

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE PSICOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM PSICOLOGIA EXPERIMENTAL

Luíza Gonzalez Ferreira

Plasticidade Vocal de Macaco-prego (*Sapajus libidinosus*)

São Paulo

2022

LUÍZA GONZALEZ FERREIRA

Plasticidade Vocal de Macaco-prego (*Sapajus libidinosus*)

Versão original

Tese apresentada ao Instituto de
Psicologia da Universidade de São Paulo
para obter o Título de Doutor em Ciências

Área de Concentração:
Psicologia Experimental

Orientadora: Prof^ª. Patrícia Izar

São Paulo

2022

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

Catálogo na publicação
Biblioteca Dante Moreira Leite
Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo
Dados fornecidos pelo(a) autor(a)

Gonzalez Ferreira, Luíza

Plasticidade vocal de macaco-prego (*Sapajus libidinosus*) / Luíza Gonzalez
Ferreira; orientadora Patrícia Izar. -- São Paulo, 2022.
101 f.

Tese (Doutorado - Programa de Pós-Graduação em Psicologia Experimental) --
Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, 2022.

1. Desenvolvimento vocal. 2. Plasticidade vocal. 3. Aprendizado de uso. 4.
Aprendizado de produção. I. Izar, Patrícia, orient. II. Título.

Título: Plasticidade Vocal de Macaco-prego (*Sapajus libidinosus*)

Tese apresentada ao Instituto de Psicologia
da Universidade de São Paulo para obtenção
do título de Doutor em Ciências.

Aprovado em: ____/____/____

Banca Examinadora

Prof. Dr: _____

Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr: _____

Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr: _____

Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr: _____

Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr: _____

Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

AGRADECIMENTOS

Começo agradecendo a minha orientadora, Patrícia Izar, por toda a orientação, que começou lá em 2012, no meu TCC. Foi um caminho de muito aprendizado sobre o que é, não só ser cientista, como uma mulher que faz ciência em um espaço com pouca diversidade e de difícil permanecimento para a minoria. E mesmo com todos percalços, foi uma inspiração para continuar nesse caminho tentando fazer uma ciência com qualidade e diversidade. Sem sua orientação, este trabalho não teria saído.

Agradeço ao Instituto de Psicologia e o programa de Psicologia Experimental por possibilitar a minha pesquisa e minha formação como cientista. Às agências de fomento, CNPq e FAPESP, pelo apoio financeiro ao longo dessa jornada. É necessário investimento para fazer ciência e formar cientistas de qualidade e a pandemia da COVID-19 nos escancarou a importância de um financiamento constante, o que se tornou muito difícil nestes últimos anos, com cortes cada vez maiores. Ainda sim, pude contar com estas agências para realizar este trabalho.

Com apoio financeiro, pude fazer campo e trabalhar com a família M, que me não só colaborou com a coleta, mas que também permitiu e me recebeu muito bem em sua casa. Obrigada pela companhia nos dias de campo e por todo apoio para que este trabalho fosse realizado.

Agradeço a todas pessoas do LEDIS e LEEEIS que passaram pela minha vida direta ou indiretamente. Ter uma rede de apoio de pessoas que estão na mesma situação que eu foi essencial para me manter erguida e entender que não estou só e os momentos de salinha foram essenciais para nos mantermos perto, mesmo à distância. Obrigada por tornar meus dias mais leves para que eu pudesse caminhar dia após dia, realizando este trabalho. Obrigada também pelas discussões acadêmicas, que me trouxeram novas perspectivas e me fizeram enxergar mais longe.

Queria agradecer especialmente a Veri, Catatau, Wood, Ana Flavia, Paula, Emily, Mabilia, Chris, Marie e Naila por acompanhar mais de perto esta minha jornada, fazendo parte das discussões, desabafos e por compartilhar os momentos de alegrias que fizeram parte dessa jornada e me moveram a diante. Obrigada a Irene por pela grande ajuda nesse finzinho da tese que fez toda a diferença para que eu conseguisse terminar no tempo hábil.

À minha grande companheira, Parma, devo um agradecimento à parte. Por colaborar com discussões de artigos, análises e todas as questões que vieram das crises associadas a este trabalho. Obrigada pela colaboração e por me fazer enxergar a vida de outra forma que foi essencial para me tornar quem eu sou. Obrigada pela parceria de trabalho e de vida.

Outras parceiras de vida, Ju, Tuts e Clara por fazer parte do meu dia a dia, acompanhando todo meu processo. Morar com vocês em um momento que o mundo todo parou fez toda a diferença para me manter andando. Obrigada por compartilhar risos, choros, crises, alegrias e a casa, que precisa ser um espaço de acolhimento e segurança para viver bem.

Por fim, agradeço a minha família por sempre me apoiar e possibilitar essa jornada na carreira acadêmica.

RESUMO

Ferreira, L. G. (2022). Plasticidade Vocal de Macacos-prego (*Sapajus libidinosus*). Tese de doutorado, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, SP, Brasil

A plasticidade fenotípica refere-se à expressão de diferentes fenótipos a partir de um mesmo genótipo. O estudo da plasticidade vocal de primatas pode ser relevante para entender a evolução da fala humana. Essa plasticidade é resultado do aprendizado de produção, que envolve modificar a estrutura acústica da vocalização a partir da experiência auditiva de vocalizações emitidas por outros indivíduos, e do aprendizado contextual, que envolve aprender a emitir e compreender vocalizações em contexto apropriado. Há poucos estudos sobre plasticidade vocal em primatas e resultados contraditórios mostram a necessidade de mais estudos sobre o assunto. O objetivo desse estudo foi investigar o desenvolvimento vocal da produção e do uso de vocalizações de uma população selvagem de macacos-prego (*Sapajus libidinosus*). A coleta de dados consistiu na gravação de vocalizações emitidas por indivíduos imaturos (até 36 meses de idade) e adultos e registro dos contextos de emissão por uma câmera de vídeo. As vocalizações foram classificadas e pareadas com os vídeos do 1º ano de vida e o desenvolvimento do repertório vocal foi caracterizado ao longo dos três anos. Seis tipos de vocalização foram analisadas acusticamente para entender as mudanças acústicas ao longo do desenvolvimento. Imaturos começam a emitir vocalizações a partir do 2º mês de vida, mas adquirem o repertório vocal gradualmente, não emitindo novos tipos de vocalização após o 2º ano de vida. Até o 6º mês, a associação entre as vocalizações e os contextos não muda, mas a partir dessa idade, imaturos começam a emitir vocalizações em outros contextos. Vocalizações emitidas em contextos mais específicos por adultos foram emitidas em contextos genéricos por infantes, mas a associação entre as vocalizações e os contextos ficou cada vez mais fraca, não havendo uma associação significativa no 12º mês. O desenvolvimento do uso vai além do primeiro ano, e requer experiência entre a emissão da vocalização e o contexto, mas mecanismos inatos influenciam a emissão das vocalizações também. As vocalizações sofreram modificações ao longo do desenvolvimento, mas essas modificações são diferentes para tipos de vocalizações diferentes e estão associadas ao crescimento corporal. Uma única vocalização, o

chihui, não teve mudanças nos parâmetros acústicos associadas ao crescimento corporal e é possível que a experiência seja necessária para produzir essa vocalização. Grande parte dos resultados encontrados neste trabalho está de acordo com o padrão de desenvolvimento vocal de mamíferos, revelando trajetórias diferentes em cada aspecto do desenvolvimento das vocalizações. Em relação à produção, os macacos-prego têm uma baixa flexibilidade. Já o uso dessas vocalizações é mais flexível, mas ainda limitado a contextos mais amplos dentro de uma mesma categoria.

Palavras-chave: Plasticidade vocal; Desenvolvimento vocal; Aprendizado de uso; Aprendizado de produção

ABSTRACT

Ferreira, L. G. (2022). Vocal Plasticity in Capuchin monkey (*Sapajus libidinosus*). PhD thesis, Psychology Institute, University of São Paulo, SP, Brazil.

Plasticity produces different phenotypes from the same genotype. Primate vocal plasticity may be relevant to understanding which aspects are similar and different from human speech. This plasticity is the result of production learning, which involves modifying the acoustic structure of vocalization based on the auditory experience of vocalizations emitted by other individuals, and contextual learning, that is, learning to emit and comprehend vocalizations in each context. There are few studies on vocal plasticity in primates and contradictory results show the need for further studies on the subject. The aim of this study was to investigate the vocal development of the production and use of vocalizations in a population of capuchin monkeys. Data collection consisted of recording vocalizations emitted by immature and adult individuals and recording the emission contexts through a video camera. The vocalizations were classified and paired with the videos in the 1st year and the development of the vocal repertoire was characterized over the three years. Six types of vocalization were acoustically analyzed to understand acoustic changes throughout development. Immatures begin to emit vocalizations from the 2nd month of life, but acquire the vocal repertoire gradually, not emitting new types of vocalizations after the 2nd year of life. Until the 6th month, the association between vocalizations and contexts does not change, but from that age onwards, immatures begin to emit vocalizations in other contexts. Vocalizations emitted in more specific contexts by adults were emitted in generic contexts by infants, but the association between vocalizations and contexts became weaker, with no significant association at the 12th month. The development of use goes beyond the first year, and requires experience between the emission of vocalizations and the context, but innate mechanisms influence the emission of vocalizations as well. Vocalizations have undergone modifications throughout development, but these modifications are different for different types of vocalizations and are associated with body growth. A single vocalization had no changes in acoustic parameters associated with body growth and it is possible that experience is required to produce this vocalization. Most of the results

found in this work are in accordance with the vocal development pattern of mammals, revealing different trajectories in each aspect of vocalization development. Regarding production, capuchin monkeys have low flexibility. The use of these vocalizations is more flexible, but still limited to broader contexts within the same category.

Palavras-chave: Vocal plasticity; Vocal development; Usage learning; Production learning

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1. Número acumulado de tipos novos de vocalizações emitidas por idade. A partir do mês 24, não há mais emissão de novos tipos de vocalização. _____	41
Figura 2. Duração relativa média de cada comportamento de infantes de macacos-prego ao longo do primeiro ano de vida. _____	42
Figura 3. Análise de correspondência entre o tipo de vocalização e o comportamento no terceiro mês de vida de macacos-prego (<i>S. libidinosus</i>). _____	43
Figura 4. Análise de correspondência entre o tipo de vocalização e o comportamento no sexto mês de vida de macacos-prego (<i>S. libidinosus</i>). _____	44
Figura 5. Análise de correspondência entre o tipo de vocalização e comportamento no décimo mês de vida de macacos-prego <i>S. libidinosus</i> . _____	45
Figura 6. Análise de correspondência entre o tipo de vocalização e o comportamento no décimo primeiro mês de vida de macacos-prego <i>S. libidinosus</i> . _____	46

LISTA DE TABELAS

Capítulo 1

Tabela 1. Nome, sexo e idade dos indivíduos do grupo CH durante o estudo. Indivíduos nascidos antes de 2004 não têm parentesco conhecido. _____	25
Tabela 2. Nome, sexo e idade dos indivíduos do grupo T durante o estudo. Indivíduos nascidos antes de 2004 não têm parentesco conhecido. _____	26
Tabela 3. Nome, sexo e idade dos indivíduos do grupo D1 durante o estudo. Indivíduos nascidos antes de 2004 não têm parentesco conhecido. _____	26
Tabela 4. Nome, sexo e idade dos indivíduos do grupo D2 durante o estudo. Indivíduos nascidos antes de 2004 não têm parentesco conhecido. _____	26
Tabela 5. Número de infantes amostrados em cada mês _____	29
Tabela 6. Quantidade de tempo gravado para cada indivíduo em cada mês de desenvolvimento. _____	30
Tabela 7. Descrição do repertório vocal <i>S. libidinosus</i> . _____	31
Tabela 8. Etograma dos comportamentos considerados para a transcrição dos vídeos. _____	36
Tabela 9. Descrição do repertório vocal ao longo dos primeiros 35 meses de <i>S. libidinosus</i> . _____	39

Capítulo 2

Tabela 10. Descrição da estrutura acústica e do contexto de emissão de cada tipo de vocalização usada neste trabalho. Outras espécies que também emitem esse tipo de vocalização estão na tabela. _____	59
Tabela 11. Número de indivíduos de cada faixa etária e sexo que contribuíram para cada tipo de vocalização usada neste trabalho. _____	62
Tabela 12. Número de emissões de cada tipo de vocalização por faixa etária e por sexo. _____	62
Tabela 13. Unidade de medida e descrição de cada parâmetro acústico extraído. _____	64
Tabela 14. Média da massa corpórea (kg) de machos e fêmeas em cada mês usadas na análise de regressão. _____	67
Tabela 15. Estimativa β , desvio padrão, valor t e valor p de cada parâmetro acústico significativo da vocalização CN nos 11 primeiros meses. _____	70
Tabela 17. Estimativa β , desvio padrão, valor t e valor p de cada parâmetro acústico significativo da vocalização <i>chihui</i> nos 11 primeiros meses. _____	72
Tabela 18. Estimativa β , desvio padrão, valor t e valor p de cada parâmetro acústico significativo da vocalização squeal ao longo do desenvolvimento. _____	72
Tabela 19. Estimativa β , desvio padrão, valor t e valor p de cada parâmetro acústico significativo da vocalização trill ao longo do desenvolvimento. _____	72

Tabela 20. Estimativa β , desvio padrão, valor t e valor p de cada parâmetro acústico significativo da vocalização WS ao longo do desenvolvimento. _____	73
Tabela 21. Média do coeficiente de variação das vocalizações de cada parâmetro de frequência durante os primeiros 36 meses. Os valores em negrito indicam o CV mais alto daquele parâmetro. _____	73
Tabela 22. Média do coeficiente de variação das vocalizações de cada parâmetro de tempo durante os primeiros 36 meses. Os valores em negrito indicam o CV mais alto daquele parâmetro. _____	74
Tabela 23. Estimativa β , erro padrão, valor t e valor p de cada parâmetro acústico significativo da relação entre massa corpórea e parâmetro acústico da vocalização CN ao longo dos 11 primeiros meses. _____	74
Tabela 24. Estimativa β , erro padrão, valor t e valor p de cada parâmetro acústico significativo da relação entre massa corpórea e parâmetro acústico da vocalização <i>hip</i> ao longo dos 36 primeiros meses. _____	75
Tabela 25. Estimativa β , erro padrão, valor t e valor p de cada parâmetro acústico significativo da relação entre massa corpórea e parâmetro acústico da vocalização <i>squeal</i> ao longo do desenvolvimento. _____	75
Tabela 26. Estimativa β , erro padrão, valor t e valor p de cada parâmetro acústico significativo da relação entre massa corpórea e parâmetro acústico da vocalização <i>trill</i> ao longo dos 36 primeiros meses. _____	76
Tabela 27. Estimativa β , erro padrão, valor t e valor p de cada parâmetro acústico significativo da relação entre massa corpórea e parâmetro acústico da vocalização WS ao longo dos 36 primeiros meses. _____	76
Tabela 28. Comparação dos resultados de GLMM (primeira coluna) e regressão (segunda coluna) da vocalização CN. “Sim” para p significativo e “Não” para p não significativo. __	77
Tabela 29. Comparação dos resultados de GLMM (primeira coluna) e regressão (segunda coluna) da vocalização <i>chihui</i> . “Sim” para p significativo e “Não” para p não significativo. 77	
Tabela 30. Comparação dos resultados de GLMM (primeira coluna) e regressão (segunda coluna) da vocalização <i>hip</i> . “Sim” para p significativo e “Não” para p não significativo. __	78
Tabela 31. Comparação dos resultados de GLMM (primeira coluna) e regressão (segunda coluna) da vocalização <i>squeal</i> . “Sim” para p significativo e “Não” para p não significativo. 79	
Tabela 32. Comparação dos resultados de GLMM (primeira coluna) e regressão (segunda coluna) da vocalização <i>trill</i> . “Sim” para p significativo e “Não” para p não significativo. __	79
Tabela 33. Comparação dos resultados de GLMM (primeira coluna) e regressão (segunda coluna) da vocalização WS. “Sim” para p significativo e “Não” para p não significativo. __	80

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS	v
RESUMO	vii
ABSTRACT	ix
LISTA DE ILUSTRAÇÕES	xi
LISTA DE TABELAS	xii
INTRODUÇÃO GERAL	14
CAPITULO 1	20
1. INTRODUÇÃO	21
1.1. Macacos-prego	24
2. METODOLOGIA	25
2.1. Sujeitos	25
2.2. Coleta de dados	27
2.3. Sincronização de áudios e vídeos	30
2.5. Caracterização do repertório vocal	35
2.6. Transcrição de vídeos	36
2.7. Análise estatística	38
3. RESULTADOS	39
3.1. Desenvolvimento do repertório vocal	39
3.2. Desenvolvimento do uso em relação aos contextos de emissão	42
4. DISCUSSÃO	46
4.1. Desenvolvimento do repertório vocal	46
4.2. Desenvolvimento do uso em relação aos contextos de emissão	48
4.3. Discussão geral	50
5. CONCLUSÃO	52
CAPITULO 2	53
2. METODOLOGIA	57
2.1. Área e grupos de estudo	57

2.2.	Coleta de dados	58
2.4.	Classificação das vocalizações.....	58
2.5.	Seleção dos áudios e das vocalizações.....	58
2.6.	Análise acústica.....	63
2.7.	Análise estatística.....	66
3.	RESULTADOS.....	68
3.1.	Análise dos parâmetros acústicos em relação à idade.....	68
3.2.	Análise do coeficiente de variação em relação à idade.....	73
3.3.	Análise da relação entre massa corpórea e parâmetros acústicos	74
4.	DISCUSSÃO	81
4.1.	Os parâmetros acústicos são modificados de acordo com a experiência?	81
4.2.	Parâmetros relacionados à frequência	81
4.3.	Parâmetros relacionados ao tempo.....	83
4.4.	As vocalizações ficam mais estereotipadas ao longo do desenvolvimento?.	83
4.5.	A modificação dos parâmetros acústicos tem relação com a massa corpórea? 84	
4.6.	Considerações finais.....	84
5.	CONCLUSÃO	85
	DISCUSSÃO GERAL	87
	REFERÊNCIAS.....	90
	ANEXO	99

INTRODUÇÃO GERAL

INTRODUÇÃO GERAL

A habilidade dos organismos para ajustar seu comportamento de forma adaptativa à variação ambiental é um fenômeno conhecido há muito tempo, mas que vem ganhando mais atenção dos cientistas atualmente (Snell-Rood, 2013), por ser fundamental para responder às rápidas mudanças ambientais causadas por ações antrópicas. Tal habilidade é conhecida como plasticidade fenotípica, definida como o potencial de um genótipo produzir fenótipos diferentes com o mesmo valor adaptativo (Sultan, 2021).

Na investigação de plasticidade comportamental, a comunicação vocal de animais não-humanos tem uma grande relevância para se entender a evolução da linguagem. Por ser um comportamento exclusivamente humano, a linguagem falada, parece, à primeira vista, que evoluiu abruptamente na linhagem humana, não havendo transições múltiplas graduais.

Essa visão, porém, vem da ideia da linguagem evoluir a partir de uma “causa única”, ou seja, algum traço particular seria a chave para linguagem e por tanto, para a singularidade desse comportamento. Considerando uma perspectiva evolucionista, é necessário distinguir mecanismos cognitivos e fisiológicos que a linguagem requer (Fitch, 2005), podendo estudá-los de forma separada, a fim de entender quando cada mecanismo surgiu (homologias) e quais pressões seletivas tornaram tais mecanismos adaptativos (analogias) (Fitch & Zuberbühler, 2013) e, com isso, compreender a história evolutiva desse traço tão complexo. Várias dessas características envolvidas foram investigadas dentro da comunicação animal, mas três deles são considerados mais relevantes na evolução da linguagem: sintaxe, semântica e aprendizado vocal. Tais características são compartilhadas entre várias espécies, como combinação de sons, que poderia ser uma forma primitiva de sintaxe (Schel, Tranquilli e Zuberbühler, 2009; Arnold & Zuberbühler, 2006; Clay & Zuberbühler, 2009; Ouattara et al, 2009), semântica (Seyfarth et al, 1980; Arnold & Zuberbühler, 2008; Schel, Candiotti e Zuberbühler 2010; Clay & Zuberbühler, 2011; di Bitetti, 2003; Evans & Evans, 1999) e aprendizado vocal (Owren et al., 1993; Elowson et al., 1992; Hammerschmidt et al., 2000; Lieblich et al., 1980; Winter et al., 1973).

O aprendizado vocal é resultado do aprendizado de produção e do aprendizado contextual (Seyfarth & Cheney, 1997). O aprendizado de produção é a modificação da estrutura acústica de uma vocalização a partir da experiência auditiva de vocalizações emitidas por outros indivíduos. O aprendizado contextual ocorre quando um sinal é associado a um novo contexto, como resultado da experiência. Da perspectiva do emissor do sinal, esse

aprendizado pode ser chamado de aprendizado de uso, uma vez que o emissor aprende a usar o sinal em um contexto diferente. Da perspectiva do receptor do sinal, esse aprendizado pode ser chamado de aprendizado de compreensão, uma vez que ele aprende a compreender um novo significado do sinal (Janik & Slater, 2000).

Em relação ao aprendizado de produção, estudos com diversos grupos taxonômicos mostram uma descontinuidade evolutiva. Enquanto grande parte de passeriformes, Psittaciformes e Trochiliformes têm muitos paralelos com o desenvolvimento vocal de humanos, apenas grupos específicos de mamíferos como cetáceos, pinípedes, roedores, elefantes e morcegos são considerados aprendizes vocais canônicos (revisado em Martins & Boeckz, 2020). Ainda, o grupo taxonômico em que os humanos estão inseridos, os primatas, são considerados não-aprendizes, tendo um repertório vocal limitado, que desenvolve de forma típica mesmo sem um feedback auditivo (Owren, 1993; Winter et al., 1973), o que sugere um forte componente genético (Hammerschmidt & Fischer, 2008; Janik & Slater, 2000; Owren et al., 2011).

Na tentativa de entender a capacidade linguística dos nossos parentes mais próximos, estudos foram feitos com símios criados por humanos, mas em todos os casos, esses animais apresentaram grande dificuldade de obter um vocabulário falado rudimentar (Hayes & Hayes, 1951, Furness, 1916). A dificuldade da produção de novos sons foi explicada pela hipótese da expansão fonética (Lieberman et al, 1972): em humanos, a laringe é mais baixa, o que permitiria um maior espaço fonético e com isso, uma maior possibilidade de produção de sons. Examinando a dinâmica do trato vocal de primatas vivos, porém, Fitch et al (2016) encontraram que o trato vocal desses animais pode facilmente produzir uma gama adequada de sons da fala para suportar a linguagem falada. Nishimura et al. (2003) também encontraram uma descendência da laringe durante a infância em chimpanzés. Além disso, espécies de outros grupos animais como veado-vermelho e o gamo também possuem a laringe permanentemente descendente (Fitch & Reby, 2001). Dessa forma, a evolução da capacidade da fala ocorreu a partir de mudanças neurais mais do que modificações na anatomia vocal (Fitch et al., 2016).

Fitch et al. (2017) e Fitch (2018) sugerem que o controle vocal necessário para o aprendizado vocal de produção vem das conexões sinápticas diretas da região corticais motoras nos neurônios motores que controlam a laringe (Jarvis, 2004; Jürgens, 2002; Kuypers, 1958; Ploog, 1988; Simonyan, 2014; Striedter, 2006). Tais conexões não existem em primatas não-humanos (Jürgens, 2002), mas existem em pássaros canoros e humanos (Striedter, 2006; Wild, 1997).

Apesar disso, alguns cientistas questionam se tal conexão é necessariamente uma condição para o aprendizado vocal (Lieberman, 2012; Lameira, 2017). Há relatos de um orangotango (*Pongo spp.*) que aprendeu a emitir sons de palavras, apesar dessa espécie não ter tal conexão (Lameira et al., 2016). Em oposição, o rato (*M. musculus*) tem essa conexão, mas não produz novos sons a partir da imitação (Arriaga et al., 2012; Arriaga & Jarvis, 2013) e estudos com mandarim fêmea (*Taeniopygia guttata*) mostram que elas têm conexões iguais aos machos (Shaughnessy et al, 2018), mas não produzem sons aprendidos. Apesar do controle do aparelho fonador ser uma habilidade importante, a conexão sozinha não é suficiente para explicar o aprendizado vocal e o quão espalhado é esse fenótipo (Martins & Boeckx, 2020).

Em oposição à visão do aprendizado de produção como uma dicotomia, a hipótese do *continuum* de aprendizagem vocal categoriza a espécie ao longo de um gradiente de aumento de complexidade do aprendizado vocal (Petkov & Jarvis, 2012). Essa hipótese, porém, ainda se baseia na força das conexões entre as regiões corticais motoras e os neurônios motores que controlam a laringe. A base neural de um comportamento não pode ser propriamente caracterizada sem antes um estudo independente do comportamento (Krakauer et al, 2017; Martins & Boeckx, 2020).

Além disso, essa hipótese considera apenas a imitação como forma de aprendizado vocal, apesar de haver uma diversidade de aprendizados possíveis (Tchernichovski & Marcus, 2014; Ghazanfar et al, 2019; Vernes et al, 2021). Esse aprendizado pode ocorrer de alguma maneira durante o tempo de desenvolvimento, especialmente de maneira contingente, ou seja, depende da experiência. Essa diversidade de aprendizado engloba a convergência/divergência de um modelo, que é chamado de acomodação vocal (Ruch et al, 2018), a improvisação, que introduz uma variedade de sons copiados de um tutor, e a invenção, que é típica da espécie, mas não se assemelha ao tutor e talvez nem requer um tutor. (Beecher & Brenowitz, 2005). Para englobar tais mecanismos de aprendizagem, Martins e Boeckx (2020) sugerem uma hipótese do *continuum* do aprendizado vocal expandida, que não só considera a diversidade de aprendizado, como o tipo de modificação (modificação de uma vocalização já existente ou aprender a emitir uma nova vocalização ou ainda aprender a emitir sequências de vocalizações; Vernes et al, 2021).

Com essa perspectiva mais ampla sobre aprendizado vocal de produção há evidências de aprendizado vocal tanto em espécies que já são consideradas aprendizes vocais (p. ex.

Halichoerus grypus: Stansbury & Janik, 2019; *Phyllostomus discolor*: Lattenkamp et al, 2020; *Papio papio*: Fischer et al., 2020; pássaros canoros: revisado em Tchernichovski & Marcus, 2014), quanto em espécies que eram consideradas não-aprendizes, como em primatas não-humanos.

Os primatas não-humanos são capazes de modificar parâmetros acústicos (Revisado em Bergman et al, 2019; Ruch et al, 2018; Fitch & Zuberbuhler, 2013) quando há ruídos no ambiente (p. ex. *Callithrix jacchus*: Brumm et al., 2004; *Saguinus oedipus*: Egnor & Hauser, 2004; Hotchkin et al., 2015) ou durante interações vocais com parceiros sociais (p.ex. *Cercopithecus diana*: Candiotti et al., 2012; *Cebuella pygmaea*: Snowdon & Elowson, 1999; *Pan troglodytes*: Mitani & Gros-Louis, 1998; Mitani & Brandt, 1994; *Cercopithecus campbelli campbelli*: Lemasson et al., 2011).

Mais recentemente, foi mostrado que símios produzem um novo tipo de vocalização sem nenhum tipo de treino (Hopkins et al, 2007; Lameira et al., 2016). Essa vocalização, chamada de “raspberry call” requer controle da passagem do ar e de estruturas supralaríngeas, crítico para a modulação da fala (Lameira, 2017).

A partir dessas evidências, é possível que primatas sejam aprendizes vocais em termos de modificações de parâmetros acústicos e de invenção. Essas modificações, porém, são encontradas em indivíduos adultos. Em infantes, as vocalizações aparecem de forma madura durante o desenvolvimento (p. ex. Owren et al., 1993). Pequenas mudanças dos parâmetros acústicos encontradas são geralmente associadas com o crescimento corporal (Elowson et al., 1992; Hammerschmidt et al., 2000; Lieblisch et al., 1980; Owren et al., 1993). No entanto, trabalhos recentes sobre desenvolvimento vocal do sagui comum (*Callithrix jacchus*), um primata platyrrhine, mostram que essa espécie adquire um novo tipo de vocalização, chamada de “phee”, a partir da experiência prévia dessa vocalização emitida por adultos. Essa vocalização é desenvolvida a partir da vocalização de “choro” (Takahashi et al., 2015), emitida apenas por infantes (Agamaite et al., 2015; Bezerra & Souto, 2008). O desenvolvimento dessa vocalização é mais acelerado conforme aumenta o número de respostas contingentes dos pais (Takahashi et al., 2017); e a limitação da interação social faz com que indivíduos subadultos emitam “phees” de forma imatura, caracterizada pela maior entropia Wiener (Gultekin & Hage, 2018). Dessa forma, a experiência auditiva dos “phees” emitidos pelos coespecíficos é fundamental para o desenvolvimento do “phee” de forma madura (Gultekin & Hage, 2018).

Parece paradoxal a ausência de plasticidade vocal de primatas não-humanos durante o crescimento, mas não durante a vida adulta (Egnor & Hauser, 2004), mas pouco se sabe sobre a ontogenia desse aprendizado e são necessários mais estudos com uma diversidade maior de espécies para entender sobre o aprendizado vocal em primatas não-humanos e assim, traçar a evolução da linguagem.

Em relação ao aprendizado contextual, há mais evidências de influência social e ambiental. O estudo clássico vem de macacos vervets, que emitem tipos de vocalizações de alarme diferentes para classes de predadores diferentes, eliciando respostas de escape específicas: vocalizações para predadores aéreos, que provocam comportamento de escape de correr para arbustos; vocalizações para cobras, que provocam comportamento de ficar na postura bípede e escanear ao redor, fazendo “mobbing” quando o predador está perto, e vocalizações para predadores terrestres, que provocam a resposta de subir nas árvores (Seyfarth, Cheney, & Marler, 1980). Apesar dos infantes já emitirem essas vocalizações para predadores, eles também emitem para outros animais que pertencem à mesma classe, mas que não são predadores (p. ex. emitem vocalizações específicas de predadores aéreos para aves que não predam a espécie). Quando ouvem vocalizações de alarme, os infantes correm para as mães ou executam comportamentos de escape que muitas vezes aumentam o risco de serem predados (Seyfarth & Cheney, 1986). Ao longo de seu desenvolvimento, essas vocalizações vão sendo emitidas mais restritamente aos predadores reais e suas respostas de escape se tornam iguais às respostas dos adultos (Seyfarth & Cheney, 1986).

Tais resultados mostram um papel da experiência para o uso e compreensão das vocalizações, mas há diferença na influência da experiência entre eles. O uso dessas vocalizações não é arbitrário, mesmo na ausência de experiência os infantes usam as mesmas vocalizações para animais pertencentes às mesmas classes e ao longo do desenvolvimento passam a usar uma vocalização particular para espécies de predadores particulares, se assemelhando ao uso dessas vocalizações por adultos (Seyfarth & Cheney, 1986). Já a compreensão é ausente no início de vida dos infantes, que respondem a qualquer uma dessas vocalizações com uma resposta genérica (correr para suas mães) e ao longo do desenvolvimento aumentam as respostas corretas e diminuem as respostas genéricas ou erradas. A probabilidade de uma resposta correta ainda é maior quando o infante olha para outro indivíduo antes de responder à vocalização, sugerindo uma influência social na sua resposta (Seyfarth & Cheney, 1986).

O desenvolvimento vocal de primatas não-humanos, portanto, pode ter alguns aspectos semelhantes e alguns aspectos diferentes do desenvolvimento da linguagem (Seyfarth & Cheney, 2017). A compreensão parece ter uma maior influência social, e portanto, ser mais flexível, do que a produção e o uso das vocalizações, que têm alguma influência social, apesar de genéticos que limitam a flexibilidade.

Este trabalho vai investigar o aprendizado vocal de macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) na perspectiva do emissor. No primeiro capítulo, investiguei o desenvolvimento do uso das vocalizações. Descrevi o repertório vocal de infantes de macacos-prego até os 35 meses de idade e os contextos de emissão ao longo do primeiro ano de vida. No segundo capítulo, investiguei o desenvolvimento de produção das vocalizações. Caracterizei o desenvolvimento ontogenético das vocalizações em termos de modificações dos parâmetros acústicos como um passo inicial para entender o papel da maturação física e de aprendizagem.

CAPITULO 1
DESENVOLVIMENTO DO USO DAS VOCALIZAÇÕES
DE MACACO-PREGO

1. INTRODUÇÃO

O aprendizado vocal é considerado um dos componentes essenciais para o desenvolvimento da linguagem humana. Seu estudo em animais não-humanos permite identificar semelhanças e diferenças que podem contribuir para o entendimento sobre a evolução da linguagem (Fitch, 2005). Janik e Slater (2000) propuseram uma abordagem teórica para estudar evolutivamente o aprendizado vocal, separando-o em dois processos distintos: aprendizado de produção e aprendizado contextual. O aprendizado de produção ocorre quando o indivíduo aprende a modificar a estrutura acústica de uma vocalização a partir da experiência auditiva com vocalizações emitidas por outros indivíduos. O aprendizado contextual ocorre quando um sinal é associado a um novo contexto, como resultado da experiência. Da perspectiva do emissor do sinal, esse aprendizado pode ser chamado de aprendizado de uso, uma vez que o emissor aprende a usar o sinal em um contexto diferente. Da perspectiva do receptor do sinal, esse aprendizado pode ser chamado de aprendizado de compreensão, uma vez que ele aprende a compreender um novo significado do sinal (Janik & Slater, 2000). Diferentes mecanismos estão subjacentes a esses processos, devendo ser estudados separadamente (Seyfarth & Cheney, 1997).

Em relação ao aprendizado de produção, grande parte das evidências vem de aves canoras, encontrando-se muitos paralelos entre o desenvolvimento vocal desses animais e de humanos (Bottjer & Arnold, 1986). Em contraste, o desenvolvimento vocal de primatas não-humanos, filogeneticamente mais próximos a humanos, parece se assemelhar ao desenvolvimento vocal de outros mamíferos: os chamados aparecem de forma já madura durante o desenvolvimento inicial do infante (Owren, Dieter, Seyfarth, & Cheney, 1993; Winter et al., 1973), o que leva a muitos autores a concluírem que são padrões inatos (Lieblich et al., 1980; Janik & Slater, 2000; Owren et al., 2011). No entanto, alguns trabalhos vêm mostrando uma influência ambiental (Brumm et al., 2004; Candiotti et al., 2012; Ey et al., 2009; Hotchkin et al., 2015) e social (Ruch et al., 2013; Snowdon, 2009) no desenvolvimento das vocalizações de primatas, mas o papel relativo das influências externas ainda está em debate (Fedurek & Slocombe, 2011).

Em relação ao aprendizado contextual, há mais evidências de influência social e ambiental. O estudo clássico foi desenvolvido por Seyfarth e Cheney (1986) com macacos vervets. Esses primatas emitem tipos de vocalizações de alarme diferentes para predadores diferentes, eliciando respostas de escape específicas: vocalizações para predadores aéreos,

que provocam comportamento de escape de correr para arbustos; vocalizações para cobras, que provocam comportamento de ficar na postura bípede e escanear ao redor, fazendo “mobbing” quando o predador está perto, e vocalizações para predadores terrestres, que provocam a resposta de subir nas árvores (mas ver Ducheminsky et al., 2014 e Deshpande et al., 2022, para críticas). Apesar dos infantes já emitirem essas vocalizações para predadores, eles também emitem para outros animais que pertencem à mesma classe, mas que não são predadores (p. ex. emitem vocalizações específicas de predadores aéreos para aves que não predam a espécie). Quando ouvem vocalizações de alarme, os infantes correm para as mães ou executam comportamentos de escape que muitas vezes aumentam o risco de serem predados. Ao longo de seu desenvolvimento, essas vocalizações vão sendo emitidas mais restritamente aos predadores reais e suas respostas de escape se tornam iguais às respostas dos adultos.

Tais resultados mostram um papel da experiência para o uso e compreensão das vocalizações, mas há uma diferença no papel da experiência. O uso dessas vocalizações não é arbitrário: mesmo na ausência de experiência os infantes usam as mesmas vocalizações para animais pertencentes às mesmas classes e, ao longo do desenvolvimento, passam a usar uma vocalização particular para espécies de predadores particulares, se assemelhando ao uso dessas vocalizações por adultos (Seyfarth & Cheney, 1986). Já a compreensão é ausente no início de vida dos infantes, que respondem a qualquer uma dessas vocalizações com uma resposta genérica (correr para suas mães) e, ao longo do desenvolvimento, aumentam as respostas corretas e diminuem as respostas genéricas ou erradas. A probabilidade de uma resposta correta é ainda maior quando o infante olha para outro indivíduo antes de responder à vocalização, sugerindo uma influência social na sua resposta (Seyfarth & Cheney, 1986).

O desenvolvimento vocal de primatas não-humanos, portanto, pode ter alguns aspectos semelhantes e alguns aspectos diferentes do desenvolvimento da linguagem (Seyfarth & Cheney, 2017). A compreensão parece sofrer mais influência social, sendo mais flexível do que a produção e uso das vocalizações, que sofrem alguma influência social, apesar de uma grande influência de fatores genéticos, que limitam a flexibilidade (Seyfarth & Cheney, 1997).

A mistura relativa de mecanismos inatos e da experiência no desenvolvimento do uso de vocalizações não ocorre apenas para vocalizações de alarme de macacos vervets, tendo sido também documentada no uso de outras vocalizações dessa espécie, como grunts e wrrs (Seyfarth & Cheney 1986; Hauser 1989) e nas vocalizações de alarme de sifaka branco (*Propithecus verreauxi*: Fichtel & van Schaik, 2006), nas vocalizações de longa distância e

chirps de sauíim-cabeça-de-algodão (*Saguinus oedipus*, Roush & Snowdon 1994) e vocalizações “uh” de macacos japoneses (*Macaca fuscata*, Green 1981).

Considerando que as características ambientais podem mudar de um lugar para outro, animais que usam vocalizações para sinalizar tais características devem ajustar seu uso de acordo com o ambiente. Populações diferentes de sifakas brancos (*Propithecus verreauxi*), por exemplo, diferem no uso de vocalizações de alarme de acordo com o nível de exposição a cada tipo de predador. As populações que vivem em Kirindy e Berenty emitirem *growls* para predadores aéreos e em interações agressivas, mas a população de Kirindy também emite *growls* para predadores terrestres, enquanto que a população de Berenty emite *tchi-faks*. A população de Kirindy está mais exposta a predadores terrestres do que a Berenty, associando *growls* predominantemente a esse tipo de predador (Fichtel & Kappeler, 2010).

Além disso, primatas não-humanos podem mediar interações sociais usando vocalizações de forma estratégica (Cheney & Seyfarth, 2018; Seyfarth & Cheney, 2018). Fêmeas de babuínos, por exemplo, podem emitir *grunts* quando se aproximam de outras fêmeas de nível hierárquico inferior. Nesse caso, as fêmeas subordinadas têm menor probabilidade de se afastar da fêmea dominante e esta tem maior probabilidade de interagir pacificamente com a fêmea subordinada (Silk et al., 2016). Fêmeas têm menor probabilidade de emitir *grunts* quando se aproximam de suas mães ou filhas, indivíduos que mantêm um forte laço social (Silk et al., 2016). Nesse caso, o uso de *grunts* depende do reconhecimento dos indivíduos, da posição hierárquica entre eles e do parentesco (Silk et al., 2016).

É possível encontrar vários exemplos do uso estratégico de vocalizações emitidas por primatas não-humanos de acordo com as características de potenciais receptores, como o nível hierárquico (Di Bitetti, 2005), a força de laços sociais (p. ex. Kulahci et al., 2015; Schel, Machanda, Zuberbühler, Slocombe, 2013), parentesco (Pollick et al., 2005) e de acordo com as características ambientais (p. ex. Di Bitetti, 2003; Candiotti et al., 2012), mas tais exemplos vêm de estudos com indivíduos adultos e pouco se sabe sobre a ontogenia desse comportamento.

Um exemplo da diferença ontogenética do uso de vocalizações vem de *Macaca nemestrina*. Infantes de menos de dois anos de idade emitem gritos em contexto de agressão com características acústicas que variam de forma aleatória e não de acordo com o oponente e severidade de agressão como gritos emitidos por adultos (Gouzoules & Gouzoules, 1995). Nesse caso, as vocalizações emitidas por infantes são menos contexto-específicas que as mesmas vocalizações emitidas por adultos, e é necessária experiência para o infante associar cada vocalização ao contexto correto.

1.1. Macacos-prego

Macacos-prego são um gênero de primatas Platyrrhina da sub-família Cebinae com oito espécies descritas (*Sapajus apella*, *S. libidinosus*, *S. flavius*, *S. xanthosternus*, *S. robustus*, *S. nigritus*, *S. macrocephalus* e *S. cay*), caracterizado por plasticidade fenotípica correlacionada a marcadores genéticos (Byrne et al., 2022). O gênero apresenta uma ampla distribuição no Brasil (Alfaro et al., 2012) e diferentes populações apresentam sistemas sociais distintos (Izar et al., 2012; Izar et al. 2021), além de comportamentos que podem ser considerados tradições de determinados locais (Ottoni & Izar, 2008; Coelho et al., 2015; Eshchar et al., 2016; Falótico & Ottoni, 2013). A diversidade de ambientes ocupados e comportamentos de *Sapajus* faz com que a investigação sobre o uso de vocalizações nesse gênero contribua para entender a plasticidade do uso das vocalizações.

A descrição de repertórios vocais específicos de espécies de *Sapajus* mostra vocalizações emitidas exclusivamente por determinadas faixa etárias. Infantes de *S. flavius*, por exemplo, emitem vocalizações chamadas de “nham”, quando estão sendo carregados por jovens, e apenas adultos emitem vocalizações chamadas de “ghrr” e “popped”, a primeira emitida durante o grooming social e a segunda emitida durante a locomoção; enquanto que “huh2-var” é emitida apenas por sub-adultos, em contexto alimentar (Bastos et al., 2015). Infantes de *S. nigritus* e *S. libidinosus* nas primeiras semanas de vida emitem vocalizações que não têm um padrão consistente e não se assemelham com nenhuma vocalização do repertório vocal dos adultos (Di Bitetti & Wheeler, 2017; Lisboa et al., 2021), mas também emitem vocalizações intermediárias de vocalizações emitidas por adultos (Di Bitetti & Wheeler, 2017). Isso sugere que infantes mudam o repertório vocal ao longo do desenvolvimento.

A mudança no repertório vocal pode estar relacionada à mudança nos contextos vividos pelos infantes. Ao longo dos dois primeiros meses de vida, os filhotes permanecem praticamente 100% do tempo nas costas das mães (Verderane & Izar, 2019), logo depois começam a sair para explorar o ambiente e começam a ingerir alimentos sólidos, mas ainda muito próximo da mãe. A partir desse momento, o infante passa cada vez mais tempo fora das costas (Verderane & Izar, 2019), até ganhar a completa independência locomotora e alimentar.

Este trabalho tem como objetivo investigar o desenvolvimento do uso de vocalizações emitidas por macacos-prego da espécie *Sapajus libidinosus*. O repertório vocal de uma

população dessa espécie foi recentemente descrito (Lisboa et al., 2021), mas não se sabe como ele é desenvolvido. Assim, o primeiro objetivo é descrever as vocalizações emitidas por imaturos ao longo dos primeiros 36 meses de vida. Se a experiência for importante para a emissão das vocalizações, esperamos que as vocalizações apareçam de forma gradual, de acordo com a experiência do infante em cada contexto. Vocalizações mais genéricas (p. ex. vocalizações associadas ao estresse) devem aparecer mais cedo no repertório do que vocalizações contexto-específicas. O desenvolvimento do uso dessas vocalizações em relação ao contexto de emissão será caracterizado ao longo do primeiro ano de vida de imaturos. Se for necessária a experiência para o uso correto dessas vocalizações, esperamos que os infantes comecem a usar vocalizações em diversos contextos e que esses contextos se tornem mais específicos ao longo do desenvolvimento.

2. METODOLOGIA

2.1. Sujeitos

Os dados foram coletados da população de macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) da Fazenda Boa Vista, uma área de conservação particular localizada no município de Gilbués, Piauí (coordenadas 9°39 Sul e 45°25 Oeste), uma área de transição entre o ambiente de Cerrado e Caatinga (para uma descrição detalhada ver Verderane et al., 2013 e Izar et al, 2021). Estudamos quatro grupos sociais grupo CH, grupo T, grupo D1 e grupo D2 (Tabelas 1 a 4). Desde 2004 há estudos com esses grupos, que são bem habituados à presença humana. Os indivíduos são reconhecidos por características individuais (cor do pelo, cicatrizes etc.), bem como suas relações de parentesco (indivíduos nascidos a partir de 2004) e idade.

Tabela 1. Nome, sexo e idade dos indivíduos do grupo CH durante o estudo. Indivíduos nascidos antes de 2004 não têm parentesco conhecido

Nome	Sexo	Faixa etária	Parentesco
Kascudo	Macho	Adulto	Desconhecido
Piaçava	Fêmea	Adulto	Desconhecido
Chuchu	Fêmea	Adulto	Desconhecido
Pamonha	Fêmea	Adulto	Filha da Piaçava
Paçoca	Fêmea	Adulto	Filha da Paçoca
Chani	Fêmea	Adulto	Filha da Chuchu

Patrícia	Fêmea	Adulto	Filha da Piaçava
Cenoura	Fêmea	Adulto	Filha da Chuchu
Arizó	Macho	Juvenil	Filho da Paçoca
Hortelã	Macho	24 quadrissemanas - Juvenil	Filho da Chani
Michele	Fêmea	23 quadrissemanas - Juvenil	Filha da Pamonha
Acerola	Fêmea	20 quadrissemanas - Juvenil	Filha da Paçoca
Pimenta	Fêmea	18 quadrissemanas - Juvenil	Filha da Piaçava
Caititu	Macho	16-Juvenil	Filho da Chuchu
Herói	Macho	1-25 quadrissemanas	Filho da Chani
Amora	Fêmea	1-24 quadrissemanas	Filha da Paçoca
Chico	Macho	1-22 quadrissemanas	Filho da Chuchu
Marie	Fêmea	1-21 quadrissemanas	Filha da Pamonha
Espinafre	Macho	1-20 quadrissemanas	Filho da Cenoura
Romeu	Macho	1-12 quadrissemanas	Filho de Patricia
Hómi	Macho	1-9 quadrissemanas	Filho de Chani
Andres	Macho	1-8 quadrissemanas	Filho de Paçoca

Tabela 2. Nome, sexo e idade dos indivíduos do grupo T durante o estudo. Indivíduos nascidos antes de 2004 não têm parentesco conhecido.

Nome	Sexo	Faixa etária	Parentesco
Mansinho	Macho	Adulto	Desconhecido
Teninha	Fêmea	Adulto	Desconhecido
Thaís	Fêmea	Adulto	Filha da Teninha
Titia	Fêmea	Adulto	Filha da Teninha
Tenente	Macho	Juvenil	Filho da Teninha
Tito	Macho	12 quadrissemanas - Juvenil	Filho da Teninha
Sazon	Macho	1 - 24 quadrissemanas	Filhote da Thais
Amendoim	Macho	1 -21 quadrissemanas	Filhote da Titia

Tabela 3. Nome, sexo e idade dos indivíduos do grupo D1 durante o estudo. Indivíduos nascidos antes de 2004 não têm parentesco conhecido.

Nome	Sexo	Faixa etária	Parentesco
Teimoso	Macho	Adulto	Desconhecido
Doree	Fêmea	Adulto	Filha da Dita (Grupo D2)
Donzela	Fêmea	Adulto	Filha da Dita (Grupo D2)
Oliveira	Macho	23 - Juvenil	Filho de Doree
Olinda	Fêmea	1 - 26 quadrissemanas	Filha da Doree
Zidane	Macho	1 - 22 quadrissemanas	Filho da Donzela

Tabela 4. Nome, sexo e idade dos indivíduos do grupo D2 durante o estudo. Indivíduos nascidos antes de 2004 não têm parentesco conhecido.

Nome	Sexo	Faixa etária	Parentesco
-------------	-------------	---------------------	-------------------

Xerife	Macho	Adulto	Desconhecido
Dita	Fêmea	Adulto	Desconhecido
Divina	Fêmea	Adulto	Filha Dita
Dançarina	Fêmea	34 - Juvenil	Filha Dita
Dadinho	Macho	1 - 22 quadrissemanas	Filho Dita
Sem nome	Indeterminado	1 - 21 quadrissemanas	Filhote Divina

Os grupos D1 e D2 e TE foram fundados por indivíduos que saíram do grupo CH e formaram novos grupos em momentos diferentes. Entre fevereiro e abril de 2015, a fêmea Teninha, junto com duas fêmeas Thais e Titia, um imaturo, Tenente e o macho Mansinho saíram do grupo CH e formaram o grupo TE. Os outros indivíduos presentes nesse grupo nasceram após a formação dele. Entre abril e agosto de 2018 a fêmea Doree, junto com a fêmea Donzela e o macho Teimoso saíram do grupo CH e formaram o grupo D1. Os indivíduos imaturos nasceram após a formação desse grupo. Entre setembro e outubro de 2018, a fêmea Dita, junto com as fêmeas Divina e Dançarina e o macho Xerife saíram do grupo CH e formaram o grupo D2. Os indivíduos imaturos nasceram após a formação desse grupo. No início da coleta de dados desse trabalho, em setembro de 2018, esse grupo ainda se encontrava no processo de formação, de modo que algumas vocalizações emitidas pelos adultos foram gravadas quando se encontravam no grupo CH.

2.2. Coleta de dados

A coleta de dados ocorreu durante cinco dias por semana, do início do dia até o final da tarde. Três grupos do meu estudo, o CH, D1 e D2 têm áreas de vida sobrepostas, de forma que a amostragem desses grupos foi *ad libitum*: o primeiro grupo encontrado era acompanhado ao longo daquele dia, desde o momento do encontro, até o final do dia. Ao acompanhar o grupo até o final do dia, era provável encontrar com ele no início do dia seguinte na mesma área que ele foi deixado, de forma que o grupo do dia anterior foi o mais provável de ser amostrado no dia seguinte. O grupo TE tem uma área de vida mais afastada desses três grupos e um a dois dias por semana são dedicados para encontrar e acompanhar esse grupo.

Todos os indivíduos com idade entre o 1º e o 36º mês durante o período do meu estudo foram amostrados pelos métodos animal focal (Altmann, 1974) e *ad libitum*. Cada

imaturo foi acompanhado durante um dia inteiro por semana de coleta, sendo registrado seu comportamento e suas vocalizações. A ordem de amostragem de cada imaturo foi pré-determinada em sorteio e seguida até o final da coleta. O acompanhamento desse indivíduo foi interrompido quando (1) esse indivíduo foi perdido de vista, (2) estava em um local que não era possível ver/ouvir se está emitindo vocalizações (por exemplo, em cima de buritis), (3) estava em locais com baixa visibilidade com outros indivíduos muito próximos a ele, de modo que não era possível identificar o emissor das vocalizações (por exemplo, em cima de mangueiras que são muito altas e com copas muito densas e normalmente há vários indivíduos se alimentando próximos uns dos outros), (5) quando outro indivíduo emitia vocalizações ou fazia comportamentos mais raros de serem gravados/observados (por exemplo comportamentos de encontro entre infantes e adultos).

Quando o acompanhamento de um indivíduo que estava sendo amostrado era interrompido por qualquer um desses motivos, o próximo indivíduo imaturo a ser amostrado era o primeiro a ser encontrado (no caso de 1 a 4) ou o que tivesse alguma preferência de ser amostrado em relação ao indivíduo anterior (no caso de 5).

O registro das vocalizações e comportamentos dos indivíduos juvenis (maiores entre 3 e 5 anos para fêmeas e entre 3 e 6 anos para machos) e adultos (maiores de 5 anos para fêmeas e maiores de 6 anos para machos) foi feito em conjunto com as vocalizações e comportamentos de imaturos. Infantes, principalmente no início de suas vidas, passam muito tempo próximos das mães. Quando começam a ficar mais independentes, interagem frequentemente com outros indivíduos juvenis e adultos, de forma que vocalizações e comportamentos desses indivíduos puderam ser registrados também.

O registro das vocalizações foi feito com um microfone unidirecional Sennheseir ME 66 com proteção windscreen e um gravador ZOOM H6. A emissão de todas as vocalizações emitidas pelo indivíduo que está sendo acompanhado foi marcada no próprio gravador com uma função que ele permite, de forma que vocalizações emitidas por outros indivíduos não fossem confundidas com as emitidas pelo indivíduo que estava sendo acompanhado. Quando o indivíduo estava próximo ou interagindo com outro indivíduo que emitiu vocalizações, essas vocalizações também foram marcadas e ditados por quem estava registrando as vocalizações.

A gravação das vocalizações foi feita por mim e por um assistente de campo, Claudio Fonseca Feitosa, treinado por mim durante o período em que foi iniciada a coleta. Durante o

período que eu estive no campo, eu fiquei responsável por gravar as vocalizações enquanto meu assistente de campo filmava os indivíduos simultaneamente, sendo registrado assim, o contexto da emissão das vocalizações que estão sendo gravadas. Durante o período que eu não estive no campo, meu assistente ficou responsável por gravar as vocalizações. Dessa forma, foi possível acompanhar, de maneira mais contínua, meus sujeitos do estudo até o final da minha coleta de dados.

Durante 2018 e 2019 eu fiz três idas ao campo: entre 03 de setembro e 08 de outubro de 2018; entre 13 de março de 2019 e 26 de abril de 2019 e entre 4 e 24 de julho de 2019. Entre esses períodos até agosto de 2020, os filhotes continuaram a ser acompanhados e gravados pelo assistente de campo, com exceção dos meses de abril e maio de 2020, que a coleta foi parada por conta da pandemia da Covid-19. Porém, alguns períodos ficaram sem amostras pois foram períodos em que nenhum dos grupos foram encontrados, provavelmente porque se encontravam em áreas mais afastadas ou em áreas inacessíveis por nós (por exemplo, em cima de morros ou em áreas privadas que não tínhamos acesso). Por conta disso, os infantes não foram amostrados em todas as idades e cada quadrissemana amostrada apresentou um N baixo de infantes (Tabela 5). Apesar dessas limitações na amostragem, foi possível amostrar todos indivíduos em idades diferentes, de forma que possibilitou a comparação entre idades, controlando a variação dos dados para os indivíduos.

Tabela 5. Número de infantes amostrados em cada mês

Idade (mês)	Número de infantes amostrados
2	4
3	4
6	6
7	3
8	4
11	3
17	5
19	6
22	6

23	5
24	6
25	4
26	4
27	2
28	2
29	1
30	4
31	3
32	1
34	3
35	2
36	1
Juvenil	6

2.3. Sincronização de áudios e vídeos

Os vídeos foram sincronizados com os áudios no programa PluralEyes 4.Ink, de forma que os comportamentos filmados foram pareados com as vocalizações emitidas. Essa sincronização foi realizada por duas estudantes de graduação bolsistas de pesquisa, Julia Folchito e Fernanda Cardoso, treinadas por mim. Os trechos de áudios e vídeos em que não houve sincronização foram descartados.

Obtivemos um maior tempo de sincronização e um maior número de indivíduos amostrados no primeiro ano de vida dos indivíduos, de modo que as análises foram feitas para esse período do desenvolvimento (Tabela 6).

Tabela 6. Quantidade de tempo gravado para cada indivíduo em cada mês de desenvolvimento.

Indivíduo	Idade (mês)					Total geral
	3	6	10	11	12	
Amora	00:13:13	00:22:35				00:35:48

Chico	00:07:55 00:08:34	00:06:54 00:23:23
Espinafre	00:56:55 00:28:24 00:04:16 00:08:52	01:38:27
Heroi	00:30:08	00:23:37 00:53:45
Marie	00:36:26	00:06:04 00:42:30
Tito		00:18:39 00:18:39
Total geral	02:11:24 00:50:11 00:26:51 00:38:33 00:25:33	04:32:32

2.4. Classificação das vocalizações

Foram gerados espectrogramas no programa Raven 1.6 que gera gráficos com o tempo, a frequência e a energia das vocalizações. As vocalizações foram classificadas visualmente, a partir desses espectrogramas, em 32 tipos diferentes (ver descrição na Tabela 7), de acordo com a descrição do repertório vocal desse gênero (*S. libidinosus*: Lisboa et al., 2021; *S. flavius*: Bastos et al., 2015; *S. nigritus*: di Bitetti & Wheeler, 2017). Alguns tipos de vocalizações tinham padrões diferentes das vocalizações já descritas e foram classificadas entre outros tipos por mim.

Tabela 7. Descrição do repertório vocal *S. libidinosus*.

Vocalização	Estrutura geral	Contexto de emissão em adultos
Nota de contato agressiva (ACN)²	Tem uma estrutura semelhante a notas de contato, mas costuma ser mais ruidosa, possivelmente sendo uma variação dessa vocalização.	Emitidas em sequência pelo agressor, junto com displays agressivos.
Staccato rápido ascendente (ARS)²	Notas curtas, com amplitude grande. Pode ser emitida em série, lembrando um <i>trill</i> mais intenso, mas pode ser emitidas sozinhas.	Emitida em resposta a uma ameaça ou agressão.
Balucio²	Sons tonais puros, podendo ser ascendentes ou descendentes, não há um padrão consistente e não se assemelha com qualquer vocalização do repertório de adultos.	Não é emitida por adultos.

Bark²	Constitui um único elemento que começa com um leve aumento de frequência e logo em seguida, diminui a frequência abruptamente.	Emitida em resposta a predadores aéreos e elicia comportamentos de alerta em outros indivíduos.
Chihui²	Geralmente é composta por duas notas de contato, mas pode haver até 4. A primeira nota costuma ser mais grave e as notas seguintes aumentam a frequência, mas as vezes as notas seguintes podem ter uma frequência menor do que a primeira nota.	Emitida durante o forrageamento e consumo de alimentos.
Chuck²	É uma nota que tem uma frequência que cai rapidamente, lembrando um latido, mas não tem uma pequena porção inicial com um leve aumento de frequência.	Emitido por machos adultos em resposta de displays sexuais.
Cough²	Notas de banda larga e ruidosas que sonoramente, parecem uma tosse, mas as vezes pode apresentar harmônicas.	Emitido por indivíduos que emitem agressão intensa, principalmente para outras espécies como humanos, em conjunto de <i>displays</i> de <i>mobbing</i> e outras vocalizações agressivas.
Nota de contato (CN)²	Uma única nota curta, de baixa frequência e com várias harmônicas. Apresenta uma pequena modulação de frequência, se assemelhando a um u invertido.	É emitida em diversos contextos mas é mais comum durante eventos de forrageamento, incluindo busca e consumo de alimento e durante deslocamento.
DHip²	Composto por dois ou mais elementos que sozinhos, se assemelham a hip. O segundo elemento pode ter uma frequência maior ou menor do que o primeiro.	Emitida nos mesmos contextos de hip, mas é uma vocalização mais rara.
Vocalização associada a alimento (FAWS)²	Composta por uma série de notas longas e puras, que se assemelham sonoramente a assobios, mas diferente do WS, essa sequência tem notas introdutórias CN, <i>chihui</i> ou <i>grgr</i> .	Emitida durante o consumo de alimentos de boa qualidade e abundantes. Também são emitidas em respostas às vocalizações de outros indivíduos e geralmente, provocam a atração de indivíduos para a fonte alimentar.
Grgr²	Constituída por 2-3 elementos curtos que, separadamente, se assemelham a notas de contato, mas são emitidos em um intervalo extremamente curto, quase imperceptível, soando como um "som quebrado".	Emitida durante o consumo de alimentos, geralmente em fontes abundantes.

Grugru¹	Composta por uma sequência de sons curtos, ruidosos de banda larga e baixa frequência. Pode ter os primeiros elementos com algumas harmônicas. Pode suceder <i>trills</i> .	Emitida durante a interação com infantes recém-nascidos. Normalmente o emissor coloca a face na face do infante e emite a vocalização abrindo e fechando os lábios protusos, lembrando a beijos.
Hiccup¹	Composta por dois elementos, sendo o primeiro um hip, seguido de um <i>cough</i> .	Emitida nos mesmos contextos de <i>hiku</i> , pode ser uma variação dessa vocalização.
Hiku²	Parecido com o <i>Hiccup</i> , também é composta por dois elementos, sendo o primeiro um hip, mas o segundo elemento é um <i>ku</i> .	São emitidas geralmente quando se assustam com algo (p. ex. quase caem do galho ou quando estão forrageando insetos), mas podem ser emitidas em resposta a predadores terrestres, incluindo felinos e cobras. Essa vocalização também pode ser emitida em resposta à agressão. Quando emitida, essa vocalização gera comportamentos de alerta nos receptores e caso eles estejam no chão, eles sobem nas árvores ao redor.
Hip¹	Nota curta e pura, de alta frequência	Emitida em contextos de estresse, geralmente quando os indivíduos manipulam algum alimento ou quando tentam acessar parte do alimento mas têm alguma dificuldade. Também podem ser emitidas para predadores terrestres.
Ke¹	Notas ruidosas e curtas emitidas em séries ou sozinhas, e individualmente lembram um <i>pip</i> ruidoso ou um <i>cough</i> em uma frequência maior.	Animais agressivos podem emitir essas vocalizações acompanhadas do display de boca aberta e dentes à mostra.
Ku¹	Vocalização ruidosa e de baixa frequência.	Emitida em contextos de estresse, geralmente quando os indivíduos manipulam algum alimento ou quando tentam acessar parte do alimento mas têm alguma dificuldade.
Lip-smack (LS)²	Composta por alguns elementos curtos e rápidos, e algumas harmônicas e com uma modulação de frequência descendente. Séries de 3 ou 4 elementos lembram um <i>trill</i> emitido em uma frequência mais baixa e pode terminar com um som ruidoso.	Pode ser emitida durante o comportamento de <i>lipsmacking</i> , em conjunto com <i>grugru</i> . Indivíduos habituados a observadores humanos às vezes produzem essa vocalização para eles, usualmente com a abertura das pernas, mostrando a genitália. Nesse contexto, é comum o emissor balançar rapidamente a cabeça de um lado para o outro, como no movimento de dizer “não”.

Patinado ²	Essa vocalização lembra uma única nota de FAWS, mas com uma grande modulação de frequência.	Vocalização rara, emitida durante o consumo de alimentos de alta qualidade e abundantes.
Peepd	Vocalização curta e harmônica, de baixa frequência, lembra um CN, mas ao invés de um "u invertido" a frequência diminui, levemente.	Não há descrição
Peeps	Vocalização curta e harmônica, de baixa frequência, lembra um CN, mas ao invés de um "u invertido" a frequência aumenta, levemente.	Não há descrição
Pip ²	Nota curta de alta frequência, pode ser emitido sozinho ou em séries. A nota pode apresentar o final ruidoso.	Emitida por agressores durante um evento de agressão intenso. Geralmente, os indivíduos emitem essa vocalização com outros displays de agressão, como "open mouth bared teeth".
Scream ²	Vocalização atonal e ruidosa, de banda larga.	Emitidas por vítimas que são alvos de agressão, mas mais rara do que <i>squeal</i> , geralmente a agressão é mais intensa.
Sirena ²	Vocalização de alta amplitude, notas longas com grande modulação de frequência, emitidas em série. Algumas notas podem ser mais ruidosas.	Emitida durante o encontro entre dois indivíduos que permaneceram um tempo sem contato. Geralmente emitida junto com display de reunião, que envolve correr em direção ao outro com braços abertos, culminando em um "abraço".
Scream pulsado ²	Notas curtas que lembram <i>scream</i> só que mais curto, emitidas em sequência, e pode haver estruturas tonais.	Mais rara do que <i>squeal</i> e <i>scream</i> , é emitida por indivíduos que são vítimas de agressão intensa.
Squeal ²	Vocalização longa, se alta frequência e com grande modulação de frequência. É emitida em séries longas, junto com outras vocalizações, como <i>Scream</i> e <i>Pip</i> .	Emitida por indivíduos que são alvos de agressão, pode estar associada com recrutamento de aliados.
SquealScream	Uma combinação de <i>squeal</i> e <i>scream</i> , sem um intervalo entre elas.	Não há descrição.
Ti	Uma única nota de <i>trill</i> . Se assemelha a um Hip, mas é menos intensa e com duração um pouco maior.	Não há descrição.

Trill²	Constituída por 2 ou mais elementos curtos e puros, emitidos em sequência. É mais comum esses elementos aumentarem progressivamente de frequência e as vezes, os últimos elementos diminuir progressivamente, em um formato de "u" invertido, mas também podem diminuir ou permanecer na mesma faixa de frequência.	O contexto de emissão dessa vocalização varia com a idade. Imaturos emitem geralmente quando querem ser cuidados, intercalando com a emissão de série de assobios; juvenis emitem durante interações sociais, como quando estão interessados em um alimento consumido por outro indivíduo ou quando recebem agressão; adultos emitem trills aparentemente quando querem mudar a direção de movimento do grupo.
Trillsqueal¹	Um <i>trill</i> sendo que a última nota é alongada e geralmente apresenta uma modulação de frequência.	Emitido por infantes, quando são deixados para trás do grupo.
Wah wah²	Série de notas ruidosas, de baixa frequência.	Emitida em situações de barulhos muito altos, como trovões.
Série de assobios (WS)²	Composta por uma série de notas longas e puras, que se assemelham sonoramente a assobios. Essas notas podem sofrer modulações de frequência, que pode se acentuar nas últimas notas. É comum infantes emitirem WS com <i>trills</i> iniciando a sequência.	Infantes emitem WS quando querem ser carregados e/ou amamentados. Adultos e juvenis emitem WS quando estão perdidos do grupo e querem retomar o contato. Nesse caso, outros indivíduos podem responder essa vocalização, também emitindo WS.

¹Di Bitetti & Wheeler, 2017²Lisboa et al., 2021

2.5. Caracterização do repertório vocal

Para descrever o repertório vocal dos infantes e a primeira emissão de cada tipo de vocalização, foram consideradas todas as vocalizações em que os emissores foram identificados, podendo ser tanto o focal quanto indivíduos próximos a ele que foram identificados por quem gravava os áudios. Também foram analisados áudios gravados *ad libitum*.

Foi considerado o contexto de emissão daquela vocalização por adultos, descrito no repertório vocal em di Bitetti e Wheeler (2017) e Lisboa et al. (2021), como base para a comparação do contexto de uso por infantes. Os repertórios das duas espécies são muito semelhantes, em termos de tipo de vocalização e do contexto de uso. As vocalizações de *S. nigrurus* foram consideradas quando se assemelhavam mais às vocalizações deste trabalho ou quando não havia descrição destas no repertório de *S. libidinosus*.

Foram 77,57 horas de gravação de 20 indivíduos do primeiro mês até o 35º mês com 6635 emissões de vocalizações. O 36º mês foi descartado por haver apenas cinco minutos de amostragem de um indivíduo.

2.6. Transcrição de vídeos

Os vídeos foram transcritos por Fernanda Cardoso no programa Boris, seguindo o etograma (Tabela 8).

Tabela 8. Etograma dos comportamentos considerados para a transcrição dos vídeos.

Comportamento	Descrição
Catação	Inspeção ou manipulação dos pelos de um indivíduo por outro, utilizando as mãos ou boca. Pode ocorrer entre indivíduos diferentes e o focal pode ser quem realiza ou quem recebe.
Lipsmacking	Expressão facial de movimentação de abertura e fechamento dos lábios direcionada a um filhote. Pode ocorrer entre indivíduos diferentes e o focal pode ser quem realiza ou quem recebe.
Tocar	Indivíduo posiciona a mão sobre outro. Pode ocorrer entre indivíduos diferentes e o focal pode ser quem realiza ou quem recebe.
Apoiar	Indivíduo envolve outro com os braços, de forma a segurá-lo. Pode ocorrer entre indivíduos diferentes e o focal pode ser quem realiza ou quem recebe.
Brincadeira	Dois ou mais indivíduos realizam comportamentos espontâneos sem finalidade, como pular, agarrar, rolar, perseguir e correr, acompanhados por uma expressão de boca aberta relaxada. Pode ocorrer entre indivíduos diferentes, em diferentes substratos (árvores ou solo) e o focal pode, ou não, ser aquele que toma a iniciativa.
Brincadeira solitária	O indivíduo focal realiza comportamentos espontâneos sem finalidade, como pular e balançar-se em galhos repetidas vezes. Pode ocorrer em diferentes substratos (árvores ou solo) e pode ser o início de uma brincadeira em grupo.
Forragear	Busca e ingestão de alimento ou líquidos. Inclui comportamento como utilização das mãos e boca para manipular galhos e levantar folhas e pedras, assim como cavar o chão.
Pedir alimento	Indivíduo solicita a partilha a um indivíduo que possui alimento através da aproximação das mãos ou boca em direção ao item alimentar. Pode ocorrer entre indivíduos diferentes e o focal pode ser quem realiza ou quem recebe.
Partilha de alimento	Indivíduo permite que o outro consuma pedaços do item alimentar que está comendo. Pode ocorrer entre indivíduos diferentes e o focal pode ser quem realiza ou quem recebe.

Perseguir vertebrado (alimento)	Indivíduo corre em direção a um vertebrado que possa ser alimento, o qual foge.
Amamentação	Contato oral entre o infante e o mamilo da mãe. O focal pode, ou não, tomar a iniciativa.
Aloamentação	Contato oral entre o infante e o mamilo de uma a fêmea que não seja a mãe. Pode ocorrer entre indivíduos diferentes e o focal pode, ou não, tomar a iniciativa.
Processar	Indivíduo age sobre o alimento para facilitar sua ingestão, por exemplo, golpeando o alimento contra uma superfície ou utilizando uma pedra.
Ameaça	Expressão facial de exposição dos caninos direcionada a outro indivíduo. Pode ser direcionada a indivíduos diferentes e o focal pode ser quem realiza ou quem recebe.
Briga	Dois ou mais indivíduos se engajam em comportamentos agressivos, como bater, puxar e morder. Pode ocorrer entre indivíduos diferentes e o focal pode ser quem realiza ou quem recebe.
Agressão	Um indivíduo realiza algum comportamento agressivo sobre outro, como empurrar, bater e morder, porém não é correspondido agressivamente, diferente da briga. Pode ocorrer entre indivíduos diferentes.
Submissão	Um indivíduo não responde agressivamente à comportamentos agressivos direcionados a ele, emite uma expressão facial de sobrancelhas levantadas e boca aberta, dirige seu olhar ao outro indivíduo e apresenta uma postura encolhida (contraído). Pode ocorrer entre indivíduos diferentes.
Perseguição	Indivíduo corre em direção a outro, que foge. Ocorre em situação agonística, como durante uma briga, se diferenciando da perseguição durante uma brincadeira. Pode ocorrer entre indivíduos diferentes e o focal pode ser quem persegue ou o perseguido.
Rejeição materna	Conflito entre mãe e filhote no qual a mãe rejeita o filhote impedindo a amamentação ou o transporte por meio de empurrões, tapas ou mordidas.
Alarme	Indivíduo sinaliza aos outros algum perigo por meio de vocalizações e comportamentos de estado de alerta, como ficar bípede e olhar rapidamente para várias direções.
Receptor	Indivíduo reage a vocalização de alarme emitida por outro, emitindo, então, comportamentos de estado de alerta, como ficar bípede e olhar rapidamente para várias direções. Pode ocorrer entre indivíduos diferentes.
Locomoção sozinho	Indivíduo se desloca. Pode ocorrer em diferentes substratos (árvores ou solo).
Transporte pela mãe	Mãe carrega o filhote em suas costas. Pode ocorrer em diferentes substratos (árvores ou solo).
Transporte por outro indivíduo	Indivíduo que não é a mãe carrega o filhote em suas costas. Pode ocorrer entre indivíduos diferentes e em diferentes substratos (árvores ou solo).

Tentativa de transporte	Filhote tenta subir nas costas de outro indivíduo para ser transportado e é recusado. Pode ocorrer entre indivíduos diferentes e em diferentes substratos (árvores ou solo)
Parado	Filhote permanece sentado ou deitado em diferentes substratos (árvores ou solo). Inclui posição de descanso (deitado de bruços em galho)
Saudação	Indivíduos de um mesmo grupo se aproximam rapidamente emitindo muitas vocalizações altas até o momento de contato, podendo, ou não, se abraçar. Pode ocorrer entre indivíduos diferentes e o focal pode, ou não, ser aquele que toma a iniciativa.
Solicitação de cuidado	Filhote solicita cuidado materno vocalizando em direção a mãe, as vezes seguindo-a. Geralmente a mãe se locomove até o filhote e o carrega ou o amamenta.
Interação	Filhote olha em direção ao pesquisador e vocaliza, podendo ou não abrir as pernas e mostrar a genitália.
Fora de cena	Indivíduo focal não aparece no quadro da gravação, ou aparece apenas parte do corpo, de forma que não é possível saber o que está fazendo.

2.7. Análise estatística

Como o tempo de amostragem dos filhotes foi desigual, foi calculada a taxa de emissão de cada tipo de vocalização para cada indivíduo ao longo dos três primeiros anos. A amostragem de cada indivíduo também não foi contínua ao longo dos meses, tendo indivíduos que contribuíram com a amostragem para alguns meses e não para outros. Dessa forma, uma média das taxas de emissão de cada indivíduo foi calculada para cada mês para descrever o uso das vocalizações ao longo dos 35 meses. Apenas as vocalizações emitidas pelo indivíduo focal foram consideradas para essa análise.

Foi calculada a duração relativa de cada comportamento transcrito por indivíduo e por mês, calculando o tempo de duração de um determinado comportamento dividido pelo tempo total de amostragem daquele indivíduo naquele mês. Foi feita a média da duração e cada comportamento em cada mês para descrever a duração de cada comportamento ao longo do primeiro ano.

A partir da taxa de emissão, foi feita uma análise de correspondência de emissão das vocalizações e os contextos de emissão. Essa análise constrói gráficos com os componentes principais das linhas e colunas de uma matriz e permite a visualização da relação entre elas.

3. RESULTADOS

3.1. Desenvolvimento do repertório vocal

A primeira emissão de vocalização ocorreu no 2º mês de vida (Tabela 9). Neste mês, houve a emissão de 15 tipos de vocalizações diferentes (Tabela 9) e, ao longo dos primeiros 24 meses, os infantes emitiram entre 1 e 6 novos tipos de vocalizações, totalizando 32 tipos de vocalizações emitidas. Depois do 24º mês, não houve emissão de um novo tipo de vocalização (Figura 1).

Tabela 9. Descrição do repertório vocal ao longo dos primeiros 35 meses de *S. libidinosus*.

Idade da primeira emissão	Número de infantes amostrados	Número de infantes que emitiram a vocalização / número de infantes amostrados	Vocalização
2º mês	4	1	Staccato rápido ascendente (ARS)
		2	Balbucio
		2	Chihui
		2	Nota de contato (CN)
		1	Grgr
		1	Hiku
		1	Hip
		2	<i>Peepd</i>
		3	Pip
		2	Squeal

Idade da primeira emissão	Número de infantes amostrados	Número de infantes que emitiram a vocalização /número de infantes amostrados	Vocalização
		3	<i>Ti</i>
		3	Trill
		1	TrillSqueal
		3	Série de assobios (WS)
3º mês	4	2	Chuck
		1	Cough
6º mês	6	1	Vocalização associada a alimento (FAWS)
		2	Hiccup
		1	Ke
		1	Ku
		2	<i>Peeps</i>
		2	Sirena
7º mês	3	1	Grugru
		1	Scream pulsado
8º mês	4	1	Lip-smack (LS)
		1	Wah wah
11º mês	3	1	DHip
17º mês	5	1	Scream

Idade da primeira emissão	Número de infantes amostrados	Número de infantes que emitiram a vocalização / número de infantes amostrados	Vocalização
19º mês	6	1	Bark
22º mês	6	1	<i>SquealScream</i>
23º mês	5	1	Patinado
24º mês	6	1	Nota de contato agressiva (ACN)

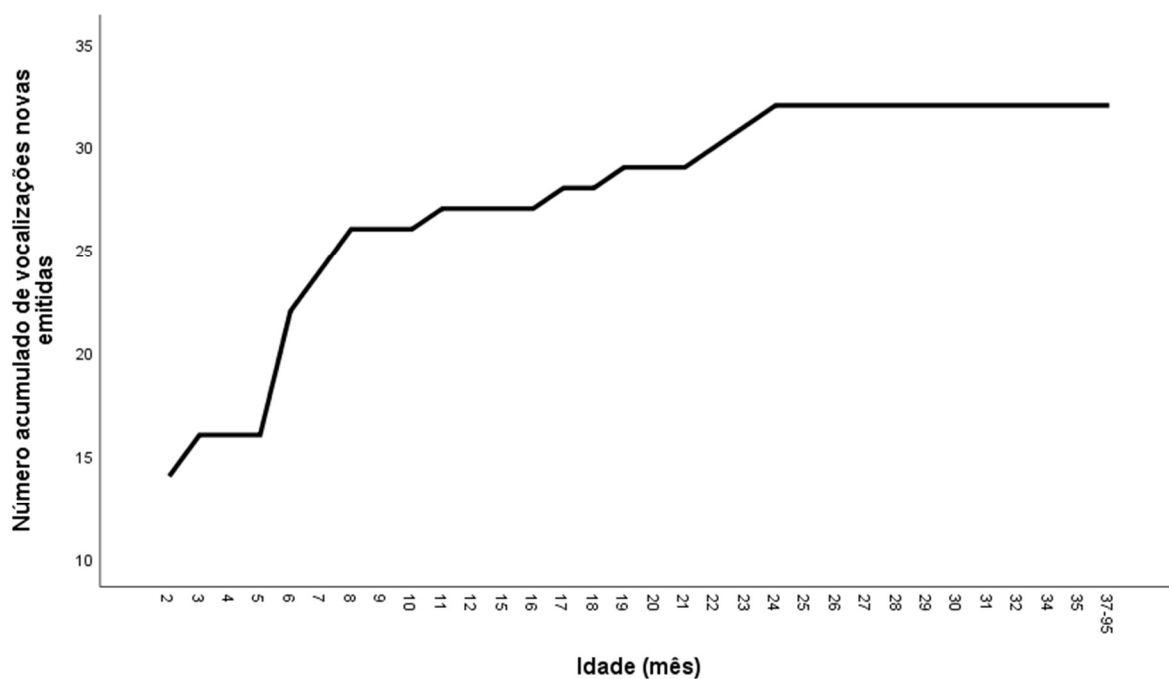


Figura 1. Número acumulado de tipos novos de vocalizações emitidas por idade. A partir do mês 24, não há mais emissão de novos tipos de vocalização.

As primeiras vocalizações emitidas foram, principalmente, vocalizações de contato (balbucio, CN, *trill* e WS) e vocalizações emitidas em contexto de estresse (*Hip*, *hiku*, *pip*, *squeal* e *ti*). As taxas de emissão de cada tipo de vocalização variaram ao longo do desenvolvimento (Anexo A), mas *trill* foi a vocalização com maior taxa de emissão na

maioria dos meses, com exceção dos meses 17, 21, 24, 26, 27, 28, 29, 30, 31 e 34. Nessas idades, as vocalizações CN e *chihui* tiveram a maior taxa de emissão com exceção do mês 17, que teve a vocalização *hiccup* com maior taxa de emissão.

3.2. Desenvolvimento do uso em relação aos contextos de emissão

Foram 461 emissões de 14 tipos de vocalizações em 15 contextos diferentes ao longo do primeiro ano de vida. A duração média dos contextos foi diferente de acordo com a idade, principalmente dos contextos amamentação, brincadeira, forragear, locomoção sozinho e transporte pela mãe (Figura 2).

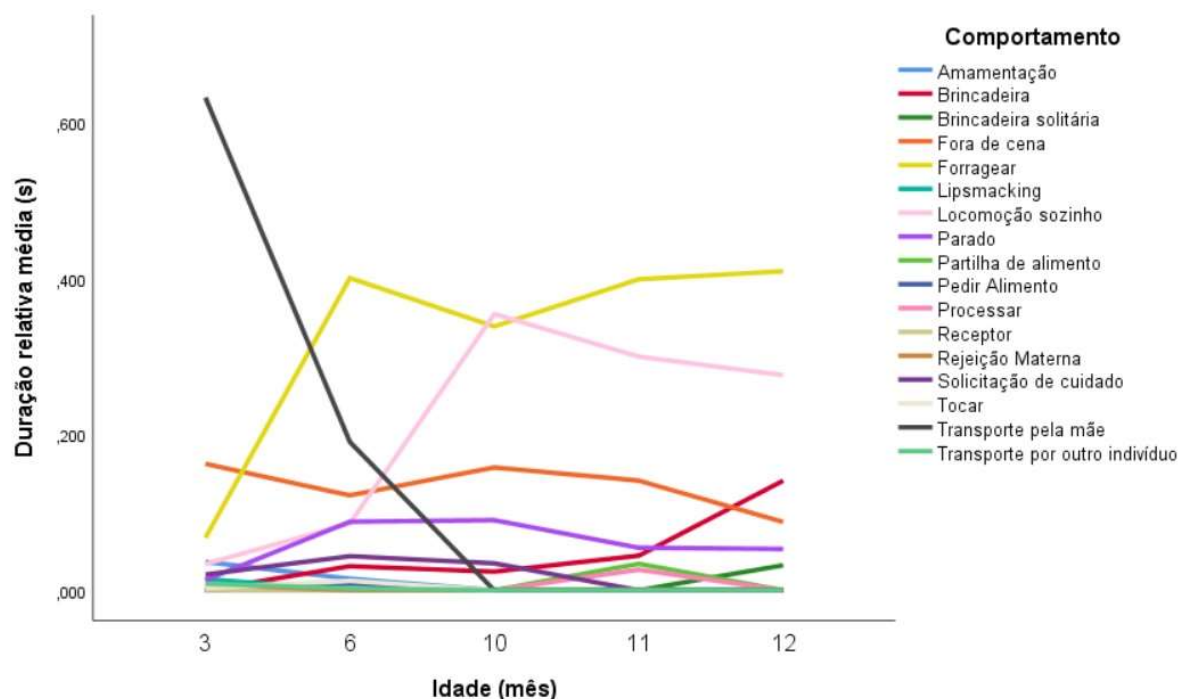


Figura 2. Duração relativa média de cada comportamento de infantes de macacos-prego ao longo do primeiro ano de vida.

A partir da análise de correspondência, constatei associação entre alguns tipos de vocalizações e os contextos no 3º mês de vida dos imaturos (Figura 3; $X^2=1753,683$, $p<0,001$). A vocalização *trill* foi associada com o contexto de forrageamento, solicitação de cuidado e locomoção sozinho, mas *hiku* teve uma associação mais forte com esse contexto. WS foi associado com transporte por outro indivíduo, rejeição materna e solicitação de cuidado. *Ti* e *pip* tiveram uma associação fraca com rejeição materna. Os contextos transporte pela mãe, *lipsmacking*, amamentação, tocar e receptor foram associados à ausência de

emissão de vocalizações. As vocalizações *cough* e *chuck* não foram associadas a nenhum contexto.

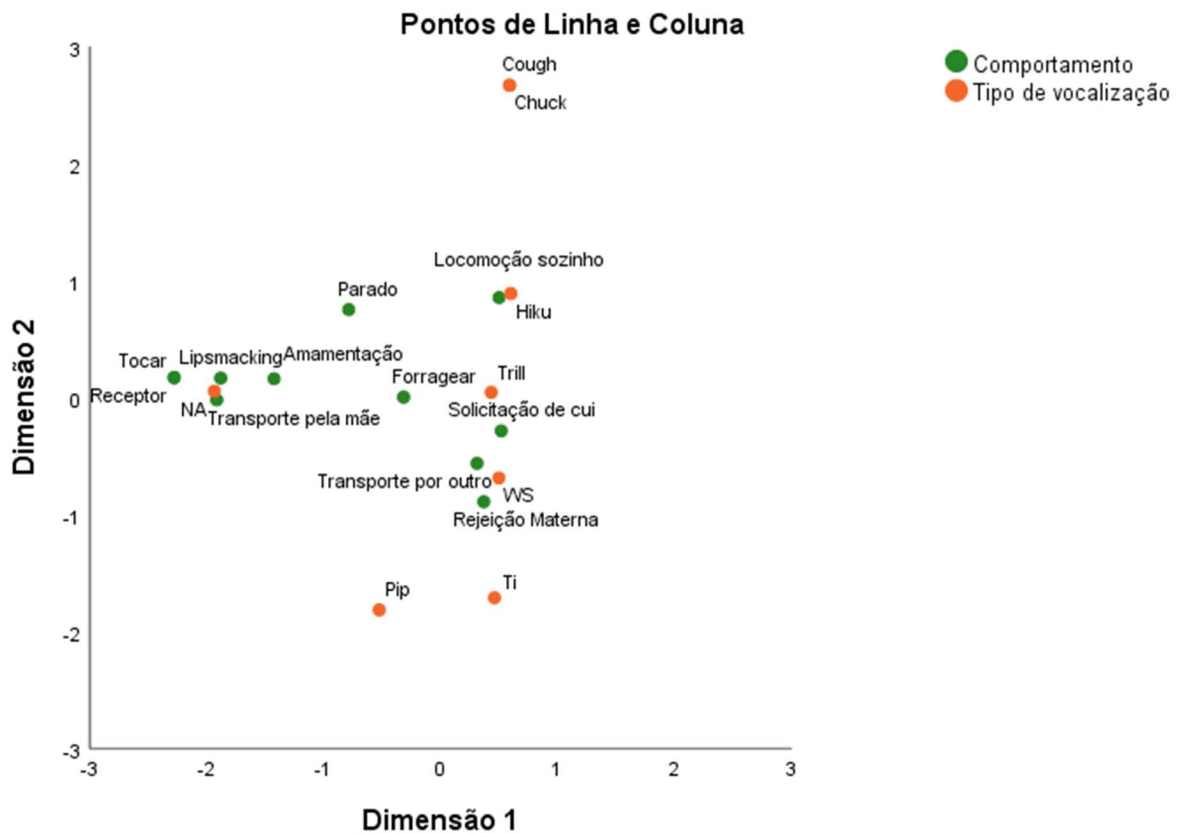


Figura 3. Análise de correspondência entre o tipo de vocalização e o comportamento no terceiro mês de vida de macacos-prego (*S. libidinosus*).

Todas as associações entre vocalizações e contextos que ocorreram no 3º mês também ocorreram no 6º mês pela análise de correspondência (Figura 4; $X^2=1022,214$, $p<0,001$), porém, de uma maneira mais fraca. *Chuck* e *cough* continuaram não tendo associação com nenhum contexto e os contextos transporte pela mãe, *lipsmacking*, amamentação, tocar e receptor continuaram sendo associados à ausência de emissão de vocalizações.

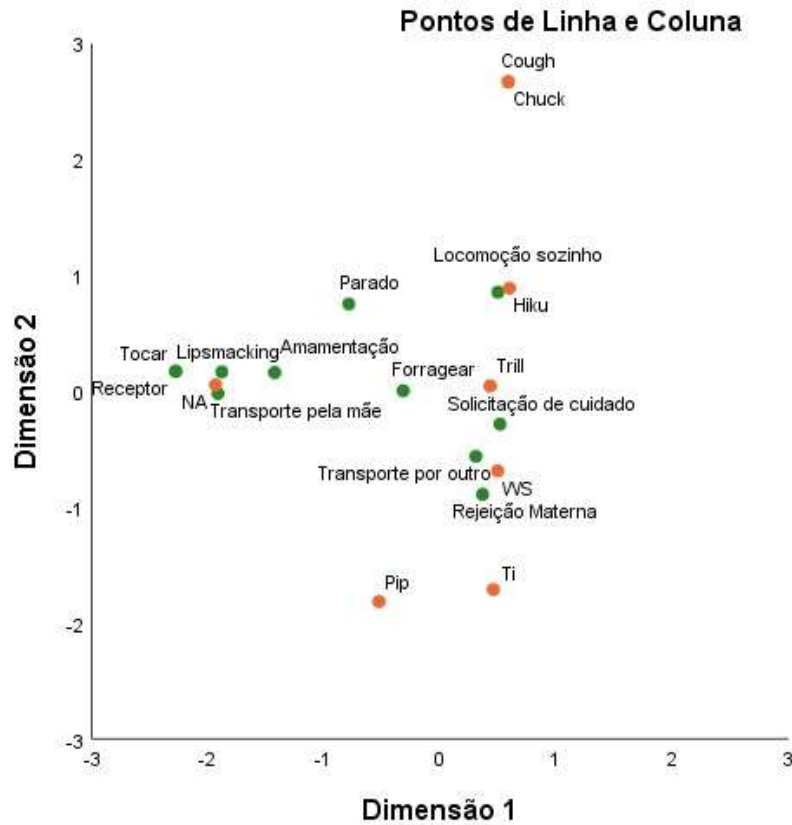


Figura 4. Análise de correspondência entre o tipo de vocalização e o comportamento no sexto mês de vida de macacos-prego (*S. libidinosus*).

No mês 10, a associação entre os contextos e as vocalizações foi mais fraca ainda (Figura 5; $X^2=510,965$, $p<0,001$). Trill continuou associado, de maneira fraca, à solicitação de cuidado e também foi associado de maneira fraca à brincadeira. WS continuou associado com solicitação de cuidado, mais forte do que o trill. O contexto de forrageamento foi associado de uma maneira mais forte a vocalização CN e de uma maneira mais fraca a chihui. O contexto de locomoção sozinho foi associado de uma maneira fraca com ti, grgr, pip e *peepd* e uma maior associação com ausência de vocalização. O contexto parado também teve associação com ausência de vocalização e, de uma maneira mais fraca, a *peepd*. O contexto de maior associação de hiccup foi o de forrageio, apesar de ser uma associação muito fraca.

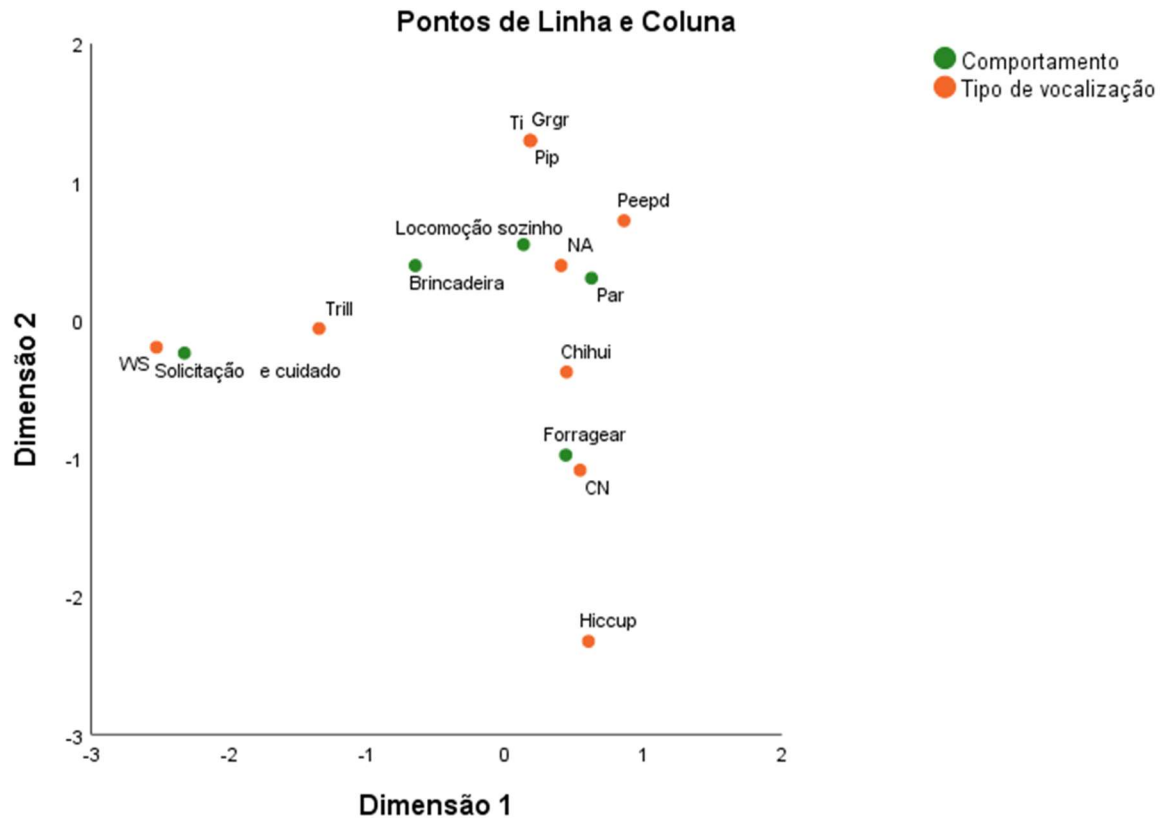


Figura 5. Análise de correspondência entre o tipo de vocalização e comportamento no décimo mês de vida de macacos-prego *S. libidinosus*.

No mês 11 também houve associação entre os contextos e as vocalizações, mas essa associação foi mais fraca do que no mês 10 (Figura 6; $X^2=307,069$, $p<0,05$). Trill continuou sendo associado de maneira fraca à brincadeira, CN continuou associado a forragear, porém de uma maneira mais fraca do que no mês anterior e hiku e hiccup se associaram de uma maneira mais fraca a esse contexto também. Peepd e chihui foram associados a partilha de alimento e ti e hip foram mais associados de uma maneira fraca ao contexto processar.

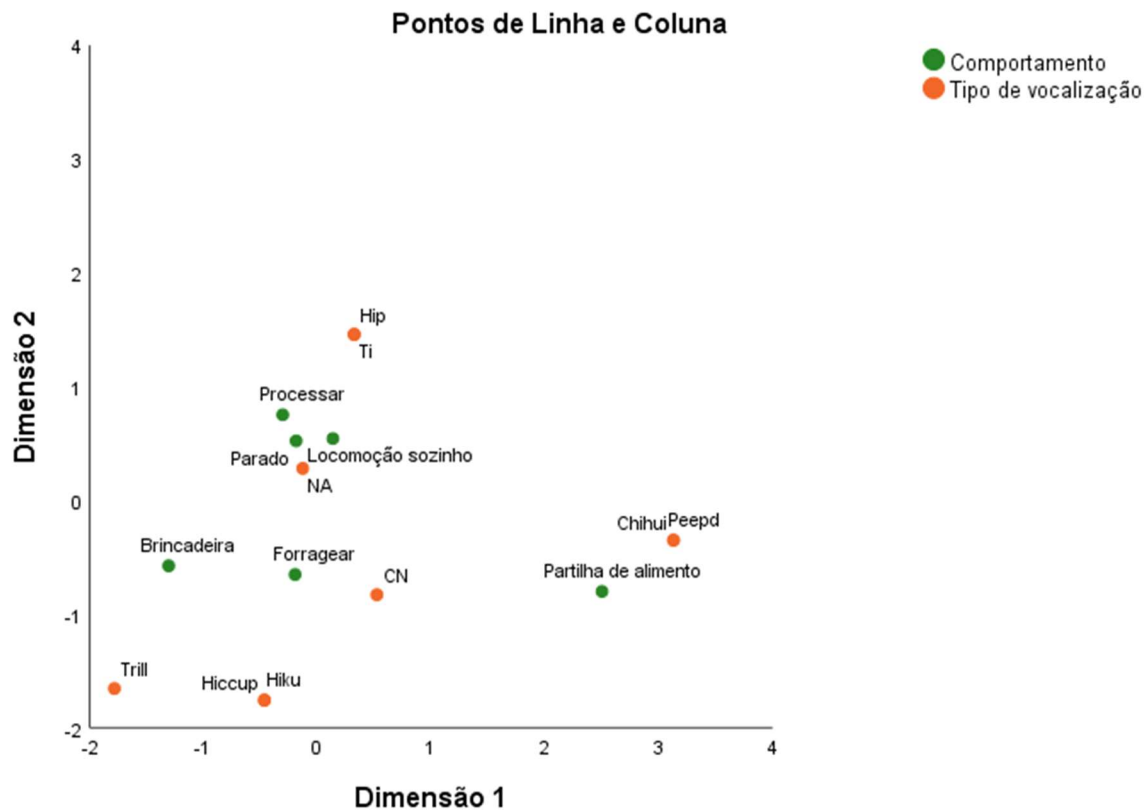


Figura 6. Análise de correspondência entre o tipo de vocalização e o comportamento no décimo primeiro mês de vida de macacos-prego *S. libidinosus*.

No mês 12, a associação entre as vocalizações e os contextos não foi significativa ($p > 0,05$).

4. DISCUSSÃO

4.1. Desenvolvimento do repertório vocal

Neste trabalho, quantificamos a emissão das vocalizações de infantes de macacos-prego com o objetivo de entender quando eles começam a emitir vocalizações e quais são essas vocalizações. Esperávamos que o repertório vocal fosse adquirido gradualmente ao longo do desenvolvimento.

Os resultados estão de acordo com o que esperávamos. Infantes de macacos-prego *S. libidinosus* adquirem o repertório vocal da espécie de forma gradual, ao longo dos dois primeiros anos de vida. O balbucio foi a única vocalização emitida apenas por imaturos no 2º

mês de vida, o que também foi observado em outras populações de macacos-prego (*S. nigritus*: Di Bitetti & Wheeler, 2017; *S. libidinosus*: Lisboa et al, 2021). Não se sabe se essa vocalização é uma forma imatura de outras vocalizações o que deve ser futuramente investigado.

Nossos resultados sugerem que os infantes são capazes de sinalizar o seu estado emocional e características ambientais desde cedo, mas necessitam experiência de interações sociais positivas para a emissão de vocalizações típicas deste contexto. Vocalizações associadas a estresse e de contato aparecem mais cedo no desenvolvimento de *S. libidinosus*, já no 2º mês de vida, e são as mais emitidas. Vocalizações usadas para sinalizar características do ambiente, como vocalizações de alimento e vocalizações de alarme, também aparecem cedo no repertório, apesar das primeiras vocalizações de alarme que são emitidas (*hip* e *hiku*) parecerem mais genéricas, já que não são emitidas apenas em contexto de predação por adultos, mas também em contexto de estresse, como eventos de agressão (di Bitetti & Wheeler, 2017). Outras vocalizações emitidas em eventos de agressão como *ARS*, *pip* e *squeal*, também aparecem no 2º mês. Já as vocalizações que são usadas em interações sociais afiliativas como *sirena*, *grugru* e *lip-smacking* aparecem mais tarde, a partir do 6º mês. A associação das vocalizações com o contexto de emissão, porém, será discutida na segunda parte para entender se o uso já é associado a contextos específicos desde cedo ou se a experiência é necessária para o uso das vocalizações nos mesmos contextos emitidos por adultos.

O repertório vocal dessa espécie tem vocalizações que pertencem a categorias discretas, mas alguns tipos podem ser considerados gradativos (di Bitetti & Wheeler, 2017) e os infantes parecem adquirir vocalizações com estruturas acústicas gradativas no mesmo período do desenvolvimento. No 2º mês, por exemplo, *trill* e *ARS*; *chihui*, *CN* e *grgr*; *CN* e *peepd*; *hip* e *hiku*; *pip* e *hip* são emitidas e podem ser consideradas graduais (di Bitetti & Wheeler, 2017). Os infantes dessa idade também emitem vocalizações tanto juntas (*trillsqueal*) quanto separadas (*trill* e *squeal*). Vocalizações mais ruidosas começam a ser emitidas a partir do 3º mês e no 6º mês já há uma variação maior dessas vocalizações com o aparecimento de *ke* e *ku* e no 7º mês com *scream pulsado* e *grugru*. Considerando que as estruturas acústicas das vocalizações são determinadas pela frequência de vibração das cordas vocais e toda a reverberação das frequências nas estruturas fonadoras do indivíduo (Fitch & Hauser, 1995), a emissão de vocalizações com características acústicas semelhantes sugerem um papel da maturação física do organismo na produção delas (Snowdon, 2009).

4.2. Desenvolvimento do uso em relação aos contextos de emissão

Descrevemos o uso de vocalizações ao longo do primeiro ano de vida dos infantes para entender se, e como, o uso das vocalizações se modifica ao longo do desenvolvimento inicial. Esperávamos que os infantes começassem a usar vocalizações em contextos mais amplos e que esses contextos fossem sendo mais específicos ao longo do desenvolvimento.

De acordo com a nossa hipótese, a associação entre os contextos e as vocalizações foi ficando cada vez mais fraca durante o primeiro ano e os contextos foram ficando mais específicos, sugerindo que o uso de vocalizações por infantes de macaco-prego muda ao longo do primeiro ano de vida, mas ainda não está consolidado ao final desse período. Vocalizações usadas em interações sociais vão adquirindo um novo uso ao longo do desenvolvimento e vocalizações mais contexto-específicas, como vocalizações de alarme e de alimento, começam a ser usadas em um contexto mais específico nos últimos meses do primeiro ano. A experiência da vocalização e o contexto em que ela é emitida é importante para o desenvolvimento do uso de vocalizações de macacos-prego.

As vocalizações de contato *trill* e WS são usadas em diversos contextos de interação com a mãe ou alocuidadores. Ao longo do desenvolvimento essas vocalizações começam a ganhar outros usos. Infantes são muito atrativos e recebem interações de diversos membros do grupo (Franco-Rogelio, 2021), podendo ser carregados e amamentados por outros membros que não só a mãe, mas por indivíduos de parentesco próximo (Franco-Rogelio, 2021). Com aumento da independência locomotora o infante passa a se afastar cada vez mais da mãe, mas ainda permanecendo no grupo (Verderane & Izar, 2019). Nesse período, é mais provável o uso das vocalizações para retomar contato com a mãe. Ao longo do desenvolvimento, com o aumento de interações com outros indivíduos e a total independência do infante e conseqüentemente com a maior probabilidade de afastamento do grupo, WS passa a ser usado para retomar contato com o grupo (di Bitetti & Wheeler, 2017; Lisboa et al., 2021) e *trill* em interações sociais além das interações com a mãe (Gros-Louis, 2002).

Vocalizações emitidas em contexto alimentar são usadas de forma mais genérica no final do primeiro ano. Adultos emitem *chihui* e *grgr* em fontes alimentares abundantes e também emitem *chihui* no contexto de forrageamento (Lisboa et al., 2021; di Bitetti & Wheeler, 2017), mas com uma menor probabilidade de emissão (di Bitetti & Wheeler, 2017). Infantes parecem usar *chihui* nos mesmos contextos que os adultos, mas a probabilidade de emissão poderia ser investigada para saber se esse uso é indiscriminado em qualquer contexto

alimentar. Já *grgr* teve uma associação fraca com o contexto de locomoção e não teve associação com contexto de alimentação.

Outras vocalizações emitidas por adultos em contextos mais específicos, como *cough* e *chuck* foram vocalizações que não tiveram associação com nenhum contexto nem no 3º nem o 6º mês. *Cough* é usado em contexto de agressão intensa e *chuck* é usado por machos adultos em resposta a displays sexuais (Lisboa, 2021; di Bitetti & Wheeler, 2017). Neste trabalho, não só machos adultos, como fêmeas e imaturos também emitem *chuck* e provavelmente essa população usa essa vocalização em contexto diferente.

Vocalizações que são usadas em contexto de estresse por adultos (*hip*, *hiku/hiccup*, *pip*), como eventos de agressão e quando acessam um alimento com dificuldade também são usadas em contextos de estresse por infantes desde o início do desenvolvimento, apesar de serem contextos diferentes. Infantes são tolerados (Ottoni et al., 2005) com poucos níveis de eventos de agressão até os seis meses de idade (Lima & Ferreira, 2021). Até essa idade, *hiku* foi associado com o contexto de locomoção sozinho que pode representar uma situação de estresse para o infante que é dependente da mãe a passa grande parte do tempo nas costas dela (Verderane & Izar, 2019). Nos meses 10 e 11, *hiku* e *hiccup* são associados de maneira fraca, ao contexto de forrageamento. Adultos também usam essas vocalizações nesse contexto, mas grande parte da ocorrência dessa vocalização nesse contexto pode ser uma forma de enganar outros indivíduos e evitar competição alimentar (Wheeler, 2009; Lisboa et al., 2021). A fraca associação encontrada neste trabalho pode representar o uso flexível dessa vocalização também por infantes e sugere o papel da experiência para usar essas vocalizações em um contexto de “enganação”.

Ainda, adultos emitem *pip* em eventos de agressão intensos. *Ti* e *pip* foram associados com rejeição materna, um contexto que deve ser mais intenso para o infante. Este resultado pode ser interpretado de acordo com a teoria da regra acústica de motivação estrutural de Morton (1977), que propõe o compartilhamento de determinadas estruturas acústicas entre vocalizações emitidas em contextos com a mesma valência emocional, sendo uma forma de transmitir informação sobre o estado emocional do emissor, estando pouco ligado com a experiência do indivíduo para o uso dessa vocalização. Mais tarde, Owren e Rendal (2001) revisam a ideia de Morton focando em vocalizações de primatas, evidenciando a importância do estado emocional do emissor na produção de vocalizações.

Vocalizações ligadas a um estado emocional negativo podem então ser usadas em diversos contextos mais genéricos associados a estresse e, ao longo do desenvolvimento, podem ser usadas em contextos mais específicos de agressão e predação. Do mesmo modo,

vocalizações de alimentação podem ser usadas de maneira mais genérica, sendo emitidas no contexto específico ao longo do desenvolvimento.

4.3. Discussão geral

Este trabalho mostra que fatores inatos e a experiência influenciam o repertório vocal de macacos-prego. Os infantes adquirem o repertório ao longo dos primeiros 2 anos de vida. Esse repertório vocal é semelhante ao descrito para outra população de *S. libidinosus* (Lisboa et al., 2021) e para outra espécie de macaco-prego, *S. nigritus* (di Bitetti & Wheeler, 2017). Isso sugere um componente genético não só na conservação de vocalizações de espécies diferentes, como na influência na produção de vocalizações da mesma espécie que vive em ambientes diferentes. Modificações mais sutis das vocalizações de diferentes populações de *S. libidinosus* e de *S. nigritus* podem existir, revelando algum papel do ambiente na produção dessas vocalizações também.

Em relação à experiência, ela é necessária para que os infantes usem as vocalizações no contexto apropriado. No 6º mês os infantes emitem um maior número de novos tipos de vocalizações, desde que começam a vocalizar. É também após essa idade que o contexto de emissão das vocalizações muda. Esses resultados sugerem uma influência do contexto ambiental no uso de vocalizações por infantes. Até o 3º mês, os infantes passam praticamente 100% do tempo nas costas das mães e são sujeitos passivos de interações sociais (Verderane & Izar, 2019). Nessa idade, as maiores taxas de emissão são de vocalizações de contato e associadas a estresse. A partir do 3º mês, os filhotes começam a ser sujeitos ativos na quebra de contato com a mãe, saindo das costas dela e diminuindo o tempo de contato entre ambos (Verderane & Izar, 2019). No 6º mês, esse tempo de contato pode chegar a menos de 45% do tempo de observação do infante (Verderane & Izar, 2019). Nessa idade, os infantes são sujeitos ativos de interações sociais (Franco-Rogelio, 2021) e é a partir dessa idade que eles começam a emitir vocalizações afiliativas, como *sirena*, *grugru* e *lip-smack*. Também interagem mais ativamente com o ambiente e apesar dos infantes já emitirem, nos meses iniciais, vocalizações que refletem características do ambiente, como as vocalizações associadas a alimento e de alarme, o uso dessas vocalizações em contextos usados por adultos só aparece no final do primeiro ano ou continuam sendo usadas em outros contextos que não os usados por adultos.

Além do uso se modificar de acordo com o contexto ambiental, é possível que os infantes precisem de experiência para emitirem diferentes sequências de vocalizações. Apesar

de já emitirem WS, CN e *chihui* com dois meses de idade, eles começam a emitir FAWS (que pode ser composta por CN, *chihui*, além de *grgr* e WS) com seis meses. Outras vocalizações emitidas por macacos-prego adultos também são constituídas de sequências vocais: *trills* emitidos por adultos, por exemplo, costumam iniciar com uma nota de contato (di Bitetti & Wheeler, 2017). Os infantes já combinam vocalizações diferentes, mas essas combinações podem mudar ao longo do desenvolvimento. O WS emitido por eles, por exemplo, costuma ter um *trill* introdutório, enquanto o WS emitido por adultos não. Dessa forma, estudar quais combinações os infantes fazem, e como elas se modificam ao longo do desenvolvimento pode ser um próximo passo para se entender mais sobre o desenvolvimento do uso de vocalizações por macacos-prego.

As vocalizações associadas a estresse usadas tanto em eventos ambientais estressantes, como um evento de predação, quanto em eventos sociais estressantes, como um evento de agressão, têm o potencial de induzir modificações na estrutura acústica de acordo com o contexto ou a intensidade do evento. Adultos de *Macaca nemestrina*, por exemplo, emitem gritos em contexto de agressão, que variam em algumas características acústicas específicas de acordo com o ranking relativo do oponente e a severidade da agressão (Gouzoules & Gouzoules, 1989). Apesar de infantes abaixo de dois anos também emitirem gritos apenas no contexto de agressão, tais mudanças nas características acústicas variam de forma aleatória e não de acordo com o contexto de agressão (Gouzoules & Gouzoules, 1995). Estudos futuros podem investigar se as vocalizações associadas a estresse emitidas por infantes de macacos-prego apresentam mudanças acústicas que refletem o contexto de emissão ou características do oponente em um evento de agressão, contribuindo para entender o desenvolvimento do uso de vocalizações de macacos-prego.

É importante ressaltar que o recorte longitudinal de desenvolvimento deste estudo pode ter limitado os contextos de emissão das vocalizações, principalmente aquelas emitidas em baixas taxas. Além disso, a taxa de emissão de *trill* é alta até o final dos três anos de idade e deve ser usada em várias interações sociais, além da brincadeira durante o primeiro ano. Imaturos e juvenis de *S. nigritus*, assim como de outra população de *S. libidinosus*, emitem *trills* em interações sociais, quando se aproximam de outros indivíduos ou quando são vítimas de agressão (di Bitetti & Wheeler, 2017; Lisboa et al., 2021). Investigar o uso de *trill* em interações sociais pode revelar se há influência do laço social, do ranking ou do tipo de interação, o que não foi possível de ser investigado aqui.

5. CONCLUSÃO

Neste trabalho foram evidenciadas a influência de fatores inatos e da experiência no uso das vocalizações. Os infantes emitem uma grande parte das vocalizações do seu repertório vocal logo que começam a emitir vocalizações, sendo, principalmente, vocalizações associadas ao estresse ou de contato com a mãe. As vocalizações são adquiridas gradualmente ao longo dos dois primeiros anos e as vocalizações adquiridas no mesmo período geralmente têm uma estrutura acústica gradativa (p. ex. *ke* e *ku* no 3º mês e *scream pulsado* e *grugru* no 7º mês). Isso sugere mecanismos inatos na produção das vocalizações, mas também o papel da maturação do aparelho fonador no desenvolvimento de vocalizações com estruturas diferentes.

As mudanças das taxas de emissão e dos contextos associados a determinados tipos de vocalização evidenciam o papel da experiência no uso dessas vocalizações. Assim como o desenvolvimento do uso de vocalizações de outros primatas, o uso de vocalizações de infantes de macacos-prego é associado ao mesmo contexto em adultos, porém de uma forma menos específica e ao longo do desenvolvimento, que deve ir além do primeiro ano de vida, os infantes podem usar as vocalizações de forma mais específica.

CAPITULO 2

DESENVOLVIMENTO DA PRODUÇÃO DAS VOCALIZAÇÕES DE MACACO-PREGO

1. INTRODUÇÃO

A plasticidade fenotípica, definida como o potencial de um mesmo genótipo produzir distintos fenótipos com o mesmo valor adaptativo (Foster, 2013), é uma habilidade dos organismos importante para responder a mudanças ambientais. O conceito vem ganhando atenção dos cientistas (Snell-Rood, 2013) por ser fundamental para responder às mudanças ambientais causadas pelas ações antrópicas.

Na investigação de plasticidade comportamental em animais não-humanos, a comunicação vocal tem uma grande relevância. Há evidências de plasticidade vocal em muitas espécies de animais, como ajustes tanto a mudanças no ambiente físico, quanto a contextos sociais. Por exemplo, em situações em que o ruído de fundo do ambiente (seja devido a alteração antrópica, seja pela emissão de som de outras espécies) encobre o sinal, não possibilitando sua transmissão para coespecíficos, muitas espécies podem mudar determinadas características das vocalizações, como a frequência, a taxa de emissão, a duração do sinal e a amplitude (revisado em Lowry et al., 2012), assim diminuindo a interferência do ruído do ambiente (Winandy, Félix, et al., 2021; Winandy, Japyassú, et al., 2021). Em espécies sociais, as vocalizações de um indivíduo podem mudar em função do grupo social em que ele está inserido, levando a uma convergência de características acústicas durante a formação de laços sociais com parceiro sexual (p. ex. *Melopsittacus undulatus*: Hile et al., 2000), durante a formação de laços sociais com parceiros sociais (p. ex. *Tursiops* sp.: Smolker & Pepper, 1999) ou durante interações sociais (p. ex. *Pan troglodytes*: (Mitani & Gros-Louis, 1998), de forma a sinalizar o pertencimento de grupo ou força do laço social (revisado em Ruch et al., 2018). Essas evidências, porém, vêm de estudos com indivíduos adultos.

Em relação à ontogenia da plasticidade vocal, grande parte dos estudos está concentrada em pássaros. Em uma revisão sobre aprendizado vocal, Lattenkamp e Vernes (2018) encontraram 449 trabalhos publicados entre os anos de 1991 e 2016. Destes, 378 eram com pássaros e apenas 71 com mamíferos. O canto de pássaros ganhou destaque por ter muitos paralelos com o desenvolvimento vocal de humanos e por isso ser considerado um bom modelo para entender os mecanismos da ontogenia da linguagem humana (Marler, 1970), em termos dos mecanismos e dos fatores que afetam. Ambos os *taxa* (1) possuem mecanismos neurais adaptados para responder aos sons da comunicação vocal de sua espécie,

(2) precisam de estimulação acústica para manter a sensibilidade perceptual do início da vida, (3) passam por uma fase preliminar à emissão de vocalizações, caracterizada pela emissão de sons que vão progressivamente se diferenciando e se aproximando do comportamento vocal adulto, (4) dependem da experiência auditiva de coespecíficos e da sua própria vocalização, tendo déficits na produção vocal semelhantes quando a audição é interrompida, e (5) adquirem a habilidade vocal durante um período da ontogenia específico, chamado de período sensível crítico (Bottjer & Arnold, 1986).

Muito menos atenção foi dada ao estudo do desenvolvimento vocal de primatas não-humanos por trazerem evidências opostas ao desenvolvimento de aves canoras: as vocalizações aparecem de forma madura durante o desenvolvimento do infante (p. ex. Owren et al., 1993). Pequenas modificações, como o aumento de parâmetros relacionados à frequência e diminuição de parâmetros relacionados ao tempo (Janik & Slater, 2000) são geralmente associadas com o crescimento corporal (Elowson et al., 1992; Hammerschmidt et al., 2000; Lieblich et al., 1980; Owren et al., 1993).

O mecanismo de produção de som em mamíferos envolve o sistema respiratório, que fornece a pressão de ar e o sistema fonador, onde o som é gerado. Em muitos casos, um terceiro componente também afeta a produção do som: o sistema de filtro. Esse sistema envolve estruturas que filtram e ressoam o som entre o órgão fonador e o mundo externo, como por exemplo, a cavidade oral (Fitch & Hauser, 1995). Cada componente afeta a produção do som de maneiras diferentes (Janik & Slater, 2000).

Os parâmetros de frequência estão mais relacionados com o aparelho fonador. Quanto maior o aparelho fonador, menor a frequência do som produzido, de forma que é esperado uma relação negativa entre o tamanho corporal e a frequência (Ghazanfar & Rendall, 2008; Ey et al., 2007; H. Gouzoules & Gouzoules, 1989; Hammerschmidt et al., 2000; Pistorio et al., 2006; Seyfarth & Cheney, 1986). Os parâmetros do tempo são afetados, principalmente, pelo sistema respiratório (Janik & Slater, 2000). Quanto maior a capacidade pulmonar e controle na velocidade da saída do ar, maior a duração do som produzido (Ey et al., 2007), de forma que é esperado uma relação positiva entre o tamanho corporal e a duração da vocalização (p. ex. Hammerschmidt et al., 2000).

Apesar das evidências de mudanças associadas ao crescimento corporal, trabalhos recentes mostram a modificação da estrutura acústica de uma vocalização a partir da experiência auditiva de vocalizações emitidas por outros indivíduos, o que Janik e Slater (2000) definem como aprendizado de produção. Infantes do sagui comum (*Callithrix*

jacchus), um primata Platyrrhine, emitem uma vocalização específica da idade (Agamaite, Chang, Osmanski, & Wang, 2015; Bezerra & Souto, 2008) chamada de “choro” (Takahashi et al., 2015). Conforme o número de respostas contingentes dos pais aumenta, o desenvolvimento dessa vocalização é mais acelerado (Takahashi et al., 2017); e a limitação da interação social faz com que indivíduos subadultos emitam “phees” de forma imatura, caracterizada pela maior entropia Wiener (Gultekin & Hage, 2018). O trabalho ainda mostra que as mudanças nos parâmetros acústicos dessa vocalização não têm correlação com o aumento de peso dos infantes (Takahashi et al., 2015), medida que se correlaciona com o tamanho do aparato vocal em primatas (Fitch, 1997). Dessa forma, a experiência auditiva dos “phees” emitidos pelos coespecíficos é fundamental para o desenvolvimento do “phee” de forma madura (Gultekin & Hage, 2018).

A evidência do aprendizado em produzir um novo tipo de vocalização em saguis é contraditória às pesquisas mais antigas, que, como citado anteriormente, mostravam ausência de um desenvolvimento vocal em primatas não humanos. Tal contradição pode ser devida à falha em certas metodologias, como a comparação de vocalizações sem analisar parâmetros acústicos que podem sofrer potenciais modificações mais sutis (p. ex. Owren et al., 1993). Ou ainda, pode ser devida à comparação de vocalizações emitidas por filhotes com as mesmas emitidas por adultos, não levando em consideração vocalizações emitidas apenas por infantes, que podem ser uma forma imatura de vocalizações emitidas por adultos, como o caso do choro de *C. jacchus* (p. ex. Winter et al., 1973).

Várias espécies de primatas apresentam vocalizações específicas da faixa etária. Infantes de *Cebus capucinus*, por exemplo, emitem vocalizações de contato chamadas “coo”, que são emitidas raramente por adultos e nunca são emitidas por machos adultos, enquanto que vocalizações chamadas “cough”, emitidas por adultos em contexto agonístico, não fazem parte do repertório vocal de infantes (Gros-Louis et al., 2008). Em macacos-prego da espécie *S. flavius*, apenas infantes emitem vocalizações chamadas de “nham”, quando estão sendo carregados por jovens, e apenas adultos emitem vocalizações chamadas de “ghrr” e “popped”, a primeira emitida durante o grooming social e a segunda emitida durante a locomoção; enquanto que “huh2-var” é emitida apenas por sub-adultos, em contexto alimentar (Bastos et al., 2015). Em um trabalho sobre vocalizações associadas a alimento de macacos-prego (*Sapajus nigritus*), Di Bitetti & Wheeler (2017) observaram vocalizações emitidas por infantes nas primeiras semanas de vida que não tinham um padrão consistente e não se assemelhavam com nenhuma vocalização do repertório vocal dos adultos. Infantes

com 40 dias de idade já emitem alguns tipos de vocalizações com um padrão definido, mas também emitem vocalizações intermediárias entre essas vocalizações (Di Bitetti & Wheeler, 2017). Tais vocalizações podem ser uma forma imatura de vocalizações emitidas por adultos de forma que são necessários mais estudos levando em consideração as vocalizações emitidas por infantes.

Estudos com primatas adultos, por outro lado, demonstram modificações nos parâmetros acústicos que então não estariam relacionados ao crescimento corporal. Nesse caso, essas modificações também são uma forma de aprendizado de produção, chamada de acomodação vocal (Fischer et al., 2015). Tal comportamento é bem conhecido em humanos (revisado em Ruch et al., 2018). Em primatas não-humanos, já foram observadas pequenas modificações quando há ruídos no ambiente (p. ex. *Callithrix jacchus*: Brumm et al., 2004; *Saguinus oedipus*: Egnor & Hauser, 2004; Hotchkin et al., 2015) ou durante interações vocais com parceiros sociais (p.ex. *Cercopithecus diana*: Candiotti et al., 2012; *Cebuella pygmaea*: Snowdon & Elowson, 1999; *Pan troglodytes*: Mitani & Gros-Louis, 1998; Mitani & Brandt, 1994; *Cercopithecus campbelli campbelli*: Lemasson et al., 2011). Parece paradoxal haver evidências de plasticidade vocal durante a vida adulta de primatas não-humanos, mas não ao longo do crescimento dos indivíduos (Egnor & Hauser, 2004) e, portanto, é essencial investigar a plasticidade vocal durante o início da vida para entender quando e como essa plasticidade surge.

Para preencher esta lacuna, o objetivo deste trabalho é caracterizar o desenvolvimento ontogenético de vocalizações de *S. libidinosus*. Se os parâmetros acústicos de vocalizações emitidas por imaturos se modificam de acordo com a experiência, então esperamos que (1) mudanças nos parâmetros acústicos não se correlacionem com as mudanças de massa corpórea ao longo do desenvolvimento; (2) o coeficiente de variação dos parâmetros acústicos se correlacione negativamente com a idade. Essa caracterização é o primeiro passo para experimentos futuros destinados a distinguir a maturação física de potencial aprendizagem da produção vocal em primatas não humanos (Egnor & Hauser, 2004).

2. METODOLOGIA

2.1. Área e grupos de estudo

A área e os grupos de estudo são os mesmos do capítulo I.

2.2. Coleta de dados

A coleta de dados seguiu o mesmo procedimento do capítulo I.

2.3. Dados de massa corpórea

Seguindo o procedimento de Izar et al. (2022), os dados de massa corpórea dos infantes foram estimados com base em Fragaszy et al. (2016), que estudaram o desenvolvimento da massa corpórea dos indivíduos do grupo CH ao longo de sete anos consecutivos.

2.4. Classificação das vocalizações

A classificação das vocalizações seguiu o mesmo procedimento do capítulo I

2.5. Seleção dos áudios e das vocalizações

A seleção dos áudios a serem analisados foi feita por indivíduo a cada mês de vida. Os áudios eram escolhidos de forma pseudo-aleatória, dando preferência para áudios de um mesmo indivíduo gravados em dias diferentes e áudios gravados de um mesmo indivíduos gravados em horários diferentes do dia (p. ex. um de manhã, outro de tarde). Os áudios de outro indivíduo eram selecionados quando pelo menos 10 vocalizações de um mesmo indivíduo tinham sido analisadas em um mesmo mês ou até terminar o tempo de gravação daquele indivíduo naquele mês. Uma vez selecionado, o áudio era analisado até o fim.

Após todos os indivíduos terem áudios analisados de todos seus meses amostrados, uma segunda rodada de seleção foi feita, de indivíduos que tiveram menos tipos de vocalizações amostradas. Foram selecionados os meses com menor quantidade de vocalizações analisadas. Vocalizações que já tinham no mínimo 20 análises naquele mês não foram analisadas.

Apenas as vocalizações que apresentaram qualidade suficiente (p. ex. sem ruídos de fundo ou outras vocalizações encobrindo-as) foram analisadas. As vocalizações CN, *chihui*, *hip* e *trill* podem ser emitidas sozinhas, mas também podem ser combinadas com outras vocalizações. No caso da emissão destas com outros tipos de vocalizações, foram

selecionadas essas vocalizações se fossem a primeira nota a aparecer na sequência, descartando esses tipos quando apareciam no meio ou no final de uma sequência.

Para analisar o efeito da idade nos parâmetros acústicos de cada tipo de vocalização, foram selecionadas aquelas que tiveram no total de 60 emissões no mínimo, com emissão em pelo menos 12 dos 36 meses e emissão de três indivíduos imaturos de cada sexo.

Foram analisadas 100 horas e 13 minutos de gravação. Nesse tempo, ocorreram 6976 emissões de vocalizações, classificadas em 32 tipos diferentes. Destas, 3276 vocalizações tiveram qualidade suficiente para serem analisadas, classificadas em 27 tipos.

Seis tipos de vocalizações foram selecionados para a análise do desenvolvimento vocal, seguindo os critérios explicados na seção “seleção de áudios e vocalizações”. Os tipos de vocalizações selecionadas foram CN, *chihui*, *hip*, *squeal*, *trill* e WS (ver descrição na Tabela 10).

Tabela 10. Descrição da estrutura acústica e do contexto de emissão de cada tipo de vocalização usada neste trabalho. Outras espécies que também emitem esse tipo de vocalização estão na tabela.

	Faixa etária	Descrição	Contexto
Nota de contato (CN)	A partir do 6º mês; juvenis e adultos	Composta por uma única nota curta, com ligeira modulação de frequência, formando um "u" invertido (Figura 1a).	Emitida em diversos contextos mas é mais comum durante eventos de forrageamento, incluindo busca e consumo de alimento e durante deslocamento (Bastos et al., 2015; di Bitetti & Wheeler, 2017; Lisboa et al., 2021).
Chihui	A partir do 6º mês; juvenis e adultos	Geralmente é composta por duas notas de contato, mas pode haver até 4. A primeira nota costuma ser mais grave e as notas seguintes aumentam a frequência, mas as vezes as notas	Emitida durante o forrageamento e consumo de alimentos (di Bitetti & Wheeler, 2017; Lisboa et al., 2021)

seguintes podem ter uma frequência menor do que a primeira nota (Figura 1b).

Trill	<p>Constituído por 2 ou mais elementos curtos e puros, emitidos em sequência. É mais comum esses elementos aumentarem progressivamente de frequência e as vezes, os últimos elementos diminuírem progressivamente, em um formato de "u" invertido (Figura 1c).</p>	<p>O contexto de emissão varia de acordo com a idade: infantes emitem <i>trills</i> quando querem ser carregados e/ou amamentados; juvenis emitem <i>trills</i> quando se aproximam de outros indivíduos que estão se alimentando ou quando são vítimas de agressões e adultos emitem <i>trills</i> aparentemente para decidir a direção de movimento do grupo (Bastos et al., 2015; di Bitetti & Wheeler, 2017; Gros-Louis, 2002; Lisboa et al., 2021)</p>
Hip	<p>A partir do 9º mês; juvenis e adultos</p> <p>Nota curta e pura, de alta frequência (Figura 1d).</p>	<p>Emitida em diversos contextos, geralmente quando forrageiam em posições mais instáveis (p. ex. pendurados pelo rabo tentando alcançar algum alimento), também pode ser emitida em contexto de predação ou depois do indivíduo receber alguma agressão. De modo geral, essa vocalização está associada a contextos de estresse (di Bitetti & Wheeler, 2017; Lisboa</p>

et al., 2021).

Série de Assobios (WS)	a partir do 2º mês; juvenis e adultos	Composta por uma série de notas longas e puras, que se assemelham sonoramente a assobios. Essas notas podem sofrer modulações de frequência, que pode se acentuar nas últimas notas. Infantes podem emitir WS com <i>trills</i> iniciando a sequência (Figura 1e).	Infantes emitem WS quando querem ser carregados e/ou amamentados. Adultos e juvenis emitem WS quando estão perdidos do grupo e querem retomar o contato. Nesse caso, outros indivíduos podem responder essa vocalização, também emitindo WS (di Bitetti & Wheeler, 2017; Lisboa et al., 2021).
Squeal	A partir do 6º mês; juvenis e adultos	Vocalização longa, se alta frequência e com grande modulação de frequência. É emitida em séries longas, junto com outras vocalizações (Figura 1f).	Emitida por vítimas que são alvos de agressão, pode estar associada com recrutamento de aliados.

No total, 34 indivíduos contribuíram com amostras de vocalizações. O número de indivíduos que contribuíram por faixa etária e por sexo está na Tabela 11. Foram 1716 vocalizações analisadas utilizadas para o teste. O número de emissões das vocalizações de cada faixa etária por sexo está na Tabela 12.

Tabela 11. Número de indivíduos de cada faixa etária e sexo que contribuíram para cada tipo de vocalização usada neste trabalho.

	N indivíduos Imaturos (1º-36º mês)		N indivíduos Juvenis		N indivíduos Adultos	
	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas
Chihui	8	5	0	0	1	4
CN	11	6	2	0	2	9
Hip	10	5	1	0	2	9
Squeal	6	5	1	0	0	1
Trill	12	6	1	1	1	5
WS	8	4	0	1	1	1

Tabela 12. Número de emissões de cada tipo de vocalização por faixa etária e por sexo.

	imaturos		juvenis		adultos		Total
	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas	
Chihui	34	20	0	0	1	14	69
CN	272	164	6	0	21	81	544
Hip	117	27	1	0	10	43	198
Squeal	92	47	7	0	0	4	150
Trill	492	152	1	2	1	11	659
WS	63	28	0	2	2	1	96

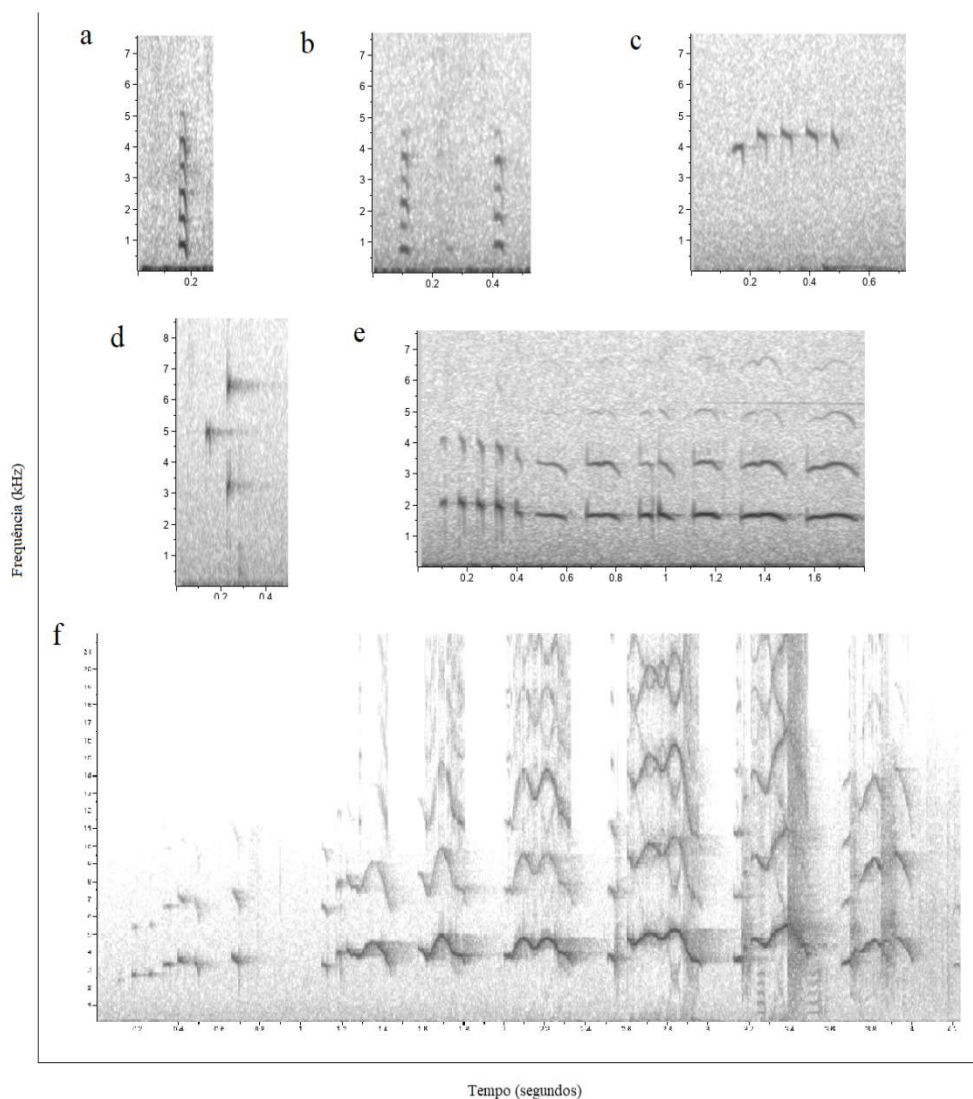


Figura 1. Espectrograma das vocalizações analisadas neste trabalho. (a) Nota de contato emitida por uma fêmea no 10^o mês; (b) *chihui* emitido por um macho no 6^o mês; (c) *Trill* emitido por um macho no 6^o mês; (d) duas notas de *hip* emitida por um macho no 20^o mês; (e) Série de assobio (WS) emitido por uma fêmea de 4 anos, a sequência se inicia com um *trill*; (f) série de *squeals* emitido por um macho no 22^o mês, a sequência se inicia com o *trill*.

2.6. Análise acústica

As análises foram conduzidas no programa Raven Pro 1.6. Esse programa permite a extração automática de diversos parâmetros. Foram 15 parâmetros extraídos automaticamente, a partir da seleção feita por mim (Tabela 13). O número de sílabas, duração

até o tempo central e duração até o tempo máximo foram calculados por mim. O número de sílabas foi uma contagem do número de notas da vocalização inteira (definido por um intervalo de silêncio entre elas) e a duração até o tempo central até o tempo máximo foi a diferença entre o tempo central/máximo e o tempo de início da vocalização.

Tabela 13. Unidade de medida e descrição de cada parâmetro acústico extraído.

Unidade de medida	Parâmetro acústico	Descrição
Frequência (Hz)	Menor Frequência (LowFreq)	Menor frequência da vocalização.
	Maior Frequência (HighFreq)	Maior frequência da vocalização.
	Largura de Banda 90% (BW90%)	Largura de banda que compõe 90% da energia da vocalização.
	Diferença de Frequência (DeltaFreq)	Diferença entre a maior frequência e menor frequência da vocalização.
	Frequência 5% (Freq5)	Frequência que divide a vocalização entre 5% e 95% da energia total da vocalização.
	Frequência 95% (Freq95)	Frequência que divide a vocalização entre 95% e 5% da energia total da vocalização.
	Frequência de Pico (PeakFreq)	Frequência que está na máxima energia da vocalização.
	Frequência 25% (Freq25)	Frequência que divide a vocalização entre 25% e 75% da energia total da vocalização.
	Frequência 75% (Freq75)	Frequência que divide a vocalização entre 75% e 25% da energia total da vocalização.
	Frequência Central (CenterFreq)	Frequência que divide a vocalização em 50% da energia total da vocalização.
Tempo (s)	(Duração do Tempo Máximo)	Duração entre o início da vocalização até a máxima energia da vocalização.

	DurMaxTime	
	Duração do Tempo Central (DurCenterTime)	Duração entre o início da vocalização até 50% do total de energia.
	Duração (DeltaTime)	Diferença entre o tempo inicial e o tempo final da vocalização.
	Duração 90% (Dur90)	Duração de 90% da energia total da vocalização.
Número	Número de sílabas	Número de notas dentro de uma sequência. As notas são definidas por um intervalo de silêncio dentro de uma sequência de notas ou por uma mudança na estrutura acústica que também pode ser emitida sozinha (Kershenbaum et al., 2016).

A seleção foi feita sempre da frequência fundamental, ou seja, a primeira banda de frequência que aparece na vocalização (Figura 2). Foram selecionadas tanto cada nota que compunha a vocalização (quando esta era composta por mais de uma nota), quanto a seleção de todas as notas em conjunto, mas apenas a seleção da vocalização completa entrou na análise estatística.

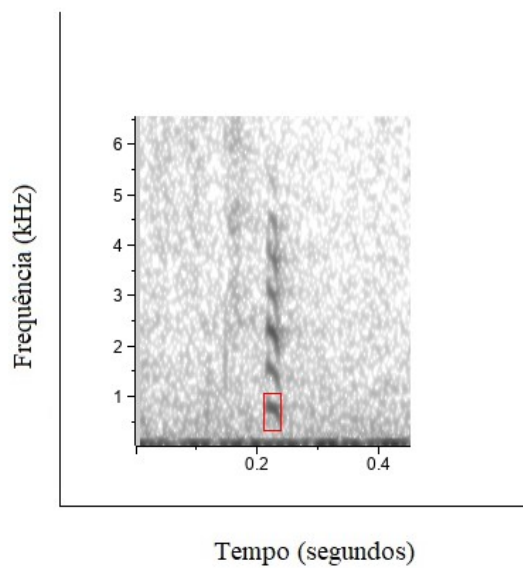


Figura 2. Seleção da frequência fundamental (marcada em vermelho) para extração dos parâmetros acústicos de vocalização de imaturos de *Sapajus libidnosus*.

2.7. Análise estatística

A análise do efeito da idade nos parâmetros acústicos foi feita a partir de modelos lineares mistos generalizados. Para isso, todos os parâmetros, com exceção do número de sílabas, foram normalizados, já que nenhum apresentava distribuição normal. A normalização foi feita através do ranqueamento de posto fracional, seguido da aplicação de uma função que calcula a variável normal a partir do seu posto fracional, sua média e seu desvio padrão (Templeton, 2011). Para o número de sílabas, foi utilizada a distribuição Poisson. Foi gerado um modelo para cada parâmetro acústico como variável resposta e a idade como variável preditora. Nos efeitos aleatórios, foram incluídos a identidade e o sexo do emissor.

Para saber se a massa corpórea explica a mudança nos parâmetros acústicos, uma regressão linear foi feita, sendo a média da massa corpórea (Tabela 14) a variável preditora e um parâmetro acústico foi a variável resposta. Para essa análise, os parâmetros e a massa foram transformados em log.

Tabela 14. Média da massa corpórea (kg) de machos e fêmeas em cada mês usadas na análise de regressão.

	Idade (mês)																	
	2		3		4		5		7		9		10		11		12	
	Massa	N	Massa	N	Massa	N	Massa	N	Massa	N	Massa	N	Massa	N	Massa	N	Massa	N
Fêmea	0,54	1	0,33	1	0,44	2	0,49	7							0,94	1		
Macho			0,4	3			0,63	1	0,67	2	0,88	2	0,98	1	1,08	1	1,22	1

	Idade (mês)																	
	15		16		17		18		19		20		21		22		24	
	Massa	N	Massa	N	Massa	N	Massa	N	Massa	N	Massa	N	Massa	N	Massa	N	Massa	N
Fêmea	0,98	2			1,18	3	1,06	4	1,00	1	1,05	2	1,01	4				
Macho	1,02	1	1,10	3	1,19	2	1,35	1			1,08	1	1,44	2	1,3	2	1,14	1

	Idade (mês)																	
	27		28		29		30		31		32		34		35		36	
	Massa	N	Massa	N	Massa	N	Massa	N	Massa	N	Massa	N	Massa	N	Massa	N	Massa	N
Fêmea							1,25	2	1,30	4	1,28	1	1,32	2	1,42	1	1,26	2
Macho	1,74	1	1,47	1	1,30	1	1,49	1	1,43	1	1,60	2			1,39	1	1,59	1

	Faixa etária			
	Juvenil		Adulto	
	Massa	N	Massa	N
Fêmea	1,73	12	2,15	10
Macho	2,05	14	3,62	9

Para saber se as vocalizações ficavam mais estereotipadas ao longo do desenvolvimento, foi calculado o coeficiente de variação (CV) de cada tipo de vocalização em cada mês a partir da fórmula $(100 \times \text{desvio padrão})/\text{média}$. Modelos lineares mistos generalizados foram gerados sendo cada CV de cada parâmetro a variável resposta e a idade a variável preditora. Os mesmos efeitos aleatórios foram mantidos. Todos os testes foram feitos no programa IBM SPSS Statistics 25.

3. RESULTADOS

3.1. Análise dos parâmetros acústicos em relação à idade

A vocalização CN só teve uma diminuição no parâmetro BW90 ($\beta = -0,249 \pm 0,114$, $t = -2,197$, $p = 0,028$). A partir de uma análise descritiva das médias dos parâmetros por mês, foi observada uma diminuição dos parâmetros de frequência até o 11º mês (Figuras 3 e 4). Modelos GLMM foram refeitos com os dados até o 11º mês e quase todos os parâmetros relacionados à frequência, com exceção da largura de banda 90%, tiveram uma correlação negativa com a idade (Tabela 15).

Nenhum parâmetro relacionado a frequência de *chihui* teve modificação de acordo com a idade, mas quase todos relacionados ao tempo, com exceção da duração do tempo máximo, aumentaram ao longo do desenvolvimento (Tabela 16). Assim como na vocalização CN, *chihui* também apresentou uma queda na média dos parâmetros de frequência até o mês 11 (Figuras 5 e 6) e modelos de GLMM foram gerados com as mesmas variáveis para esse período. Cinco parâmetros relacionados à frequência diminuíram e a diferença dos parâmetros de tempo desapareceu (Tabela 17).

Hip mudou apenas em relação ao número de sílabas ao longo do desenvolvimento ($\beta = 0,003 \pm 0,001$, $t = 2,120$, $p = 0,035$). *Squeal*, *trill* e WS tiveram mudanças nos parâmetros de frequência, que diminuíram ao longo do desenvolvimento (Tabelas 18, 19 e 20). *Trill* ainda teve um aumento significativo de todos os parâmetros de tempo, com exceção de duração do tempo máximo.

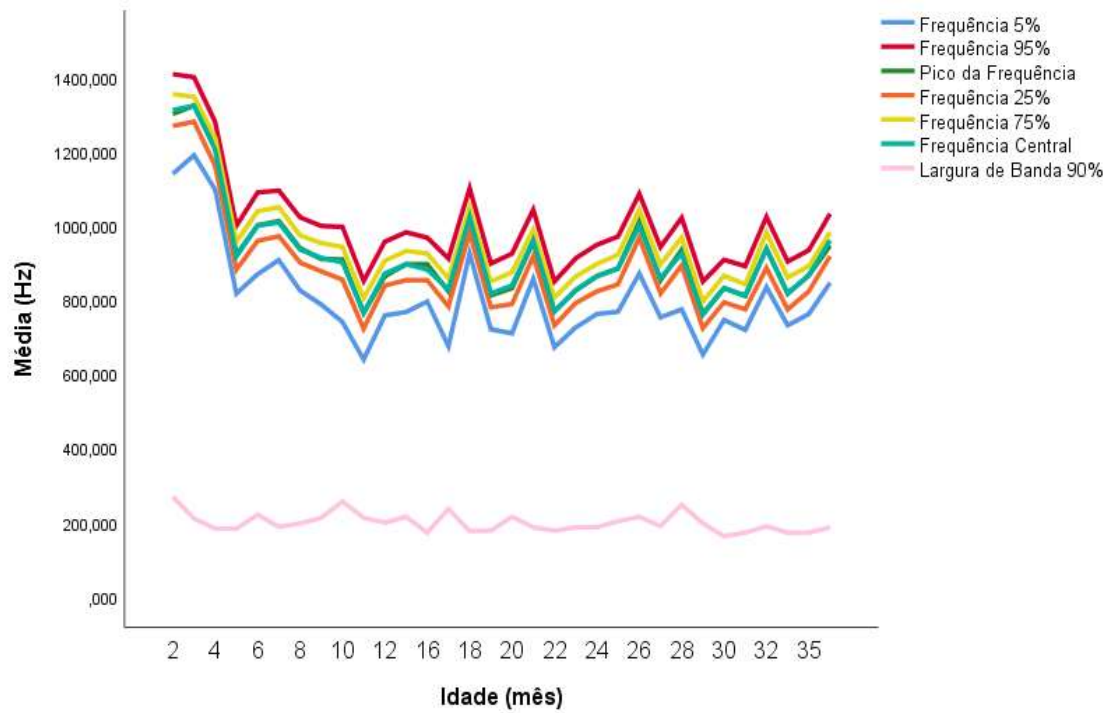


Figura 3. Média dos parâmetros de frequência de CN relacionados à energia ao longo do desenvolvimento. Até o mês 11, as médias dos parâmetros caem.

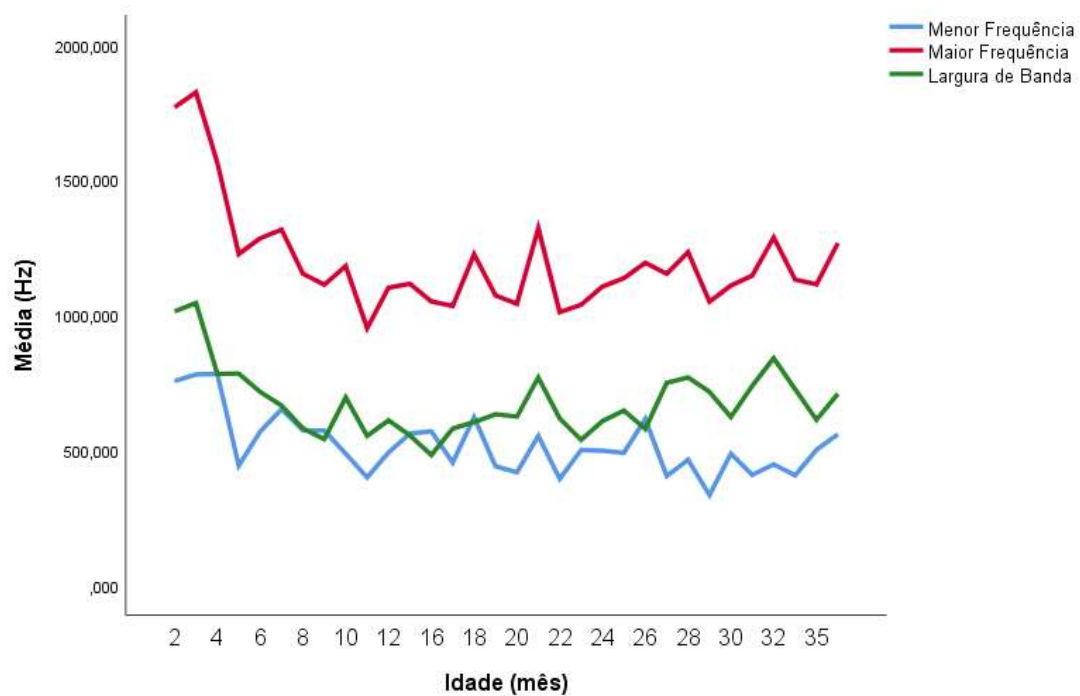


Figura 4. Média dos parâmetros de frequência de CN ao longo do desenvolvimento.

Tabela 15. Estimativa β , desvio padrão, valor t e valor p de cada parâmetro acústico significativo da vocalização CN nos 11 primeiros meses.

	Estimativa (β)	Desvio Padrão	valor t	valor p
LowFreq	-30,493	7,517	-4,057	<0,001
HighFreq	-67,001	10,066	-6,656	<0,001
DeltaFreq	-0,008	0,002	-4,941	<0,001
Freq5%	-49,355	7,119	-6,932	<0,001
Freq95%	-46,176	6,994	-6,602	<0,001
Freq25%	-47,269	6,975	-6,777	<0,001
Freq75%	-45,526	7,188	-6,334	<0,001
CenterFreq	-47,707	7,131	-6,690	<0,001
PeakFreq	-48,055	6,601	-7,280	<0,001

Tabela 16. Estimativa β , desvio padrão, valor t e valor p de cada parâmetro acústico significativo da vocalização *chihui* ao longo do desenvolvimento.

	Estimativa (β)	Desvio Padrão	valor t	valor p
DurCenterTime	0,001	0,000	2,357	0,021
DeltaTime	0,001	0,000	2,956	0,004
Dur90%	0,001	0,000	2,212	0,03
Número de sílabas	0,003	0,001	3,270	0,001

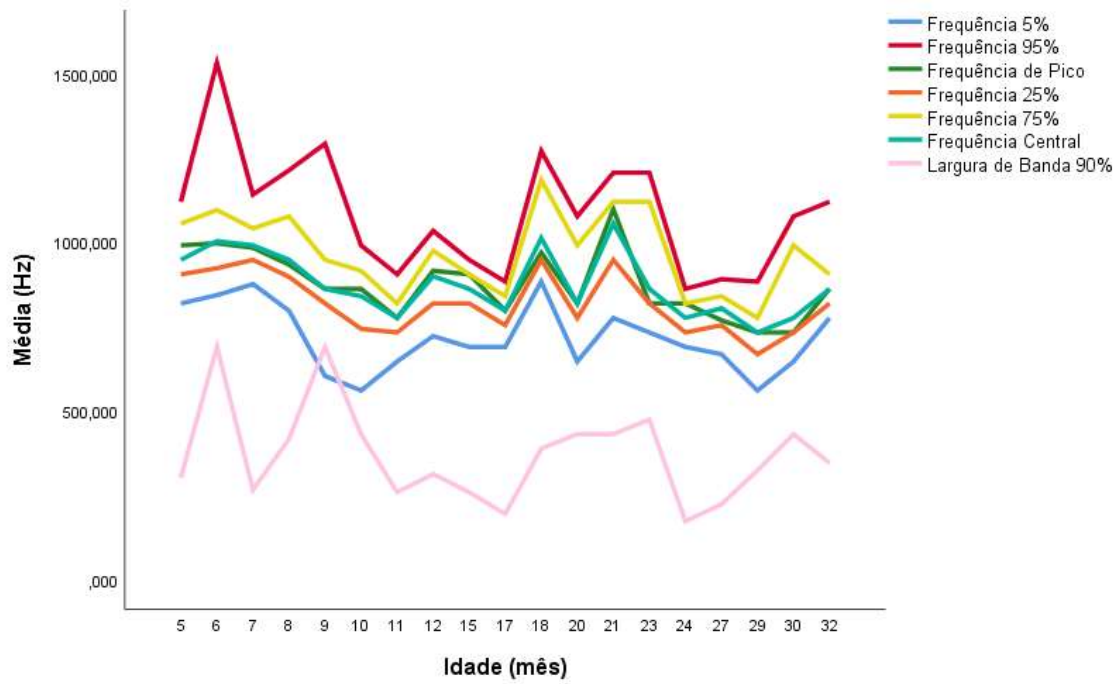


Figura 5. Média dos parâmetros de frequência de *chihui* relacionados a energia, ao longo do desenvolvimento. Até o mês 11, as médias dos parâmetros caem.

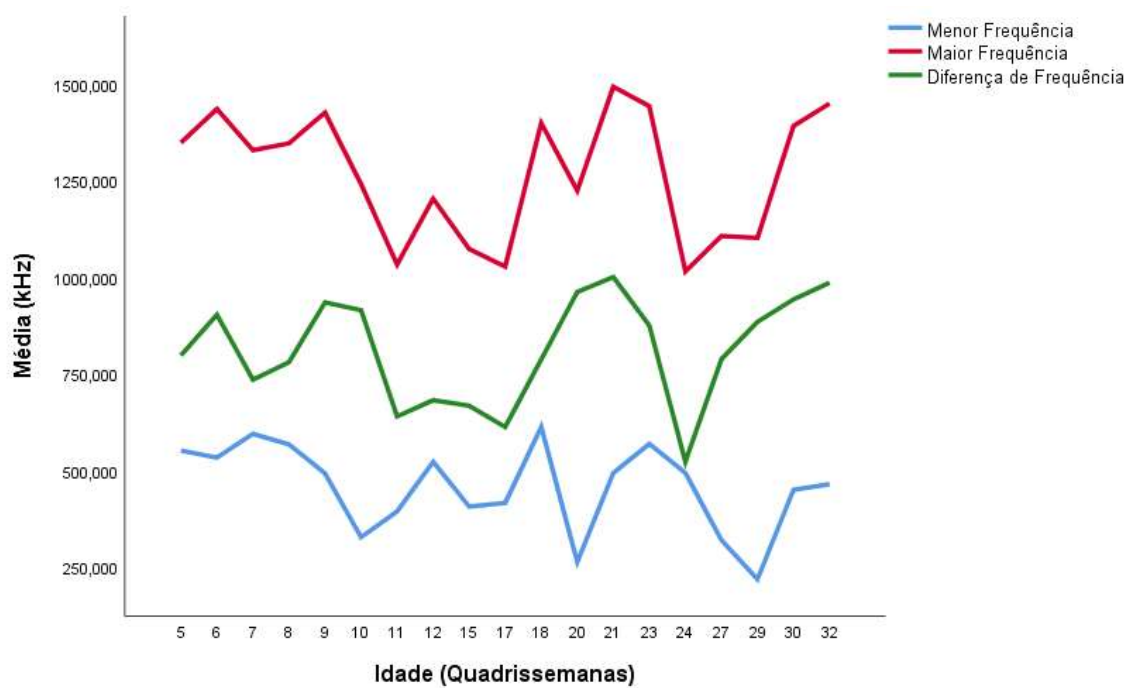


Figura 6. Média dos parâmetros de frequência de *chihui* ao longo do desenvolvimento.

Tabela 16. Estimativa β , desvio padrão, valor t e valor p de cada parâmetro acústico significativo da vocalização *chihui* nos 11 primeiros meses.

	Estimativa (β)	Desvio Padrão	valor t	valor p
Freq5%	-47,798	17,808	-2,684	0,013
Freq25%	-35,675	13,601	-2,623	0,015
Freq75%	-57,435	24,182	-2,375	0,026
CenterFreq	-33,144	12,718	-2,606	0,015
PeakFreq	-32,816	14,860	-2,208	0,037

Tabela 17. Estimativa β , desvio padrão, valor t e valor p de cada parâmetro acústico significativo da vocalização *squeal* ao longo do desenvolvimento.

	Estimativa (β)	Desvio Padrão	valor t	valor p
LowFreq	-27,183	7,326	-3,711	<0,001
HighFreq	-23,124	5,104	-4,531	<0,001
Freq5%	-22,148	5,679	-3,9	<0,001
Freq25%	-23,135	6,065	-3,814	<0,001
Freq75%	-23,567	5,396	-4,368	<0,001
Freq95%	-22,821	5,223	-4,369	<0,001
CenterFreq	-23,423	5,954	-3,934	<0,001
PeakFreq	-21,098	6,302	-3,348	0,001

Tabela 18. Estimativa β , desvio padrão, valor t e valor p de cada parâmetro acústico significativo da vocalização *trill* ao longo do desenvolvimento.

	Estimativa (β)	Desvio Padrão	valor t	valor p
LowFreq	-15,930	2,608	-6,108	<0,001
HighFreq	-11,630	3,361	-3,461	0,001
BW90%	4,327	1,851	2,338	0,020
Freq5%	-17,238	2,903	-5,539	<0,001
Freq25%	-15,137	2,788	-5,429	<0,001
Freq75%	-15,713	2,911	-5,397	<0,001
Freq95%	-14,096	2,988	-4,717	<0,001
CenterFreq	-15,291	2,883	-5,303	<0,001
PeakFreq	-17,032	2,858	-5,959	<0,001

DurCenterTime	0,001	0,000	2,936	0,003
DeltaTime	0,002	0,001	2,996	0,003
Dur90%	0,002	0,001	3,613	<0,001
Número de sílabas	0,047	0,009	5,095	<0,001

Tabela 19. Estimativa β , desvio padrão, valor t e valor p de cada parâmetro acústico significativo da vocalização WS ao longo do desenvolvimento.

	Estimativa (β)	Desvio Padrão	valor t	valor p
LowFreq	-7,322	1,582	-4,628	<0,001
HighFreq	-12,639	4,609	-2,742	0,007
Freq5%	-7,207	1,850	-3,896	<0,001
Freq25%	-6,858	1,707	-4,018	<0,001
Freq75%	-7,141	1,768	-4,038	<0,001
Freq95%	-9,859	2,585	-3,814	<0,001
CenterFreq	-6,937	1,714	-4,047	<0,001
PeakFreq	-7,704	2,047	-3,764	<0,001

3.2. Análise do coeficiente de variação em relação à idade

Nenhuma vocalização teve o coeficiente de variação influenciado pela idade e, portanto, as vocalizações não ficaram mais estereotipadas ao longo do desenvolvimento. Em relação à média do coeficiente de variação, *hip* teve mais parâmetros de frequência que apresentaram maior média (Tabela 21) e *trill* teve mais parâmetros de tempo que apresentaram maior média (Tabela 22).

Tabela 20. Média do coeficiente de variação das vocalizações de cada parâmetro de frequência durante os primeiros 36 meses. Os valores em negrito indicam o CV mais alto daquele parâmetro.

	Low Freq	High Freq	BW 90%	Delta Freq	Freq 5%	Freq 95%	Peak Freq	Freq 25%	Freq 75%	Center Freq
Chihui	26,06	15,71	35,64	24,83	10,93	12,27	9,67	9,17	7,80	8,51
CN	22,97	11,96	15,50	16,82	13,03	10,72	11,55	11,89	11,20	11,47
Hip	22,58	19,17	40,09	38,79	18,65	17,73	16,85	17,72	18,09	18,43

Squeal	16,80	9,79	50,40	27,85	11,85	9,70	13,27	11,32	10,02	10,26
Trill	17,39	13,15	40,1	34,88	15,78	11,85	13,69	13,65	12,11	12,76
WS	9,43	9,43	35,35	25,42	5,93	7,21	6,22	5,25	4,72	4,78

Tabela 21. Média do coeficiente de variação das vocalizações de cada parâmetro de tempo durante os primeiros 36 meses. Os valores em negrito indicam o CV mais alto daquele parâmetro.

	DurMaxTime	DurCenterTime	DeltaTime	Dur90
Chihui	66,39	63,24	17,47	22,08
CN	15,44	11,26	8,46	8,47
Hip	27,1	20,95	17,47	20,75
Squeal	46,31	34,95	29,41	35,68
Trill	73,64	52,39	36,93	38,03
WS	76,1	47,23	40,32	40,66

3.3. Análise da relação entre massa corpórea e parâmetros acústicos

Vários parâmetros acústicos tiveram relação com a massa corpórea (Tabelas 23-27). *Chihui* foi a única vocalização em que não houve relação de nenhum dos parâmetros com a massa.

Quase todos os parâmetros acústicos que mudaram de acordo com a idade podem ser explicados pelo aumento da massa corpórea (Tabelas 28-33).

Tabela 22. Estimativa β , erro padrão, valor t e valor p de cada parâmetro acústico significativo da relação entre massa corpórea e parâmetro acústico da vocalização CN ao longo dos 11 primeiros meses.

	Coefficiente (β)	Erro Padrão	valor t	valor p
LowFreq	-0,558	0,095	-5,88	<0,001
HighFreq	-0,562	0,053	-10,627	<0,001
DeltaFreq	-0,579	0,077	-7,569	<0,001
Freq5%	-0,539	0,052	-10,373	<0,001
Freq25%	-0,491	0,052	-9,397	<0,001

Freq75%	-0,444	0,050	-8,895	<0,001
Freq95%	-0,428	0,049	-8,797	<0,001
CenterFreq	-0,472	0,051	-9,186	<0,001
PeakFreq	-0,474	0,051	-9,354	<0,001
DurMaxTime	-0,206	0,072	-2,842	<0,05
DurCenterTime	-0,184	0,048	-3,859	<0,001
DeltaTime	-0,109	0,035	-3,133	<0,05
Número de sílabas	0,012	0,003	3,869	<0,05

Tabela 23. Estimativa β , erro padrão, valor t e valor p de cada parâmetro acústico significativo da relação entre massa corpórea e parâmetro acústico da vocalização *hip* ao longo dos 36 primeiros meses.

	Estimativa (β)	Desvio Padrão	valor t	valor p
DurMaxTime	0,185	0,08	2,311	<0,05
DurCenterTime	0,148	0,069	2,149	<0,05

Tabela 24. Estimativa β , erro padrão, valor t e valor p de cada parâmetro acústico significativo da relação entre massa corpórea e parâmetro acústico da vocalização *squeal* ao longo do desenvolvimento.

	Estimativa (β)	Desvio Padrão	valor t	valor p
LowFreq	-0,506	0,083	-6,091	<0,001
HighFreq	-0,285	0,048	-5,889	<0,001
Freq5%	-0,412	0,045	-9,065	<0,001
Freq25%	-0,368	0,044	-8,712	<0,001
Freq75%	-0,312	0,048	-6,509	<0,001
Freq95%	-0,295	0,05	-5,935	<0,001
CenterFreq	-0,349	0,045	-7,744	<0,001
PeakFreq	-0,339	0,051	-6,579	<0,001
Dur90%	-0,352	0,153	-2,292	0,025

Tabela 25. Estimativa β , erro padrão, valor t e valor p de cada parâmetro acústico significativo da relação entre massa corpórea e parâmetro acústico da vocalização *trill* ao longo dos 36 primeiros meses.

	Estimativa (β)	Desvio Padrão	valor t	valor p
LowFreq	-0,256	0,023	-10,907	<0,001
HighFreq	-0,141	0,018	-7,943	<0,001
BW90%	0,169	0,053	3,173	0,002
Freq5%	-0,297	0,05	-5,945	<0,001
Freq25%	-0,199	0,019	-10,762	<0,001
Freq75%	-0,180	0,017	-10,509	<0,001
Freq95%	-0,155	0,016	-9,557	<0,001
CenterFreq	-0,235	0,041	-5,753	<0,001
PeakFreq	-0,2	0,019	-10,793	<0,001
DurMaxTime	0,22	0,102	2,163	0,031
DurCenterTime	0,361	0,076	4,765	<0,001
DeltaTime	0,195	0,049	3,961	<0,001
Dur90%	0,261	0,054	4,853	<0,001
Número de sílabas	0,297	0,044	6,69	<0,001

Tabela 26. Estimativa β , erro padrão, valor t e valor p de cada parâmetro acústico significativo da relação entre massa corpórea e parâmetro acústico da vocalização WS ao longo dos 36 primeiros meses.

	Estimativa (β)	Desvio Padrão	valor t	valor p
LowFreq	-0,402	0,063	-6,367	<0,001
HighFreq	-0,188	0,066	-2,867	0,006
Freq5%	-0,309	0,061	-5,077	<0,001
Freq25%	-0,267	0,045	-5,993	<0,001
Freq75%	-0,256	0,029	-8,752	<0,001
Freq95%	-0,259	0,044	-5,906	<0,001
CenterFreq	-0,265	0,038	-7,029	<0,001
PeakFreq	-0,259	0,065	-4,019	<0,001

Tabela 27. Comparação dos resultados de GLMM (primeira coluna) e regressão (segunda coluna) da vocalização CN. “Sim” para p significativo e “Não” para p não significativo.

	O Parâmetro muda com a idade?	Massa corpórea influencia o parâmetro acústico?
LowFreq	Sim	Sim
HighFreq	Sim	Sim
BW90%	Não	Não
DeltaFreq	Sim	Não
Freq5%	Sim	Sim
Freq25%	Sim	Sim
Freq75%	Sim	Sim
Freq95%	Sim	Sim
CenterFreq	Sim	Sim
PeakFreq	Sim	Sim
DurMaxTime	Não	Não
DurCenterTime	Não	Não
DeltaTime	Não	Não
Dur90%	Não	Não
Número de sílabas	Sim	Sim

Tabela 28. Comparação dos resultados de GLMM (primeira coluna) e regressão (segunda coluna) da vocalização *chihui*. “Sim” para p significativo e “Não” para p não significativo.

	O Parâmetro muda com a idade?	Peso explica mudança de parâmetro?
LowFreq	Não	Não
HighFreq	Não	Não
BW90%	Não	Não
DeltaFreq	Não	Não
Freq5%	Sim	Não
Freq25%	Sim	Não
Freq75%	Sim	Não
Freq95%	Não	Não

CenterFreq	Sim	Não
PeakFreq	Sim	Não
DurMaxTime	Não	Não
DurCenterTime	Não	Não
DeltaTime	Não	Não
Dur90%	Não	Não
Número de sílabas	Não	Não consegui fazer

Tabela 29. Comparação dos resultados de GLMM (primeira coluna) e regressão (segunda coluna) da vocalização hip. “Sim” para p significativo e “Não” para p não significativo.

	O Parâmetro muda com a idade?	Peso explica mudança de parâmetro?
LowFreq	Não	Não
HighFreq	Não	Não
BW90%	Não	Não
DeltaFreq	Não	Não
Freq5%	Não	Não
Freq25%	Não	Não
Freq75%	Não	Não
Freq95%	Não	Não
CenterFreq	Não	Não
PeakFreq	Não	Não
DurMaxTime	Não	Sim
DurCenterTime	Não	Sim
DeltaTime	Não	Não
Dur90%	Não	Não
Número de sílabas	Sim	Não

Tabela 30. Comparação dos resultados de GLMM (primeira coluna) e regressão (segunda coluna) da vocalização squeal. “Sim” para p significativo e “Não” para p não significativo.

	O Parâmetro muda com a idade?	Peso explica mudança de parâmetro?
LowFreq	Sim	Sim
HighFreq	Sim	Sim
BW90%	Não	Não
DeltaFreq	Não	Não
Freq5%	Sim	Sim
Freq25%	Sim	Sim
Freq75%	Sim	Sim
Freq95%	Sim	Sim
CenterFreq	Sim	Sim
PeakFreq	Sim	Sim
DurMaxTime	Não	Não
DurCenterTime	Não	Não
DeltaTime	Não	Não
Dur90%	Não	Sim
Número de sílabas	Não	Não

Tabela 31. Comparação dos resultados de GLMM (primeira coluna) e regressão (segunda coluna) da vocalização *trill*. “Sim” para p significativo e “Não” para p não significativo.

	O Parâmetro muda com a idade?	Peso explica mudança de parâmetro?
LowFreq	Sim	Sim
HighFreq	Sim	Sim
BW90%	Sim	Sim
DeltaFreq	Não	Não
Freq5%	Sim	Sim
Freq25%	Sim	Sim
Freq75%	Sim	Sim
Freq95%	Sim	Sim

CenterFreq	Sim	Sim
PeakFreq	Sim	Sim
DurMaxTime	Não	Sim
DurCenterTime	Sim	Sim
DeltaTime	Sim	Sim
Dur90%	Sim	Sim
Número de sílabas	Sim	Sim

Tabela 32. Comparação dos resultados de GLMM (primeira coluna) e regressão (segunda coluna) da vocalização WS. “Sim” para p significativo e “Não” para p não significativo.

	O Parâmetro muda com a idade?	Peso explica mudança de parâmetro?
LowFreq	Sim	Sim
HighFreq	Sim	Sim
BW90%	Não	Não
DeltaFreq	Não	Não
Freq5%	Sim	Sim
Freq25%	Sim	Sim
Freq75%	Sim	Sim
Freq95%	Sim	Sim
CenterFreq	Sim	Sim
PeakFreq	Sim	Sim
DurMaxTime	Não	Não
DurCenterTime	Não	Não
DeltaTime	Não	Não
Dur90%	Não	Não
Número de sílabas	Não	Não

4. DISCUSSÃO

4.1. Os parâmetros acústicos são modificados de acordo com a experiência?

Neste trabalho, nós comparamos as vocalizações de 22 imaturos de macacos-prego *S. libidinosus* de 2 a 35 meses de idade, 4 imaturos entre 37 meses e 71 meses de idade e 12 indivíduos adultos para saber se as vocalizações emitidas por eles têm modificações nos parâmetros acústicos de acordo com o crescimento corporal ou se essas modificações têm uma influência da experiência.

Todas as vocalizações analisadas sofreram modificações ao longo do desenvolvimento, mas essas modificações variaram de acordo com o tipo de vocalização. Os parâmetros acústicos relacionados à frequência diminuíram ao longo do desenvolvimento de todas as vocalizações, com exceção de *hip* que não teve efeito da idade em nenhum parâmetro. Os parâmetros acústicos relacionados ao tempo aumentaram ao longo do desenvolvimento apenas das vocalizações *chihui* e *trill*. Os resultados encontrados aqui estão de acordo com evidências prévias que sugerem que a estrutura básica das vocalizações não requer aprendizado via feedback auditivo ou social. Esse resultado não é consistente com o desenvolvimento vocal de pássaros canoros ou com o desenvolvimento vocal humano, em que sons aleatórios e sem um padrão definido ficam cada vez mais estereotipados até se assemelhar ao som emitido por um adulto (Bottjer & Arnold, 1986). Com isso, pode-se concluir que o desenvolvimento da produção de vocalizações de macaco-prego está mais relacionado com a maturação corporal e não com a necessidade de um feedback auditivo.

4.2. Parâmetros relacionados à frequência

Em relação aos parâmetros de frequência, os resultados estão parcialmente de acordo com o crescimento corporal. Enquanto o crescimento corporal afeta as frequências das vocalizações *WS*, *trill* e *squeal* ao longo do desenvolvimento, em *CN* e *chihui* o crescimento só afeta a frequência ao longo dos 11 primeiros meses. Além disso, a vocalização *hip* não foi afetada pelo crescimento.

Em *S. libidinosus*, infantes têm um crescimento acelerado até 1,1 anos, ganhando até 50% da massa corpórea típica de uma fêmea adulta (Fragaszy et al., 2016). Ao longo deste período, os parâmetros de frequência de *CN* e *chihui* caem. Como são vocalizações de baixa

frequência (média da maior frequência em imaturos de CN: $1176,79 \pm 251,34$; média da maior frequência em adultos de CN: $684,59 \pm 240,7$ Hz; média da maior frequência em imaturos de *chihui*: $1331,44 \pm 465,07$ Hz; média da maior frequência em adultos de *chihui*: $1769,16 \pm 876,01$), o crescimento corporal afeta de forma mais rápida essas vocalizações, atingindo uma frequência similar à de adultos mais cedo.

Diferente de CN e *chihui*, a vocalização *hip* é emitida em uma faixa de frequência mais aguda (média da maior frequência em imaturos: $4695,78 \pm 1223,29$; média da maior frequência em adultos: $4795,08 \pm 1666,84$). De acordo com o crescimento corporal então, seria esperado que, assim como outras vocalizações, *hip* também tivesse uma queda dos parâmetros relacionados à frequência ao longo de todo o desenvolvimento. Uma hipótese para explicar a falta de correlação seria uma grande variabilidade dessa vocalização ao longo do desenvolvimento. Em relação às vocalizações deste estudo, *hip* é a que apresenta uma maior média do coeficiente de variação nos parâmetros de frequência. Essa variação não parece ter relação com a idade, ou seja, não aumenta ou diminui ao longo do desenvolvimento, de modo que outros fatores, que não a maturação do indivíduo, podem estar influenciando nessa variabilidade.

O contexto de emissão de uma vocalização pode influenciar nos parâmetros acústicos. Em macacos rhesus (*Macaca mulatta*), por exemplo, vítimas de agressão emitem gritos que variam de acordo com a posição do ranking relativa do agressor, o seu parentesco com a vítima e a intensidade da agressão (Gouzoules et al., 1984). O contexto de emissão leva a níveis diferentes de excitação que podem modular os parâmetros acústicos. Essa ideia já é evidenciada em trabalhos antigos e levou Morton (1977) a formular a regra da motivação estrutural, que associa os parâmetros acústicos com o estado interno do emissor. Mais recentemente, em uma revisão, Fischer e Hammerschmidt (2020) concluem que a variabilidade entre e dentre as vocalizações emitidas por primatas pode ser explicada pelo nível de excitação e valência do emissor. Considerando os contextos em que *hip* é emitido, é provável que situações de estresse mais intensas, como por exemplo, avistar um predador, gere níveis de excitação no emissor maior do que no contexto de forrageamento, por exemplo. Apesar de não ter ocorrido tentativa de predação ou até mesmo a observação de predadores na área durante o estudo, é comum indivíduos emitirem vocalizações de alarme para animais não predadores como sapos, gambás e araras. A emissão de *hip* nesses contextos não foi diferenciada, o que pode ter levado ao aumento dessa variabilidade.

4.3. Parâmetros relacionados ao tempo

Quanto aos parâmetros relacionados ao tempo, *trill* e *chihui* foram as únicas vocalizações que tiveram mudanças nos parâmetros CenterTime, DeltaTime, Dur90% e número de sílabas. Esses parâmetros são afetados principalmente pela capacidade pulmonar e o controle da velocidade da saída do ar (Ey et al., 2007). Considerando que a capacidade pulmonar aumenta com o crescimento do indivíduo, seria esperado que vocalizações mais longas tivessem uma duração maior de acordo com a idade (p. ex. Elowson et al., 1992; Hammerschmidt et al., 2000; Lieblich et al., 1980; Winter et al., 1973), mas vocalizações curtas não fossem afetadas. De fato, as vocalizações curtas analisadas neste trabalho, CN e *hip* (duração média de CN: $0,04 \pm 0,0002$; duração média de *hip*: $0,029 \pm 0,008$), não são afetadas pela capacidade pulmonar. Já *squeal* e WS, que são vocalizações mais longas (duração média de *squeal*: $0,24 \pm 0,14$; duração média de WS: $1,33 \pm 0,64$), poderiam sofrer esse efeito, mas isso não ocorreu. WS é uma vocalização de contato de longa distância, muito usada por indivíduos imaturos no início do desenvolvimento, quando ainda dependem muito dos cuidados maternos (Bitetti & Wheeler, 2017; Lisboa et al., 2021; este estudo). *Squeal* é emitido por indivíduos ameaçados e pode ser um sinal que recruta indivíduos na formação de aliança (di Bitetti & Wheeler, 2017; Lisboa et al., 2021), assim como ocorre com outras espécies (p. ex *Pan troglodytes*: Slocombe & Zuberbühler, 2007). É possível que essas vocalizações transmitam informações sobre a identidade do emissor e, apesar de poder sofrer variações dos parâmetros acústicos, podem ser mais estereotipadas do que outras vocalizações, principalmente nos parâmetros de tempo que estão mais sob o controle motor dos indivíduos. Em *Callithrix jacchus*, por exemplo, a vocalização de contato de longa distância “phee” é mais estereotipada e sofre menos modificações acústicas durante a formação de laços sociais entre indivíduos do que *trill*, uma vocalização de contato de curta distância, e do que a vocalização de alimento (Zürcher et al., 2021).

4.4. As vocalizações ficam mais estereotipadas ao longo do desenvolvimento?

O coeficiente de variação das vocalizações não sofreu influência da idade em nenhum dos parâmetros, o que mostra que as vocalizações não ficam mais estereotipadas ao longo do desenvolvimento. Muitas espécies de aves tornam a vocalização mais estereotipada com o aumento da idade (Marler & Peters, 1982), evidenciando o papel da prática na produção das vocalizações. A estrutura básica das vocalizações emitidas por *S. libidinosus* já ocorre desde

cedo e não deve requerer uma prática, mas não se pode descartar a variação individual no desenvolvimento dessas vocalizações, como ocorre no desenvolvimento de *trill* e *J-calls* emitidos por infantes de *Cebuella pygmaea*: enquanto alguns indivíduos diminuem a frequência ao longo do desenvolvimento, outros aumentam e outros ainda não apresentam diferença significativa (Elowson et al., 1992). Além da variação individual, as vocalizações de primatas podem sofrer variações acústicas de acordo com o ambiente social. Essas modificações são, na maioria dos casos, temporárias (revisado em Ruch et al., 2018). Variações acústicas de longo prazo ocorrem geralmente durante a formação de grupo ou de pares (revisado em Ruch et al., 2018). Dessa forma, a variabilidade das vocalizações ao longo do desenvolvimento sugere que seja possível que a vocalização de imaturos de macacos-prego também sofra influência social desde cedo, mas é necessário uma investigação sobre isso.

4.5. A modificação dos parâmetros acústicos tem relação com a massa corpórea?

Quase todos os parâmetros acústicos que tiveram influência da idade também tiveram influência da massa corpórea. Esse resultado é mais uma evidência de que a mudança dos parâmetros acústicos ocorre em função do aumento do aparato vocal, que é correlacionado com a massa corpórea (Fitch, 1997). *Chihui* foi a única vocalização que nenhum dos parâmetros que tiveram influência da idade não se relacionou com a massa corpórea. É possível que essa vocalização tenha influência do tamanho corporal, já que os parâmetros de frequência diminuem de acordo com a idade. Porém, essa vocalização deve ter alguma influência da experiência também. *Chihui* e CN são vocalizações gradativas (di Bitetti & Wheeler, 2017). Apesar de ambas já serem emitidas a partir do 2º mês, a emissão de *chihui* até o 6º mês é baixa, enquanto CN já tem uma emissão maior nessa idade (ver capítulo I). A partir do 7º mês, a taxa de emissão de *chihui* já é maior. É possível então que a produção de *chihui* seja desenvolvida a partir de CN.

4.6. Considerações finais

Conforme o imaturo se desenvolve, o número de sílabas aumenta nas vocalizações CN, *chihui*, *hip* e *trill*. Todas essas vocalizações podem ser emitidas sozinhas ou em sequência, sendo a repetição da mesma nota ou a combinação de notas diferentes. É comum CN ser nota introdutória de outras vocalizações, como por exemplo *trills* e FAWS (di Bitetti

& Wheeler, 2017; Lisboa et al., 2021). FAWS também pode ser iniciada com *chihui* (Lisboa et al., 2021; di Bitetti & Wheeler, 2017). *Hip* pode ser emitida com outros *hips* e com *ku*. Várias espécies de primatas não-humanos combinam notas em sequências vocais (Arnold & Zuberbühler, 2006, 2012; Clarke et al., 2006; Clay & Zuberbühler, 2009; Kershenbaum et al., 2016; Leroux et al., 2021; Robinson, 1984; Zuberbühler, 2020). Essas combinações podem transmitir informações diferentes (Arnold & Zuberbühler, 2006, 2012; Clarke et al., 2006). O aumento de notas e, portanto, combinações de tipos de vocalizações diferentes pode ser uma forma de aprendizado do uso dessas vocalizações (Janik & Slater, 2000). Esse tipo de aprendizado é bem mais comum de se encontrar em primatas não-humanos (Janik & Slater, 2000; Seyfarth & Cheney, 1986, 2010) e é possível que *S. libidinosus* também tenha, apesar de ainda não haver trabalhos relacionados a isso para essa espécie.

Assim como em *S. nigritus* (di Bitetti & Wheeler, 2017), infantes de *S. libidinosus* emitem algumas vocalizações sem um padrão definido no início de vida. Como houve poucas emissões de apenas dois indivíduos em apenas dois meses diferentes, não foi possível fazer nenhuma análise. É possível, porém, que tais emissões sejam formas imaturas de notas ou vocalizações que compõem o repertório vocal dessas espécies.

5. CONCLUSÃO

Este trabalho mostra que as vocalizações do macaco-prego *Sapajus libidinosus* são modificadas ao longo do desenvolvimento, mas a estrutura acústica e a função da vocalização afetam o curso do desenvolvimento vocal. Vocalizações de frequência mais baixa se desenvolvem mais rápido do que vocalizações de frequência mais alta. Vocalizações mais longas podem ou não ser afetadas pela idade. Apesar dessas modificações estarem de acordo com o esperado em relação ao desenvolvimento corporal, o aprendizado também pode ter algum papel na produção das vocalizações, principalmente em relação aos parâmetros de tempo, que podem ser mais controlados pelos indivíduos. O controle é necessário como base para o processo de aprendizado vocal (Vernes et al., 2021), incluindo a acomodação vocal, que pode ocorrer a partir dos parâmetros de frequência. Esses parâmetros podem ser controlados de forma mais limitada, de forma a convergir ou divergir com outros indivíduos e trabalhos futuros podem investigar se macacos-prego têm uma acomodação vocal e quando essas modificações começam aparecer.

DISCUSSÃO GERAL

DISCUSSÃO GERAL

Neste trabalho, investigamos a flexibilidade vocal do macaco-prego *Sapajus libidinosus* a partir do desenvolvimento das vocalizações, na perspectiva do emissor, contribuindo com evidências em mais uma espécie de primata não-humano e assim ampliando o entendimento sobre as semelhanças e diferenças do desenvolvimento vocal de primatas em geral.

No primeiro capítulo, investigamos a ontogenia do repertório vocal e como o uso das vocalizações se desenvolve ao longo do primeiro ano de vida. Se a experiência fosse importante para o desenvolvimento do repertório vocal e do uso das vocalizações, esperávamos que as vocalizações aparecessem de forma gradual, de acordo com a experiência do infante em cada contexto e que os infantes começassem a usar as vocalizações em diversos contextos e que esses contextos se tornassem mais específicos ao longo do desenvolvimento. Encontramos que mecanismos inatos influenciam a emissão das vocalizações, a partir da observação da emissão de grande parte de vocalizações desde muito cedo, mas a experiência também é importante para um uso mais específico das vocalizações, a partir da mudança dos contextos associados a cada tipo de vocalização.

No segundo capítulo, caracterizamos o desenvolvimento ontogenético da produção das vocalizações. Se a experiência fosse importante para a produção das vocalizações, esperávamos que a variação dos parâmetros acústicos diminuísse ao longo do desenvolvimento. Também esperávamos que mudanças nos parâmetros acústicos não fossem relacionadas com o aumento da massa corpórea. Encontramos que as vocalizações são modificadas ao longo do desenvolvimento, mas essas modificações são diferentes para tipos de vocalizações diferentes e estão associadas ao crescimento corporal. Uma única vocalização, o chihui, não teve mudanças nos parâmetros acústicos associadas ao crescimento corporal e é possível que a experiência seja necessária para a emissão dessa vocalização.

Grande parte dos resultados encontrados neste trabalho está de acordo com o padrão de desenvolvimento vocal de mamíferos (revisado em Seyfarth & Cheney, 2010), revelando trajetórias diferentes em cada aspecto do desenvolvimento das vocalizações (Seyfarth & Cheney, 1997). Em relação à produção, os macacos-prego têm uma baixa flexibilidade. Já o uso dessas vocalizações é mais flexível, mas ainda limitado a contextos mais amplos dentro de uma mesma categoria.

Apesar da maioria das mudanças nos parâmetros acústicos estar relacionada ao crescimento corporal, algumas dessas mudanças não são explicadas pela idade (p. ex. a

vocalização hip) ou pela massa corpórea (p. ex. chihui). Essas variações podem estar relacionadas com o estado interno do emissor, mas é possível que haja uma forma de aprendizado vocal a partir do desenvolvimento de vocalizações consideradas gradativas dentro do repertório vocal dessa espécie. Em macacos vervets, dos quatro tipos de *grunts* emitidos por adultos, três são desenvolvidos a partir de um dos dois tipos emitidos por infantes (Seyfarth & Cheney, 1986). É possível que em macacos-prego, o chihui seja desenvolvido a partir do CN, duas vocalizações que são gradativas (di Bitetti & Wheeler, 2017). Outras vocalizações gradativas que não foram investigadas nesse trabalho também podem ter influência da experiência. Adultos emitem três tipos de séries de assobios: associado ao alimento (FAWS), de longa distância e de encontro entre grupos (Lisboa et al., 2021). Essas séries de assobios podem ser discriminadas a partir de seus parâmetros acústicos (di Bitetti & Wheeler, 2017). Quando os infantes começam a vocalizar, emitem apenas um tipo de série de assobios, para retomar contato com a mãe. A partir do sexto mês de vida, começam a emitir séries de assobios associadas a alimento. É possível que os infantes aprendam a modificar os parâmetros acústicos das séries de assobios emitidas inicialmente por eles para retomar o contato com a mãe, aumentando o número de vocalizações emitidas. Não é possível saber, porém, se essa experiência pode ter uma influência social, como o desenvolvimento de phee de saguis (Gultekin & Hage, 2018).

A baixa plasticidade do desenvolvimento de produção limita o repertório vocal a poucos sons produzidos (Janik & Slater, 1997). Considerando que os tipos de vocalizações transmitem informações diferentes, ter uma baixa diversidade de vocalizações tem como consequência uma pequena diversidade de informações que podem ser transmitidas, mas o uso mais flexível das vocalizações pode possibilitar um aumento de significados comunicativos (Seyfarth & Cheney, 2017).

Essa flexibilidade não ocorre só a partir do uso diferente das vocalizações de acordo com a idade, mas é provável que ocorra também a partir da combinação de novos tipos de vocalização. Gibões (*Hylobates* sp.), por exemplo, combinam notas vocais em dois contextos bem distintos: predação ou canto em duetos, gerando respostas nos receptores diferentes de acordo com essa combinação (Clarke et al, 2006). Machos da espécie *Cercopithecus nictitans* combinam tipos de vocalizações de alarme diferentes e modificam a ordem de emissão desses tipos dentro da sequência vocal de acordo com o predador (Arnold & Zuberbuhler, 2006). Macacos-prego podem emitir diversas sequências vocais e tais sequências podem mudar com a idade. Infantes podem emitir vocalizações com notas introdutórias que não são emitidas por adultos e vice-versa. A combinação de vocalizações

diferentes é mais um aspecto para ser investigado em relação ao desenvolvimento vocal de uso em macacos-prego.

Este trabalho mostra diferenças na plasticidade vocal de macaco-prego. A produção das vocalizações é mais limitada, mas modificações nos parâmetros acústicos de uma vocalização já presente no repertório podem ocorrer, colocando essa espécie em um nível de aprendizado vocal de produção mais simples. O uso é mais flexível e pode ter uma influência maior da experiência. O desenvolvimento da produção e do uso das vocalizações de macacos-prego é bem distinto do desenvolvimento da linguagem e é provável que o desenvolvimento de compreensão tenha mais influência social do que o desenvolvimento de produção e de uso.

REFERÊNCIAS

- Agamaite, J. A., Chang, C.-J., Osmanski, M. S., & Wang, X. (2015). A quantitative acoustic analysis of the vocal repertoire of the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *The Journal of the Acoustical Society of America*, 138(5). <https://doi.org/10.1121/1.4934268>
- Lynch Alfaro, J. W., Boubli, J. P., Olson, L. E., di Fiore, A., Wilson, B., Gutiérrez-Espeleta, G. a., Chiou, K. L., Schulte, M., Neitzel, S., Ross, V., Schwochow, D., Nguyen, M. T. T., Farias, I., Janson, C. H., & Alfaro, M. E. (2012). Explosive Pleistocene range expansion leads to widespread Amazonian sympatry between robust and gracile capuchin monkeys. *Journal of Biogeography*, 39(2), 272–288. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02609.x>
- Altmann, J. (1974). Observational Study of Behavior: Sampling Methods. *Behaviour*, 49(3), 227–266. <https://doi.org/10.1163/156853974X00534>
- Arriaga, G., & Jarvis, E. D. (2013). Mouse vocal communication system: Are ultrasounds learned or innate? In *Brain and Language* (Vol. 124, Issue 1). <https://doi.org/10.1016/j.bandl.2012.10.002>
- Arriaga, G., Zhou, E. P., & Jarvis, E. D. (2012). Of Mice, Birds, and Men: The Mouse Ultrasonic Song System Has Some Features Similar to Humans and Song-Learning Birds. *PLoS ONE*, 7(10). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0046610>
- Arnold, K., & Zuberbühler, K. (2006). Semantic combinations in primate calls. *Nature*, 441(7091). <https://doi.org/10.1038/441303a>
- Arnold, K., & Zuberbühler, K. (2012). Call combinations in monkeys: Compositional or idiomatic expressions? *Brain and Language*, 120(3). <https://doi.org/10.1016/j.bandl.2011.10.001>
- 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. <https://doi.org/10.1002/ajp.22384>
- Bergman, T. J., Beehner, J. C., Painter, M. C., & Gustison, M. L. (2019). The speech-like properties of nonhuman primate vocalizations. In *Animal Behaviour* (Vol. 151). <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2019.02.015>
- Bezerra, B. M., & Souto, A. (2008). Structure and usage of the vocal repertoire of *Callithrix jacchus*. *International Journal of Primatology*, 29(3). <https://doi.org/10.1007/s10764-008-9250-0>
- Bottjer, S. W., & Arnold, A. P. (1986). The Ontogeny of Vocal Learning in Songbirds. In E. M. Blass (Ed.), *Handbook of Behavioral Neurobiology 8: Developmental Psychobiology and Developmental Neurobiology* (Vol. 8, pp. 129–158). Plenum Press.
- Brumm, H., Voss, K., Köllmer, I., & Todt, D. (2004). Acoustic communication in noise: Regulation of call characteristics in a New World monkey. *Journal of Experimental Biology*, 207(3). <https://doi.org/10.1242/jeb.00768>
- Byrne, H., Webster, T. H., Brosnan, S. F., Izar, P., & Lynch, J. W. (2022). Signatures of adaptive evolution in platyrrhine primate genomes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 119(35). <https://doi.org/10.1073/pnas.2116681119>
- Candiotti, A., Zuberbühler, K., & Lemasson, A. (2012). Convergence and divergence in Diana monkey vocalizations. *Biology Letters*, 8(3). <https://doi.org/10.1098/rsbl.2011.1182>
- Cheney, D. L., & Seyfarth, R. M. (2018). Flexible usage and social function in primate vocalizations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115(9). <https://doi.org/10.1073/pnas.1717572115>
- Clarke, E., Reichard, U. H., & Zuberbühler, K. (2006). The syntax and meaning of wild gibbon songs. *PLoS ONE*, 1(1). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000073>
- Clay, Z., & Zuberbühler, K. (2009). Food-associated calling sequences in bonobos. *Animal Behaviour*, 77(6), 1387–1396. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.02.016>

- Clay, Z., & Zuberbühler, K. (2011). Bonobos extract meaning from call sequences. *PLoS ONE*, 6(4). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0018786>
- Coelho, C. G., Falótico, T., Izar, P., Mannu, M., Resende, B. D., Siqueira, J. O., & Ottoni, E. B. (2015). Social learning strategies for nut-cracking by tufted capuchin monkeys (*Sapajus* spp.). *Animal Cognition*, 18(4). <https://doi.org/10.1007/s10071-015-0861-5>
- Deshpande, A., Boekholt, B. V., Zuberbühler, K. (2022). 2022 Preliminary evidence for one-trial social learning of vervet monkey alarm calling. *R. Soc. Open Sci.* 9: 210560. <https://doi.org/10.1098/rsos.210560>
- di Bitetti, M. S. (2003). Food-associated Calls of Tufted Capuchin Monkeys (*Cebus Apella Nigritus*) Are Functionally Referential Signals. *Behaviour*, 140(5), 565–592. <https://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. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.05.021>
- di Bitetti, M., & Wheeler, B. C. (2017). The vocal repertoire of the black-horned capuchin (*Cebus* [Sapajus] *nigritus*): an acoustic and contextual analysis. In M. M. Kowalewski & L. I. Oklander (Eds.), *Primateology in Argentina* (1st ed, pp. 171–199). SAREM. <https://www.researchgate.net/publication/322775713>
- Ducheminsky, N., Henzi, S. P., & Barrett, L. (2014). Responses of vervet monkeys in large troops to terrestrial and aerial predator alarm calls. *Behavioral Ecology*, 25(6). <https://doi.org/10.1093/beheco/aru151>
- Egnor, S. E. R., & Hauser, M. D. (2004). A paradox in the evolution of primate vocal learning. *Trends in Neurosciences*, 27(11). <https://doi.org/10.1016/j.tins.2004.08.009>
- Elowson, A. M., Snowdon, C. T., & Sweet, C. J. (1992). Ontogeny of trill and J-call vocalizations in the pygmy marmoset, *Cebuella pygmaea*. *Animal Behaviour*, 43(5). [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80195-2](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80195-2)
- Eshchar, Y., Izar, P., Visalberghi, E., Resende, B., & Fragaszy, D. (2016). When and where to practice: social influences on the development of nut-cracking in bearded capuchins (*Sapajus libidinosus*). *Animal Cognition*, 19(3). <https://doi.org/10.1007/s10071-016-0965-6>
- Ey, E., Rahn, C., Hammerschmidt, K., & Fischer, J. (2009). Wild female olive baboons adapt their grunt vocalizations to environmental conditions. *Ethology*, 115(5). <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2009.01638.x>
- Ey, E., Pfeifferle, D., & Fischer, J. (2007). Do age- and sex-related variations reliably reflect body size in non-human primate vocalizations? A review. In *Primates* (Vol. 48, Issue 4). <https://doi.org/10.1007/s10329-006-0033-y>
- Evans, C., & Evans, L. (1999). Chicken food calls are functionally referential. *Animal Behaviour*, 58(2), 307–319. <https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1143>
- Falótico, T., & Ottoni, E. B. (2013). Stone throwing as a sexual display in wild female bearded capuchin monkeys, *Sapajus libidinosus*. *PLoS ONE*, 8(11). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0079535>
- Fedurek, P., & Slocombe, K. E. (2011). Primate vocal communication: A useful tool for understanding human speech and language evolution? *Human Biology*, 83(2). <https://doi.org/10.3378/027.083.0202>
- Fischer J, Hammerschmidt K. 2019 Towards a new taxonomy of primate vocal production learning. *Phil. Trans. R. Soc. B* 375: 20190045.
- Fischer, J., Wegdell, F., Trede, F., Dal Pesco, F., & Hammerschmidt, K. (2020). Vocal convergence in a multi-level primate society: Insights into the evolution of vocal learning:

- Vocal convergence. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287(1941). <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.2531>
- Fischer, J., Wheeler, B. C., & Higham, J. P. (2015). Is there any evidence for vocal learning in chimpanzee food calls? In *Current Biology* (Vol. 25, Issue 21). <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.09.010>.
- Fitch, W. T., Hauser, M. C. (1995). Vocal Production in Nonhuman Primates: Acoustics, Physiology, and Functional Constraints on “Honest” Advertisement. *American Journal of Primatology*, 37, 191-219.
- Fitch, W. T., & Reby, D. (2001). The descended larynx is not uniquely human. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268(1477). <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1704>
- Fitch, W. T. (2005). The evolution of language: A comparative review. In *Biology and Philosophy* (Vol. 20, Issues 2–3). <https://doi.org/10.1007/s10539-005-5597-1>
- Fitch, W. T. (1997). Vocal tract length and formant frequency dispersion correlate with body size in rhesus macaques. *J. Acoust. Soc. Am.* 102 (2), 1213-1222.
- Fitch, W. T., de Boer, B., Mathur, N., & Ghazanfar, A. A. (2016). Monkey vocal tracts are speech-ready. *Science Advances*, 2(12). <https://doi.org/10.1126/sciadv.1600723>
- Fitch, W. T. (2017). Empirical approaches to the study of language evolution. In *Psychonomic Bulletin and Review* (Vol. 24, Issue 1). <https://doi.org/10.3758/s13423-017-1236-5>
- Fitch, W. T. (2018). What animals can teach us about human language: the phonological continuity hypothesis. In *Current Opinion in Behavioral Sciences* (Vol. 21). <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2018.01.014>
- Fitch, W. T., & Zuberbühler, K. (2013). Primate precursors to human language: Beyond discontinuity. In *Evolution of Emotional Communication*. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199583560.003.0002>
- Fichtel, C., & Kappeler, P. M. (2011). Variation in the Meaning of Alarm Calls in Verreaux’s and Coquerel’s Sifakas (*Propithecus verreauxi*, *P. coquereli*). *International Journal of Primatology*, 32(2). <https://doi.org/10.1007/s10764-010-9472-9>
- Fichtel, C., & van Schaik, C. P. (2006). Semantic differences in sifaka (*Propithecus verreauxi*) alarm calls: A reflection of genetic or cultural variants? *Ethology*, 112(9). <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2006.01239.x>
- Foster, S. A. (2013). Evolution of behavioural phenotypes: Influences of ancestry and expression. *Animal Behaviour*, 85(5). <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.02.008>
- Fragaszy, D. M., Izar, P., Liu, Q., Eshchar, Y., Young, L. A., & Visalberghi, E. (2016). Body mass in wild bearded capuchins, (*Sapajus libidinosus*): Ontogeny and sexual dimorphism. *American Journal of Primatology*, 78(4), 473–484. <https://doi.org/10.1002/ajp.22509>
- Franco-Rogelio, M. C. (2021). Desenvolvimento social de macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) selvagens de 0 a 3 anos de idade. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, São Paulo, SP.
- Furness, W. H. (1916). Observations on the Mentality of Chimpanzees and Orang-Utans. *American Philosophical Society*. Vol. 55, n.3, 281-290.
- Ghazanfar, A. A., Liao, D. A., & Takahashi, D. Y. (2019). Volition and learning in primate vocal behaviour. In *Animal Behaviour* (Vol. 151). <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2019.01.021>
- Ghazanfar, A. A., Rendall, D. (2008). Evolution of human vocal production. *Current biology*, 18 (11), R457-R460.
- Gouzoules, H., & Gouzoules, S. (1989). Design features and developmental modification of pigtail macaque, *Macaca nemestrina*, agonistic screams. *Animal Behaviour*, 37(PART 3). [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(89\)90086-9](https://doi.org/10.1016/0003-3472(89)90086-9)
- Gouzoules, H., Gouzoules, H., & Gouzoules, S. (1995). Recruitment Screams Of Pigtail Monkeys (*Macaca Nemestrina*): Ontogenetic Perspectives. *Behaviour*, 132(5–6). <https://doi.org/10.1163/156853995X00658>

- Gouzoules, S., Gouzoules, H., & Marler, P. (1984). Rhesus monkey (*Macaca mulatta*) screams: Representational signalling in the recruitment of agonistic aid. *Animal Behaviour*, 32(1). [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(84\)80336-X](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(84)80336-X)
- Gros-Louis, J. (2002). Contexts and behavioral correlates of trill vocalizations in wild white-faced capuchin monkeys (*Cebus capucinus*). *American Journal of Primatology*, 57(4). <https://doi.org/10.1002/ajp.10042>
- 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. <https://doi.org/10.1007/s10764-008-9263-8>.
- Gultekin, Y. B., & Hage, S. R. (2018). Limiting parental interaction during vocal development affects acoustic call structure in marmoset monkeys. *Science Advances*, 4(4). <https://doi.org/10.1126/sciadv.aar4012>.
- Hammerschmidt, K., Newman, J. D., Champoux, M., & Suomi, S. J. (2000). Changes in rhesus macaque “Coo” vocalizations during early development. *Ethology*, 106(10). <https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2000.00611.x>.
- Hammerschmidt, K., & Fischer, J. (2013). Constraints in Primate Vocal Production. In *Evolution of Communicative Flexibility*. <https://doi.org/10.7551/mitpress/9780262151214.003.0005>
- Hauser, M. D. (1989). Ontogenetic changes in the comprehension and production of vervet monkey (*Cercopithecus aethiops*) vocalizations. *Journal of Comparative Psychology*, 103(2). <https://doi.org/10.1037/0735-7036.103.2.149>
- Hayes, K. J., & Hayes, C. (1951). The intellectual development of a home-raised chimpanzee. *Proceedings of the American Philosophical Society*, vol. 95, n.2, 105-109
- Hile, A. G., Plummer, T. K., & Striedter, G. F. (2000). Male vocal imitation produces call convergence during pair bonding in budgerigars, *Melopsittacus undulatus*. *Animal Behaviour*, 59(6). <https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1438>
- Hopkins, W. D., Tagliabata, J. P., & Leavens, D. A. (2007). Chimpanzees differentially produce novel vocalizations to capture the attention of a human. *Animal Behaviour*, 73(2). <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.08.004>
- Hotchkin, C. F., Parks, S. E., & Weiss, D. J. (2015). Noise-induced frequency modifications of tamarin vocalizations: Implications for noise compensation in nonhuman primates. *PLoS ONE*, 10(6). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0130211>
- Izar, Patrícia; Fernández-Bolaños, Marcelo ; Seex, Lauren ; Gort, Gerrit ; Suscke, Priscila ; Tokuda, Marcos ; Mendonça-Furtado, Olívia ; Verderane, Michele P. ; Hemelrijk, Charlotte K. (2021). Female emancipation in a male dominant, sexually dimorphic primate under natural conditions. *PLoS One JCR*, v. 16, p. e0249039.
- Izar, P., Fernández-Bolaños, M., Seex, L., Gort, G., Suscke, P., Tokuda, M., Mendonça-Furtado, O., Verderane, M. P., & Hemelrijk, C. K. (2021). Female emancipation in a male dominant, sexually dimorphic primate under natural conditions. *PLoS ONE*, 16(4 April). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0249039>
- Izar, Patrícia; Peternelli-dos-Santos, Lucas ; Rothman, Jessica M. ; Raubenheimer, David ; Presotto, Andrea ; Gort, Gerrit ; Visalberghi, Elisabetta M. ; Fragaszy, Dorothy M. (2022). Stone tools improve diet quality in wild monkeys. *Current Biology JCR*, v. 32, p. 1-5
- Izar, P., Verderane, M. P., Peternelli-dos-Santos, L., Mendonça-Furtado, O., Presotto, A., Tokuda, M., Visalberghi, E., & Fragaszy, D. (2012). Flexible and conservative features of social systems in tufted capuchin monkeys: Comparing the socioecology of *Sapajus libidinosus* and *Sapajus nigritus*. *American Journal of Primatology*, 74(4), 315–331. <https://doi.org/10.1002/ajp.20968>

- Janik, V. M., & Slater, P. J. B. (2000). The different roles of social learning in vocal communication. In *Animal Behaviour* (Vol. 60, Issue 1). <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1410>.
- Jarvis, E. D. (2004). Brains and birdsong. In *Nature's Music: The Science of Birdsong*. <https://doi.org/10.1016/B978-012473070-0/50011-6>
- Jürgens, U. (2002). Neural pathways underlying vocal control. In *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* (Vol. 26, Issue 2). [https://doi.org/10.1016/S0149-7634\(01\)00068-9](https://doi.org/10.1016/S0149-7634(01)00068-9)
- Kershenbaum, A., Blumstein, D. T., Roch, M. A., Akçay, Ç., Backus, G., Bee, M. A., Bohn, K., Cao, Y., Carter, G., Căsar, C., Coen, M., Deruiter, S. L., Doyle, L., Edelman, S., Ferrer-i-Cancho, R., Freeberg, T. M., Garland, E. C., Gustison, M., Harley, H. E., ... Zamora-Gutierrez, V. (2016). Acoustic sequences in non-human animals: A tutorial review and prospectus. *Biological Reviews*, *91*(1). <https://doi.org/10.1111/brv.12160>
- Krakauer, J. W., Ghazanfar, A. A., Gomez-Marin, A., MacIver, M. A., & Poeppel, D. (2017). Neuroscience Needs Behavior: Correcting a Reductionist Bias. In *Neuron* (Vol. 93, Issue 3). <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2016.12.041>
- Kulahci, I. G., Rubenstein, D. I., & Ghazanfar, A. A. (2015). Lemurs groom-at-a-distance through vocal networks. *Animal Behaviour*, *110*. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.09.016>
- Kuypers, H. G. J. M. (1958). Corticobulbar connexions to the pons and lower brain-stem in man: An anatomical study. *Brain*, *81*(3). <https://doi.org/10.1093/brain/81.3.364>
- Lameira, A. R. (2017). Bidding evidence for primate vocal learning and the cultural substrates for speech evolution. In *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* (Vol. 83). <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2017.09.021>
- Lameira, A. R., Hardus, M. E., Mielke, A., Wich, S. A., & Shumaker, R. W. (2016). Vocal fold control beyond the species-specific repertoire in an orang-utan. *Scientific Reports*, *6*. <https://doi.org/10.1038/srep30315>
- Lattenkamp, E. Z., Vernes, S. C. (2018). Vocal learning: a language-relevant trait in need of a broad cross-species approach. *Current Opinion in Behavioral Science*, *21*, 209-215.
- Lattenkamp, E. Z., Vernes, S. C., & Wiegrebe, L. (2020). Vocal production learning in the pale spear-nosed bat, *Phyllostomus discolor*. *Biology Letters*, *16*(4). <https://doi.org/10.1098/rsbl.2019.0928>
- Lemasson, A., Ouattara, K., Petit, E. J., & Zuberbühler, K. (2011). Social learning of vocal structure in a nonhuman primate? *BMC Evolutionary Biology*, *11*(1). <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-362>
- Leroux, M., Bosshard, A. B., Chandia, B., Manser, A., Zuberbühler, K., & Townsend, S. W. (2021). Chimpanzees combine pant hoots with food calls into larger structures. *Animal Behaviour*, *179*. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2021.06.026>.
- Lieberman, P., Crelin, E. S., & Klatt, D. H. (1972). Phonetic Ability and Related Anatomy of the Newborn and Adult Human, Neanderthal Man, and the Chimpanzee. *American Anthropologist*, *74*(3). <https://doi.org/10.1525/aa.1972.74.3.02a00020>
- Lieberman, P. (2012). Vocal tract anatomy and the neural bases of talking. *Journal of Phonetics*, *40*(4). <https://doi.org/10.1016/j.wocn.2012.04.001>
- Lieblich, A. K., Symmes, D., Newman, J. D., & Shapiro, M. (1980). Development of the Isolation Peep in laboratory-bred squirrel monkeys. *Animal Behaviour*, *28*(1). [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(80\)80002-9](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(80)80002-9)
- Lima, V. C. C. & Ferreira, R. G. (2021). Social network changes during the development of immature capuchin monkeys (*Sapajus* spp.). *Primates*, *62*(5). <https://doi.org/10.1007/s10329-021-00918-6>
- Lisboa, C. A., Mendes, F. D. C., Silveira, M., & Aguiar, L. M. D. S. (2021). The Vocal Repertoire of the Bearded Capuchin (*Cebidae: Sapajus libidinosus*): Implications for Understanding the

- Complexity of Neotropical Primate Communication. *Folia Primatologica*, 92(3), 151–163. <https://doi.org/10.1159/000517917>
- Lowry, H, Lill, A., Wong, B. B. M. (2013). Behavioral responses of wildlife to urban environments. *Biological Reviews*, 88, 537-549. doi:10.1111/brv.12012.
- Marler, P. (1970). Birdsong and speech development: could there be parallels? *American Scientist*, 58(6).
- Marler, P., Peters, S. (1982). Developmental overproduction and selective attrition: New process in the epigenesis of birdsong. 15 (4), 369-378. <https://doi.org/10.1002/dev.420150409>
- Martins, P. T., & Boeckx, C. (2020). Vocal learning: Beyond the continuum. In *PLoS Biology* (Vol. 18, Issue 3). <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PBIO.3000672>
- Mitani, J. C., & Brandt, K. L. (1994). Social Factors Influence the Acoustic Variability in the Long-distance Calls of Male Chimpanzees. *Ethology*, 96(3). <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1994.tb01012.x>
- Mitani, J. C., & Gros-Louis, J. (1998). Chorusing and call convergence in chimpanzees: tests of three hypotheses. *Behaviour*, 135(9–10). <https://doi.org/10.1163/156853998792913483>
- Morton, E. S. (1977). The occurrence and significance of motivation-structure rules in some bird and mammal sounds. *The American Naturalist*, Vol. 111, 981, 855-869.
- Nishimura, T., Mikami, A., Suzuki, J., & Matsuzawa, T. (2003). Descent of the larynx in chimpanzee infants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(12). <https://doi.org/10.1073/pnas.1231107100>
- Ottoni, E B ; Resende, B. D. ; Izar, P. . Watching the best nutcrackers: what capuchin monkeys (*Cebus apella*) know about others? tool-using skills. *Animal Cognition JCR*, Heidelberg, v. 8, p. 215-219, 2005.
- Ottoni, E. B., & Izar, P. (2008). Capuchin monkey tool use: Overview and implications. *Evolutionary Anthropology*, 17, 171–178. <https://doi.org/10.1002/evan.20185>
- Ouattara, K., Lemasson, A., & Zuberbühler, K. (2009). Campbell's monkeys concatenate vocalizations into context-specific call sequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(51), 22026-22031.
- Owren, M. J., Dieter, J. A., Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (1993). Vocalizations of rhesus (*Macaca mulatta*) and Japanese (*M. fuscata*) macaques cross-fostered between species show evidence of only limited modification. *Developmental Psychobiology*, 26(7). <https://doi.org/10.1002/dev.420260703>.
- Owren, M. J., Amoss, R. T., & Rendall, D. (2011). Two organizing principles of vocal production: Implications for nonhuman and human primates. In *American Journal of Primatology* (Vol. 73, Issue 6). <https://doi.org/10.1002/ajp.20913>
- 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. <https://doi.org/10.1002/evan.1014>
- Pistorio, A. L., Vintch, B., & Wang, X. (2006). Acoustic analysis of vocal development in a New World primate, the common marmoset (*Callithrix jacchus*) . *The Journal of the Acoustical Society of America*, 120(3). <https://doi.org/10.1121/1.2225899>
- Striedter, G. F. (2006). Précis of principles of brain evolution. *Behavioral and Brain Sciences*, 29(1). <https://doi.org/10.1017/S0140525X06009010>
- Petkov, C. I., & Jarvis, E. D. (2012). Birds, primates, and spoken language origins: Behavioral phenotypes and neurobiological substrates. In *Frontiers in Evolutionary Neuroscience* (Vol. 4, Issue AUG). <https://doi.org/10.3389/fnevo.2012.00012>
- Ploog, D. (1988). Neurobiology and Pathology of Subhuman Vocal Communication and Human Speech. In *Primate Vocal Communication*. https://doi.org/10.1007/978-3-642-73769-5_14

- Pollick, A. S., Gouzoules, H., & de Waal, F. B. M. (2005). Audience effects on food calls in captive brown capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Animal Behaviour*, *70*(6), 1273–1281. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.03.007>
- Robinson, J. G. (1984). Syntactic Structures in the Vocalizations of Wedge-Capped Capuchin Monkeys, *Cebus Olivaceus*. *Behaviour*, *90*(1–3). <https://doi.org/10.1163/156853984X00551>
- Roush, R. S., & Snowdon, C. T. (1994). Ontogeny of food-associated calls in cotton-top tamarins. *Animal Behaviour*, *47*(2). <https://doi.org/10.1006/anbe.1994.1038>
- Roush, R. S., & Snowdon, C. T. (2000). Quality, Quantity, Distribution and Audience Effects on Food Calling in Cotton-Top Tamarins. *Ethology*, *106*, 673–690.
- Ruch, H., Zürcher, Y., & Burkart, J. M. (2018). The function and mechanism of vocal accommodation in humans and other primates. *Biological Reviews*, *93*(2). <https://doi.org/10.1111/brv.12382>
- Schel, A. M., Candiotti, A., & Zuberbühler, K. (2010). Predator-detering alarm call sequences in *Guereza colobus* monkeys are meaningful to conspecifics. *Animal Behaviour*, *80*(5). <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.07.012>
- Schel, A. M., Townsend, S. W., Machanda, Z., Zuberbühler, K., & Slocombe, K. E. (2013). Chimpanzee Alarm Call Production Meets Key Criteria for Intentionality. *PLoS ONE*, *8*(10). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0076674>
- Schel, A. M., Tranquilli, S., & Zuberbühler, K. (2009). The Alarm Call System of Two Species of Black-and-White Colobus Monkeys (*Colobus polykomos* and *Colobus guereza*). *Journal of Comparative Psychology*, *123*(2). <https://doi.org/10.1037/a0014280>.
- 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. <https://doi.org/10.1126/science.7433999>
- Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (1986). Vocal development in vervet monkeys. *Animal Behaviour*, *34*(6). [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(86\)80252-4](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(86)80252-4).
- Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (1997). Behavioral mechanisms underlying vocal communication in nonhuman primates. *Animal Learning & Behavior*, *25*(3), 249–267. <https://doi.org/10.3758/BF03199083>
- Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (2010). Some general features of vocal development in nonhuman primates. In *Social Influences on Vocal Development*. <https://doi.org/10.1017/cbo9780511758843.013>
- Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (2017). Precursors to language: Social cognition and pragmatic inference in primates. *Psychonomic Bulletin and Review*, *24*(1). <https://doi.org/10.3758/s13423-016-1059-9>
- Seyfarth, R., & Cheney, D. (2018). Pragmatic flexibility in primate vocal production. In *Current Opinion in Behavioral Sciences* (Vol. 21). <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2018.02.005>
- Shaughnessy, D. W., Hyson, R. L., Bertram, R., Wu, W., & Johnson, F. (2019). Female zebra finches do not sing yet share neural pathways necessary for singing in males. *Journal of Comparative Neurology*, *527*(4). <https://doi.org/10.1002/cne.24569>
- Silk, J. B., Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (2016). Strategic use of affiliative vocalizations by wild female baboons. *PLoS ONE*, *11*(10). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0163978>
- Simonyan, K. (2014). The laryngeal motor cortex: Its organization and connectivity. In *Current Opinion in Neurobiology* (Vol. 28). <https://doi.org/10.1016/j.conb.2014.05.006>
- Slocombe, K. E., & Zuberbühler, K. (2007). Chimpanzees modify recruitment screams as a function of audience composition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *104*(43), 17228–17233.

- Smolker, R., & Pepper, J. W. (1999). Whistle convergence among allied male bottlenose dolphins (Delphinidae, Tursiops sp.). *Ethology*, 105(7). <https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.1999.00441.x>
- Snell-Rood, E. C. (2013). An overview of the evolutionary causes and consequences of behavioural plasticity. *Animal Behaviour*, 85(5). <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.12.031>
- Snowdon, C. T. (2009). Plasticity of Communication in Nonhuman Primates. In *Advances in the Study of Behavior* (Vol. 40). [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(09\)40007-X](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(09)40007-X)
- Snowdon, C. T., & Elowson, A. M. (1999). Pygmy marmosets modify call structure when paired. *Ethology*, 105(10). <https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.1999.00483.x>
- Stansbury, A. L., & Janik, V. M. (2019). Formant Modification through Vocal Production Learning in Gray Seals. *Current Biology*, 29(13). <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.05.071>
- Sultan, S. E. (2021). Phenotypic plasticity as an intrinsic property of organisms. in *Phenotypic Plasticity & Evolution: causes, consequences, controversies*. Ed. Pfennig, D. W., CRC Press. 3-24
- Takahashi, D. Y., Fenley, A. R., Teramoto, Y., Narayanan, D., Z., J. I. Borjon, P. Holmes, A. A. Ghazanfar (2015). The developmental dynamics of marmoset monkey vocal production. *Science*, 349, 734-738.
- Takahashi, D. Y., Liao, D. A., & Ghazanfar, A. A. (2017). Vocal Learning via Social Reinforcement by Infant Marmoset Monkeys. *Current Biology*, 27(12). <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.05.004>
- Tchernichovski, O., & Marcus, G. (2014). Vocal learning beyond imitation: Mechanisms of adaptive vocal development in songbirds and human infants. In *Current Opinion in Neurobiology* (Vol. 28). <https://doi.org/10.1016/j.conb.2014.06.002>
- Templeton, Gary F. (2011) "A Two-Step Approach for Transforming Continuous Variables to Normal: Implications and Recommendations for IS Research," *Communications of the Association for Information Systems*: Vol. 28 , Article 4. DOI: 10.17705/1CAIS.02804 Available at: <https://aisel.aisnet>.
- Verderane, M. P., & Izar, P. (2019). Estilos de cuidado materno em primatas: considerações a partir de uma espécie do Novo Mundo. *Psicologia USP*, 30. <https://doi.org/10.1590/0103-6564e190055>
- 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, 659-689
- Vernes SC, Kriengwatana BP, Beeck VC, Fischer J, Tyack PL, ten Cate C, Janik VM. (2021) The multi-dimensional nature of vocal learning. *Phil. Trans. R. Soc. B* 376: 20200236. <https://doi.org/10.1098/rstb.2020.0236>
- Winter, P., Handley, P., Ploog, D., & Schott, D. (1973). Ontogeny of Squirrel Monkey Calls Under Normal Conditions and Under Acoustic Isolation. *Behaviour*, 47(3-4). <https://doi.org/10.1163/156853973X00085>.
- Zuberbühler, K. (2020). Syntax and compositionality in animal communication. In *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* (Vol. 375, Issue 1789). <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0062>
- Zürcher, Y., Willems, E. P., & Burkart, J. M. (2021). Trade-offs between vocal accommodation and individual recognisability in common marmoset vocalizations. *Scientific Reports*, 11(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-021-95101-8>.
- Wild, J. M. (1997). Neural pathways for the control of birdsong production. In *Journal of Neurobiology* (Vol. 33, Issue 5). [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-4695\(19971105\)33:5](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-4695(19971105)33:5)

- 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. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0544>
- Winandy, Gabrielle S. M.; Félix, Rafael P. ; Sacramento, Rafaela A. ; Mascarenhas, Rilquer ; Batalha-Filho, Henrique ; Japyassú, Hilton F. ; Izar, Patrícia ; Slabbekoorn, Hans . Urban Noise Restricts Song Frequency Bandwidth and Syllable Diversity in Bananaquits: Increasing Audibility at the Expense of Signal Quality. *Frontiers in Ecology and Evolution JCR*, v. 9, p. 570420, 2021.
- Winandy, Gabrielle S. M.; Japyassú, Hilton F. ; Izar, Patrícia ; Slabbekoorn, Hans . Noise-Related Song Variation Affects Communication: Bananaquits Adjust Vocally to Playback of Elaborate or Simple Songs. *Frontiers in Ecology and Evolution JCR*, v. 8, p. 570431, 2021.

ANEXO A

Taxa de vocalização por minuto emitida por infantes de macacos-prego em cada mês do desenvolvimento.

Vocalização	Mês											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
ACN												
ARS		0,01	0,03			0,30	0,36		0,15		0,21	
Balbucio		0,06										
Bark												
Chihui		0,06				0,04	0,68	0,17	0,29	0,48	0,20	0,09
Chuck			0,08			0,04	0,15			0,04		0,03
CN		0,07				0,34	0,87	0,49	0,25	0,89	0,24	0,19
Cough			0,03			0,02	0,15		0,02	0,02		0,04
DHip											0,02	0,03
FAWS						0,01	0,01		0,03	0,05		0,06
Ggr							1,55	0,02	0,02	0,09		0,02
Grugru							0,01			0,06		0,04
Hiccup						0,04	0,08	0,05	0,05	0,15	0,04	0,01
Hiku		0,02	0,06			0,03	0,08	0,05	0,02	0,11	0,07	0,06
Hip		0,02				0,03	0,01	0,03	0,05	0,04	0,03	0,02
Ke						0,02	0,11		0,04			
Ku						0,02	0,01		0,06			0,01
LS								0,04	0,06	0,31		0,03
Patinado												
Peepd		0,03				0,02	0,02	0,03	0,08	0,20	0,03	0,04
Peeps						0,02		0,02	0,03	0,09		0,04
Pip		0,02	0,05			0,18	0,28	0,16	0,61	0,06	0,06	0,13
Scream pulsado							0,12					
Scream												
Sirena						0,01		0,02		0,02		
Squeal		0,02				0,10		0,31	0,04	0,58	0,03	0,09
SquealScream												
Ti		0,23	0,16			0,36	0,43	0,05	0,04	0,08	0,15	0,06
Trill		1,54	2,76			1,75	1,61	1,08	1,54	2,01	0,32	1,57
TrillSqueal		0,01				0,06	0,01	0,19			0,05	0,19
Wah wah								0,02				
WS		0,06	0,28			0,33	0,71	0,16	0,20	0,79	0,02	0,21

Mês										
Vocalização	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
ACN										0,01
ARS	0,01							0,22		
Balbuçio										
Bark					0,01					
Chihui	0,21	0,72	0,14	0,11	0,11	0,09	0,57	0,15	0,04	0,07
Chuck		0,25		0,07	0,01	0,17		0,02		0,00
CN	0,49	0,41	0,36	0,20	0,23	0,15	0,48	0,62	0,12	0,57
Cough	0,06	0,09	0,11		0,06	0,02		0,05	0,02	0,00
DHip			0,11	0,07					0,01	0,04
FAWS		1,50		0,09	0,31	0,02		0,15	0,07	0,08
Grgr	0,01	1,50		0,20		0,05	0,38	0,05	0,18	0,07
Grugru				0,07		0,10	0,05		0,01	0,06
Hiccup	0,03	0,15			0,05	0,12	0,05	0,05		0,69
Hiku	0,09	0,23	0,15		0,05	0,17	0,05	0,14	0,29	0,02
Hip	0,01	0,11	0,11		0,07	0,02		0,18	0,08	0,00
Ke					0,13			0,21		
Ku	0,01							0,10	0,01	0,01
LS	0,01					0,02	0,05			0,00
Patinado									0,01	
Peepd	0,04	0,08	0,05		0,08		0,05	0,02		0,02
Peeps	0,01				0,01	0,03	0,05	0,02		0,00
Pip		0,08	0,08	0,02	0,61			0,14	0,07	0,02
PulsedScream								0,07		0,00
Scream					0,07			0,07	0,02	0,01
Sirena		0,08					0,05			
Squeal					1,87			0,13		0,02
SquealScream								0,05	0,01	
Ti	0,03		0,04	0,02	0,36		0,05	0,06	0,18	0,05
Trill	1,00	1,00	0,19	0,20	1,89	1,01	0,30	6,49	1,51	0,12
TrillSqueal	0,13				2,33	0,15		0,38	0,01	0,00
Wah						0,02				
WS	0,09		0,29	0,02	0,61	0,21	0,52	0,71	0,47	0,01

	Mês										
Vocalização	25	26	27	28	29	30	31	32	34	35	
ACN											
ARS	0,08										
Balbuçio											
Bark			0,14								
Chihui	0,11	0,33	0,86	0,29	0,36	1,50		0,33		0,04	
Chuck	0,06		0,13	0,14		0,17			0,04	0,04	
CN	0,40	0,33	0,33	0,57	0,84	0,52	0,09	1,33	0,12	0,36	
Cough	0,02	0,25			0,04	0,01	0,08			0,05	
DHip											
FAWS			0,04			0,83	0,04	0,33		0,29	
Grgr	0,10		0,17				0,04	0,33			
Grugru	0,17				0,12	0,01					
Hiccup	0,01				0,12	0,02					
Hiku	0,06	0,25	0,43	0,14	0,12		0,04			0,08	
Hip	0,05			0,17	0,04						
Ke											
Ku	0,01		0,04		0,04						
LS					0,04	0,17					
Patinado											
Peepd			0,09		0,04						
Peeps	0,01										
Pip	0,05		0,04							0,14	
PulsedScream											
Scream											
Sirena											
Squeal								0,33			
SquealScream											
Ti	0,08									0,05	
Trill	1,82		0,17		0,04	0,27		4,67	0,04	0,44	
TrillSqueal											
Wah											
WS	0,13		0,09				0,09	0,33		0,04	