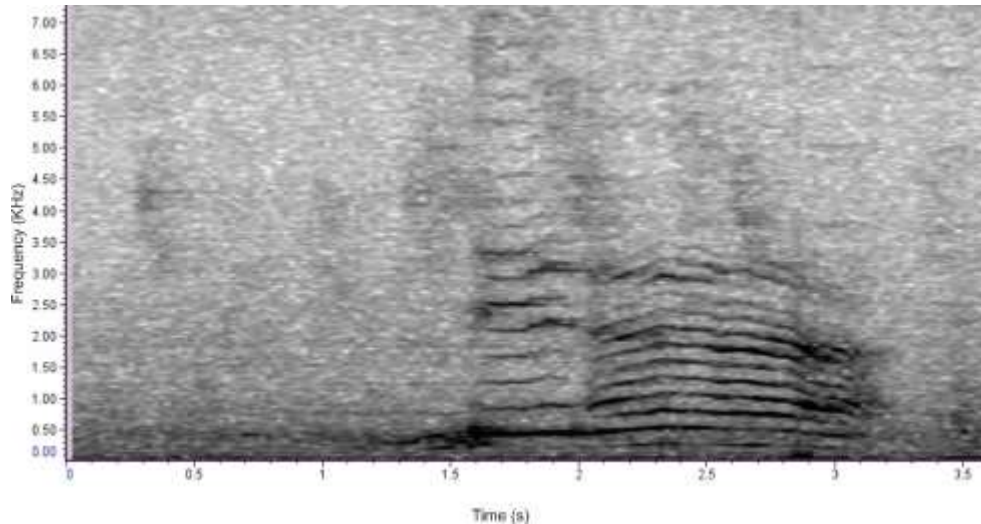


Figure 09: Call type 8. Gaussian window. Window size: 2048 samples.

The PCA showed that the first three components explain the majority of variation in the data (Table 2). The PERMANOVA analysis showed that the groups do differ among themselves and that all vocal types are statistically different ($F=107$; $p=0.0001$).

TABLE 02: Percentage of variation explained by the first three principal components of a PCA analysis carried out on 20 samples of eight vocal types

PC	Eigenvalue	% variance
1	3.99464	39.9
2	1.99351	19.9
3	0.987084	9.9
TOTAL	---	69.7

Some vocal types (3, 4, 5 and 7) formed clearly defined groupings, although showing some overlap (Fig. 11). Their variation seems concentrated on PC1. Four other types (1, 2, 6 and 8) showed more dispersed groupings, and two types showed extensive overlap (2 and 6). Three of the overlapping types (2, 6 and 8) are the three cry sub-types. The two broad groupings correspond to the harmonic and non-harmonic calls.

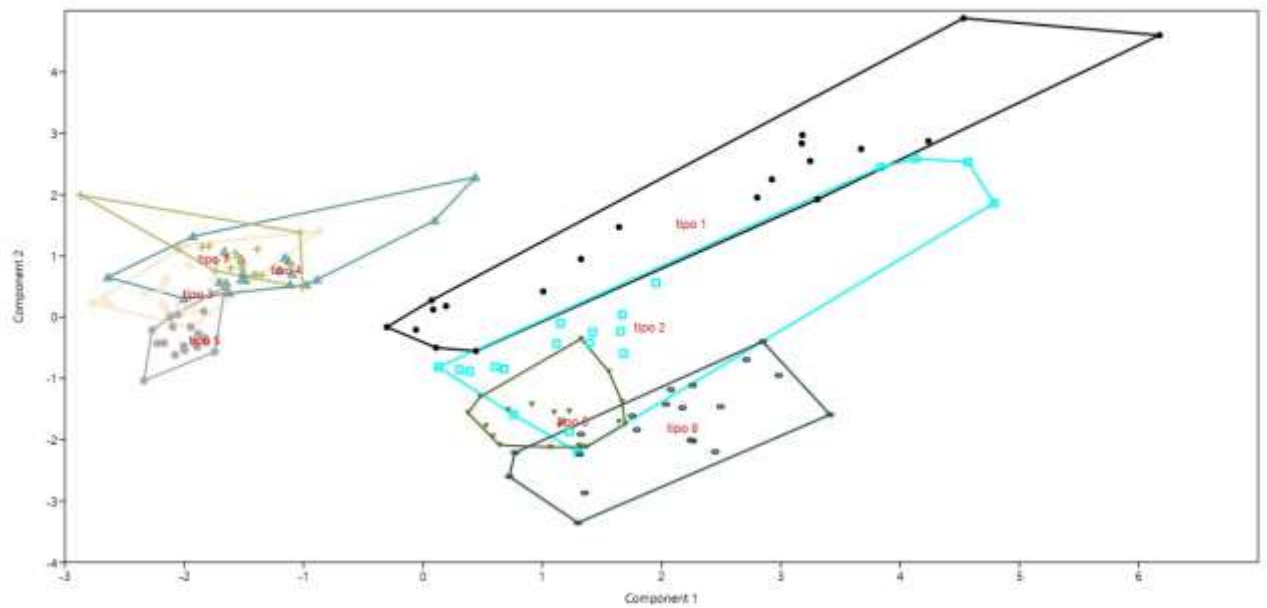


Figure 11: Distribution of 20 samples of the eight low amplitude call types of *Alouatta guariba clamitans* in the multivariate space defined by the first two principal components (see text for the acoustic parameters employed in the PCA).

Table 03: Acoustic parameters of the low amplitude calls produced by *Allouata guariba clamitans* (average and standard deviation)

Type	TD (s)	NE	DE1 (s)	DE2 (s)	PF (Hz)	F5 (Hz)	F95 (Hz)	1st element					2nd element					PA (s)	T/A	N° H	N° B	F5-F95	JI (S)	SHI (dB)
								SF (Hz)	HF (Hz)	EF (Hz)	DU-HF (Hz)	HF-DU (Hz)	SF (Hz)	HF (Hz)	EF (Hz)	DU-HF (Hz)	HF-DU (Hz)							
Type 1	0.33 ±0.2	1	N/A	N/A	1387.8 ±1283.8	431.6 ±238.	2933.3 ±1858.2	364.6 ±157.1	522.9 ±199.1	349.4 ±151.5	0.1 ±0.2	0.137 ±0.117	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	tonal	4.9 ±1.2	N/A	2501.6 ±1733.5	0.0001 ±0.00008	1.7 ±0.4
Type 2	1.08 ±0.5	1	N/A	N/A	846.1 ±661.3	307.7 ±80.8	2423.8 ±1702.7	332.2 ±87.1	452.7 ±116.9	357.9 ±135.7	0.3 ±0.2	0.689 ±0.448	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	tonal	7.05 ±1.3	N/A	2116.1 ±1665	0.00016 ±0.0001	1.6 ±0.2
Type 3	0.3 ±0.1	1	N/A	N/A	259.1 ±61.7	186.3 ±40.2	845.6 ±406.5	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	atonal	N/A	2.444 ±0.565	659.2c ±394.4	0.0003 ±0.00004	1.8 ±0.5
Type 4	0.09 ±0.05	1	N/A	N/A	279.9 ±248.7	142.9 ±68.7	1808.8 ±1126.2	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0.873 ±0.8	atonal	N/A	1±0	1665.8 ±1227.2	0.0004 ±0.00005	1.7 ±0.7
Type 5	0.8 ±0.2	1	N/A	N/A	319.2 ±61.4	130.8 ±48.4	676.5 ±250.8	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0.425 ±0.213	atonal	N/A	2±0	545.7 ±267.3	0.0003 ±0.0001	1.7 ±0.2
Type 6	1.1 ±0.2	2	0.2 ±0.8	1.2 ±0.2	534.6 ±169.8	308.2 ±54.4	1689.2 ±366.5	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	347.6 ±69.6	442.1 ±68.2	322.1 6 ±84.07	0.275 ±0.2	0.65 ±0.3	N/A	atonal /tonal	7.05 ±0.8	1.15 ±0.35	1381 ±360.8	0.00011 ±0.00005	1.5 ±0.1
Type 7	0.1 ±0.03	1	N/A	N/A	0.1 ±0.03	358.2 ±181.1	1365.2 ±102.3	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	0.55 ±1.0246	atonal	N/A	2±0	1133.1 ±126.4	0.0003 ±0.0001	1.7 ±0.7
Type 8	1.1 ±0.3	2	0.2 ±0.3	0.9 ±0.3	628.4 ±362.3	303.1 ±101.8	1997.1 ±772.8	352.8 ±119.3	513.7 ±132.1	371.7 ±157.2	0.2 ±0.1	0.15 ±0.1	346.3 ±114.2	516.7 ±179.7	390.1 ±231.4	0.307 ±0.1	0.52 ±0.3	N/A	tonal	8.2 ±0.9	N/A	1693.9 ±735.5	0.0002 ±0.0001	1.5±0 .1733

TD-Total Duration, NE-Number of elements, DE1-Duration of element 1, DE2-Duration of element 2, FP-Peak frequency, F5-Frequency 5%, F95-Frequency 95%, FI-Start frequency, HF-Higher frequency, EF-End frequency, DU-HF- Duration from call start to its higher frequency, HF-DU- Duration from the higher frequency to the end of the call, PA-Pause duration, T/A-Tonal or atonal, N°H- Number of harmonics, N°B- Number of bands in the non-harmonic calls, F5-F95-Frequency variation, JI-Jitter (local, absolute) seconds, SHI-Shimmer (local, dB), N/A- the parameter does not apply to the vocal type.

Behavioural contexts of the calls

We collected 111h05min of data in 604 sessions of behavioral observation, from both study sites. The production of cries (Type 2, Type 6 and Type 8 combined) showed not to be independent from the behavioral state of the caller ($G=30.5$, $p=0.01$). This call is emitted much more frequently during locomotion and agonistic situations than expected by chance and the opposite during resting (Fig. 12). Snarl emissions proved to be independent of the behavioral state in which they were produced ($G=19.4$; $p=0.19$), although emitted almost exclusively during play sessions (Fig.13). Grunt production was not independent of the behavioral state ($G=31.4$; $p=0.007$), being associated mostly with locomotion and feeding (Fig.14). The remaining call types do not have enough sample size for this analysis. However, *ad libitum* observations indicate the behavioral contexts in which their emission was more frequent (Table 3).

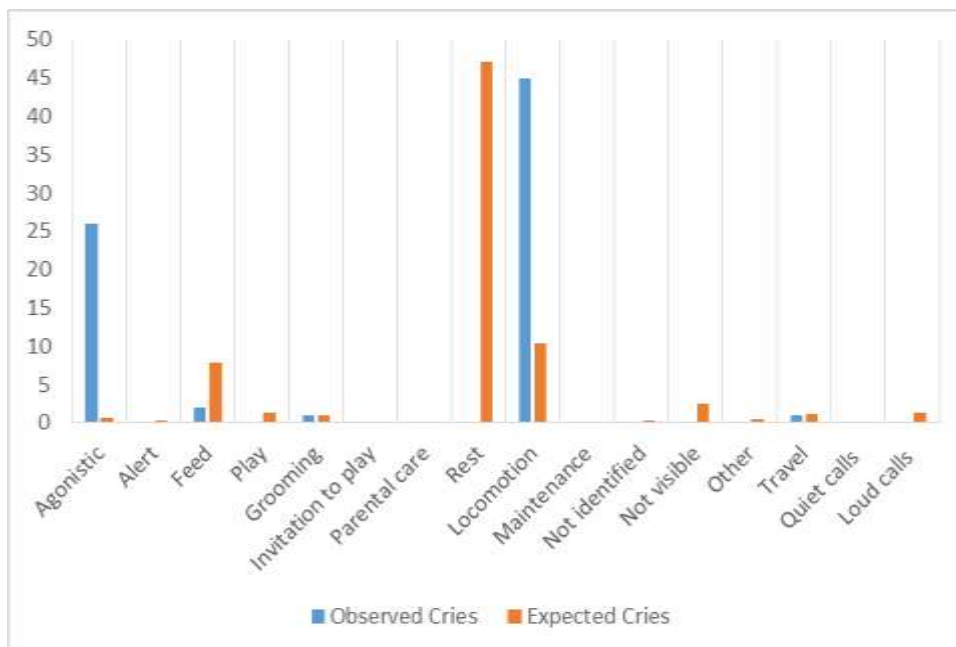


Figure 12. Observed and expected number of cries according to the behavioral context.

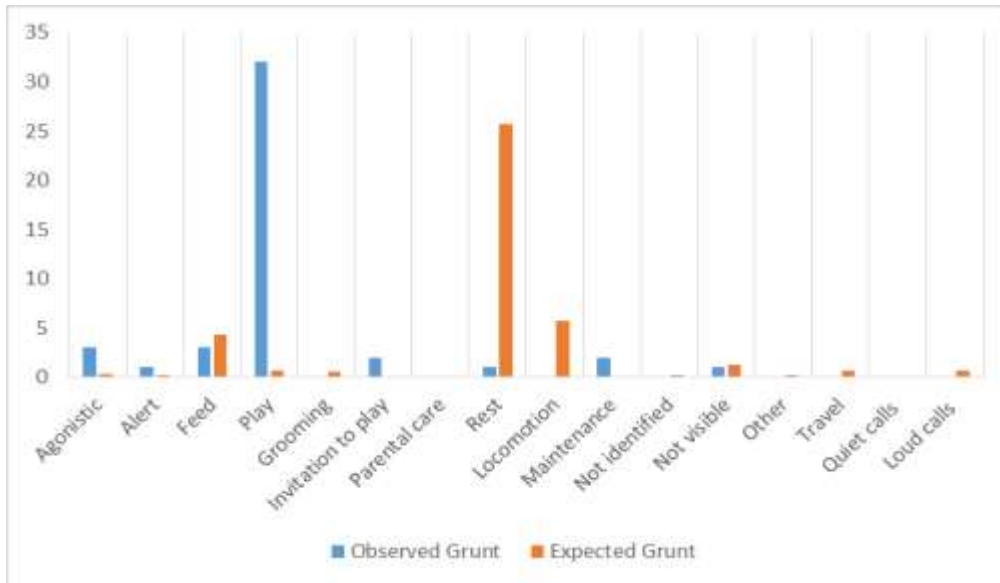


Figure 13. Observed and expected number of snarls according to the behavioral context.

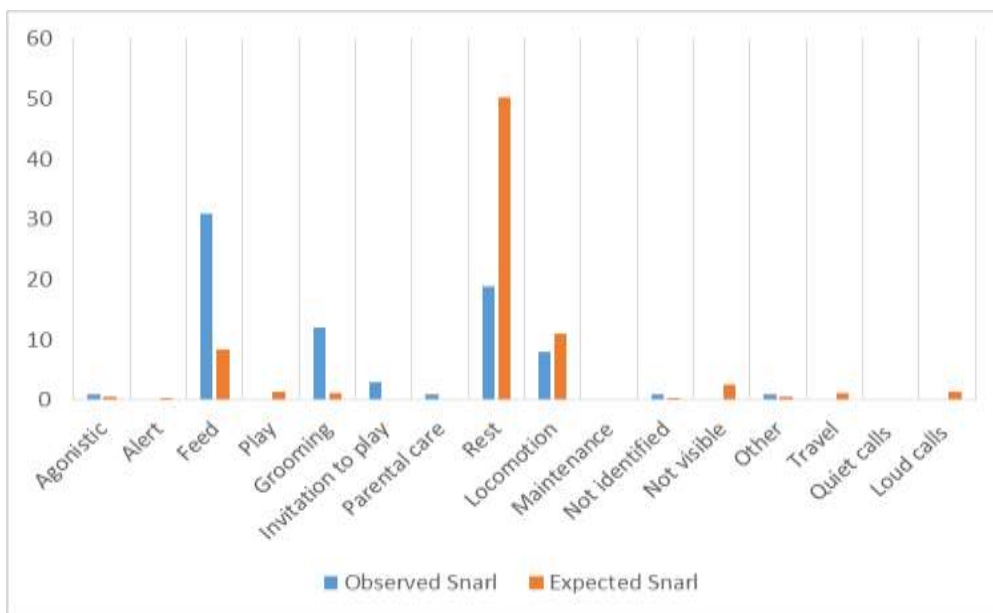


Figure 14. Observed and expected number of grunts according to the behavioral context.

Table 04: Common contexts of occurrence of the eight vocal types

Call type	Common name as registered in the ethogram	Contexts of occurrence
Type 1	Scream	Emitted in agonistic situations, usually just after or before its start. It was produced by females and by infants during conflicts over food or in conflicts between mothers

		and their infants.
Type 2	Cry	Low and long constant cry produced by infants.
Type 3	Snarl	Low snarling produced mainly in play contexts, mostly by juveniles and sub-adults. It may be emitted singly or in series.
Type 4	Grunt	Low and fast calls produced during feeding and at the start of travel. It may be emitted singly or in series.
Type 5	Muttering	Call produced with a closed mouth in feeding and travel contexts. In captivity they were produced in feeding contexts, and aimed at the keeper.
Type 6	Cry	Produced by infants in contexts of conflict between mother and infant, or when the infant was apparently soliciting care. It has an atonal initial part, produced during inspiration and a tonal, sharp part produced during expiration.
Type 7	Incipient roar	Atonal call normally produced before or after roar sessions, but also occurring in feeding contexts, independently from these sessions. It is a bass and guttural call.
Type 8	Cry	Produced by infants in isolation or conflict situations.

DISCUSSION

We found eight different low amplitude call types for the study species. Together with the two major loud calls already described, roars and barks (Oliveira, 2002), we have at least 10 distinct vocal types in the repertoire of this species. This figure is similar to the number of types found for *Alouatta palliata* (Baldwin e Baldwin, 1976), and also *Alouatta caraya*, which have 12 vocal types, among loud and low amplitude ones (Holzmann, 2013).

The repertoire of the brown howler monkey shows some gradation among the vocal types, as evidenced in the overlap between different call types in the PCA, something also described for *A. palliata*, (Baldwin & Baldwin 1976b). Thus, gradation may be a feature of the whole genus. This characteristic may be due to adaptations of the vocal tract for loud calls (Schön,1971; Kelemen e Sade, 1960). These

adaptations may thus restrict the repertoire of the species of the genus, and also imprint features such as harshness and low frequency. For example, out of the eight low amplitude types, four are atonal (call types 3, 4, 7 and the first part of 6).

As for the behavioral contexts of emission, type 4 is related to feeding and locomotion contexts. In captivity it was produced when the animals saw the keeper bringing food. In free-range animals it was also observed in locomotion contexts and at start of traveling sessions, when the male called in front of the group. This vocal type may thus have the function of triggering traveling sessions and/or orienting other group members to the traveling direction. Call type 1 occurred in situations of conflict among individuals and also in play fights. After its production, the play fight was terminated.

The snarls, call type 3, seems to be associated to play situations. It occurs repeatedly during play, both in play fights and pursuits. This call may have the function to mediate the play behaviors, as proposed to the Barbary macaque (Kipper e Todt, 2002), thus regulating aggression and preventing escalation.

The muttering, call type 5, was produced during conflict situations. Most of the emissions were by females, in situations such as food disputes or social isolation.

The three cry sub-types (2, 6 and 8) were produced by infants and juveniles only, being also the main vocal types produced by them. Age-dependent calls were also registered in several primates, such as *Sapajus flavius* (Bastos, 2015), *Saguinus oedipus* (Roush e Snowdon, 1994) and *Macaca cyclopis*, (Hsu et al, 2005).

Cries are emitted in situations of conflict between mother and infant (Rendall e Owen, 2002). For example, after being refused access, infants usually emitted cry type 2. This call has a high variation in frequency, and may reflect the emotional state of the caller, something observed in rhesus macaques (Gouzoules et al., 1998) and in *Macaca cyclopis*, (Hsu et al, 2005). Other situations in which it occurred were during locomotion or when the infant needed help, being thus related to the need or parental or alloparental care (Barros et. al, 2011), or as a product of the discomfort of the isolated individual (Hofer, 2001).

The vocal repertoire of *Allouata guariba clamitans* showed some gradation among vocal types. Future studies, with a larger sample size (which demands a lot of data collection in this species, which is not very vocal, apart from the loud calls), should refine the analysis and try to test if there is a true gradation of the call types or if they are acoustically distinct. One should also check for the possibility of other

hidden sub-types. Sneezing, a non-vocal sound produced by the animals, commonly produced during some apparent excitation states of the group (such as after falling branches), also deserves future investigations.

REFERENCES

- Albuquerque, V. J. D., & Codenotti, T. L. (2006). Etograma de um grupo de bugios-pretos, *Alouatta caraya* (Humboldt, 1812) (Primates, Atelidae) em um habitat fragmentado. *Revista de Etologia*, 8(2), 97-107.
- Altmann, J. (1974); Observational study of behavior: sampling methods. *Behavior*. 49 (3), 227-265.
- Altmann, S.A. (1959). Field observations on a howling monkey society. *Journal of Mammalogy*, 40, 317–330.
- Auricchio, P. (1995). *Primatas do Brasil*, 168p. Terra Brasilis, São Paulo-SP,
- Baldwin, J.D., & Baldwin, J.I. (1976a). Vocalizations of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in southwestern Panama. *Folia Primatologica*, 26, 81–108.
- Barros, K. S., Tokumar, R. S., Pedroza, J. P., & Nogueira, S. S. (2011). Vocal repertoire of captive capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*): structure, context and function. *Ethology*, 117(1), 83-94.
- Bastos, A. C. (1994). Caracterização ambiental da reserva biológica de Nova Baden. Lambari: Baden, *Instituto Estadual de Florestas*.
- Bastos, M., Souto, A., Jones, G., Eason, P., Bione, C., Schiel, N., & Bezerra, B. (2015). Vocal repertoire of wild blonde capuchins (*Sapajus flavius*) and contextual use of calls. *American Journal of Primatology*, 77(6), 605-617.
- Bicca-Marques, J.C.; Silva, N.R.; Gomes, D.F. (2006) Ordem Primates. In: Reis, N.R.; Peracchi, A.L.; Pedro, W.A.; Lima, I.P. (Eds.) *Mamíferos do Brasil*, (Vol.1) (pp. 101-148).
- Calegari-Marques, C. And Bicca-Marques, J. C. (1995). Vocalizações de *Alouatta caraya* (Primates, Cebidae). In S. F. Ferrari and H. Schneider (eds.), *A Primatologia no Brasil*, (vol.5) (pp.129–140),
- Charif, RA, AM Waack, and LM Strickman. (2010). *Raven Pro 1.4 User's Manual*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY.
- Chiarello, A. G. 1995. Role of loud calls in howler monkey, *Alouatta fusca*. *American Journal of Primatology*. 36,3213–222.

- Cornick, L.A. & Markowitz, H.(2002). Diurnal vocal patterns of the black howler monkey *Alouatta pigra* at Lamai Belize. *Journal of Mammalogy*, 83,159-166.
- Da Cunha, R. G. T., & Byrne, R. W. (2009). The use of vocal communication in keeping the spatial cohesion of groups: Intentionality and specific functions. In P. A. Garber, A. Estrada, J. C. Bicca- Marques, E.W. Heymann, K. B. Strier (Eds.), *South American primates comparative perspectives in the study of behavior, ecology, and conservation* (pp. 341–363). New York: Springer Science+Business Media
- Da Cunha, R. G. T., de Oliveira, D. A. G., Holzmann, I., & Kitchen, D. M. (2015). Production of loud and quiet calls in howler monkeys. In *Howler Monkeys* (pp. 337-368). Springer New York.
- Gouzoules, S., Gouzoules, H., Marler, P. 1984: Rhesus monkey (*Macaca mulatta*) screams: representational signaling in the recruitment of agonistic aid. *Animal Behaviour*. 32, 182-193
- Hauser M. D. 1993. The evolution of nonhuman primate vocal- izations: effects of phylogeny, body weight, and social context. *American Naturalist*. 142,528-542.
- Hofer, M. A. 2001: Infant crying: an evolutionary perspective. In. Barr, R. G., St James-Roberts, I. & Keefe, M. R. (Eds.). *New evidence on unexplained early infant crying: its origins, nature and management* (Vol. 1) (pp. 59-70).
- Holzmann, I. (2013). *Distribución geográfica potencial y comportamiento vocal de dos especies de mono aullador (Alouatta guariba clamitans y Alouatta caraya)*. Ph.D. Thesis. Universidad Nacional de La Plata
- Hsu, M. J.; Chen, L.M.; Agoramoorthy, G. (2005.) The vocal repertoire of Formosan macaques, *Macaca cyclopis*: Acoustic structure and behavioral context. *Zoological Studies*. (2). 275–294,
- IEF (2008). *Plano de Manejo do Parque Estadual Nova Baden. Belo Horizonte: Instituto Estadual de Florestas de Minas Gerais, Viçosa: ONG Ambiente Brasil.*
- Kelemen, G., and Sade, J. (1960). The vocal organ of the howling monkey (*Alouatta palliata*). *Journal of Morphology*. 107, 123–140, DOI: 10.1002/jmor.1051070202
- Kipper, S.; Todt, D. (2002). The use of vocal signals in the social play of barbary macaques. *Primates; Journal of Primatology*, 43(1), 3–17.
- Kitchen, D. M., da Cunha, R. G. T., Holzmann, I., & de Oliveira, D. A. G. (2015). Function of loud calls in howler monkeys. In *Howler Monkeys* (pp. 369-399). Springer New York.
- Kitchen, D.M., Cheney, D.L., Seyfarth, R. M. (2004). Factors mediating Inter.-group encounters in Savannah Baboons (*Papio cyanocephalus ursinus*). *Behaviour*, 141, 197–218.
- Kitchen, D.M., Horwich, R.H., & Roxie, A. J. (2004). Subordinate male Black Howler monkey (*Alouatta pigra*) responses to loud calls: Experimental evidence for the effects of intra-group male relationships and age. *Behaviour*, 141, 703– 723.

- Maestriperi, D., & Call, J. (1996). Mother-infant communication in Primates, In: Rosenblatt, J. S. Snowdon, C.T. *Advances in the Study of Behavior*, Academic Press, (Vol.25) 613-642
- Mendes, S. L. (1989). Estudo ecológico de *Alouatta fusca* (Primates: Cebidae) na Estação Biológica de Caratinga, MG. *Revista Nordestina de Biologia*, 6(2), 71-104.
- Neville, M. K., Glander, K. E., Braza, F., and Rylands, A. B. (1988). The howling monkeys, genus *Alouatta*. In: Mittermeier, R. A., Rylands, A. B., Coimbra-Filho, A., & Fonseca, G. A. B. (eds.), *Ecology and Behavior of Neotropical Primates*, (Vol. 2) (pp. 349-453).
- Oliveira, D. A. G. de (2002). Vocalizações de longo alcance de *Alouatta fusca clamitans* e *Alouatta belzebul belzebul*: Estrutura e contexto. Ph.D. Thesis, Universidade de São Paulo.
- Rendall, D., & Owren, M. J. (2002). Animal vocal communication: Say what? In M. Bekoff, C. Allen, & G. Burghardt (Eds.), *The cognitive animal* (pp. 307–313). Cambridge.
- Roush, R. S., & Snowdon, C. T. (1994). Ontogeny of food-associated calls in cotton-top tamarins. *Animal Behaviour*, 47(2), 263-273.
- Schokn, M.A. (1971). The anatomy of the resonating mechanism in howling monkeys. *Folia Primatologica*. (Basel) 15, 117–132.
- Schön, M. A. (1964). Possible function of some pharyngeal and lingual muscles of the howling monkey (*Alouatta seniculus*). *Cells Tissues Organs*, 58(3), 271-283.
- Schön, M. A. (1970). On the mechanism of modulating the volume of the voice in howling monkeys. *Acta oto-laryngologica*, 70(5-6), 443-447.
- Sekulic, R. (1982). The function of howling in red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). *Behaviour*, 81(1), 38-54.
- Steinmetz, S. (2005). Vocalizações de longo alcance como comunicação intra-grupal nos bugios (*Alouatta guariba*). *Neotropical Primates*, 13, 11–15.
- Whitehead, J.M. (1989). The effect of the location of a simulated intruder on responses to long-distance vocalizations of mantled howling monkeys, *Alouatta palliata palliata*. *Behaviour*, 108, 73–103.
- Whitehead, J.M. (1995). Vox Alouattinae: a preliminary survey of the acoustic characteristics of long distance calls of howling monkeys. *International Journal of Primatology*, 16, 121-144.