UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE PSICOLOGIA

LUÍZA GONZALEZ FERREIRA

Vocalizações de alimentação de macacos-prego (*Sapajus libidinosus*): investigação sobre fatores causais e função

São Paulo

2016

LUÍZA GONZALEZ FERREIRA

Vocalizações de alimentação de macacos-prego (*Sapajus libidinosus*): investigação sobre fatores causais e função

Dissertação apresentada ao Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo para obtenção do Título de Mestre em Psicologia

Área de Concentração:
Psicologia Experimental

Orientadora: Profª. Patrícia Izar

São Paulo

2016

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

Catalogação na publicação

Biblioteca Dante Moreira Leite

Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo

Ferreira, Luíza Gonzalez.

Vocalizações de alimentação de macacos-prego (*Sapajus libidinosus*): investigação sobre fatores causais e função / Luíza Gonzalez Ferreira; orientadora Patrícia Izar. -- São Paulo, 2016.

76 f.

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

1. Vocalização de alimento 2. Macaco-prego 3. Competição alimentar I. Título.

QL765

Dissertação financiada pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo com bolsa de Mestrado concedida a Luíza Gonzalez Ferreira (Processo No. 2013/13226-7). A pesquisa foi desenvolvida na Fazenda Boa Vista, na cidade de Gilbués, Estado do Piauí.

Nome: FERREIRA, Luíza Gonzalez

Título: Vocalizações de alimentação de macacos-prego (*Sapajus libidinosus*): investigação sobre fatores causais e função

Dissertação apresentada ao Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo para obtenção do Título de Mestre em Psicologia

Aprovado em: / /

Banca Examinadora

Prof(a).Dr(a).:_____

Instituição:_____Assinatura:_____

Prof(a).Dr(a).:_____

Instituição:_____Assinatura:_____

Prof(a).Dr(a).:_____

Instituição:_____Assinatura:_____

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Instituto de Psicologia da USP e ao Departamento de Psicologia Experimental, pelo vínculo necessário para a realização desse trabalho. À FAPESP, por conceder a bolsa de mestrado e o auxílio que me ajudou a ir para o campo.

À minha orientadora professora Dra. Patrícia Izar, por me apoiar e estimular minhas ideias que deram origem a esse mestrado, por sempre estar disposta a discutir e me orientar de forma a me ajudar a crescer nesse início de jornada que é a carreira acadêmica.

À Dra. Dorothy Fragasy por ceder os equipamentos para a gravação, ao Prof. Dr. José Siqueira pela ajuda na análise estatística e ao laboratório de bioacústica da Prof. Dra. Patrícia Monticelli por todo o suporte para análise acústica. Ao Prof. Dr. Rogério Grassetto por sempre estar disposto a me explicar e tirar minhas dúvidas sobre análise de som e à Natalia Albuquerque por me ajudar a mexer no programa que não era nada familiar para mim. À Monique Bastos, pela disposição em conversar e tirar minhas dúvidas sobre vocalizações. Não poderia deixar de agradecer Mario di Bitetti e Brandon Wheeler pela disposição em ouvir e dar opinião sobre as vocalizações que gravei.

À toda a família M da Boa Vista, por sempre me receber de uma maneira muito acolhedora e permitir que o trabalho fosse feito em sua propriedade. Agradeço especialmente à Maria, pelas deliciosas comidas e conversas, ao Marcio e ao Marcos, pela grande ajuda no campo com a coleta de dados e por me ensinarem a reconhecer os macacos e conversarem sobre comportamentos - comportamentos que só quem acompanha os animais todos os dias saberia falar sobre - ao Cláudio e ao Arizó, pela companhia no campo e conversas que deixaram o trabalho de campo mais leve.

A todos os colegas de laboratório, pelas discussões acadêmicas que me ajudaram a desenvolver meu trabalho. Mais especificamente gostaria de agradecer o Andrés, a Marcela, a Adriana e a Alice, por estarem comigo desde o início, me fazendo companhia e tornando o meu dia-a-dia mais leve (e mais cafeinado), ao casal italiano, Lucas e Noemi, ao casal espanhol, Irene e Marcelo, a Rachel. Mari Fogaça e a francesa-brasileira Marie, pelas companhias e momentos de diversão, que são necessários para manter uma vida pessoal saudável, à Mari Fogaça e ao Lucas, de novo, por me apresentarem o Carlos Botelho, iniciando minha experiência de campo. Agradeço a Olívia Mendonça e ao Dilmar Oliveira, pelas sugestões na minha qualificação e à Michele, que se dispôs a fazer parte da banca e

sempre esteve presente nas reuniões e nas minhas apresentações, ajudando, junto com outros colegas, a construir meu trabalho.

Agradeço aos meus familiares que sempre apoiaram as minhas decisões, e acompanharam de perto desde o início da faculdade até hoje, possibilitando que eu traçasse todo esse caminho até eu chegar aqui.

A todos meus amigos que de alguma forma me deram suporte. Mais especificamente a minha “roomie”, a Tuts, que me acompanhou desde a faculdade e aguentou minhas crises, minhas ansiedades, meus medos, sempre me ouvindo e me ajudando. Por fim agradeço a Karen pela companhia, pelo apoio, pela paciência e pelo carinho.

RESUMO

Ferreira, L. G. **Vocalizações de alimentação de macacos-prego (*Sapajus libidinosus*): investigação sobre fatores causais e função**. 2016. 76 f. Dissertação (Mestrado) - Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2016.

A competição por recursos pode ocorrer de forma direta, por meio da monopolização do recurso, ou de forma indireta, por meio do esgotamento do recurso. Sinais comunicativos, usados em contexto de competição, podem regular a competição pela manipulação do comportamento de outros indivíduos. Em espécies de primatas que forrageiam em grupos estáveis e grandes, nas quais a competição alimentar é mais intensa, a vocalização de alimento pode ter a função de regular a competição alimentar indicando a disposição em ser aproximado ou anunciando a posse do alimento, ambos os casos diminuindo a probabilidade do emissor ser agredido. Alternativamente, as vocalizações de alimento podem ter a função de melhorar a reputação dos indivíduos que vocalizam. Macacos-prego emitem tipos de vocalizações diferentes de acordo com a distribuição do alimento no ambiente, diminuindo ou aumentando a distância entre os indivíduos, o que sugere a emissão de vocalizações específicas para regular cada tipo de competição. O objetivo desse trabalho foi investigar a ocorrência e a função das vocalizações associadas a alimento emitidas por um grupo de macacos-prego (*Sapajus libidinosus*). O estudo foi realizado em uma região de ecótono entre Cerrado e Caatinga, na Fazenda Boa Vista, Piauí. Pelo método animal focal (60 minutos) foram registradas características do emissor, da fonte alimentar e do contexto social durante um turno alimentar. Em fontes agregadas, o tamanho e a quantidade de alimento também foram registrados. As vocalizações foram gravadas de forma contínua durante cada focal e posteriormente classificadas em: chihui, chihui2, nota de contato, grgr e FAWS. A probabilidade de emitir essas vocalizações foi maior em contexto de alimentação do que em outros contextos, e entre os contextos de alimentação, vocalizações do tipo FAWS e grgr tiveram uma associação com o contexto de alimentos aprovisionados e agregados e chihui teve uma associação mais fraca com alimentos agregados e também foi emitida em contexto de forrageamento. Vocalizações do tipo FAWS e grgr tiveram uma maior probabilidade de serem emitidas por indivíduos submissos, em fontes com grande quantidade de alimento e quando o número de vizinhos é alto. Essas vocalizações devem ser emitidas, então, em contexto de disputa direta mais intensa, em fontes cuja proporção de alimento consumido é menor e, portanto, quando compartilhar a mesma fonte não deve ser tão custoso para o emissor, corroborando a hipótese de regular a competição alimentar direta pela redução da agressão. Vocalizações do tipo Chihui tiveram uma maior probabilidade de emissão em contexto de competição indireta ou direta, em fontes com quantidade média de alimento, onde a proporção de alimento consumido é maior e, portanto, quando compartilhar a mesma fonte deve ser mais custoso. O número de vizinhos e a presença de indivíduos dominantes não afetaram a probabilidade de emitir vocalizações. Esses resultados corroboram a hipótese de regular a competição alimentar direta ou indireta pelo afastamento dos indivíduos. Esses resultados sugerem que macacos-prego regulam cada tipo de competição alimentar através de diferentes tipos de vocalizações de alimento.

Palavras-chave: Vocalização de alimento, Macaco-prego, competição alimentar.

ABSTRACT

Ferreira, L. G. Food-associated calls in capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*): research on casual factors and function. 2016. 76 f. Master Thesis – Institute of Psicology, University of São Paulo, São Paulo.

Resource competition among animals can occur directly, through monopolization, or indirectly, through depletion. Communicative signals in competition contexts can regulate competition by manipulating behaviour of other individuals. Primate species that forage in stable and large groups, which experience intense food competition, may decrease food competition through food calls, which indicate either the willingness to be approached by other individuals or to announce the ownership of food, both decreasing the aggression against the caller. Alternatively, food calls may enhance the caller's reputation. Capuchin monkeys emit different types of food calls according to food distribution in the habitat, decreasing or increasing the distance between individuals, which suggests the emission of specific vocalizations regulates each type of food competition. The aim of this study was to investigate the occurrence and the function of food-associated calls emitted by a group of capuchin monkeys (*Sapajus libidinodus*). Data were collected in Fazenda Boa Vista, Piauí, a transition between Cerrado and Caatinga. The characteristics of the caller, of the food resource and of the social context during a feeding bout were recorded according to focal animal method (60 minutes). In clumped resources, resource size and quantity of food were also registered. Vocalizations were continuously recorded during each focal and classified as: chihui, chihui2, contact note, grgr and FAWS. The probability of calling was higher in feeding contexts than in other contexts and, among the feeding contexts, FAWS and grgr calls were associated to provisioned and clumped foods and chihui was weakly associated to clumped foods and also emitted in forage context. FAWS and grgr calls had a higher probability of emission by subordinate individuals, in resources with a large quantity of food, and when the caller had a large number of neighbors. These vocalizations were emitted, then, in intense contest competition, in sources with low proportion of food, therefore, when sharing food would not be so costly for the caller, supporting the hypothesis of regulating contest competition by decreasing the probability of aggression. Chihui calls had a higher probability of emission in scramble and contest competition, in sources with medium quantity of food, which the proportion of consumed food is high, therefore, when sharing food would be more costly. The number of neighbors and the presence of dominant individuals did not affect the probability of call. These results support the hypothesis that food calls decrease scramble and contest competition by increasing interindividual distance. These results suggest that capuchin monkeys can regulate each type of food competition through different types of food calls.

Key words: Food-associated calls, Capuchin monkeys, Food competition.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. a) Localização da Fazenda Boa Vista; b) Morro de arenito com vegetação de encosta; c) Vista da área de estudo, com morros e vegetação.....18

Figura 2. Brejo na estação chuvosa (a) e na estação seca (b). O local fica na área de vida do grupo do estudo. Imagem a) cedida por Mariana Fogaça.....18

Figura 3. Indivíduos do grupo de estudo. a) Thaís em cima de um galho; b) Pamonha (esquerda) com sua filha Patrícia (direita); c) Coco em uma árvore; d) Piaçava segurando um coco e Presente ao lado; e) Doree comendo uma castanha e f) Mansinho sentado em uma árvore.....20

Figura 4. Porcentagem de turnos de alimentação de um grupo de macacos-prego *S. libidinosus* com emissão de vocalização (vermelho) e sem emissão de vocalização (azul) em fontes de alimento agregadas, em alimento aprovisionado e em fontes uniformemente distribuídas no habitat.....31

Figura 5. Relação entre o tipo de vocalizações emitidas por *S. libidinosus* e contextos de emissão. Vocalizações e contextos definidos no texto.....39

Figura 6. Relação entre o tipo de vocalização emitida por *S. libidinosus* e contexto, excluindo o contexto de ambiente social alimentar. Vocalizações e contextos definidos no texto.40

Figura 7. Média e desvio padrão do número de vizinhos em um raio de 10 metros do sujeito focal de *S. libidinosus* em contexto agregado, ambiente alimentar, aprovisionado, forrageando e outro. Contextos definidos no texto.41

Figura 8. Média e desvio padrão do número de vizinhos em um raio de 10 metros do sujeito focal de S. libidinosus em relação a sua posição hierárquica.42

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Nome, sexo e idade dos indivíduos que compõem o grupo de estudo.....21

Tabela 2. Descrição de cada tipo de vocalização emitida por *S. libidinosus*. Entre parênteses está indicada a sigla usada para indicar cada tipo de vocalização ao longo do texto.....25

Tabela 3. Médias e desvios padrões da duração, número de elementos, picos da frequência, frequência máxima e variação da frequência de vocalizações do tipo Chihui emitidas por *S. nigritus* (Di Bitetti, 2001) e por *S. libidinosus* (este estudo).....28

Tabela 4. Médias e desvios padrões de duração, número de elementos, picos da frequência, frequência máxima e variação da frequência das vocalizações do tipo Grgr emitidas por *S. nigritus* (Di Bitetti, 2001) e *S. libidinosus* (este estudo).....28

Tabela 5. Médias e desvios padrões de duração, número de elementos, picos da frequência, frequência máxima e variação da frequência das vocalizações do tipo FAWS *emitidas por* S. nigritus (Di Bitetti, 2001*) e* S. libidinosus (este estudo).....29

Tabela 6. Valor de F, graus de liberdade e nível de significância das variáveis testadas em relação à probabilidade de *S. libidinosus* emitir vocalizações.....32

Tabela 7. Relação entre a probabilidade de *S. libidinosus* emitir vocalizações entre dois contextos (coluna da esquerda em relação à coluna da direita). Valores negativos mostram menor probabilidade e valores positivos maior probabilidade.....32

Tabela 8. Valor F, graus de liberdade e o nível de significância de cada variável testada para a probabilidade de *S. libidinosus* emitir diferentes tipos de vocalização.....33

Tabela 9. Resíduos do qui-quadrado da frequência de emissão de cada tipo de vocalização emitida por *S. libidinosus* em relação ao número de vizinhos. Resíduos acima do esperado (>3.0) em destaque.....34

Tabela 10. Resíduo do qui-quadrado da frequência de emissão de cada tipo de vocalização emitida por indivíduos de *S. libidinosus* de acordo com categorias de sexo e idade. FA: Fêmea adulta; FJ: fêmea juvenil; MA: macho adulto e MJ: macho juvenil. Resíduos acima do esperado (>3,0) em destaque.....35

Tabela 11. Resíduos de qui-quadrado da frequência da presença e ausência de vizinhos dominantes em relação ao número de vizinhos. Resíduos acima do esperado (>3.0) em destaque.....35

Tabela 12. Resíduos de qui-quadrado da frequência dos tipos de vocalização emitidas por *S. libidinosus* em relação à hierarquia do emissor. Resíduos acima do esperado (>3.0) em destaque.....36

Tabela 13. Valor de F, graus de liberdade e o nível de significância da probabilidade de *S. libidinosus* emitir tipos de vocalizações diferentes em relação ao tamanho e à quantidade de alimento de fontes alimentares agregadas que foram consumidas por eles.....37

Tabela 14. Resíduos de qui-quadrado da frequência de emissão de cada tipo de vocalização emitida por *S. libidinosus* em relação à quantidade de alimento. Resíduos acima do esperado (>3.0) em destaque.....37

Tabela 15. Valor de F, graus de liberdade e nível de significância das variávies que afetam o número de vizinhos de *S. libidinosus*.....40

Tabela 16. Comparação do número de vizinhos em um raio de 10 metros do sujeito focal de *S. libidinosus* entre o contexto social de presença de indivíduos dominantes e ausência de indivíduos dominantes. Valores negativos mostram menor probabilidade e valores positivos maior probabilidade.....42

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO 13
1.1 Objetivos 15
1.2 Hipóteses 16
2. MÉTODOS 17
2.1 Área de estudo 17
2.2 Sujeitos e período de estudo 19
2.3 Coleta de dados 21
2.3.1 Contexto de alimentação 21
2.3.2 Características da fonte alimentar 22
2.3.3 Características do ambiente social 23
2.3.4 Interações Agonísticas 23
2.3.5 Gravação das vocalizações 24
2.4 Classificação das vocalizações e análise acústica 24
2.5 Análise estatística 29
3. RESULTADOS 31
3.1 Probabilidade de emitir vocalizações 31
3.2 Fatores que afetam o tipo de vocalização emitida 33
3.3 Relação entre o tipo de vocalização e o contexto 37
3.4 Fatores que afetam o número de vizinhos 40
3.5 Interações agonísticas 42
4. DISCUSSÃO 44
4.1 Vocalizações associadas ao contexto alimentar emitidas por *S. libidinosus* 44
4.2 Função das vocalizações associadas a alimento 45
5. CONCLUSÃO 53

6. REFERÊNCIAS 54

INTRODUÇÃO

Animais que exploram os mesmos recursos, como parceiros sexuais, locais de reprodução, refúgios, alimentos, etc., podem competir entre si de duas formas: indireta ou direta. A competição indireta ocorre quando o recurso pode ser esgotado rapidamente, de forma que o primeiro indivíduo que chega a ele é o que consegue explorá-lo. A competição direta ocorre quando o recurso pode ser monopolizado, de modo que o acesso ao recurso é do indivíduo capaz de monopolizá-lo, deixando outros indivíduos sem acesso a ele (p. ex. Janson, 1985).

Sinais comunicativos, que são usados nos mais diversos contextos, inclusive o contexto de competição, por exemplo, na defesa de território (p. ex. Cunha & Jalles-Filho, 2007), atração de parceiros sexuais (p. ex. Weiss, 2006) e alimentação (p. ex. Van Belle et al., 2014), podem influenciar o comportamento do receptor, de forma a aumentar o *fitness* do emissor (Krebs & Dawkins, 1984). Fêmeas de sapo túngara, por exemplo, manipulam o comportamento de machos através de movimentos do tipo "NAR" (*nonapproach/retreat*) de forma a aumentar a complexidade das vocalizações emitidas por eles (Akre & Ryan, 2011). Esse aumento de complexidade da vocalização dos machos pode aumentar o sucesso reprodutivo das fêmeas pela escolha de parceiros mais dispostos a correr riscos (Zahavi & Zahavi, 1997), ou pelo aumento da produção de hormônios que influenciam a fisiologia reprodutiva das fêmeas (Wilczynski, Lynch, & O'Bryant, 2005). As vocalizações emitidas pelos machos também podem ser usadas para regular a competição sexual entre eles, aumentando a complexidade dessas vocalizações de acordo com os competidores vocais, tendo maior probabilidade de acasalar o indivíduo com a vocalização mais complexa (Goutte, Kime, & Ryan, 2010).

Vocalizações de alarme também podem aumentar o *fitness* do emissor através da indução de comportamentos, como, por exemplo, o recrutamento para o *mobbing* (Wheeler, 2008). Essas vocalizações também podem ser usadas em contexto de competição, mais especificamente na competição alimentar da espécie de macaco-prego *Sapajus nigritus*, sendo uma maneira de regular esse tipo de competição. Nesse caso, as vocalizações de alarme são emitidas em contexto de competição direta, provocando uma resposta de escape de co-

específicos, possibilitando o acesso ao alimento pelo emissor (Wheeler, 2009). Essa forma de manipular o comportamento do receptor provoca a habituação nos indivíduos, que deixam de responder à vocalização (Wheeler, 2009). Nessa situação, o alarme aumenta o *fitness* apenas do emissor, mas não do receptor, e por isso responder ao sinal nesse contexto deixa de ser adaptativo para ele. Para que o sinal seja eficiente de forma a provocar um comportamento do receptor adaptativo ao emissor, é preciso haver uma vantagem para o receptor também (Carazo & Font, 2010; Rendall, Owren, & Ryan, 2009; Scott-Phillips, 2008; Seyfarth et al., 2010).

Desse modo, sinais comunicativos podem ser usados em contextos competitivos de forma a regular a competição através da manipulação do comportamento de outros indivíduos. A resposta ao sinal, porém, também deve ser adaptativa ao receptor, de forma a ocorrer a manutenção da resposta ao sinal (ver Seyfarth et al., 2010).

Vocalizações associadas a alimento, que são emitidas por mamíferos e aves quando encontram uma fonte alimentar ou enquanto forrageiam (p. ex. *Saguinus oedipus*: Elowson et al., 1991; *Gallus gallus domesticus*: Evans & Evans, 1999; *Cebus capucinus*: Gros-Louis et al., 2008), geralmente atraem coespecíficos para a fonte alimentar (Caine, Addington, & Windfelder, 1995; Di Bitetti, 2003, 2005; Elgar, 1986a, 1986b; Heinrich & Marzluff, 1991; Kalan, Mundry, & Boesch, 2015), aumentando a possibilidade dos receptores encontrarem alimento (Gros-Louis, 2004). Essas vocalizações podem manipular o comportamento do receptor de forma a beneficiar o emissor através da redução do risco de predação (Caine et al., 1995; Elgar, 1986b; Elowson et al., 1991); do aumento da eficiência na defesa do alimento (Heinrich & Marzluff, 1991); do aumento do *fitness* pela atração de parceiros sexuais (Krunkelsven, Dupain, Elsacker, & Verheyen, 1996) ou da atração de aliados (Fedurek & Slocombe, 2013; Schel, Machanda, Townsend, Zuberbühler, & Slocombe, 2013; Slocombe et al., 2010). A atração de parceiros sexuais e de aliados é consequência que deve aumentar a reputação do indivíduo (ver Clay et al., 2012) e deve ser relevante para espécies de primatas que vivem em grupos estáveis, com possibilidade dos indivíduos interagirem diversas vezes (Clay et al., 2012).

Para espécies de primatas que sofrem competição alimentar mais intensa por forragearem em grupos estáveis e grandes, as vocalizações associadas a alimento podem ter a função de reduzir a competição alimentar (Clay et al., 2012). De fato, as vocalizações de alimento podem diminuir a probabilidade de aproximação de outros indivíduos (Boinski &

Campbell, 1996), reduzindo a área de exploração sobreposta entre dois indivíduos, indicar a disponibilidade do emissor em defender o alimento (Gros-Louis, 2004) ou de ter o alimento roubado (Caine et al., 1995; Gros-Louis, 2004) ou indicar a disponibilidade do emissor em ser aproximado (Di Bitetti, 2003) e sua intenção não agressiva (Di Bitetti, 2001), reduzindo a probabilidade de o emissor ser agredido. Essas observações sugerem que vocalizações diferentes regulam a competição direta e a competição indireta. A competição direta, que ocorre quando o alimento é encontrado em manchas no ambiente (por exemplo, fruteiras), gera disputa através da agressão e, portanto, pode ser regulada através de mecanismos que reduzam a emissão de agressão. A competição indireta, que ocorre quando o alimento está distribuído uniformemente no ambiente (por exemplo, folhas e insetos), é uma decorrência da capacidade de encontrar e esgotar o recurso por um indivíduo antes de outro (Wrangham, 1980) e, portanto pode ser regulada pelo aumento da distância entre os indivíduos, diminuindo a probabilidade de dois indivíduos explorarem as mesmas áreas.

1.1 Objetivos

O objetivo desse trabalho foi investigar a presença e função da vocalização associada a alimento emitida por um grupo de macacos-prego da espécie *Sapajus libidinosus*, na regulação da competição alimentar. Macacos-prego (gênero *Sapajus*) alimentam-se preferencialmente de recursos agregados espacialmente no habitat, o que permite monopolização e, portanto, gera competição direta (com potencial agonismo) (Izar, 2004; Suscke, 2014; Verderane, Izar, Visalberghi, & Fragaszy, 2013). Complementam sua dieta com recursos uniformemente distribuídos no habitat, pelos quais competem indiretamente. A espécie *S. libidinosus* também se alimenta de frutos encapsulados que requerem o uso de ferramentas para acessar seu endocarpo (Fragaszy, Izar, Visalberghi, Ottoni, & De Oliveira, 2004; Ottoni & Izar, 2008). Essas ferramentas, pedras usadas para bater no fruto contra outras pedras ou troncos, precisam ter características de dureza, tamanho e peso que permitam serem usadas como tal (Visalberghi et al., 2007) e são encontradas em locais determinados, tendo uma distribuição agregada (Visalberghi et al., 2007) de modo que o uso dessas ferramentas também geram disputa direta (Verderane et al., 2013). Sendo assim, macacos-prego *S. libidinosus* sofrem competição alimentar direta e indireta, precisando lidar com cada tipo de competição para reduzir os custos do forrageio social.

O repertório vocal de *S. libidinosus* ainda não foi descrito, de modo que o primeiro objetivo desse trabalho é investigar a ocorrência dessas vocalizações. O repertório das espécies próximas *S. nigritus* e *S. flavius* já foi descrito e, esperamos encontrar os mesmos tipos de vocalizações. Macacos-prego da espécie *S. nigritus* emitem vocalizações do tipo "food-associated whistle series" (FAWS) e "grgr" (G) em fontes agregadas e aprovisionadas, sendo consideradas vocalizações específicas de alimento (Di Bitetti, 2001). Em experimento com playback, as vocalizações FAWS e "grgr" atraíram indivíduos de *S. nigritus* estudados por Di Bitetti (2003), levando à sugestão de que sua função é indicar a disponibilidade do emissor para aproximação de outros indivíduos (Di Bitetti, 2003). Em contexto de forrageamento (tanto busca por alimento quanto alimentação em fontes dispersas e agregadas), são emitidas vocalizações do tipo "chihui", sendo consideradas vocalizações de alimento menos específicas (Di Bitetti, 2001). Macacos-prego da espécie *S. flavius* emitem vocalizações do tipo "huh" (Bastos et al., 2015), também emitidas por caiararas (gênero *Cebus*) (Boinski & Campbell, 1996). Essas vocalizações têm uma estrutura semelhante a vocalizações do tipo "chihui" de *S. nigritus* (Di Bitetti, 2001). Espécies do gênero *Cebus* e *Sapajus* são próximas filogeneticamente, sendo consideradas, até recentemente, o mesmo gênero, o gênero *Cebus* (Alfaro, Silva, & Rylands, 2012). Considerando a proximidade taxonômica e o uso semelhante das vocalizações do tipo "Chihui" e do tipo "huh", Di Bitetti (2001), sugeriu que elas têm a mesma função, a regulação do espaço entre os indivíduos (Boinski & Campbell, 1996). Esses dados sugerem que macacos-prego *S. nigritus* emitem vocalizações de alimento distintas, com função de aproximar ou afastar co-específicos. Portanto, aparentemente, macacos-prego usam vocalizações de alimento para regular a competição alimentar.

1.2 Hipóteses

Se as vocalizações associadas a alimento emitidas por *S. libidinosus* tiverem a função de regular a competição alimentar direta e a indireta, esperamos que tipos diferentes de vocalizações sejam emitidas em função da distribuição do alimento no ambiente. Vocalizações emitidas em fontes agregadas devem diminuir a frequência de disputa agonística. Indivíduos subordinados têm uma maior probabilidade de sofrer agressão e ficar sem alimento do que indivíduos dominantes (Isbell, 1991; Izar, 2004; Verderane et al., 2013;

Wrangham, 1980). Desse modo, esperamos que a probabilidade de emitir vocalizações do tipo FAWS e G seja maior em fontes agregadas pequenas com pouco alimento ou durante a alimentação em frutos que requerem o uso de ferramenta, por indivíduos subordinados, com maior número de vizinhos e na presença de indivíduos dominantes. Alternativamente, as vocalizações associadas a alimento emitidas por *S. libidinosus* podem ter a função de construção de reputação (Fedurek & Slocombe, 2013; Krunkelsven et al., 1996; Schel et al., 2013; Slocombe et al., 2010). Nesse caso, esperamos que não haja diferença na frequência de agonismo contra o emissor quando há vocalização e quando não há. Indivíduos dominantes devem emitir mais vocalizações do que subordinados para manter sua reputação, compartilhando informação sobre a presença do alimento com indivíduos ignorantes, atraindo-os para fontes que podem suportar vários indivíduos ao mesmo tempo. Desse modo, esperamos que a probabilidade de emitir vocalizações do tipo FAWS e G seja maior em fontes agregadas grandes, com muito alimento ou durante a alimentação em frutos que requerem o uso de ferramenta, por indivíduos dominantes na ausência de vizinhos ou quando o número de vizinhos é baixo.

Reduzir a competição alimentar indireta pode ocorrer pelo afastamento dos coespecíficos, reduzindo a probabilidade de dois indivíduos explorarem a mesma área. Desse modo, a regulação dessa competição deve ocorrer constantemente de forma a regular a distância interindividual. Sendo assim, esperamos que *S. libidinosus* emita vocalizações do tipo “chihui” em fontes dispersas e que a probabilidade de emitir essas vocalizações independa da hierarquia do emissor e do número de vizinhos. Também esperamos que o número de vizinhos seja maior em contexto de alimentos agregados do que em contexto de alimento dispersos.

2. MÉTODOS

2.1 Área de estudo

Este estudo foi feito na Fazenda Boa Vista (FBV), que está localizada no município de Gilbués, Piauí, (coordenadas 9º39 Sul e 45º25 Oeste; Figura 2a), em uma área de transição

entre Cerrado e Caatinga, constituída por planícies arenosas e morros formados por arenitos (Figura 1b, c), com mais de 20 m de altura (Fragaszy et al., 2004; Visalberghi et al., 2007).

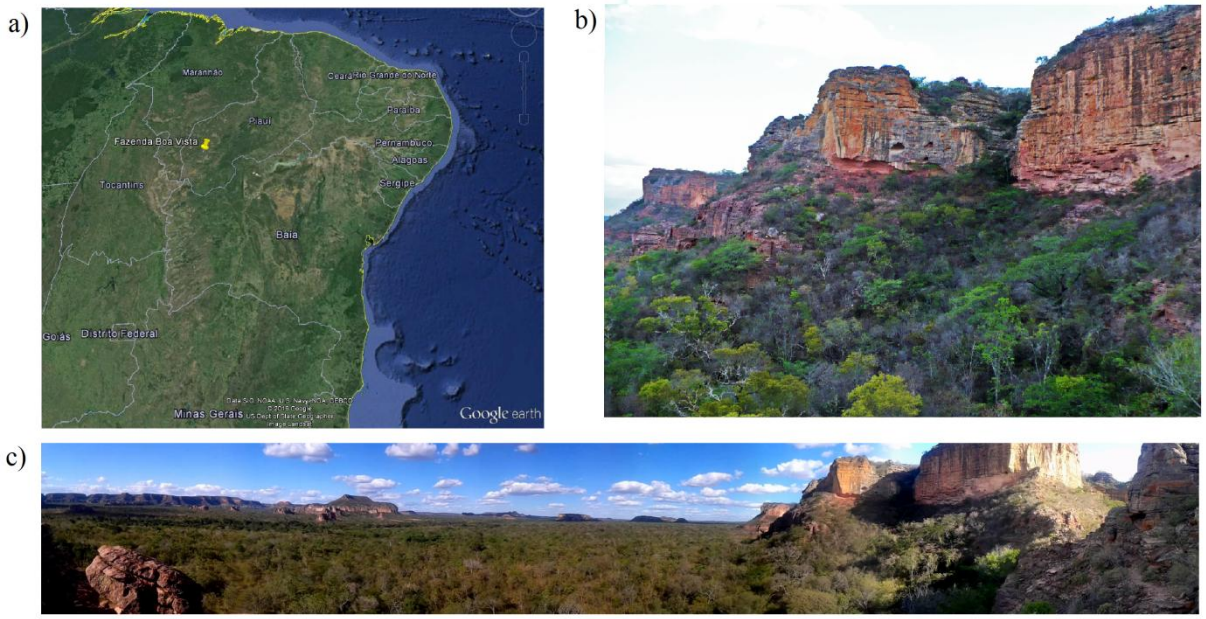


Figura 1. a) Localização da Fazenda Boa Vista; b) Morro de arenito com vegetação de encosta; c) Vista da área de estudo, com morros e vegetação.

A vegetação do ecótono é caracterizada como baixa e heterogênea, mas há uma grande diversidade de fisionomia, com áreas de predomínio de árvores de médio porte, formações de buritizais, vegetação herbácea e arbustiva e palmeiras rasteiras (M P Verderane, 2010). As estações de chuva são bem demarcadas com dois períodos: estação seca (de maio a setembro) e estação chuvosa (de outubro a abril; Figura 2), mas não há diferenças na abundância de frutos entre essas duas estações (Spagnoletti et al., 2012).

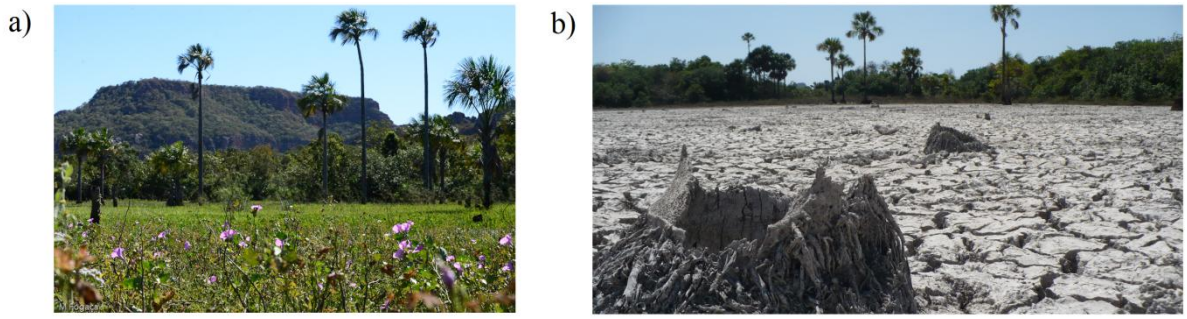


Figura 2. Brejo na estação chuvosa (a) e na estação seca (b). O local fica na área de vida do grupo do estudo. Imagem a) cedida por Mariana Fogaça.

2.2 Sujeitos e período de estudo

Os sujeitos deste estudo foram indivíduos com idade acima de três anos de um grupo selvagem de macaco-prego já habituado à presença humana (Figura 3), totalizando 16 indivíduos, sendo dez adultos (três machos e sete fêmeas) e seis juvenis (quatro machos e duas fêmeas). Por existirem estudos sistemáticos na Fazenda Boa Vista desde 2004, os indivíduos que nasceram a partir desse ano têm a idade conhecida.

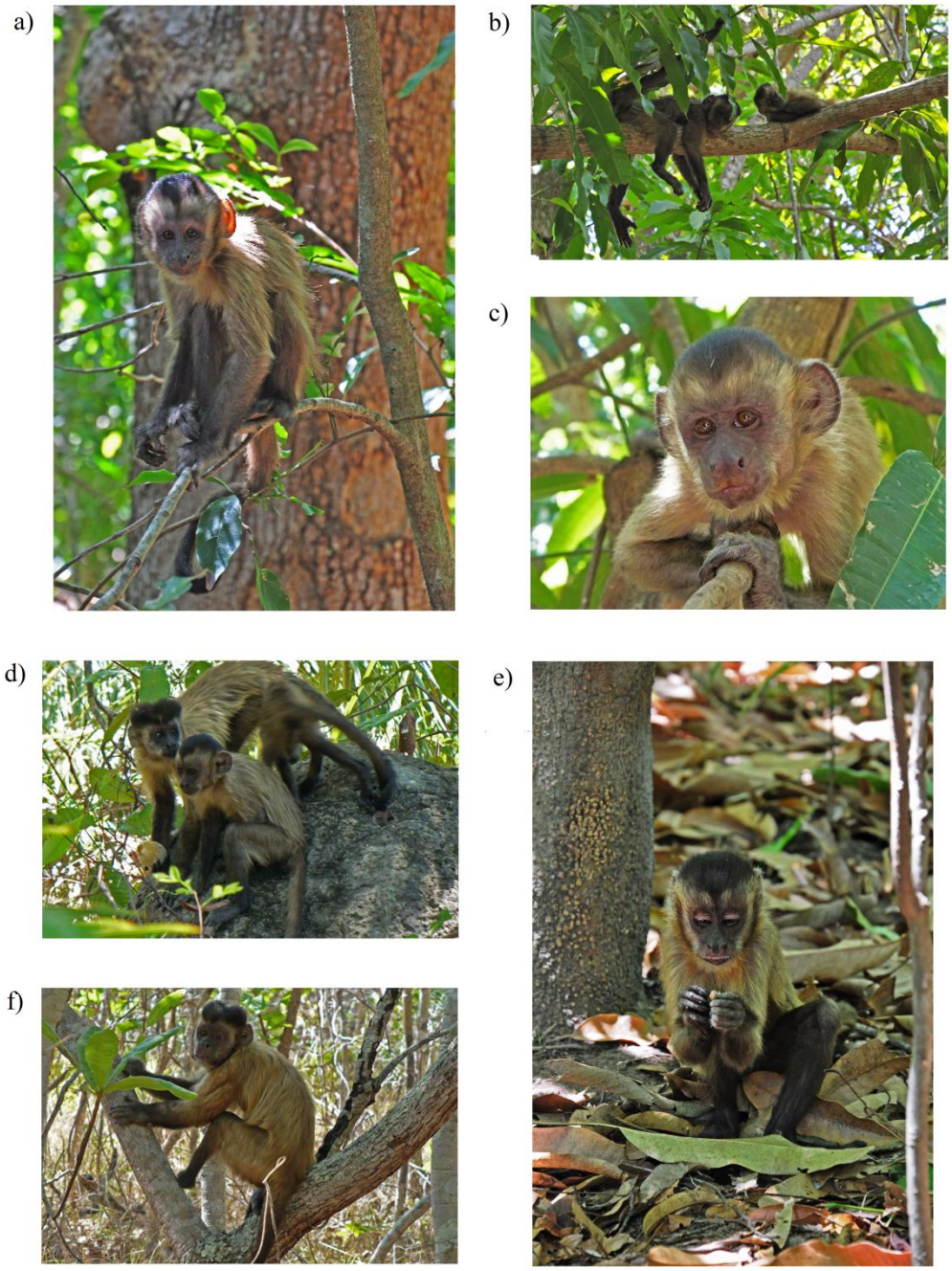


Figura 3. Indivíduos do grupo de estudo. a) Thaís em cima de um galho; b) Pamonha (esquerda) com sua filha Patrícia (direita); c) Coco em uma árvore; d) Piaçava segurando um coco e Presente ao lado; e) Doree comendo uma castanha e f) Mansinho sentado em uma árvore. Ver a Tabela 1 para sexo e idade dos indivíduos.

Durante o estudo, o grupo era composto por 22 indivíduos, sendo dez adultos (três machos e sete fêmeas), sete juvenis (quatro machos e três fêmeas) e cinco infantes (todos fêmeas) (Tabela 1). Todos os indivíduos eram reconhecidos por marcas, pelagem, tamanho e outras características individuais.

Tabela 1. Nome, sexo e idade dos indivíduos que compõem o grupo de estudo.

Indivíduo	Sexo	Idade
Mansinho	Macho	Adulto
Teimoso	Macho	Adulto
Jatobá	Macho	Adulto
Piaçava	Fêmea	Adulta
Teninha	Fêmea	Adulta
Chuchu	Fêmea	Adulta
Dita	Fêmea	Adulta
Tomate	Macho	Adulto (7 anos)
Catu	Macho	Adulto (7 anos)
Doree	Fêmea	Adulta (6 anos)
Pamonha	Fêmea	Adulta (5 anos)
Paçoca	Fêmea	Adulta (5 anos)
Coco	Macho	Juvenil (5 anos)
Thaís	Fêmea	Juvenil (3 anos)
Presente	Macho	Juvenil (3 anos)
Chani	Fêmea	Juvenil (3 anos)
Cachaça	Macho	Juvenil (2 anos)
Titia	Fêmea	Infante (1 ano)
Patrícia	Fêmea	Infante (1 ano)
Donzela	Fêmea	Infante (1 ano)
Divina	Fêmea	Infante (1 ano)
Cenoura	Fêmea	Infante (7 meses)

A coleta de dados ocorreu entre os dias 23 de julho e 25 de setembro de 2014, cinco dias por semana, o que totalizou 166 amostras focais em 46 dias de campo, com um esforço total de 330 horas e aproveitamento de 145 horas (44%). Desse tempo de aproveitamento, dez horas foram descontadas por ocorrer problemas nas gravações.

2.3 Coleta de dados

2.3.1 Contexto de alimentação

A coleta do contexto alimentar seguiu uma ordem de amostragem dos sujeitos, que foi determinada através de sorteio, intercalando os sujeitos entre início, meio e fim do dia: se o indivíduo tivesse sido observado no início do dia, a próxima observação dele era feita no meio

ou no fim do dia, de modo a não enviesar a amostra por um efeito do período do dia no comportamento do animal (Izar & Resende, 2007).

Essa ordem podia sofrer alterações quando: (1) o próximo indivíduo a ser observado já havia sido observado naquele período do dia (p. ex. manhã) na amostragem anterior, sendo escolhido o próximo indivíduo da ordem que não tivesse sido observado naquele período, retornando para o outro indivíduo quando o período mudasse (p. ex. tarde) (Izar & Resende, 2007) ou (2) quando o próximo indivíduo a ser observado estava fora de vista e, após dez minutos de procura ele continuava fora de vista. O próximo indivíduo da ordem era observado, nesse caso, retornando para o indivíduo anterior para a próxima amostragem.

Essa amostragem foi feita pelo método animal focal (Altmann, 1974) durante uma hora consecutiva, na qual todas as ocorrências do comportamento alimentar (procura, manipulação e ingestão) foram registradas. O contexto foi classificado de acordo com o tipo do alimento que era consumido: agregado quando o animal manipulava ou ingeria alimentos que ocorrem em manchas discretas no ambiente, disperso quando o animal procurava ou ingeria alimentos que ocorrem uniformemente distribuídos no ambiente e aprovisionado quando o animal procurava, manipulava ou ingeria alimentos fornecidos pelos assistentes de campo. Esse aprovisionamento foi feito entre 23 de julho e 12 de agosto, no início do dia, com coco das palmeiras da região e grãos de milho seco que eram espalhados em um local aberto, com aproximadamente 30 m de diâmetro, onde há uma concentração natural de rochedos e pedras expostas usadas como ferramentas pelo grupo e que vem sendo usado desde 2004 para realização de estudos experimentais sobre uso de ferramenta por esse grupo (Fragaszy et al., 2004).

Foi considerado o início do turno de alimentação toda vez que o animal iniciava um forrageio (procura ou ingestão do alimento). O final do turno de alimentação se dava quando o animal parava de forragear e iniciava outro comportamento antes de um novo turno ou se locomovia para outra fonte alimentar.

2.3.2 Características da fonte alimentar

A ocorrência da disputa direta do alimento está relacionada com a distribuição do alimento no ambiente e o tamanho da fonte alimentar (Wrangham, 1980), de modo que todas as fontes agregadas teriam o potencial de gerar disputas diretas, mas só aquelas com tamanho

não muito pequeno a ponto de seu tempo de depleção ser muito rápido e nem muito grande a ponto de todos os indivíduos conseguirem se alimentar na fonte gerariam essa disputa (Wrangham, 1980). Desse modo, a fonte agregada foi caracterizada em relação ao seu tamanho e quantidade de alimento. Árvores da mesma espécie que tinham copas unidas foram consideradas uma única fonte alimentar. O tamanho da fonte foi classificado de acordo com o tamanho da copa que indicava a quantidade de "locais de alimentação", ou seja, o número de animais que podem se alimentar simultaneamente naquela fonte (Wrangham, 1980), podendo variar de 1 a 4, sendo 1: fontes que comportavam apenas um indivíduo, 2: fontes que comportavam de 2 a 4 indivíduos, 3: fontes que comportavam de 5 a 9 indivíduos 4: fontes que comportavam 10 ou mais indivíduos. A quantidade de alimento na fonte foi classificada de acordo com a quantidade de copa coberta de fruto, variando também de 1 a 4, sendo o número 1: fontes que continham até 25% de sua capacidade máxima de alimento, 2: fontes que continham de 25 a 50% de sua capacidade máxima, 3: fontes que continham de 50 a 75% de sua capacidade máxima, 4: fontes que continham de 75 a 100% de sua capacidade máxima (Verderane, 2010).

2.3.3 Características do ambiente social

O ambiente social durante o contexto de alimentação foi caracterizado pelo número de vizinhos em um raio de dez metros do sujeito focal e pela presença ou ausência de vizinhos dominantes em relação ao focal. A posição hierárquica de cada indivíduo do grupo em relação ao sujeito focal já era conhecida, com base no resultado de interações agonísticas, a partir dos estudos do projeto de longo prazo conduzidos na FBV (por exemplo, Mendonça-Furtado et al., 2014; ver ethocebus.net).

A cada mudança no número de vizinhos durante um mesmo turno de alimentação, era feito um novo registro junto com o contexto e a presença ou ausência de vizinhos dominantes, de modo que um mesmo turno de alimentação o focal podia ser registrado mais de uma vez com diferentes números de vizinhos.

2.3.4 Interações Agonísticas

Todas as interações agonísticas que envolviam o sujeito focal foram registradas. Foram consideradas interações agonísticas quando o indivíduo exercia comportamentos de perseguição, contato físico agressivo e display agressivo, fuga e display submisso direcionados a outros indivíduos do grupo. Tais comportamentos podiam ocorrer com emissão de vocalizações, sendo mais conspícuas e facilmente observáveis, ou sem emissão, ocorrendo apenas displays característicos que podem ocorrer rapidamente e, portanto, podem ter sido subestimados.

2.3.5 Gravação das vocalizações

As vocalizações foram gravadas continuamente durante o tempo da amostra focal (60 minutos), sendo gravadas todas as emissões de vocalização. Cada emissão de vocalização no contexto de alimentação era registrada. Caso a vocalização fosse emitida em outro contexto que não de alimentação, o contexto era classificado como (1) “ambiente alimentar” quando os vizinhos do sujeito focal se alimentavam e emitiam vocalizações, ou (2) “outro” quando o sujeito focal não estava em um ambiente social alimentar, podendo estar parado, descansando, se locomovendo, etc.

As vocalizações foram gravadas com um microfone unidirecional ME 66 Sennheiser com uma proteção Windscreen para diminuir o ruído do ambiente e um gravador digital Tascam DR-100. A amostragem de frequência foi de 44.1kHz.

2.4 Classificação das vocalizações e análise acústica

Por falta de trabalhos sobre repertório acústico de *S. libidinosus*, as vocalizações gravadas foram classificadas visualmente, a partir de espectrogramas, de acordo com a descrição do repertório vocal de uma espécie próxima, *S. nigritus* (Di Bitetti, 2001).

As vocalizações eram facilmente reconhecidas (ver descrição na Tabela 2 e apêndices), pelo espectrogramas gerados pelo programa Raven, com resolução de frequência de 22.05kHz, DFT 1024, janela Hann, 50% de sobreposição e resolução de tempo de 2.9 ms. Diferenças mais sutis, imperceptíveis visual ou auditivamente, podem existir, formando subtipos de vocalizações não classificadas aqui. Futuramente, uma análise de função discriminante (Mundry & Sommer, 2007) poderá ajudar na distinção de diferenças mais sutis.

No entanto, tais diferenças não invalidam esse estudo, uma vez que as hipóteses testadas não requerem uma distinção tão detalhada de cada vocalização.

As vocalizações foram classificadas a partir do estudo de Di Bitetti (2001), entre as categorias Nota de Contato (CN); Chihui (C); Chihui2 (C2); Grgr (G); Patinado (P); Trills (T); "Monotonous Whistle Series" (MWS); "Long Distance Whistle Series" (LWS); "Food-Associated Whistle Series" (FAWS); "Sirena" (S); Alarme (Al); "Squeal" (Sq) e "Scream" (Sc), (Tabela 2, apêndices**Erro! Fonte de referência não encontrada.**). A categoria Chihui foi dividida em um subtipo Chihui2 por ter uma diferença em relação à frequência dos elementos (Tabela 2, **Erro! Fonte de referência não encontrada.**c). Um tipo de vocalização que não se parecia com nenhuma outra foi classificado em uma nova categoria chamada Arc (A) (Tabela 2, apêndices).

Tabela 2. Descrição de cada tipo de vocalização emitida por *S. libidinosus*. Entre parênteses está indicada a sigla usada para indicar cada tipo de vocalização ao longo do texto.

Tipo de Vocalização	**Descrição**
Nota de Contato (CN)	Nota breve emitida sozinha composta por várias harmônicas, geralmente em formato de U invertido (Di Bitetti, 2001).
Chihui (C)	Composta por de dois a quatro elementos, sendo o primeiro uma nota de contato seguida por 1-3 notas de frequência maior (Di Bitetti, 2001).
Chihui2 (C2)	Composta por de dois a quatro elementos, sendo o primeiro uma nota de contato seguida por 1-3 notas de frequência inicial igual ou menor que a primeira nota.

Tabela 2. Continuação

Grgr (G)	Composta por uma série rápida de notas curtas, geralmente aumentando a frequência nos primeiros elementos e diminuindo rapidamente no último ou dois últimos elementos, formando um U invertido. Individualmente essas notas lembram notas de contato mas o som é quebrado. Podem ser emitidos sozinhos ou em séries de 2 ou 3. Podem constituir a primeira ou a última ou as duas últimas sílabas de FAWS (Di Bitetti, 2001). Em alguns casos (N=205), grgrs podem iniciar com uma nota de contato ou, mais raramente (N=22), podem iniciar ou terminar com chihui. Também podem apresentar um elemento final mais longo (N=54).
Patinado (P)	Pode ser considerado um grg modificado ou um FAWS altamente modificado e curto. Sílabas relativamente longas com modulação de frequência oscilatória rápida. Pode ser a primeira ou última sílaba do FAWS. Pode começar ou terminar com grgr e conter de 1-3 elementos longos (Di Bitetti, 2001).
Trills (T)	Série de notas puras breves, geralmente ascendente. A primeira nota é geralmente a de menor frequência e as vezes pode constituir uma nota com algumas harmônicas (Di Bitetti, 2001).
“Monotonous Whistle Series” (MWS)	Série de assobios, geralmente começa com uma nota de contato e pode ser produzido com Trills.

Tabela 2. Continuação.

“Long-distance Whistle Series” (LWS)	Série de assobios, geralmente começa com um assobio curto e suave. De maior amplitude que outros “whistle series” e algumas sílabas podem conter algum barulho (Di Bitetti, 2001).
“Food-associated Whistle Series” (FAWS)	Série de assobios, geralmente começa com grgr ou chihui, possui uma modulação de frequência maior**.** Geralmente produzido junto com grgrs (Di Bitetti, 2001).
Sirena (S)	Acompanhada de display de reunião, que ocorre quando dois animais perdem contato por um tempo e se reencontram. Essa vocalização tem bastante variação, sendo longa, com amplitude e tom alto, podendo ser descendente ou oscilatório (Di Bitetti, 2001).
Arc (A)	Nota breve composta por várias harmônicas, tendo a maior frequência no início da nota e a menor frequência no fim da nota.
Alarme (Al)	Pode ser uma nota pura e curta de alta frequência, acompanhada por um ruído de banda larga curto. Antes do ruído pode haver outras notas de alta frequência (Di Bitetti, 2001) e algumas harmônicas. Pode ser também uma nota única de alta frequência e alta amplitude, descendendo rapidamente (Di Bitetti, 2001).
Squeal (Sq)	Vocalização tonal com modulação de frequência rápida e oscilatória, podendo ter a duração de vários segundos (Di Bitetti, 2001).
Scream (Sc)	Vocalização atonal que é emitida junto com squeal e geralmente dura vários segundos (Di Bitetti, 2001).

Vocalizações associadas a algum contexto alimentar tiveram parâmetros acústicos (duração da vocalização, número de elementos, intervalo entre os elementos, frequência máxima, frequência mínima, pico da frequência, frequência inicial e frequência final, variação da frequência, variação da energia do espectro e duração do elemento mais longo) medidos no programa Raven. As médias e desvios padrões de parâmetros que tiveram seus valores

apresentados por Di Bitetti (2001) para *S. nigritus*, podem ser comparados na Tabela 3, Tabela 4 e Tabela 5, em que se pode perceber a semelhança entre as vocalizações dessas espécies. Essa semelhança também foi confirmada auditivamente por Mario Di Bitetti, Brandon Wheeler e Barbara Tiddi, especialistas em vocalizações de *S. nigritus*, que se dispuseram a ouvir as vocalizações.

Tabela 3. Médias e desvios padrões da duração, número de elementos, picos da frequência, frequência máxima e variação da frequência de vocalizações do tipo Chihui emitidas por *S. nigritus* (Di Bitetti, 2001) e por *S. libidinosus* (este estudo).

	Média ± Desvio Padrão	
	S. nigritus (N=30; Di Bitetti, 2001)	*S. libidinosus* (N=49)
Duração da Vocalização (seg)	0,33±0,12	0,31±0,10
Número de Elementos	2,18±0,38	2,10±0,30
Pico da frequência (kHz)	1,56±0,91	1,44±0,86
Frequência máxima (kHz)	1,19±0,21	1,22±0,15
Variação da Frequência (kHz)	0,58±0,11	0,60±0,11

Tabela 4. Médias e desvios padrões de duração, número de elementos, picos da frequência, frequência máxima e variação da frequência das vocalizações do tipo Grgr emitidas por *S. nigritus* (Di Bitetti, 2001) e *S. libidinosus* (este estudo).

	Média ± Desvio Padrão	
	S. nigritus (N=30; Di Bitetti, 2001)	*S. libidinosus* (N=69)
Duração da Vocalização (seg)	0,41±0,27	0,50±0,34
Número de Elementos	4,41±1,29	2,62±1,26
Pico da frequência (kHz)	1,08±0,29	1,02±0,19
Frequência máxima (kHz)	1,28±0,27	1,38±0,25
Variação da Frequência (kHz)	0,57±0,20	0,75±0,22

Tabela 5. Médias e desvios padrões de duração, número de elementos, picos da frequência, frequência máxima e variação da frequência das vocalizações do tipo FAWS emitidas por *S. nigritus* (Di Bitetti, 2001) e *S. libidinosus* (este estudo).

	Média ± Desvio Padrão	
	S. nigritus (N=30; Di Bitetti, 2001)	*S. libidinosus* (N=7)
Duração da vocalização (seg)	1,59±0,69	1,25±0,39
Número de elementos	7,08±2,33	5,14±1,21
Pico da Frequência (kHz)	1,73±0,34	1,41±0,20
Frequência Máxima (kHz)	1,90±0,36	1,74±0,22
Variação da Frequência (kHz)	1,06±0,33	0,70±0,10

2.5 Análise estatística

Três análises GLMM foram feitas. A primeira análise foi feita para testar se a probabilidade de emitir vocalizações era diferente entre os contextos e quais as variáveis que poderiam afetar essa probabilidade. Sendo a probabilidade de vocalizar diferente entre os contextos, a segunda análise foi feita para verificar se o tipo de vocalização se diferenciava entre os contextos e quais as variáveis que poderiam contribuir para essa diferença. A terceira análise foi feita para verificar quais variáveis poderiam afetar o número de vizinhos, variável que foi significativa para o tipo de vocalização emitida.

Para o primeiro teste, a ocorrência da vocalização (se houve ou não vocalização) foi a variável independente com distribuição normal e a característica do emissor (sexo e idade), contexto social (número de vizinhos e presença ou ausência de indivíduos dominantes em relação ao sujeito focal) e o contexto ambiental (comportamentos alimentares ou outros comportamentos) foram as variáveis dependentes. Para o segundo teste, o tipo de vocalização foi a variável independente e a característica do emissor (sexo, idade e hierarquia), contexto social (número de vizinhos e presença ou ausência de indivíduos dominantes em relação ao sujeito focal) e o contexto ambiental (comportamentos alimentares ou outros comportamentos) foram as variáveis dependentes. Ambos os testes foram controlados para a identidade do sujeito focal e a duração do comportamento foi efeito aleatório.

Na segunda análise GLMM, o tipo de vocalização (nota de contato, chihui, chihui2, grgr e FAWS) foi a variável independente com distribuição multinomial. As características do emissor (sexo, idade e posição hierárquica no ranking), o contexto social (número de vizinhos

e presença ou ausência de indivíduos dominantes em relação ao sujeito focal) e o contexto ambiental (comportamentos alimentares ou outros comportamentos) foram as variáveis dependentes. Os efeitos das variáveis que tiveram valor significativo foram analisados por teste do qui-quadrado e pela análise de correspondência (ver resultados).

Na terceira análise GLMM, o número de vizinhos foi a variável independente com distribuição normal e a presença de indivíduos dominantes, contexto e posição hierárquica do sujeito focal foram as variáveis dependentes. Todos os testes foram feitos pelo programa SPSS 20.0 e o nível de significância foi de $\alpha = 0.05$, com a assessoria do Prof. José Siqueira, coordenador do Setor de Análises Quantitativas do Departamento de Psicologia Experimental da USP.

3. RESULTADOS

Ao longo do período de estudo, foram registradas 4170 vocalizações classificadas entre as categorias citadas nos métodos (**Erro! Fonte de referência não encontrada.**). Vocalizações classificadas como "Arc", "Alarme", "Long Distance Whistle Series", "Monotonous Whistle Series", "Patinado", "Sirena", "Scream", "Squeal" e "Trill" tiveram uma frequência de emissão muito baixa (menor que 5% cada) e foram excluídas da análise. Foram classificadas 3027 vocalizações entre as categorias restantes: "Chihui", "Chihui2", Nota de Contato, FAWS e Grgr em 1019 turnos de alimentação. Trezentos e cinco turnos de alimentação ocorreram em fontes agregadas, 234 turnos de alimentação em itens aprovisionados e ocorreram 480 turnos de procura e ingestão de alimentos dispersos (Figura 4).

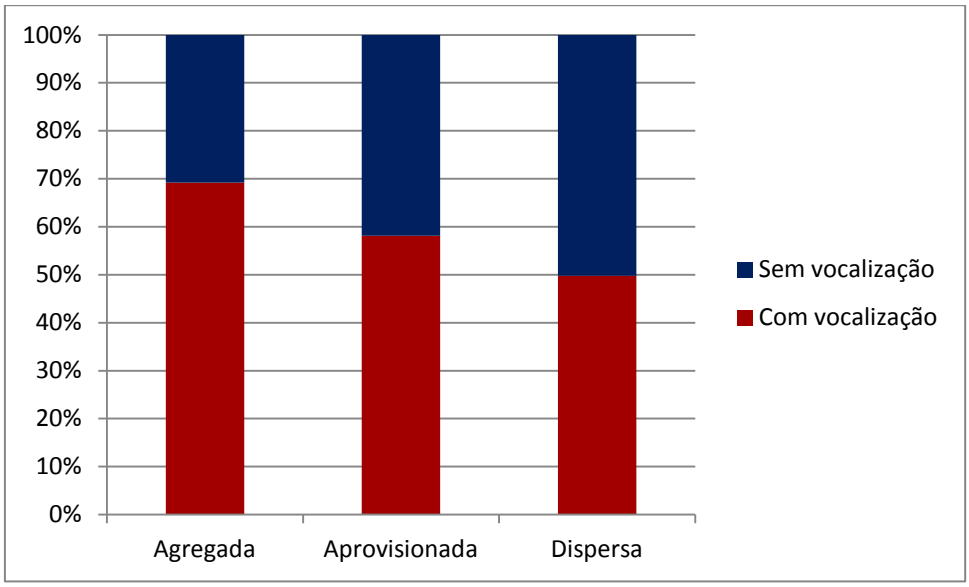


Figura 4. Porcentagem de turnos de alimentação de um grupo de macacos-prego *S. libidinosus* com emissão de vocalização (vermelho) e sem emissão de vocalização (azul) em fontes de alimento agregadas, em alimento aprovisionado e em fontes uniformemente distribuídas no habitat.

3.1 Probabilidade de emitir vocalizações

A probabilidade de emitir vocalizações foi diferente em relação ao sexo, idade, contexto e a presença de indivíduos dominantes (Tabela 6). O número de vizinhos não afetou a probabilidade de vocalização (Tabela 6).

Tabela 6. Valor de F, graus de liberdade e nível de significância das variáveis testadas em relação à probabilidade de *S. libidinosus* emitir vocalizações.

Variável	**F**	**gl**	**Sig**
Modelo Corrigido	57,998	11	0,000
Vizinhos	0,959	1	0,327
Dominante	4,42	1	0,036
Sexo	34,806	1	0,000
Idade	37,668	1	0,000
Contexto	75,654	4	0,000
Duração	209,692	1	0,000
Sexo*Idade	6,253	1	0,012
Vizinho*Dominante	12,555	1	0,000

Machos apresentaram uma maior probabilidade de vocalizar do que fêmeas (F=34,806; p<0,001) e juvenis apresentaram uma maior probabilidade de vocalizar do que adultos (F=37,668; p<0,001). Quando não havia indivíduos dominantes presentes, a probabilidade de vocalizar foi maior do que quando havia indivíduos dominantes presentes (F=5,926; p=0,015).

Todos os contextos alimentares tiveram uma maior probabilidade de emissão de vocalização do que outros contextos (agregado: média= 2,12, DP= ±0,011; ambiente alimentar: média=2,0, DP= ±0,023; aprovisionado média=2,20, DP ± 0,014; forrageando: média=2,26, DP= ±0,012; outro: média=2,03, DP= ±0,015; Tabela 7).

Tabela 7. Relação entre a probabilidade de *S. libidinosus* emitir vocalizações entre dois contextos (coluna da esquerda em relação à coluna da direita). Valores negativos mostram menor probabilidade e valores positivos maior probabilidade.

Contexto		**Estimativa Contraste**	**Valor t**	**Sig**
Agregado	Ambiente Alimentar	0,123	4,949	<0,001
	Aprovisionado	-0,079	-5,175	<0,001
	Forrageando	-0,133	-11,001	<0,001
	Outro	0,094	5,965	<0,001
Ambiente Alimentar	Aprovisionado	-0,203	-7,915	<0,001
	Forrageando	-0,256	-10,305	<0,001

Tabela 7. continuação

	Outro	-0,029	-1,083	0,279
Aprovisionado	Forrageando	-0,054	-3,332	0,002
	Outro	0,174	9,462	<0,001
Forrageando	Outro	0,227	14,081	<0,001

3.2 Fatores que afetam o tipo de vocalização emitida

O tipo de vocalização variou com o número de vizinhos, sexo, contexto, duração, hierarquia e houve interações entre o número de vizinhos e presença de indivíduos dominantes; o número de vizinhos e o contexto e o sexo e idade do emissor (Tabela 8).

Tabela 8. Valor F, graus de liberdade e o nível de significância de cada variável testada para a probabilidade de *S. libidinosus* emitir diferentes tipos de vocalização.

Variável	**F**	**gl**	**Sig**
Modelo Corrigido	8,094	68	0,000
Vizinhos	4,735	4	0,001
Dominante	1,751	4	0,136
Sexo	3,878	4	0,004
Idade	1,767	4	0,133
Contexto	5,085	16	0,000
Duração	10,08	4	0,000
Hierarquia	7,018	8	0,000
Vizinhos*Dominante	4,521	4	0,001
Vizinhos*Contexto	3,021	16	0,000
Sexo*Idade	7,042	4	0,000

Quando o número de vizinhos era menor que oito, vocalizações do tipo FAWS e G foram emitidas abaixo do esperado (Tabela 9), e emitidas acima do esperado quando o número de vizinhos variou, principalmente, entre 15 e 18 (X^2=811,1; gl=84; p<0,001; Tabela 9).

Tabela 9. Resíduos do qui-quadrado da frequência de emissão de cada tipo de vocalização emitida por *S. libidinosus* em relação ao número de vizinhos. Resíduos acima do esperado (>3.0) em destaque.

		Tipos de Vocalização				
		C	**C2**	**CN**	**FAWS**	**G**
	0	0,8	1,0	0,6	-3,7	0,3
	1	2,1	1,2	2,0	-3,5	-3,5
	2	-4,3	1,8	**6,8**	-2,3	-3,3
	3	0,4	1,4	**4,3**	-3,3	-4,7
	4	-0,2	1,4	2,2	-2,0	-2,3
	5	-2,5	**5,6**	**4,2**	-3,0	-4,3
Número	6	0,3	0,1	2,3	-1,5	-2,3
de	7	2,5	0,7	1,7	-2,3	-4,0
Vizinhos	8	1,6	-1,8	-6,2	**5,1**	3,8
	9	2,7	-1,4	-3,2	2,0	0,5
	10	-3,8	-1,1	1,1	2,9	1,8
	11	-0,4	-1,1	0,8	2,5	-1,5
	12	-0,5	-0,8	**3,2**	-0,8	-2,3
	13	-0,1	-2,5	-1,7	3,8	1,4
	14	1,1	-0,1	-2,4	0,4	1,5
	15	-4,1	-2,7	-6,2	**5,0**	**11,2**
	16	1,6	-1,8	-4,3	-0,5	**5,3**
	17	0,0	-1,2	-2,1	0,1	**3,4**
	18	-0,1	-2,7	-7,3	**10,1**	**4,2**
	19	**5,9**	-1,3	-4,1	1,8	0,5
	20	-0,3	-2,3	-2,7	2,8	**3,5**
	21	0,1	-0,8	1,8	-0,8	-1,2

Vocalizações do tipo FAWS e G foram emitidas acima do esperado por machos juvenis, mas vocalizações do tipo C foram emitidas em uma mesma frequência independentemente do sexo e da idade do indivíduo (X^2=288,9; df=12; p<0,001; Tabela 10).

Tabela 10. Resíduo do qui-quadrado da frequência de emissão de cada tipo de vocalização emitida por indivíduos de *S. libidinosus* de acordo com categorias de sexo e idade. FA: Fêmea adulta; FJ: fêmea juvenil; MA: macho adulto e MJ: macho juvenil. Resíduos acima do esperado (>3,0) em destaque.

		Tipo de vocalização				
		C	**C2**	**CN**	**FAWS**	**G**
Categoria sexo/idade	FA	-,4	-3,4	**5,5**	-3,3	-1,8
	FJ	-2,1	**10,6**	-3,0	,7	-1,7
	MA	,8	-,7	**5,4**	-2,8	-5,4
	MJ	1,7	-4,4	-8,9	**5,9**	**8,5**

A presença de indivíduos dominantes não afetou o tipo de vocalização emitida (Tabela 8). No entanto, de todos os eventos em que o sujeito focal tinha mais do que sete vizinhos (N=1468), 1390 (94,7%) tinham presença de indivíduo dominante e apenas 78 (5,3%), não. A probabilidade de encontrar vizinhos dominantes foi significativamente maior a partir de cinco vizinhos (X^2=2142,426; DF=21; p<0,001; Tabela 11).

Tabela 11. Resíduos de qui-quadrado da frequência da presença e ausência de vizinhos dominantes em relação ao número de vizinhos. Resíduos acima do esperado (>3.0) em destaque.

		Dominante	
		Ausente	**Presente**
Número de Vizinhos	0	**34,3**	-34,3
	1	**16,0**	-16,0
	2	**9,2**	-9,2
	3	-2,3	2,3
	4	-2,2	2,2
	5	-7,9	**7,9**
	6	-9,8	**9,8**
	7	-5,5	**5,5**

Tabela 11. Continuação.

8	-9,6	**9,6**
9	-6,0	**6,0**
10	-2,8	2,8
11	-4,3	**4,3**
12	-3,7	**3,7**
13	-6,7	**6,7**
14	-6,8	**6,8**
15	-9,4	**9,4**
16	-8,2	**8,2**
17	-5,7	**5,7**
18	-9,2	**9,2**
19	-6,2	**6,2**
20	-8,7	**8,7**
21	-3,0	**3,0**

Indivíduos dominantes emitiram vocalizações do tipo CN acima do esperado e vocalizações do tipo G abaixo do esperado. Indivíduos de ranking intermediário emitiram mais vocalizações do tipo C enquanto indivíduos submissos emitiram mais vocalizações do tipo G (X^2=180,592; gl=8; p<0,001; Tabela 12).

Tabela 12. Resíduos de qui-quadrado da frequência dos tipos de vocalização emitidas por *S. libidinosus* em relação à hierarquia do emissor. Resíduos acima do esperado (>3.0) em destaque.

		Tipo de vocalização				
		C	**C2**	**CN**	**FAWS**	**G**
Hierarquia	Dominante	-2,7	-3,9	**10,6**	-2,7	-5,7
	Intermediário	**3,5**	-4,9	-3,1	2,1	1,8
	Submisso	-1,1	**8,4**	-6,4	,3	**3,3**

Em fontes agregadas, a quantidade de alimento, mas não o tamanho da fonte, afetou o tipo de vocalização (Tabela 13).

Tabela 13. Valor de F, graus de liberdade e o nível de significância da probabilidade de *S. libidinosus* emitir tipos de vocalizações diferentes em relação ao tamanho e à quantidade de alimento de fontes alimentares agregadas que foram consumidas por eles.

Variável	**F**	**gl**	**Sig**
Modelo Corrigido	4,446	60	0,000
Tamanho da Fonte	1,043	12	0,406
Quantidade de Alimento	7,217	12	0,000
Tamanho*Quantidade	1,550	36	0,021

Pode-se perceber a separação dos tipos de vocalizações em três grupos, de acordo com a quantidade de alimento (X^2= 215,16; gl=12; p<0,001): fontes com pouca quantidade de alimento (0-25%), que tiveram maior emissão de vocalizações do tipo C2 e CN; fontes com quantidade média de alimento (25%-50%), que tiveram maior emissão de vocalizações do tipo C e fontes com grande quantidade de alimento (50%-100%), que tiveram maior emissão de vocalizações do tipo FAWS e G (Tabela 14).

Tabela 14. Resíduos de qui-quadrado da frequência de emissão de cada tipo de vocalização emitida por *S. libidinosus* em relação à quantidade de alimento. Resíduos acima do esperado (>3.0) em destaque.

		Tipo de vocalização				
		C	**C2**	**CN**	**FAWS**	**G**
Porcentagem da copa encoberta de frutos	**0-25%**	-3,9	**5,9**	**8,1**	-4,4	-7,5
	25-50%	**4,4**	-2,1	-1,1	-1,0	-2,0
	50-75%	1,1	-2,7	-2,8	1,0	**3,8**
	75-100%	-,8	-2,6	-6,3	**5,5**	**8,0**

3.3 Relação entre o tipo de vocalização e o contexto

Os tipos de vocalizações foram relacionados com os contextos pela análise de correspondência (inércia= 0,181; X^2=549,1; p<0,001), que indica uma relação mais forte quanto mais distante do valor zero, principalmente na dimensão 1 (Figura 5**Erro! Fonte de referência não encontrada.**: proporção da inércia na dimensão 1= 0,945, p=0,015). A relação mais forte encontrada foi entre a vocalização do tipo FAWS (contribuição da

dimensão da inércia=1,000) e o ambiente alimentar (contribuição da dimensão da inércia=1,000; Figura 5). O contexto de alimento aprovisionado (contribuição da dimensão da inércia=0,999) teve uma relação com a vocalização do tipo G (contribuição da dimensão da inércia=1,000; Figura 5) e o contexto de alimento agregado (contribuição da dimensão da inércia= 0,993) teve uma relação com a vocalização do tipo C (contribuição da dimensão da inércia= 0,996; Figura 5). As vocalizações CN (contribuição da dimensão da inércia= 0,999) e C2 (contribuição da dimensão da inércia= 0,992) tiveram uma relação com o contexto de forrageamento (contribuição da dimensão da inércia= 0,999) e outro (contribuição da dimensão da inércia= 0,995; Figura 5).

Apesar de o sujeito focal não estar se alimentando no contexto de ambiente alimentar, ele estava em um contexto em que havia comida presente e seus vizinhos estavam se alimentando e vocalizando, sendo esse contexto considerado um contexto alimentar. Vocalizações FAWS, que foram relacionadas a esse contexto pela análise de correspondência, também foram emitidas em antecipação ao alimento aprovisionado (observação pessoal), quando um assistente de campo mexia em sua mochila (onde carregava o alimento aprovisionado), refletindo a associação dessa vocalização com o alimento.

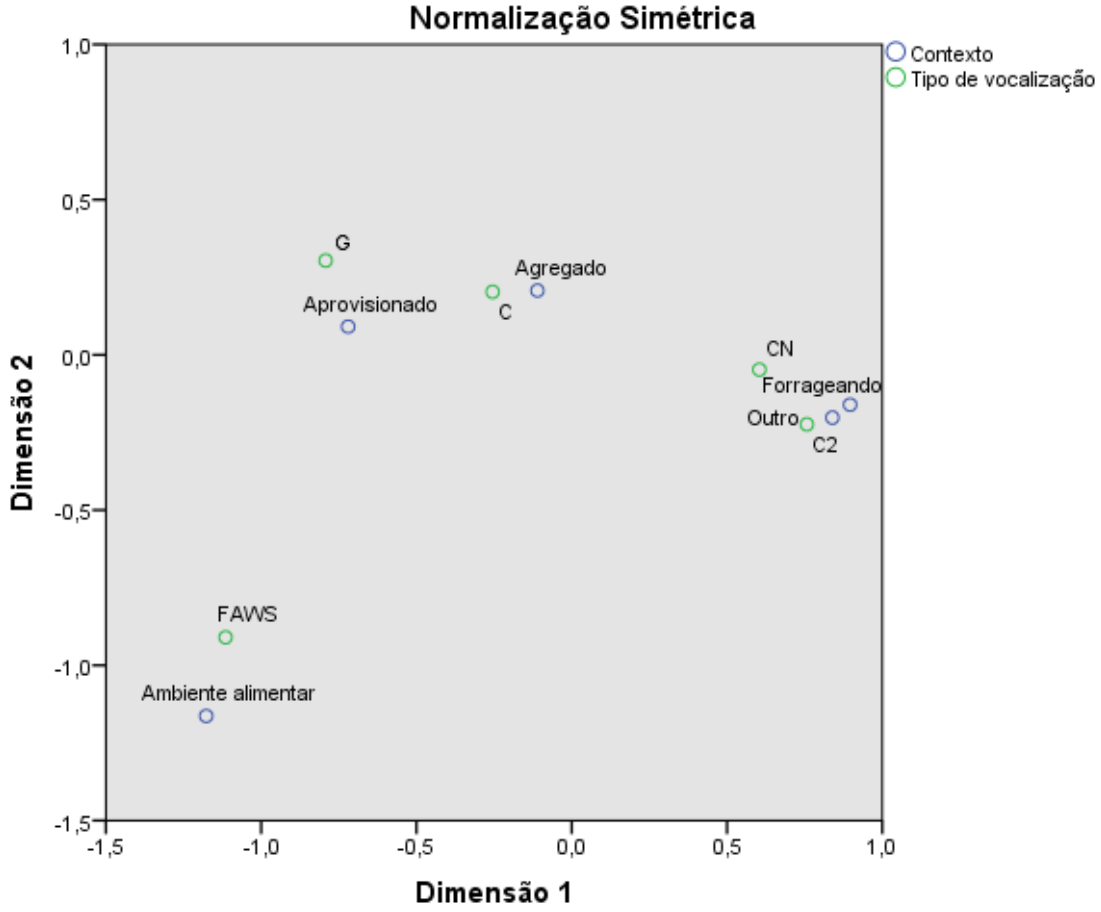


Figura 5. Relação entre o tipo de vocalizações emitidas por *S. libidinosus* e contextos de emissão. Vocalizações e contextos definidos no texto.

Desse modo, a análise foi refeita retirando o contexto de ambiente social alimentar (**Erro! Fonte de referência não encontrada.**). Os tipos de vocalizações foram relacionados com os contextos pela análise de correspondência de forma diferente (inércia= 0,310; X^2=524,207; p<0,001), e a dimensão 1 continuou indicando a relação mais forte quanto mais distante do valor zero (**Erro! Fonte de referência não encontrada.**: proporção da inércia na dimensão 1= 0,963). A vocalização do tipo FAWS (contribuição da dimensão da inércia= 1,000) apareceu associada com o contexto agregado (contribuição da dimensão da inércia= 1,000; **Erro! Fonte de referência não encontrada.**), as vocalizações dos tipos G (contribuição da dimensão da inércia= 1,000) e C (contribuição da dimensão da inércia= 0,995) apareceram associadas com o contexto aprovisionado (contribuição da dimensão da inércia= 1,000; **Erro! Fonte de referência não encontrada.**), mas a vocalização do tipo C teve uma associação mais fraca. As vocalizações C2 (contribuição da dimensão da inércia= 0,995) e CN (contribuição da dimensão da inércia= 0,999) continuaram associadas com os contextos forrageamento

(contribuição da dimensão da inércia= 0,999) e outro (contribuição da dimensão da inércia= 0,995; **Erro! Fonte de referência não encontrada.**).

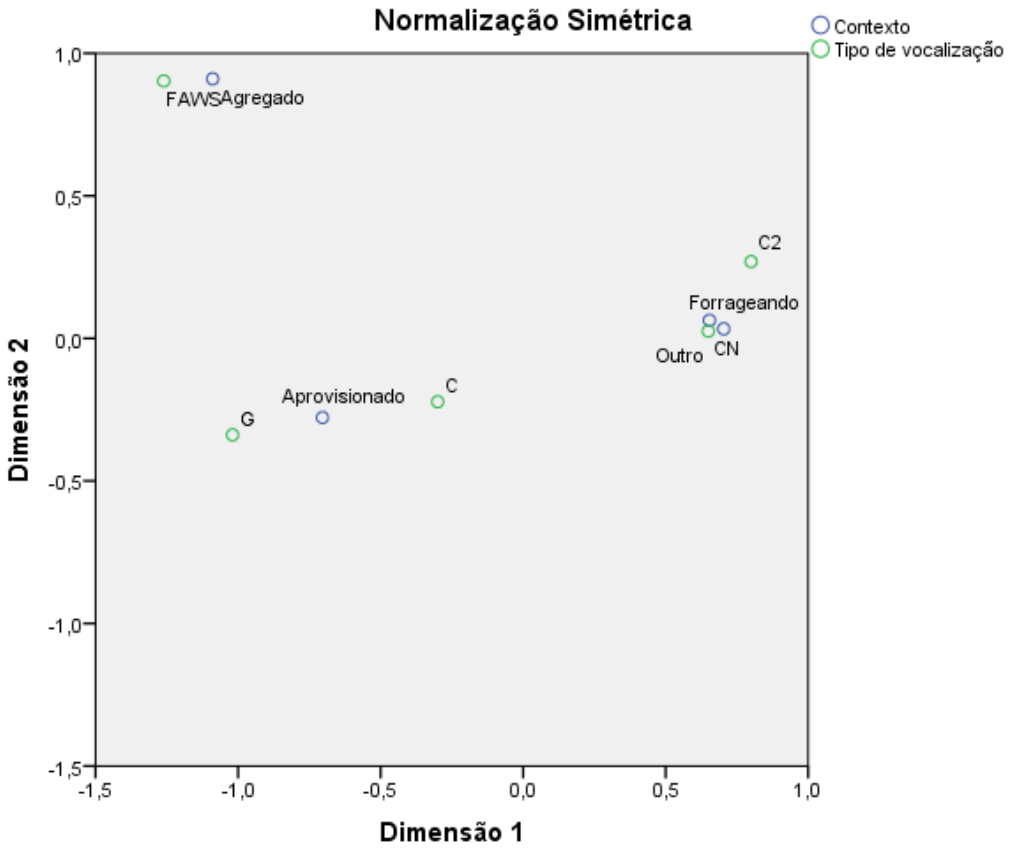


Figura 6. Relação entre o tipo de vocalização emitida por *S. libidinosus* e contexto, excluindo o contexto de ambiente social alimentar. Vocalizações e contextos definidos no texto.

3.4 Fatores que afetam o número de vizinhos

O número de vizinhos teve uma relação com o contexto, posição hierárquica do sujeito focal e presença de indivíduos dominantes (Tabela 15).

Tabela 15. Valor de F, graus de liberdade e nível de significância das variávies que afetam o número de vizinhos de *S. libidinosus*.

Variável	F	df	Sig
Modelo Corrigido	725,412	8	0,000
Dominante	1683,195	1	0,000
Contexto	574,788	4	0,000

Variável	F	df	Sig
Hierarquia	117,474	2	0,000
Duração	98,350	1	0,000

Diferente do esperado, o número de vizinhos no contexto de alimentação em fontes agregadas não foi significativamente diferente do número de vizinhos durante o forrageamento (p=0,322; Figura 7). Com exceção do contexto agregado, todos os outros contextos tiveram um número significativamente maior de vizinhos em relação ao contexto forrageando (Figura 7).

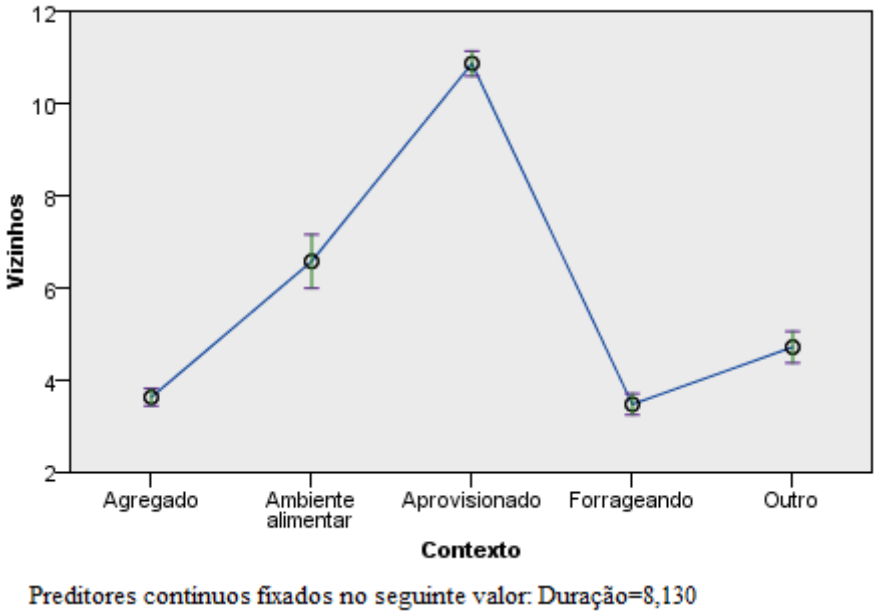


Figura 7. Média e desvio padrão do número de vizinhos em um raio de 10 metros do sujeito focal de *S. libidinosus* em contexto agregado, ambiente alimentar, aprovisionado, forrageando e outro. Contextos definidos no texto.

Indivíduos de posição hierárquica dominante tiveram um maior número de vizinhos do que indivíduos de posição hierarquia intermediária (p<0,049) ou submissos (p<0,001; Figura 8) e indivíduos submissos tiveram um menor número de vizinhos do que indivíduos dominantes (p<0,001) e de posição hierarquia intermediária (p<0,001; Figura 8).

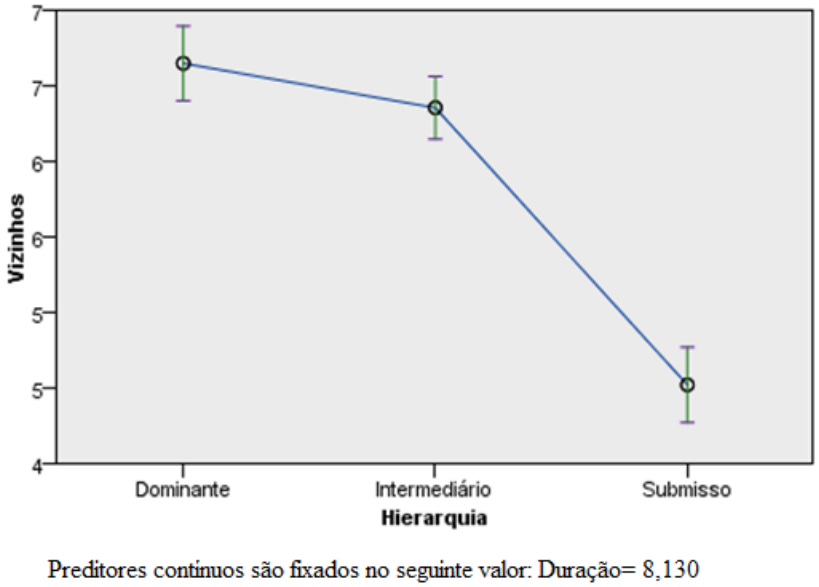


Figura 8. Média e desvio padrão do número de vizinhos em um raio de 10 metros do sujeito focal de *S. libidinosus* em relação a sua posição hierárquica.

Quando havia indivíduos dominantes presentes, o número de vizinhos foi maior do que quando não havia indivíduos dominantes presentes (F=725,412; gl=8; p<0,001, Tabela 16).

Tabela 16. Comparação do número de vizinhos em um raio de 10 metros do sujeito focal de *S. libidinosus* entre o contexto social de presença de indivíduos dominantes e ausência de indivíduos dominantes. Valores negativos mostram menor probabilidade e valores positivos maior probabilidade.

Contraste entre Pares	Estimativa de Contraste	Valor de t	gl	Significância Ajustada
Ausente - Presente	-5,353	-41,027	4,677	0,000
Presente - Ausente	5,353	41,027	4,677	0,000

3.5 Interações agonísticas

Foram observados 26 eventos de interações agonísticas contra o sujeito focal (N=9 indivíduos). Desses eventos, cinco ocorreram em fontes agregadas, 18 ocorreram em contexto de alimentação aprovisionada, dois ocorreram em contexto de forrageamento e um ocorreu em outro contexto que não alimentar. Devido ao baixo número de observações, não foi

possível fazer um teste para analisar o efeito das vocalizações sobre a probabilidade de agressão, mas os resultados aqui encontrados podem indicar a função das vocalizações associadas a alimento por *S. libidinosus* (ver discussão).

4. DISCUSSÃO

4.1 Vocalizações associadas ao contexto alimentar emitidas por *S. libidinosus*

A probabilidade de macacos-prego emitirem vocalizações é maior nos contextos de alimentação do que em outros contextos. Entre os contextos de alimentação, o que teve maior probabilidade de emissão foi o contexto de forrageamento, seguido do contexto de alimentação por itens aprovisionados e alimentação em fonte agregada. O tipo de vocalização foi diferente entre esses contextos, sendo que as vocalizações chihui2 e nota de contato tiveram associação com os contexto de forrageamento e outros contextos e vocalizações chihui, FAWS e grgr tiveram associação com alimentação por itens aprovisionados e alimentação em fonte agregada.

Desse modo, *S. libidinosus* emite vocalizações específicas no contexto de alimentação, sendo FAWS e grgr mais específicas ao contexto de alimentos agregados e aprovisionados e C menos específica, porque pode ser emitida em contexto de forrageamento também, o que refletiu na associação mais fraca que essa vocalização teve com esses contextos. Portanto, *S. libidinosus* e *S. nigritus* emitem os mesmos tipos de vocalizações associadas a alimento (Di Bitetti, 2001).

A partir desses dados, pode-se concluir que vocalizações do tipo FAWS e G são emitidas em fontes monopolizáveis e, portanto, com potencial para gerar interações agonísticas. Os principais alimentos contestados pelas fêmeas do grupo estudado são frutos e alimento aprovisionado, além dos sítios de quebra (Verderane et al., 2013). Neste trabalho, 22 casos de interações agonísticas ocorreram em fontes agregadas ou no local em que os macacos eram aprovisionados (independente se o sujeito focal estava se alimentando lá ou não), mesmos contextos em que houve maior emissão de vocalizações do tipo FAWS e G. Desse modo, pode-se afirmar que vocalizações do tipo FAWS e G são emitidas em contexto de competição direta.

Já vocalizações do tipo C também podem ser emitidas em contexto de disputa direta, porém essa associação é mais fraca, como se pode observar pela proximidade da associação ao eixo zero nos dois gráficos gerados pela análise de correspondência. Essa vocalização também foi emitida em contexto de forrageamento (15% das emissões do tipo C ocorreram

nesse contexto). Considerando os turnos de forrageamento (N=480), em 13,5% (N=65) houve emissão de vocalizações do tipo C. Essa frequência é muito parecida com a exibida por *S. nigritus*, que emite esse tipo de vocalização em 10,5% dos turnos de forrageamento (Di Bitetti, 2001). Desse modo, vocalizações do tipo C também são emitidas em contexto de forrageamento e, portanto, de disputa indireta.

Esses resultados foram similares aos encontrados para *S. nigritus*, em que vocalizações do tipo G e FAWS são emitidas com maior probabilidade em contexto de alimentos usurpáveis, inclusive alimentos aprovisionados (Di Bitetti, 2003), e vocalizações do tipo C têm uma maior probabilidade de emissão em fontes agregadas, mas são emitidas em contexto de forrageamento também (Di Bitetti, 2001).

Macacos-prego da espécie *S. flavius* também emitem vocalizações específicas em contexto de alimentação, podendo ocorrer quando os animais estão procurando ou ingerindo alimentos dispersos, chamadas de “huh” e “nosh”, ou quando estão ingerindo alimentos agregados, que são variações de “huh” (Bastos et al., 2015). Os contextos em que *S. flavius* emite vocalizações do tipo “huh” são semelhantes aos contextos em que *S. libidinosus* emite vocalizações do tipo “chihui” e podem ter uma função semelhante a essa vocalização. Vocalizações do tipo “huh” também são emitidas por macacos do gênero *Cebus*, gênero que até recentemente incluía espécies do gênero atual *Sapajus* (Alfaro et al., 2012). Considerando a proximidade taxonômica de *Cebus* e *Sapajus*, vocalizações do tipo “chihui”, que tem estrutura semelhante a “huh” (Di Bitetti, 2001), podem ter a mesma função de “huh”, a de aumentar a distância entre os indivíduos (Boinski & Campbell, 1996), diminuindo, consequentemente, a probabilidade de interações agonísticas (Gros-Louis, 2004; Gros-Louis et al., 2008). Desse modo, “chihui” pode regular tanto a competição direta quanto a competição indireta. *S. libidinosus* e *S. nigritus* parecem ter adquirido uma vocalização mais específica emitida em contexto de competição direta.

4.2 Função das vocalizações associadas a alimento

Não foi possível fazer um teste em relação ao efeito das vocalizações sobre a agressão para saber se as vocalizações emitidas em contexto de disputa direta podem regular essa competição através da redução de probabilidade de interações agonísticas contra o emissor.

Porém, os outros resultados encontrados nesse trabalho podem indicar qual das duas hipóteses da função das vocalizações de alimento é mais corroborada.

As hipóteses testadas neste trabalho foram a de construção de reputação e a de redução da competição alimentar, as duas principais hipóteses sugeridas para a função da vocalização de alimento em primatas (Clay et al., 2012). Se a função das vocalizações associadas a alimento for a de construir reputação, indivíduos dominantes devem ter uma maior probabilidade de emitir vocalizações para manter seu status, como ocorre em espécies que emitem vocalizações de alimento com essa função (Clark & Wrangham, 1994; Fedurek & Slocombe, 2013; Slocombe et al., 2010), resultado contrário ao encontrado nesse trabalho. Indivíduos subordinados tiveram uma maior probabilidade de emitir vocalizações do que indivíduos dominantes. A categoria sexo/idade que mais emitiu vocalizações associadas a alimento foram machos jovens. Esses indivíduos são os menos tolerados na co-alimentação e, portanto, são os que mais sofrem agressão (Verderane et al., 2013). Os quatro machos jovens presentes no grupo estavam entre os nove sujeitos focais que sofreram agressão e, portanto, 100% dos indivíduos dessa categoria sofreram agressão durante o período de estudo. No caso de atração de parceiros sexuais, machos emitem mais vocalizações do que fêmeas (Krunkelsven et al., 1996). Apenas indivíduos machos juvenis da espécie deste estudo emitem mais vocalizações do tipo FAWS e G, o que não corrobora com a hipótese de construção de reputação.

Construir reputação através da vocalização associada a alimento envolve compartilhar informação sobre a presença do alimento com parceiros sociais, ganhando benefícios futuros com isso (como a cópula do bonobos). Desse modo, seria esperado que as vocalizações fossem emitidas em situações que os indivíduos não soubessem da presença do alimento, ou seja, quando o número de vizinhos era baixo ou na ausência de vizinhos. Vocalizações do tipo FAWS e G não tiveram uma maior probabilidade de emissão nessas situações. Pelo contrário, houve uma tendência de emissão dessas vocalizações abaixo do esperado, quando o número de vizinhos foi abaixo de oito, e emissão acima do esperado quando dois terços do grupo estava presente em um raio de dez metros. Em um experimento feito com plataformas de alimentação, a distância de detecção dessas plataformas por *S. nigritus* foi de 25,5 metros (C. H. Janson & Di Bitetti, 1997). Considerando que o ambiente de ecótono entre Cerrado e Caatinga, onde a população de *S. libidinosus* deste estudo vive, tem uma vegetação menos densa que o ambiente de Floresta Atlântica, onde o estudo com *S. nigritus* foi realizado, os vizinhos visíveis de *S. libidinosus* já devem saber da presença da fonte alimentar quando estão

até dez metros de distância do sujeito emissor. Desse modo, vocalizações do tipo FAWS e G não devem informar sobre a presença de alimento para os vizinhos visíveis e portanto não devem ter a função de construção de reputação.

Se a função das vocalizações associadas a alimento for a de reduzir a competição alimentar, indivíduos submissos devem ter uma maior emissão de vocalização, principalmente na presença de indivíduos dominantes, contexto em que há maior risco de sofrer agressão. A maior probabilidade de emissão de vocalização de alimento por indivíduos submissos corrobora essa hipótese, mas a presença de indivíduos dominantes não teve efeito significativo. A comparação da emissão dessas vocalizações nas situações de presença e ausência de indivíduos dominantes nesse caso não foi possível de ser feita. Apesar disso, é provável que também influencie a probabilidade dos indivíduos vocalizarem. A presença de indivíduos dominantes esteve relacionada com um número maior de vizinhos, o que indica que o aumento do número de vizinhos aumenta a probabilidade da presença de indivíduos dominantes. A presença de indivíduos dominantes ocorreu acima do esperado quando o número de vizinhos foi cinco ou mais. Turnos alimentares que continham sete ou mais vizinhos tinham presença de indivíduos dominantes com uma frequência muito alta, chegando a quase 97%. Os casos com um grande número de vizinhos sem que houvesse presença de indivíduos dominantes tiveram uma frequência muito baixa, por isso o efeito da presença de dominante não foi detectado estatisticamente. Assim, não se pode descartar a hipótese de que o número de vizinhos deve aumentar a competição não só por ter mais competidores potenciais, mas pela maior probabilidade desses competidores serem dominantes.

Em situações em que a competição é mais intensa, ou seja, um maior número de vizinhos e em fontes agregadas pequenas, com pouco alimento, seria esperado uma maior probabilidade dos indivíduos emitirem vocalizações FAWS e G. O número de vizinhos corrobora essa hipótese, mas isso poderia ter sido efeito das características da fonte alimentar, uma vez que fontes agregadas sustentam mais de um indivíduo ao mesmo tempo, aumentando a probabilidade de ter mais vizinhos em contexto de fontes agregadas. Apesar disso, o número de vizinhos no contexto de alimentação em fontes agregadas não foi significativamente diferente do número de vizinhos durante o forrageamento. Isso pode ter ocorrido porque, em alguns casos, o sujeito focal estava forrageando no local onde eram fornecidos alimentos aprovisionados, onde se concentrava um grande número de vizinhos. De fato, o contexto aprovisionado foi o que teve maior número de vizinhos (ver Figura 7). Enquanto alguns membros do grupo se alimentavam dos alimentos aprovisionados (geralmente de hierarquia

superior), outros procuravam alimentos alternativos (geralmente de hierarquia inferior), como insetos e capim, se alimentando dos alimentos aprovisionados quando a maioria dos indivíduos já haviam parado de se alimentar (observação pessoal). Dessa forma, o número de vizinhos não deve ser um efeito das características da fonte alimentar.

Os resultados obtidos para a relação entre vocalizações de alimento e tamanho da fonte e a quantidade de alimento não corroboram a hipótese dessas vocalizações reduzirem a probabilidade de agressão. Em fontes agregadas com grande quantidade de alimento (50-100%), a emissão de FAWS e G ocorreu acima do esperado apenas quando o número de vizinhos foi maior que cinco, indicando que esses tipos de vocalizações só devem ocorrer quando há muitos vizinhos que já sabem sobre a presença do alimento, ou seja, quando a competição alimentar é mais intensa.

Vocalizar quando os vizinhos já sabem sobre o alimento, principalmente quando há alimento suficiente para que vários indivíduos consumam aquela fonte alimentar, pode ser vantajoso se a vocalização reduzir a probabilidade de interações agonísticas contra o emissor. *S. nigritus* não emite vocalizações de alimento quando encontra fontes com pequena quantidade de alimento, possíveis de serem monopolizadas (Di Bitetti, 2005). Vocalizar nesse caso poderia chamar a atenção de outros indivíduos que podem tentar consumir alimentos naquela fonte. Desse modo, vocalizações do tipo FAWS e G devem ser emitidas quando compartilhar o alimento não deve ser custoso para o emissor. O tipo de vocalização deve ser emitido, então, conforme a divisibilidade do alimento.

O uso diferente das vocalizações conforme as características da fonte alimentar (dispersão e quantidade de alimento) pode ser fonte de informações potenciais para que os receptores extraiam informações do sinal, associando-os com um referente externo. No caso de *S. libidinosus*, vocalizações do tipo FAWS e G podem ser associadas a alimentos agregados e com grande quantidade de alimento, podendo ser classificadas como sinais referenciais funcionais (Di Bitetti, 2003). Essas vocalizações devem ser vistas como sinais referenciais na perspectiva do receptor, que consegue associá-la com o contexto. Na perspectiva do emissor, os resultados encontrados corroboram a hipótese de reduzir a probabilidade de ser alvo de interações agonísticas.

Outras espécies de primatas apresentam evidências do papel das vocalizações associadas a alimento na regulação da competição alimentar. *Cebus capucinus* e *Saguinus labiatus*, por exemplo, têm menor probabilidade de ter o alimento roubado quando há emissão de vocalizações de alimento (Caine et al., 1995; Gros-Louis, 2004). A vocalização emitida por

C. capucinus também provoca o aumento da distância entre os indivíduos, sendo uma forma de regular o espaço entre eles e, com isso, a competição alimentar (Boinski & Campbell, 1996; Gros-Louis, 2004). Enquanto Gros-Louis (2004) sugere que a redução da agressão ocorra pelo emissor anunciar a posse e a disponibilidade de defender o alimento, Di Bitetti (2001) sugere a redução da agressão pelo emissor indicar a disponibilidade de ser aproximado sem haver conflito agonístico. Isso porque essas vocalizações atraem os coespecíficos e, portanto, devem diminuir a distância entre os indivíduos, resultado contrário encontrado para *C. capucinus*.

As vocalizações de alimento de *S. nigritus* são categorizadas dentro de um sistema vocal de assobios, usado para regular o espaço entre os indivíduos do grupo (Di Bitetti, 2001). Essas vocalizações podem ser discriminadas em vários tipos, e geralmente são usadas quando os indivíduos do grupo estão procurando contato com outros indivíduos (Di Bitetti, 2001). A vocalização do tipo FAWS, que faz parte desse sistema vocal, é usada em contextos em que a distância entre os indivíduos do grupo diminui (Di Bitetti, 2003), sendo, nesse sentido, semelhante ao uso de outras vocalizações de assobios. Porém, diferente de outras vocalizações, essa vocalização é emitida especificamente em contexto de alimentação de itens agregados, e muitas vezes é emitida junto com grgrs, podendo ter adquirido uma nova função.

Essa nova função, que, no caso das vocalizações emitidas por *S. libidinosus* deve ser a regulação da competição alimentar, pode ocorrer pela vocalização indicar a intenção não agressiva do emissor (Di Bitetti, 2003). Suas características acústicas, de notas harmônicas, com formas de ondas mais puras, são características compartilhadas por outras vocalizações usadas em contextos de apaziguamento ou contextos “amigáveis”. (Morton, The, Naturalist, & Oct, 1977) e poderiam não só indicar o estado emocional de relaxamento do emissor, como induziriam esse mesmo estado emocional no receptor (Owren & Rendall, 1997; Snowdon & Teie, 2010), de forma a associar o contexto alimentar com uma emoção positiva, diminuindo a probabilidade de agressão.

Uma observação que condiz com a associação da vocalização de alimento com apaziguamento é a de que vocalizações do tipo FAWS também podem ser emitidas em contexto de agonismo por indivíduos que estão sofrendo a agressão (observação pessoal). Nesse caso, essa vocalização poderia indicar uma intenção de apaziguamento do emissor, reduzindo a agressão recebida do receptor.

Outros comportamentos podem ajudar a regular a competição alimentar em primatas. Fêmeas de diversas espécies de primatas, por exemplo, se alimentam com fêmeas que

possuem fortes laços sociais (*Papio ursinus*: King et al., 2011; *S. nigritus*: Tiddi et al., 2011; *Sapajus* spp.: Polizzi di Sorrentino et al., 2010; *Macaca sylvanus*: Carne et al., 2011 ; *Macaca assamensis*: Heesen et al., 2014), reduzindo a chance de ser agredidas. Fêmeas da espécie *Macaca assamensis* entram em fontes agregadas onde fêmeas de hierarquia superior já estão se alimentando após o início do turno alimentar, período em que há maior chance de serem agredidas, diminuindo desse modo a probabilidade de receberem agressão (Heesen, Macdonald, Ostner, & Schulke, 2014).

Desse modo, outros comportamentos podem ajudar a regular os efeitos da competição alimentar de forma que nem sempre a vocalização de alimento seja usada como forma de regular essa competição. Em fontes pequenas, por exemplo, onde há menos lugares de alimentação e portanto a disputa por esses lugares é maior, fêmeas de *Macaca assamensis* toleram outras fêmeas com maior laço social, reduzindo a probabilidade de sofrerem agressão (Heesen et al., 2014). O tamanho da fonte alimentar pode, então, não ter interferido na probabilidade de *S. libidinosus* vocalizar porque outros comportamentos podem ter sido usados para evitar a agressão nesse caso, principalmente em fontes pequenas, onde o risco de agressão é maior.

A hipótese da função de reduzir a competição alimentar tinha como previsão, no caso da redução da competição alimentar indireta, a emissão de vocalização do tipo C em fontes dispersas, independente do número de vizinhos, da presença de indivíduos dominantes e da posição hierárquica do emissor. O número de vizinhos e a presença de indivíduos dominantes não interferiram na probabilidade de emitir vocalizações do tipo C, o que corrobora a hipótese, mas a posição hierárquica do emissor interferiu a na probabilidade de emissão, sendo que indivíduos de ranking intermediário têm maior probabilidade de emitir essas vocalizações.

Em macacos-prego, a posição hierárquica afeta a posição espacial ocupada por um indivíduo dentro de um grupo, o que afeta a probabilidade de encontrar uma nova fonte alimentar (Di Bitetti & Janson, 2001): indivíduos dominantes, por exemplo, tendem a ocupar posições centrais na frente do grupo, diminuindo a probabilidade de encontrarem novas fontes alimentares, mas aumentando a probabilidade de explorar fontes que já estão sendo exploradas por indivíduos que se posicionam mais a frente sem que o alimento tenha se esgotado (Di Bitetti & Janson, 2001). Indivíduos menos tolerados tendem a ocupar posições periféricas no grupo, aumentando a probabilidade de encontrarem alimento, mas também de

terem o alimento roubado por indivíduos dominantes (Di Bitetti & Janson, 2001). Geralmente, esses animais evitam membros do grupo se distanciando das áreas de alto sucesso de forrageamento (Di Bitetti & Janson, 2001). Indivíduos de ranking intermediário, por ter uma menor probabilidade de receber agressão do que indivíduos subordinados, devem permanecer próximos da área de sucesso de forrageamento, onde dominantes estão presentes, mas precisam regular a distância entre os indivíduos e por isso devem ter uma maior probabilidade de emitir vocalizações do tipo C.

Essas vocalizações foram associadas com alimentos aprovisionados e agregados. Em contexto de alimentos agregados, só em fontes com quantidade média (25%-50%) de alimento houve maior probabilidade de emissão dessas vocalizações. Quanto maior a quantidade de alimento, menor é a proporção de alimento consumida pelo indivíduo que descobriu a fonte alimentar (Di Bitetti & Janson, 2001). Desse modo, a proporção de alimento consumida pelo primeiro indivíduo que chega na fonte deve ser maior em fontes com menor quantidade de alimento (Di Bitetti & Janson, 2001). Emitir vocalizações que provocassem um distanciamento dos indivíduos, ou diminuíssem a probabilidade deles se aproximarem seria vantajoso em fontes com quantidade de alimento média, situação em que o indivíduo conseguiria explorar proporcionalmente uma grande parte da fonte.

Dada a semelhança de estrutura acústica entre vocalizações do tipo “huh”, emitidas por caiararas e *S. flavius* e vocalizações do tipo “chihui”, emitidas por *S. libidinosus* (esse estudo) e *S. nigritus* (Di Bitetti, 2001), essas vocalizações podem ter a função de afastar os indivíduos, como foi sugerido por Di Bitetti (2001), de modo a regular a competição alimentar. De fato, o grupo fica menos coeso durante o forrageamento, como é possível observar pelo menor número de vizinhos durante esse contexto (Figura 5) e essa coesão, portanto, pode ser regulada pela vocalização “chihui”.

Diferente de *S. flavius* e *C. capucinus*, *S. libidinosus* emite tipos de vocalizações distintas no contexto alimentar de forma a regular a competição de maneira diferente. Essas modificações também ocorrem em vocalizações de alarme de algumas espécies de primatas: enquanto algumas espécies modificam as taxas de emissão de acordo com o predador (p. ex. *Papio ynocephalus ursinus*: Fischer, Hammerschmidt, Cheney, & Seyfarth, 2001), outras espécies modificam o tipo de vocalização de acordo com o predador (p. ex. *Cercopithecus aethiops*: Seyfarth, Cheney, & Marler, 1980). Nesse caso, a seleção natural teria favorecido a mudança na taxa de emissão em espécies que têm uma mesma resposta de escape para tipos

de predadores diferentes e uma mudança no tipo de vocalização para espécies que têm respostas de escape específicas para cada tipo de predador.

Fazendo um paralelo com vocalizações de alarme, vocalizações do tipo “huh” provocariam uma resposta mais geral de regular a distância entre os indivíduos (Boinski & Campbell, 1996), o que diminui tanto a probabilidade de dois indivíduos explorarem a mesma área quando estão forrageando ou de interações agonísticas, quando estão se alimentando em fontes agregadas (Gros-Louis, 2004; Gros-Louis et al., 2008). Já vocalizações emitidas por *S. libidinosus* e *S. nigritus* devem provocar respostas mais específicas de acordo com o tipo de competição alimentar, regulando cada uma de maneira diferente.

Vocalizações do tipo FAWS e G que são emitidas mais especificamente em contexto de competição direta, podem diminuir a probabilidade de agressão pela associação da vocalização com uma emoção positiva (ver Owren & Rendall, 2001) enquanto vocalizações do tipo chihui regulam a competição indireta por regular a distância entre os indivíduos e a competição direta quando compartilhar a fonte alimentar com outros indivíduos pode deixar o emissor sem alimento.

5. CONCLUSÃO

Macacos-prego da espécie *S. libidinosus* emitem vocalizações de alimento que se diferenciam acusticamente de acordo com a distribuição espacial do alimento no habitat, e, portanto, de acordo com o tipo de competição alimentar que enfrentam. Vocalizações do tipo FAWS e G são emitidas especificamente em contexto de alimento que gera disputa direta e vocalizações do tipo C são emitidas, de maneira menos específica, em contexto de potencial disputa direta e de competição indireta por alimento.

Fatores sociais, como a posição hierárquica do emissor, o número de vizinhos e presença de indivíduos dominantes, e fatores ambientais, como a quantidade de alimento, interferiram na probabilidade da emissão de vocalizações do tipo FAWS e G. A emissão dessas vocalizações deve ocorrer com maior probabilidade por indivíduos submissos em situações com maior probabilidade de ocorrer agressão, ou seja, quando o número de vizinhos é alto (acima de sete) e na presença de indivíduos dominantes, mas em que ele consiga explorar aquela fonte alimentar, ou seja, quando a quantidade de alimento varia entre 50% e 100% da fonte. Esses resultados corroboram a hipótese de que essas vocalizações têm a função de regular a competição alimentar direta pela diminuição da agressão.

Fatores sociais não interferiram na probabilidade de emissão de vocalizações do tipo C, mas fatores ambientais, como a quantidade de alimento, sim. Essas vocalizações têm uma maior probabilidade de serem emitidas em fontes agregadas com quantidade de alimento que varia entre 25% e 50% de cobertura da copa, situação em que a divisibilidade de alimento é menor, sendo vantajoso manter co-específicos distantes da fonte. Esses resultados corroboram a hipótese de que essa vocalização tem a função de regular a competição alimentar direta e indireta, e isso deve ocorrer através da regulação da distância entre os indivíduos.

Desse modo, sugiro que *S. libidinosus* regule cada tipo de competição alimentar através de tipos diferentes de vocalizações associadas a alimento. Vocalizações do tipo FAWS e G são emitidas para regular a competição direta, diminuindo a probabilidade do emissor ser agredido, e vocalizações do tipo C regulam a competição alimentar direta e indireta, diminuindo a probabilidade de outros indivíduos se aproximarem do emissor.

6. REFERÊNCIAS [1]

Akre, K. L., & Ryan, M. J. (2011). Female túngara frogs elicit more complex mating signals from males. *Behavioral Ecology*, *22*(4), 846–853. http://doi.org/10.1093/beheco/arr065

Alfaro, J. W. L., Silva, J. D. S. E., & Rylands, A. B. (2012). How Different Are Robust and Gracile Capuchin Monkeys? An Argument for the Use of Sapajus and Cebus. *American Journal of Primatology*, *74*(4), 273–286. http://doi.org/10.1002/ajp.22007

Altmann, J. (1974). Observational Study of Behavior: Sampling Methods. *Behaviour*, *49*(3), 227–266. http://doi.org/10.1163/156853974X00534

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*, (January), n/a–n/a. http://doi.org/10.1002/ajp.22384

Boinski, S., & Campbell, A. F. (1996). The Huh Vocalization of White-Faced Capuchins: A Spacing Call Disguised as a Food Call? *Ethology*, *102*(10), 826–840. http://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1996.tb01204.x

Caine, N. G., Addington, R. L., & Windfelder, T. L. (1995). Factors affecting the rates of food calls given by red-bellied tamarins. *Animal Behaviour*, *50*(1), 53–60. http://doi.org/10.1006/anbe.1995.0220

Carazo, P., & Font, E. (2010). Putting information back into biological communication. *Journal of Evolutionary Biology*, *23*(4), 661–669. http://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.01944.x

Carne, C., Wiper, S., & Semple, S. (2011). Reciprocation and interchange of grooming, agonistic support, feeding tolerance, and aggression in semi-free-ranging Barbary macaques. *American Journal of Primatology*, *73*(11), 1127–1133. http://doi.org/10.1002/ajp.20979

[1] De acordo com a APA – American Psychological Association

Clark, A. P., & Wrangham, R. W. (1994). Chimpanzee arrival pant-hoots: Do they signify food or status? *International Journal of Primatology*, *15*(2), 185–205. http://doi.org/10.1007/BF02735273

Clay, Z., Smith, C. L., & Blumstein, D. T. (2012). Food-associated vocalizations in mammals and birds: What do these calls really mean? *Animal Behaviour*, *83*(2), 323–330. http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.12.008

Cunha, R. G. T., & Jalles-Filho, E. (2007). The roaring of southern brown howler monkeys (Alouatta guariba clamitans) as a mechanism of active defence of borders. *Folia Primatologica; International Journal of Primatology*, *78*(4), 259–71. http://doi.org/10.1159/000105545

Di Bitetti, M. S. (2001). *Food-associated calls in the tufted capuchin monkey cebus apella*. State University of New York at Stony Brook.

Di Bitetti, M. S. (2003). Food-associated Calls of Tufted Capuchin Monkeys (Cebus Apella Nigritus) Are Functionally Referential Signals. *Behaviour*, *140*(5), 565–592. http://doi.org/10.1163/156853903322149441

Di Bitetti, M. S. (2005). Food-associated calls and audience effects in tufted capuchin monkeys, Cebus apella nigritus. *Animal Behaviour*, *69*(4), 911–919. http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.05.021

Di Bitetti, M. S., & Janson, C. H. (2001). Social foraging and the finder's share in Capuchin Monkeys, Cebus apella. *Animal Behaviour*, *62*(1), 47–56. http://doi.org/10.1006/anbe.2000.1730

Elgar, M. a. (1986a). House sparrows establish foraging flocks by giving chirrup calls if the resources are divisible. *Animal Behaviour*, *34*, 169–174. http://doi.org/10.1016/0003-3472(86)90020-5

Elgar, M. a. (1986b). The establishment of foraging flocks in house sparrows: risk of predation and daily temperature. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *19*(6), 433–438. http://doi.org/10.1007/BF00300546

Elowson, a. M., Tannenbaum, P. L., & Snowdon, C. T. (1991). Food-associated calls correlate with food preferences in cotton-top tamarins. *Animal Behaviour*, *42*(6), 931–937. http://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80145-9

Evans, C., & Evans, L. (1999). Chicken food calls are functionally referential. *Animal Behaviour*, *58*(2), 307–319. http://doi.org/10.1006/anbe.1999.1143

Fedurek, P., & Slocombe, K. E. (2013). The social function of food-associated calls in male chimpanzees. *American Journal of Primatology*, *75*(7), 726–739. http://doi.org/10.1002/ajp.22122

Fischer, J., Hammerschmidt, K., Cheney, D. L., & Seyfarth, R. M. (2001). Acoustic features of female chacma baboon barks. *Ethology*, *107*(1), 33–54. http://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2001.00630.x

Fragaszy, D., Izar, P., Visalberghi, E., Ottoni, E. B., & De Oliveira, M. G. (2004). Wild capuchin monkeys (Cebus libidinosus) use anvils and stone pounding tools. *American Journal of Primatology*, *64*(4), 359–366. http://doi.org/10.1002/ajp.20085

Goutte, S., Kime, N., & Ryan, M. J. (2010). Calling strategies of male túngara frogs in response to dynamic playback. *Behaviour*, *147*, 65–83. http://doi.org/10.1163/000579509X12483520922205

Gros-Louis, J. (2004). The function of food-associated calls in white-faced capuchin monkeys, Cebus capucinus, from the perspective of the signaller. *Animal Behaviour*, *67*(3), 431–440. http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.04.009

Gros-Louis, J., Perry, S. E., Fichtel, C., Wikberg, E., Gilkenson, H., Wofsy, S., & Fuentes, A. (2008). Vocal repertoire of Cebus capucinus: Acoustic structure, context, and usage.

International Journal of Primatology, *29*(3), 641–670. http://doi.org/10.1007/s10764-008-9263-8

Heesen, M., Macdonald, S., Ostner, J., & Schulke, O. (2014). Ecological and Social Determinants of Group Cohesiveness and Within-Group Spatial Position in Wild Assamese Macaques €, *121*, 270–283. http://doi.org/10.1111/eth.12336

Heinrich, B., & Marzluff, J. M. (1991). Do common ravens yell because they want to attract others? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *28*(1), 13–21. http://doi.org/10.1007/BF00172134

Isbell, L. a. (1991). Contest and scramble competition: Patterns of female aggression and ranging behavior among primates. *Behavioral Ecology*, *2*(2), 143–155. http://doi.org/10.1093/beheco/2.2.143

Izar, P. (2004). Female social relationships of Cebus apella nigritus in a southeaster atlantic forest: an analysis through ecological models of primate social evolution ? *Behaviour*, *141*, 71–99. http://doi.org/10.1163/156853904772746619

Izar, P., & Resende, B. D. (2007). Metodos para o estudo do comportamento. In M. M. P. Rodrigues & P. R. M. Meandro (Eds.), *Lógicas metodológicas: trajetos de pesquisa em psicologia* (pp. 93–117).

Janson, C. (1985). Aggressive and individual food consumption in wild brown capuchin monkeys (Cebus apella)., *18*(2), 125–138.

Janson, C. H., & Di Bitetti, M. S. (1997). Experimental analysis of food detection in capuchin monkeys: Effects of distance, travel speed, and resource size. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *41*(1), 17–24. http://doi.org/10.1007/s002650050359

Kalan, A. K., Mundry, R., & Boesch, C. (2015). Wild chimpanzees modify food call structure with respect to tree size for a particular fruit species. *Animal Behaviour*, *101*, 1–9. http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.12.011

King, A. J., Clark, F. E., & Cowlishaw, G. (2011). The dining etiquette of desert baboons: the roles of social bonds, kinship, and dominance in co-feeding networks. *American Journal of Primatology*, *73*(8), 768–774. http://doi.org/10.1002/ajp.20918

Krebs, J. R., & Dawkins, R. (1984). Krebs e Dawkins, 1984 - Animal signals mind-reading and manipulation.pdf. In J. R. Krebs & D. N. B. (Eds.), *Behavioral ecology: an evolutionary approach* (pp. 380–402). oxford.

Krunkelsven, E., Dupain, J., Elsacker, L. Van, & Verheyen, R. F. (1996). Food calling by captive bonobos (Pan paniscus): An experiment. *International Journal of Primatology*, *17*(2), 207–217. http://doi.org/10.1007/BF02735448

Mendonça-Furtado, O., Edaes, M., Palme, R., Rodrigues, A., Siqueira, J., & Izar, P. (2014). Does hierarchy stability influence testosterone and cortisol levels of bearded capuchin monkeys (Sapajus libidinosus) adult males? A comparison between two wild groups. *Behavioural Processes*, *109*(September), 79–88. http://doi.org/10.1016/j.beproc.2014.09.010

Morton, E. S., The, S., Naturalist, A., & Oct, N. S. (1977). On the Ocurrence and Significance of Motivation-Structural Rules in Some Bird and Mammal Sounds, *111*(981), 855–869.

Mundry, R., & Sommer, C. (2007). Discriminant function analysis with nonindependent data: consequences and an alternative. *Animal Behaviour*, *74*(4), 965–976. http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.12.028

Ottoni, E. B., & Izar, P. (2008). Capuchin monkey tool use: Overview and implications. *Evolutionary Anthropology*, *17*, 171–178. http://doi.org/10.1002/evan.20185

Owren, M. J., & Rendall, D. (1997). An Affect-Conditioning Model of Nonhuman Primate Vocal Signaling. In *Perspectives in Ethology* (Vol. 12, pp. 299–346). http://doi.org/10.1007/978-1-4899-1745-4

Owren, M. J., & Rendall, D. (2001). Sound on the rebound: Bringing form and function back to the forefront in understanding nonhuman primate vocal signaling. *Evolutionary Anthropology*, *10*(2), 58–71. http://doi.org/10.1002/evan.1014

Polizzi di Sorrentino, E., Schino, G., Visalberghi, E., & Aureli, F. (2010). What time is it? Coping with expected feeding time in capuchin monkeys. *Animal Behaviour*, *80*(1), 117–123. http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.04.008

Rendall, D., Owren, M. J., & Ryan, M. J. (2009). What do animal signals mean? *Animal Behaviour*, *78*(2), 233–240. http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.06.007

Schel, A. M., Machanda, Z., Townsend, S. W., Zuberbühler, K., & Slocombe, K. E. (2013). Chimpanzee food calls are directed at specific individuals. *Animal Behaviour*, *86*(5), 955–965. http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.08.013

Scott-Phillips, T. C. (2008). Defining biological communication. *Journal of Evolutionary Biology*, *21*(2), 387–395. http://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2007.01497.x

Seyfarth, R. M., Cheney, D. L., Bergman, T., Fischer, J., Zuberbühler, K., & Hammerschmidt, K. (2010). The central importance of information in studies of animal communication. *Animal Behaviour*, *80*(1), 3–8. http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.04.012

Seyfarth, R. M., Cheney, D. L., & Marler, P. (1980). Monkey responses to three different alarm calls: evidence of predator classification and semantic communication. *Science (New York, N.Y.)*, *210*(4471), 801–803. http://doi.org/10.1126/science.7433999

Slocombe, K. E., Kaller, T., Turman, L., Townsend, S. W., Papworth, S., Squibbs, P., & Zuberbühler, K. (2010). Production of food-associated calls in wild male chimpanzees is dependent on the composition of the audience. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *64*(12), 1959–1966. http://doi.org/10.1007/s00265-010-1006-0

Snowdon, C. T., & Teie, D. (2010). Affective responses in tamarins elicited by species-specific music. *Biology Letters*, *6*(1), 30–32. http://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0593

Spagnoletti, N., Visalberghi, E., Verderane, M. P., Ottoni, E., Izar, P., & Fragaszy, D. (2012). Stone tool use in wild bearded capuchin monkeys, Cebus libidinosus. Is it a strategy to

overcome food scarcity? *Animal Behaviour*, *83*(5), 1285–1294. http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.03.002

Suscke, P. (2014). *Socioecologia de Sapajus xanthosternos na Reserva Biológica de Una , sul da Bahia Socioecologia de Sapajus xanthosternos na Reserva Biológica de Una , sul da Bahia*. Universidade de São Paulo.

Tiddi, B., Aureli, F., Polizzi di Sorrentino, E., Janson, C. H., & Schino, G. (2011). Grooming for tolerance? Two mechanisms of exchange in wild tufted capuchin monkeys. *Behavioral Ecology*, *22*(3), 663–669. http://doi.org/10.1093/beheco/arr028

Van Belle, S., Estrada, A., & Garber, P. a. (2014). The function of loud calls in black howler monkeys (Alouatta pigra): Food, mate, or infant defense? *American Journal of Primatology*, (April), 1–11. http://doi.org/10.1002/ajp.22304

Verderane, M. P. (2010). *Socioecologia de macacos-prego (Cebus libidinosus) em área de ecótono Cerrado/Caatinga*. Universidade de São Paulo.

Verderane, M. P., Izar, P., Visalberghi, E., & Fragaszy, D. M. (2013). Socioecology of wild bearded capuchin monkeys (Sapajus libidinosus): an analysis of social relationships among female primates that use tools in feeding. *Behaviour*, *150*(6), 659–689. http://doi.org/10.1163/1568539X-00003076

Visalberghi, E., Fragaszy, D., Ottoni, E. B., Izar, P., De Oliveira, M. G., & Andrade, F. R. D. (2007). Characteristics of Hammer Stones and Anvils Used by Wild Bearded Capuchin Monkeys (Cebus libidinodus) to Crack Open Palm Nuts. *American Journal of Physical Anthropology*, *132*, 426–444. http://doi.org/10.1002/ajpa.20546

Weiss, S. L. (2006). Female-specific color is a signal of quality in the striped plateau lizard (Sceloporus virgatus). *Behavioral Ecology*, *17*(5), 726–732. http://doi.org/10.1093/beheco/arl001

Wheeler, B. C. (2008). Selfish or altruistic? An analysis of alarm call function in wild capuchin monkeys, Cebus apella nigritus. *Animal Behaviour*, *76*(5), 1465–1475. http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.06.023

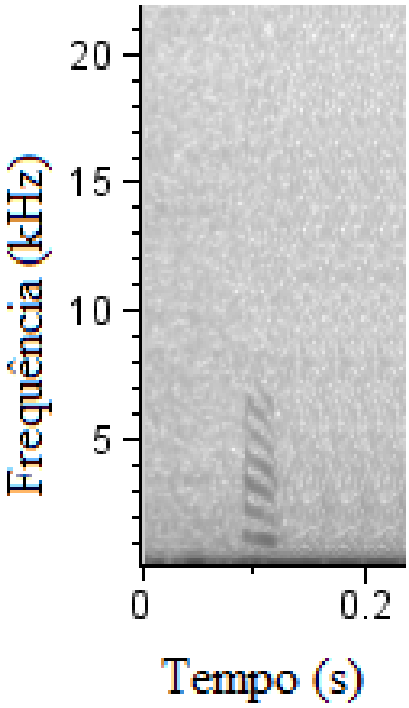
Wheeler, B. C. (2009). Monkeys crying wolf? Tufted capuchin monkeys use anti-predator calls to usurp resources from conspecifics. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *276*(1669), 3013–3018. http://doi.org/10.1098/rspb.2009.0544

Wilczynski, W., Lynch, K. S., & O'Bryant, E. L. (2005). Current research in amphibians: Studies integrating endocrinology, behavior, and neurobiology. *Hormones and Behavior*, *48*(4), 440–450. http://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2005.06.001

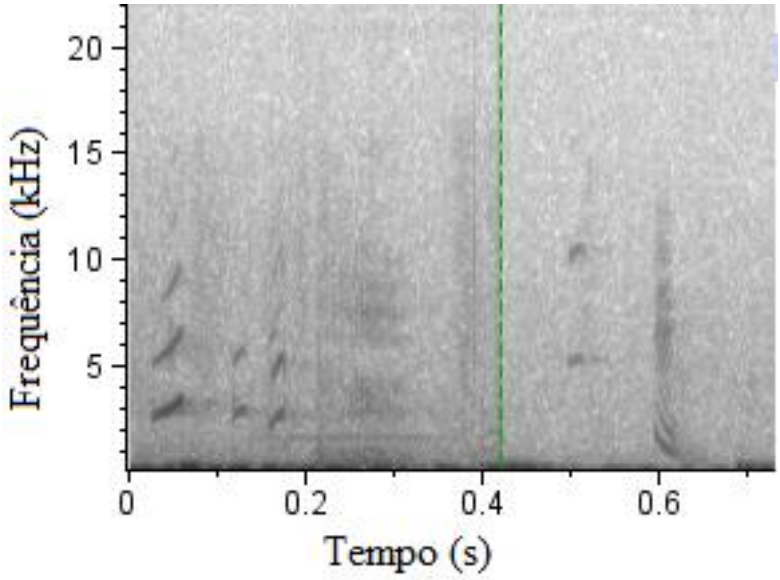
Wrangham, R. W. (1980). An ecological model of female-binded primate groups. *Behaviour*, *75*, 262–300.

Zahavi, A., & Zahavi, A. (1997). *The Handicap Principle: a missing piece of darwin's puzzle* (Oxford Uni, Vol. 1). Oxford. http://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004

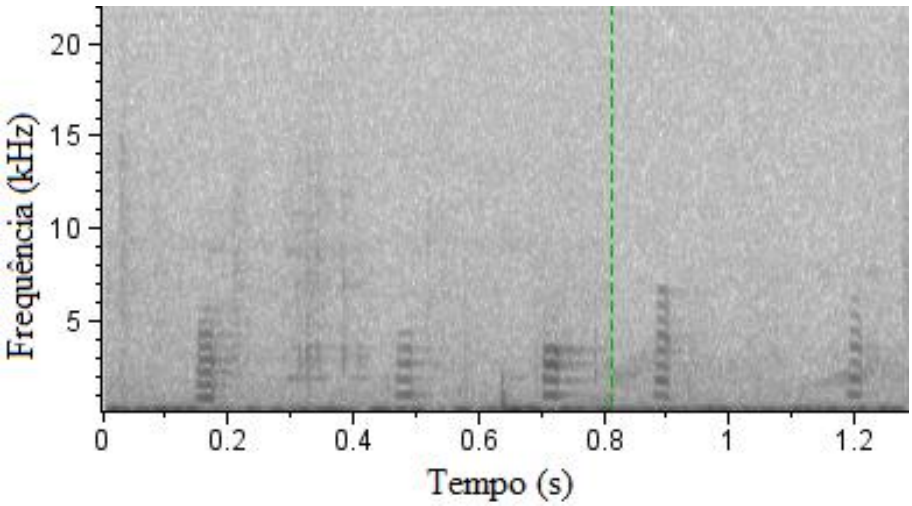
APÊNDICE A – Vocalização do tipo “Arc” emitida por uma fêmea juvenil.



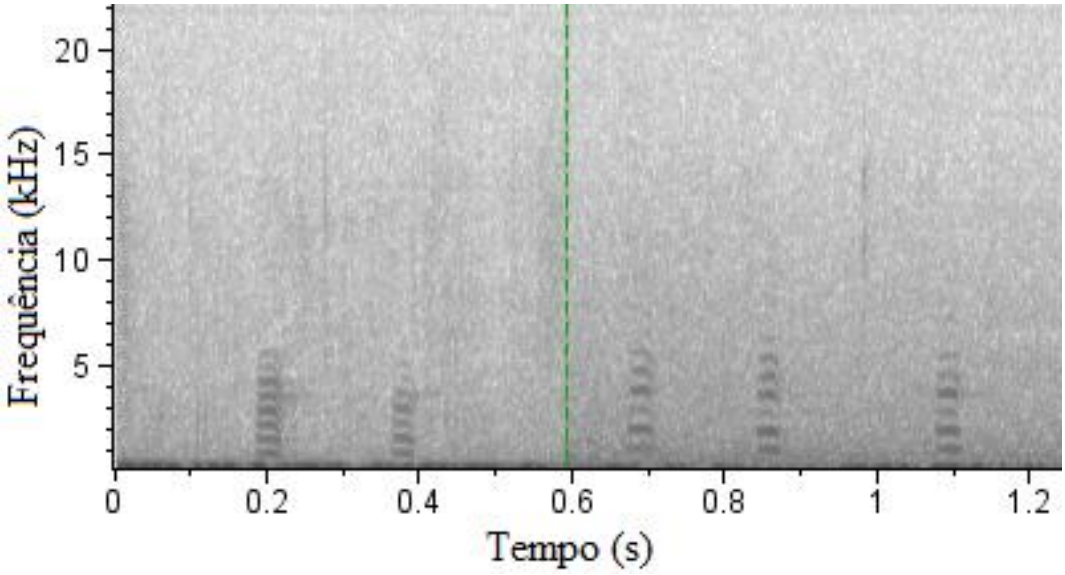
APÊNDICE B – Vocalização de alarme emitida por uma fêmea adulta, com um ruído de banda larga curto no final (direita) e vocalização de alarme emitida por uma fêmea juvenil (esquerda).



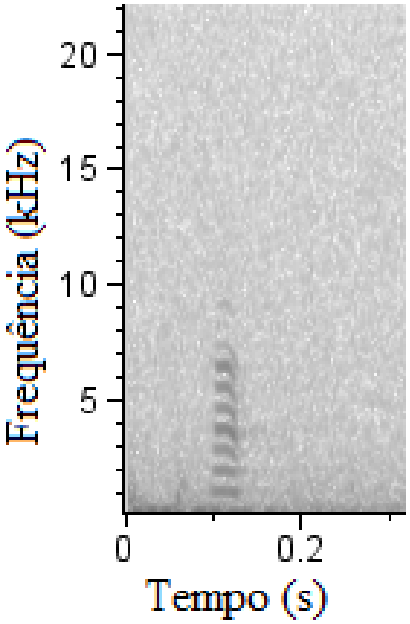
APÊNDICE C – Vocalização do tipo “Chihui” emitida por um macho juvenil com três elementos (esquerda) e emitida por uma fêmea juvenil com dois elementos (direita).



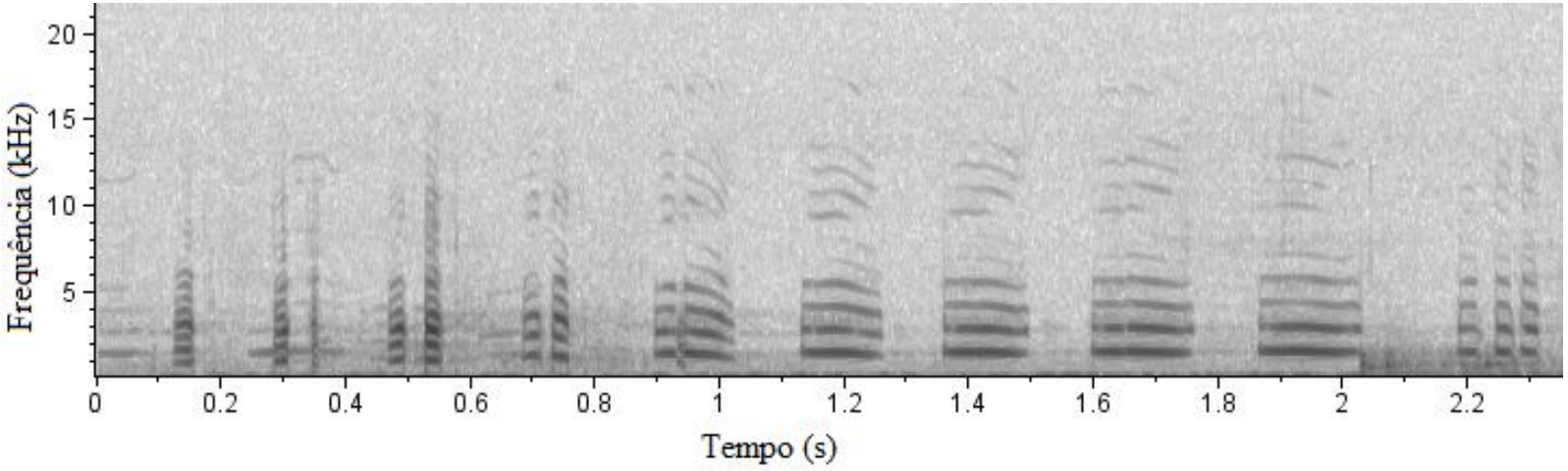
APÊNDICE D – Vocalização do tipo “Chihui2” emitida por fêmea adulta com dois elementos (direta) e por um macho adulto com três elementos (esquerda).



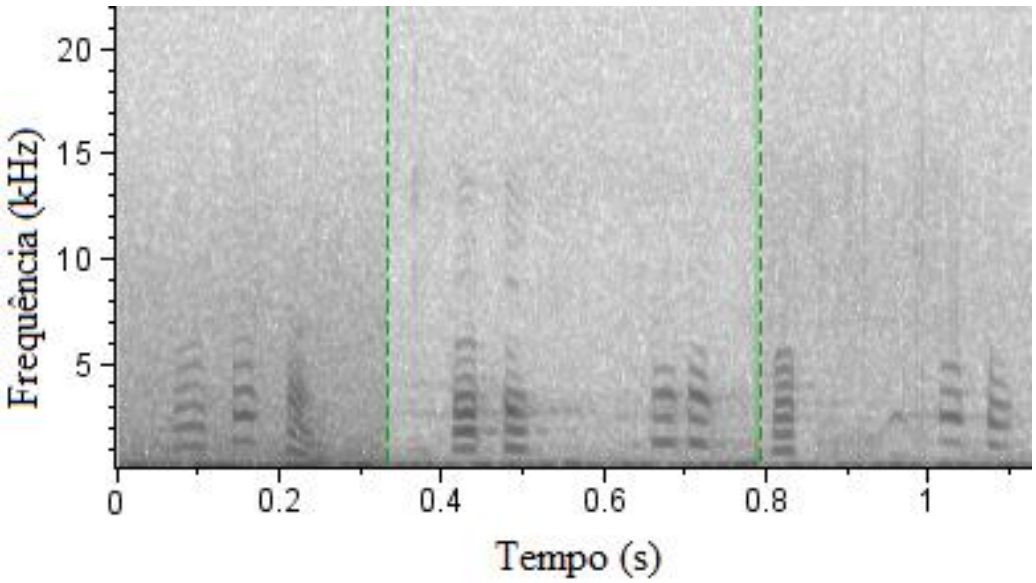
APÊNDICE E – Vocalização do tipo Nota de Contato emitida por uma fêmea juvenil.



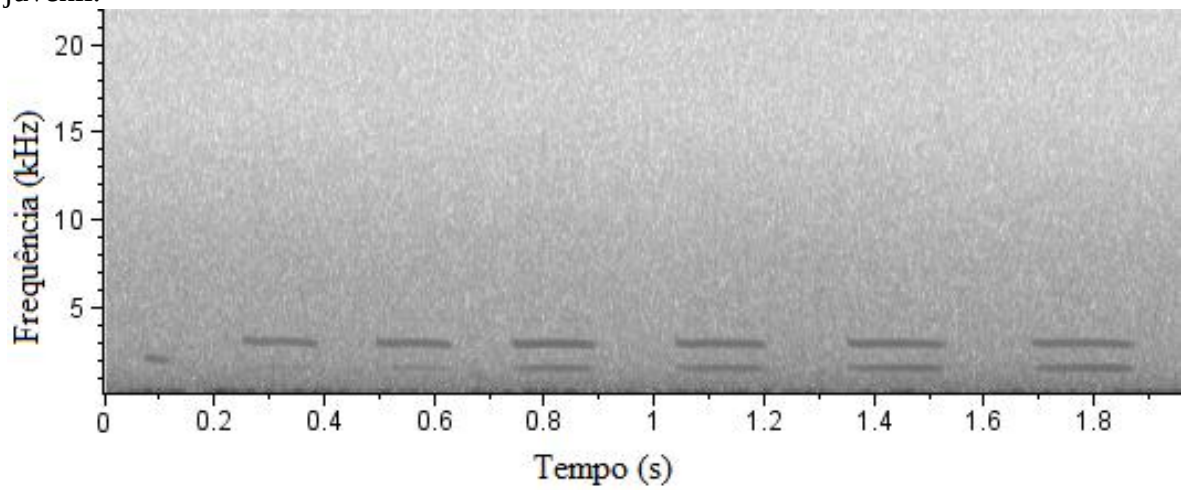
APÊNDICE F – Vocalização do tipo “Food-associated Whistle Series” emitida por uma fêmea juvenil começando e terminando com “grgr”.



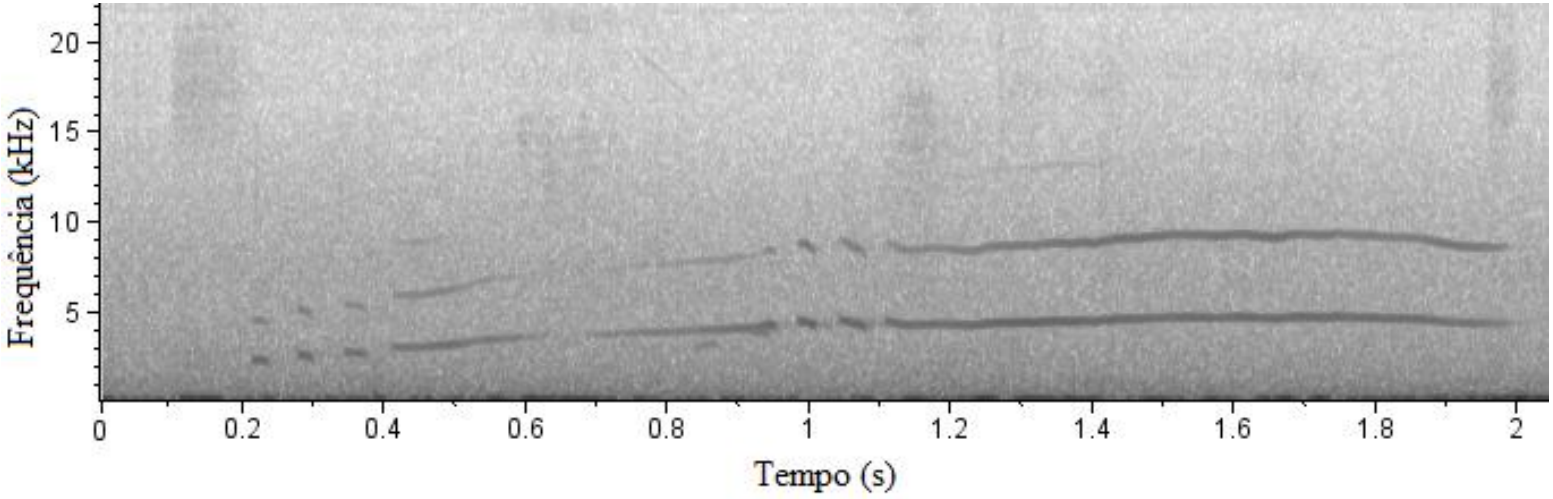
APÊNDICE G – Vocalização do tipo “grgr” com rápida diminuição elemento no final (direita), emitida em séries de 2 (centro) e com nota de contato introdutória (esquerda). Todas as vocalizações foram emitidas por uma fêmea adulta.



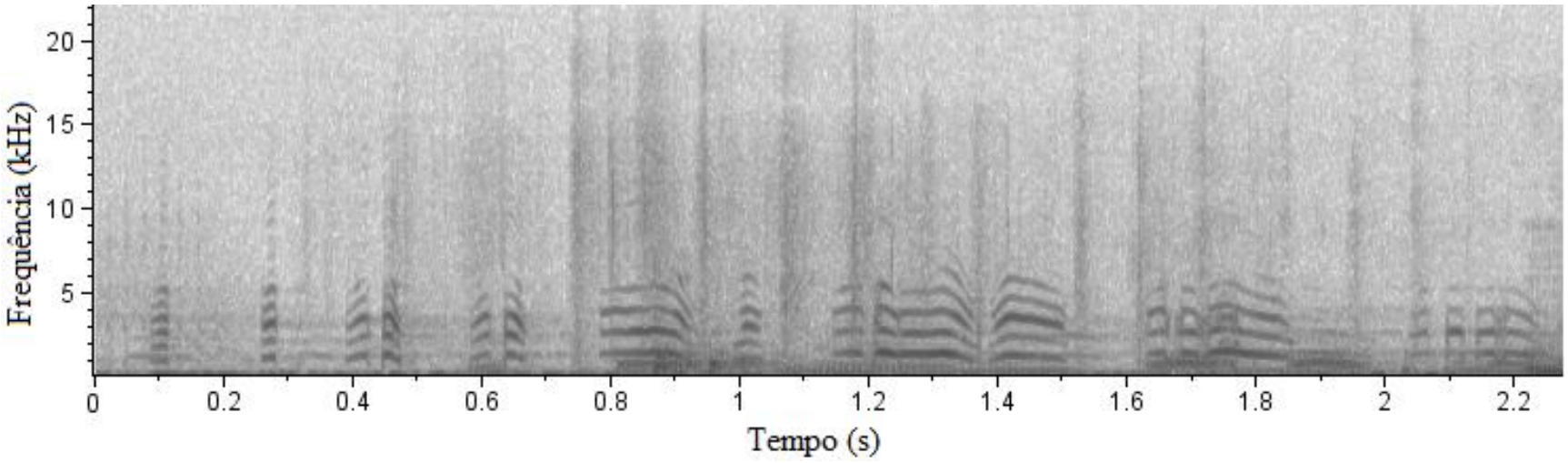
APÊNDICE H – Vocalização do tipo “Long-distance Whistle Series” emitida por uma fêmea juvenil.



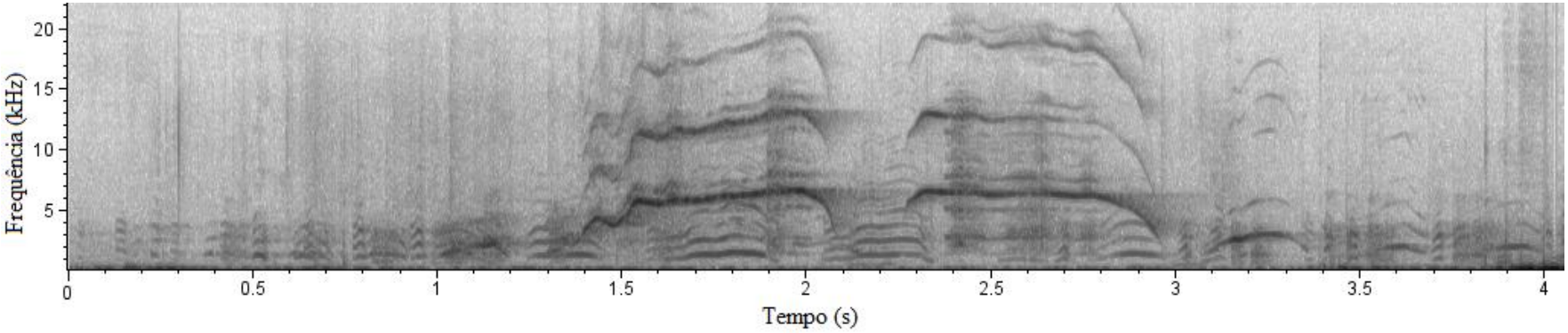
APÊNDICE I – Vocalização do tipo “Monotonous Whistle Series” emitida com “Trills” (parte não contínua) por uma fêmea adulta.



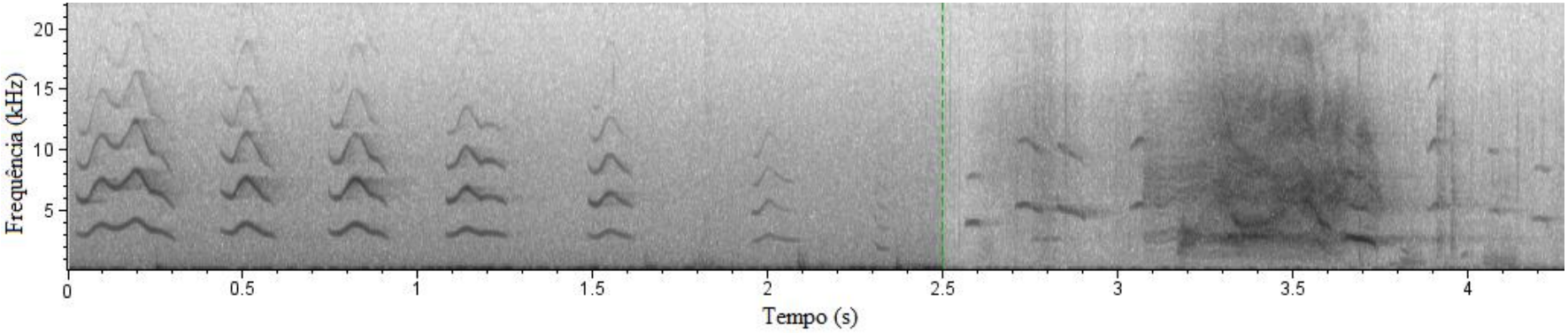
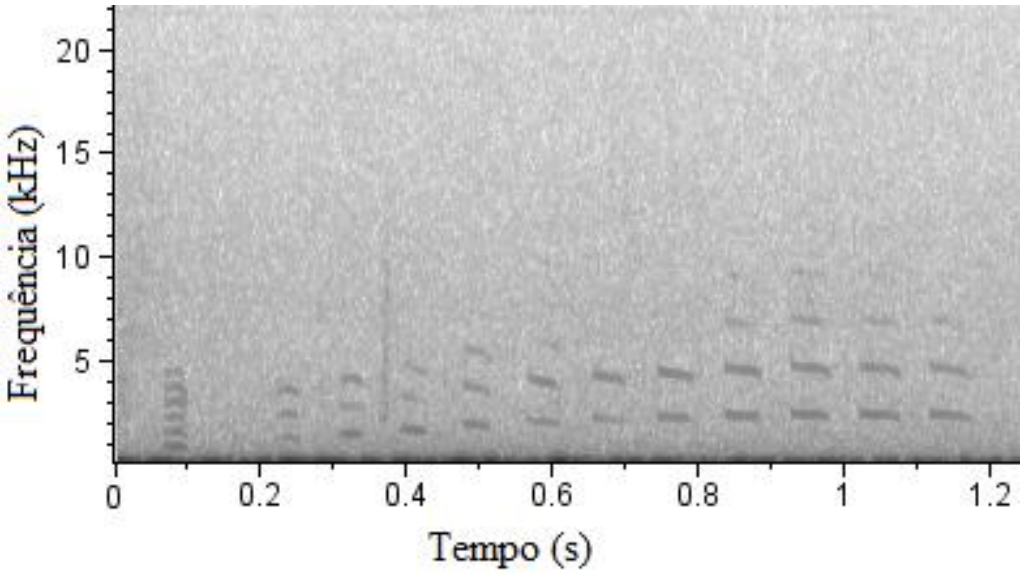
APÊNDICE J – Vocalização do tipo “Patinado” com notas introdutórias “chihui” e “grgr” emitida por uma fêmea juvenil.



APÊNDICE L – Vocalização do tipo “Sirena” emitida por um macho juvenil.



APÊNDICE M – Vocalização do tipo “Squeal” emitida por uma fêmea adulta (esquerda) e vocalização do tipo “Squeal” com “Scream” (ruído) emitida por um macho juvenil (direita).



APÊNDICE N – Vocalização do tipo “Trill” emitida por uma fêmea adulta.