



Universidade de Brasília

INSTITUTO DE PSICOLOGIA

DEPARTAMENTO DE PROCESSOS PSICOLÓGICOS BÁSICOS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS DO COMPORTAMENTO

ASPECTOS SOCIAIS DOS INTERCÂMBIOS DE MURIQUIS DO NORTE
(Brachyteles hypoxanthus)

SOCIAL FEATURES OF VOCAL EXCHANGES IN NORTHERN MURIQUIS
(Brachyteles hypoxanthus)

RICARDO MUCURY FILHO

Brasília - DF

2023

RICARDO MUCURY FILHO

ASPECTOS SOCIAIS DOS INTERCÂMBIOS DE MURIQUIS DO NORTE
(Brachyteles hypoxanthus)

SOCIAL FEATURES OF VOCAL EXCHANGES IN NORTHERN MURIQUIS
(Brachyteles hypoxanthus)

Tese de doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências do Comportamento da Universidade de Brasília como requisito para obtenção do título de Doutor em Ciências do Comportamento

Área de concentração: Cognição e Neurociências do Comportamento

Orientador (a): Prof. Dr. Francisco Dyonísio Cardoso Mendes

Brasília -DF

2023

RICARDO MUCURY FILHO

ASPECTOS SOCIAIS DOS INTERCÂMBIOS DE MURIQUIS DO NORTE
(Brachyteles hypoxanthus)

Tese de doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências do Comportamento da Universidade de Brasília como requisito para obtenção do título de Doutor em Ciências do Comportamento (área de concentração: Cognição e Neurociências do Comportamento)

Comissão examinadora:

Prof. Dr. Francisco Dyonísio Cardoso Mendes (Presidente)
Universidade de Brasília - UnB

Prof. Dr. Mauro Dias Silva Júnior (Membro interno)
Universidade de Brasília - UnB

Prof. Dr. Rogério Grassetto Teixeira da Cunha (Membro externo)
Universidade Federal de Alfenas - Unifal

Prof. Dra. Patrícia Ferreira Monticelli (Membro externo)
Universidade de São Paulo - USP

Prof. Dr. Eduardo Bessa Pereira da Silva (Suplente)
Universidade de Brasília - UnB

Brasília, 14 de Agosto de 2023.

AGRADECIMENTOS

Cinco anos depois, após um caminho repleto de percalços e desvios inesperados, chego ao fim dessa jornada. Devo minha gratidão a todos aqueles que acreditaram que eu seria capaz de chegar até aqui. Só quem está no meio de um processo como esse sabe o valor de palavras de incentivo e carinho. Obrigado à minha família, em especial aos meus pais, Ricardo e Eunice, e à minha irmã, Julliany. Gostaria muito que meu pai pudesse estar aqui para acompanhar esse momento e ver onde eu cheguei. Acredito que ele ficaria feliz, ainda que perseguir esse caminho de estudos seja diferente da estabilidade e segurança que os pais desejam aos filhos. Isso me remete então à minha mãe. Obrigado por superar qualquer dúvida e me dar suporte e amor incondicionais. Nunca houve um questionamento de sua parte e isso me deu um porto seguro de onde partir para alcançar esse objetivo. Ju, apesar das distâncias que nos separaram nos últimos anos, obrigado por todo seu carinho e afeto e saiba que sua trajetória serviu de inspiração para que eu me mantivesse firme, acreditando que poderia concluir o trabalho que me propus a iniciar. Amo vocês!

Pouco antes de iniciar o doutorado, alguém especial entrou na minha vida e ela, mais do que ninguém, sabe o que foram esses últimos cinco anos. Natália, obrigado por me ajudar a carregar o peso das dúvidas, por me ouvir, por me incentivar quando eu não acreditei em mim mesmo e por celebrar as pequenas vitórias. Você também foi fundamental para que eu chegasse até aqui. Obrigado pelo carinho, aconchego, confiança e amor. Te amo!

Agradeço muito ao meu orientador, Dida. Tivemos que reinventar esta tese mais de uma vez, além de superar dificuldades de saúde mental e os desafios impostos a todos pelo período da pandemia, mas juntos conseguimos amadurecer uma nova proposta, culminando com este trabalho. Como esse trabalho representa o fim de mais um ciclo, aproveito para agradecer por nossa longa parceria. Como todos aqueles que se aventuraram em uma pós-graduação bem sabem, a relação orientador-orientando pode ser muito complicada, mas, nesse

sentido, acredito que fomos bem-sucedidos. Claro que tivemos eventuais desavenças e falhas, mas nunca foi algo irremediável, e só pude evoluir enquanto pesquisador graças à nossa colaboração. Obrigado por lá atrás me dar o primeiro voto de confiança, por me ajudar a desenvolver minha escrita, por me ensinar sobre dar aulas e lidar com alunos e, principalmente, por permitir meu acesso aos seus dados sobre os muriquis e por compartilhar seus conhecimentos sobre esses primatas incríveis, tornando este trabalho possível. Este Mucury lhe dedica um grande abraço de muriqui!

Agradeço ao professor Mauricio Talebi, que foi um colaborador fundamental para o desenvolvimento do projeto original, pré-pandemia. Agradeço aos professores Karen B. Strier e Charles T. Snowdon, que me auxiliaram em diversas discussões e foram fundamentais no processo de reconstrução do meu projeto de doutorado.

Agradeço aos professores Mauro Dias Silva Júnior, Rogério Grassetto Teixeira da Cunha, Patrícia Ferreira Monticelli e Eduardo Bessa Pereira da Silva por aceitarem o convite para compor a banca e por suas valiosas contribuições. Além disso, sou grato aos professores Mauro e Rogério também por sua colaboração durante a banca de qualificação.

Agradeço ao Daniel Oliveira Lima, da equipe da Pós-Graduação em Ciências do Comportamento, por ter sido sempre atencioso e prestativo com todas minhas dúvidas a respeito de papeladas e aspectos burocráticos, e por me ajudar a resolver todos os “pepinos” que apareceram ao longo desse doutorado, que não foram poucos.

À CAPES, pelo auxílio financeiro que viabilizou a realização deste trabalho.

RESUMO

Primatas apresentam diferentes formas de interação vocal, incluindo os intercâmbios vocais, caracterizados pela alternância de turnos entre os interlocutores e por preferências na definição dos parceiros vocais. Esta tese apresenta inicialmente uma revisão do estado atual de conhecimento sobre a organização temporal e social desses intercâmbios na ordem Primates. Foram obtidas informações de 15 espécies, distribuídas em seis famílias (Lemuridae, Atelidae, Callithrichidae, Cebidae, Cercopithecidae e Pongidae). Entretanto, essas informações estão mal distribuídas: 43,6% dos estudos foram realizados com apenas duas espécies (*Callithrix jacchus* e *Macaca fuscata*). Além disso, há uma lacuna de estudos com grupos em vida livre. Conclui-se que são necessários estudos com mais espécies para permitir conclusões mais robustas sobre possíveis paralelos com as conversas humanas, assim como sobre a trajetória evolutiva desses intercâmbios. Cabe ressaltar ainda que um esforço para adotar consensos sobre o uso dos termos nessa área de estudo é essencial para permitir comparações mais precisas de como as diferentes formas de interação vocal, incluindo os intercâmbios, se distribuem entre os primatas. Os capítulos seguintes se dedicam especificamente aos muriquis do norte (*Brachyteles hypoxanthus*). Essa espécie usa duas categorias de chamados (denominados “chamados sequenciais”) durante seus intercâmbios vocais. Novos estudos sobre a organização temporal e social desses intercâmbios são necessários para permitir comparações com o que já foi descrito em outros primatas. Neste trabalho, os dados coletados são de um grupo da Reserva Particular do Patrimônio Natural – Feliciano Miguel Abdala (RPPN – FMA) em Minas Gerais, Brasil. Primeiro, 667 amostras focais foram utilizadas para obter dados sobre diferentes formas de interação social, envolvendo ou não comportamento vocal. Segundo, foram analisados 393 chamados (de 619 amostras focais), para avaliar se o sexo e a idade dos indivíduos têm influência sobre sua participação nos intercâmbios. Intercâmbios vocais (neste caso, também chamados “intercâmbios sequenciais”) foram

emitidos pelo animal focal em 251 de 667 amostras (37,6%), sendo a forma mais comum de interação social (vocal ou não). A taxa de emissão de chamados sequenciais foi, em média, de $7,0 \pm 4,2$ chamados por hora, com considerável variação entre indivíduos. Os intercâmbios foram compostos, em média, por $3,0 \pm 2,5$ chamados (máx.: 26), com os indivíduos raramente emitindo mais de um chamado. Dados oportunistas revelam que os intercâmbios podem envolver diferentes combinações de interlocutores (e.g., apenas adultos do mesmo sexo; intercâmbios incluindo mães e seus filhotes imaturos). O número esperado de chamados emitidos para iniciar um intercâmbio vocal foi maior para o grupo dos adultos mais velhos, comparado aos adultos mais jovens. O sexo e a idade não tiveram efeito sobre o número de respostas nos intercâmbios. Esses resultados sugerem que os intercâmbios vocais dos muriquis do norte não se restringem a auxiliar na coesão espacial, mas também podem facilitar a manutenção e reforço de laços sociais, de acordo com as características dos interlocutores.

Palavras-chave: comunicação vocal, intercâmbio vocal, *turn-taking*, chamados antifonais

ABSTRACT

Primates have different kinds of vocal interaction, including vocal exchanges, characterized by turn-taking and individual preferences regarding vocal partners. This thesis initially presents a revision of the current knowledge about the temporal and social organization of vocal exchanges in the Primate Order. Results include information for 15 species, distributed in six families (Lemuridae, Atelidae, Callithrichidae, Cebidae, Cercopithecidae e Pongidae). However, studies are not equally distributed within these species, with 43.6% concentrated in only two (*Callithrix jacchus* and *Macaca fuscata*). Furthermore, there is a lack of studies involving free-ranging groups. In summary, studies with more species are necessary to substantiate robust conclusions regarding the evolutionary origins of these vocal exchanges and comparisons with human conversations. Moreover, comparative studies about the distribution of vocal interaction patterns among primate species will be limited until researchers work towards a consensus on how different concepts are used. The following chapters are dedicated specifically to northern muriquis (*Brachyteles hypoxanthus*). This primate species use two types of calls (named “sequential calls”) during vocal exchanges, and more information on its temporal and social organization is needed to allow comparisons with other primates. Here we use data from members of a group in Reserva Particular do Patrimônio Natural – Feliciano Miguel Abdala (RPPN – FMA) in Minas Gerais, Brazil. First, data on social interactions, involving vocal behavior or not, were taken from 667 focal samples. Second, 393 calls (from 619 focal samples) were analyzed to assess whether the subject’s sex and age influenced its participation in exchanges. Vocal exchanges (also called “sequential exchanges”) were emitted by the focal animal in 251 of the 667 samples (37.6%). As a result, they were the most common type of social interaction (vocal or non-vocal). For sequential calls, the mean rate of calling was $7,0 \pm 4,2$ calls per hour, with large variation among individuals. Vocal exchanges had a mean of $3,0 \pm 2,5$ calls (max.: 26), with individuals rarely

calling more than once. Opportunistic data reveal that vocal exchanges may involve variable combinations of callers (e.g., only adults of the same sex; exchanges including mothers and their immature offspring). The expected number of calls emitted to initiate vocal exchanges was higher for older adults, compared to younger adults. Sex and age did not affect the number of responses during vocal exchanges. These findings suggest that the vocal exchanges of northern muriquis are not restricted to aid in spatial cohesion but can also facilitate the maintenance and reinforcement of social bonds, depending on the interlocutors' characteristics.

Keywords: vocal communication, call exchange, turn-taking, antiphonal calling

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 (CAP. 1) - Revisão de estudos de primatas que abordam intercâmbios vocais (i.e., interações “envolvendo indivíduos que alternam seus chamados e ‘respondem’ uns aos outros” [Pougnault et al., 2022, p. 3, tradução nossa]).....	21
Tabela 1 (CAP. 2) - Tipos de sinais e exibições (<i>displays</i>) comunicacionais (vocais ou não) que são usados por muriquis do norte em diferentes contextos de interação.	50
Tabela 2 (CAP. 2) - Taxa de emissão de chamados sequenciais (por hora) para os indivíduos sexualmente maduros (n = 27) do grupo Matão.	56
Tabela 3 (CAP. 2) - Amostras focais com registro (“zero-um”) de interações envolvendo chamados ou apenas sinais não-vocais, atribuídas a diferentes contextos.....	59
Tabela 1 (CAP. 3) - Características dos indivíduos sexualmente maduros do grupo Matão (n = 27) e distribuição das amostras por indivíduo.	73

ÍNDICE

Prefácio	12
Capítulo 1 – Introdução geral	13
Padrões vocais dos primatas	15
Intercâmbios vocais na ordem Primates.....	34
Capítulo 2 – Relevância social dos intercâmbios sequenciais de muriquis do norte (<i>Brachyteles hypoxanthus</i>): primeira avaliação e comparação com intercâmbios vocais de outros primatas	42
Resumo.....	42
Introdução.....	43
Métodos.....	48
Resultados	54
Discussão.....	59
Capítulo 3 – Efeito da idade nos intercâmbios vocais de muriquis do norte (<i>Brachyteles hypoxanthus</i>)	66
Resumo.....	66
Introdução.....	67
Métodos.....	72
Resultados	77
Discussão.....	77
Conclusão geral	82
Referências	85

PREFÁCIO

A tese está estruturada em três capítulos: o primeiro é uma introdução geral e os dois seguintes estão organizados como artigos empíricos. A introdução geral traz a definição do padrão vocal de interesse (“intercâmbio vocal”) e, a partir disso, uma revisão sobre as informações disponíveis na literatura a respeito de intercâmbios vocais em primatas não-humanos. Apresentado esse contexto, os capítulos seguintes trazem um recorte, abordando uma espécie em particular, os muriquis do norte (*Brachyteles hypoxanthus*).

O Capítulo 2 (“Relevância social dos intercâmbios sequenciais de muriquis do norte (*Brachyteles hypoxanthus*): primeira avaliação e comparação com intercâmbios vocais de outros primatas”) inclui uma avaliação do quão comuns são os intercâmbios vocais dos muriquis do norte e uma caracterização dos mesmos, a partir da descrição de seus contextos de ocorrência e de informações preliminares sobre aspectos sociais (e.g., quantos chamados usados em intercâmbios cada indivíduo emite?; os interlocutores são de categorias específicas de sexo e idade?). Os seguintes pesquisadores colaboraram para este Capítulo (em ordem alfabética de sobrenome): C. Ades; D. Demolin; F. D. C. Mendes; R. Mucury Filho; C. T. Snowdon; & K. B. Strier.

O Capítulo 3 (“Efeito da idade nos intercâmbios vocais de muriquis do norte”) se dedica à pergunta: que fatores influenciam a participação dos muriquis do norte em seus intercâmbios? Nesse sentido, são avaliados os efeitos do sexo e idade dos indivíduos sobre a emissão de chamados que iniciam intercâmbios e sobre as respostas emitidas em intercâmbios iniciados por terceiros. Os seguintes pesquisadores colaboraram para este Capítulo (em ordem alfabética de sobrenome): F. D. C. Mendes; R. Mucury Filho; C. T. Snowdon; & K. B. Strier.

Por fim, há uma conclusão geral, que traz um panorama da tese como um todo, relacionando o conteúdo dos três capítulos e destacando pontos de especial relevância.

CAPÍTULO 1 – INTRODUÇÃO GERAL

Na área de Etologia, o estudo sobre a troca de sinais acústicos abrange os mais diversos grupos de animais, de insetos a mamíferos, e inclui a análise de como cada indivíduo organiza temporalmente seus sinais em relação aos de seus interlocutores. Por exemplo, no caso de alguns insetos, existem duetos entre machos e fêmeas, com os machos como iniciadores e as fêmeas respondendo, alternando seus chamados com os do macho (Bailey, 2003). Em anfíbios (ordem Anura), durante o período reprodutivo, grupos de machos se agregam e vocalizam para atrair fêmeas, evitando sobrepor seus chamados (e.g., Grafe, 1996; para uma revisão, ver Pika, Wilkinson, Kendrick, & Vernes, 2018). Em aves, podem ser observados tanto duetos entre um par reprodutor, como coros comunais, envolvendo vários indivíduos que emitem cantos em conjunto (Henry, Craig, Lemasson, & Hausberger, 2015). Entre os mamíferos, exemplos incluem intercâmbios de chamados entre pares de fêmeas com fortes laços afiliativos (elefante africano [*Loxodonta africana*]: Soltis, Leong, & Savage, 2005), entre mães e filhotes, para facilitar a reunião entre eles (morcegos, ordem Chiroptera; Vernes, 2016) e entre pares de macho e fêmea (gibões, Família Hylobatidae; e.g., Geissmann, 2002).

No caso específico do estudo das interações vocais dos primatas, há o interesse de buscar paralelos com capacidades humanas, que fica evidente a partir do uso de termos como “conversa” e “diálogo” em trabalhos ainda na década de 80 (Maurus, Kuehlmorgen, Wiesner, Barclay, & Streit, 1985; Snowdon & Cleveland, 1984; Symmes & Biben, 1988). Nestes trabalhos foi investigado se sequências de chamados observadas em saguis-leãozinho (*Cebuella pygmaea*) e macacos-de-cheiro (*Saimiri sciureus*) seriam um mero acaso ou um indicativo de que um indivíduo estaria respondendo ao outro. Desde então, o interesse em estudos dessa natureza avançou, abrangendo mais espécies de primatas, o que fica evidenciado no trabalho de Pournault, Levréro e Lemasson (2020). Neste caso, as interações

vocais de interesse foram denominadas “intercâmbios de chamado similares a conversa” (*conversation-like vocal exchanges*¹), que teriam aspectos de organização temporal e social comparáveis àqueles encontrados nas conversas humanas.

Em termos de organização temporal, um princípio fundamental nas conversas humanas é o de “troca de turnos” (*turn-taking*), que rege a alternância de fala entre interlocutores, resultando em intervalos breves e pouca ou nenhuma sobreposição entre os turnos (Sacks, Schegloff, & Jefferson, 1974). Um dos focos de investigação desse princípio é a busca por compreender sua trajetória evolutiva. Para tanto, busca-se na comunicação de espécies animais, incluindo primatas, a presença de sistemas similares à troca de turnos, para então avaliar se eles poderiam ser potenciais precursores ou traços que evoluíram de forma independente (Henry et al., 2015; Pika et al., 2018). Nesse âmbito, há inclusive a argumentação de que a existência de “relatos detalhados de troca de turnos vocal ou **duetos** alternados” (p. 10, tradução nossa, grifo do autor)² nos principais ramos da ordem dos primatas é uma das evidências de que o princípio de troca de turnos tem raízes filogenéticas profundas (Levinson, 2016). Essa é parte da fundamentação da hipótese do “motor de interação” (*interaction engine*) para a evolução da linguagem (Levinson, 2016, 2019). Essencialmente, a ideia é de que a capacidade interativa seria um elemento subjacente e anterior ao surgimento e desenvolvimento da linguagem em si — essa capacidade interativa é o que corresponde ao motor de interação. A composição desse motor envolveria um conjunto de elementos que organizam o uso interacional e que teriam sido acumulados gradualmente, partindo de um sistema de troca de turnos (Levinson, 2019). Então, estabelecido esse nicho interacional, a linguagem teria se desenvolvido aos poucos, adaptando-se a ele, primeiro abrangendo gestos e, posteriormente, também a comunicação vocal.

¹ Em casos relevantes será apresentado também o termo original, em inglês.

² No original: (...) we have detailed reports of vocal turn-taking or alternating **duetting** from all the major branches of the family: (...).

Pougnault et al. (2020a) consideram que um aspecto singular dos denominados intercâmbios de chamado similares a conversa, observados em certos primatas, é que há uma organização temporal baseada em troca de turnos, assim como uma organização social, que diz respeito a quem participa desses intercâmbios. Isto significa que os participantes de um dado intercâmbio não são definidos meramente de forma oportuna, mas sim em função do contexto social. Esse é um fenômeno evidenciado no uso de chamados em diferentes espécies de primatas, incluindo babuíno chacma (*Papio ursinus*) e chimpanzés (*Pan troglodytes*). Por exemplo, a identidade dos possíveis ouvintes e a relação deles com o emissor (e.g., de afiliação ou dominância entre eles) afetam a probabilidade desse indivíduo emitir um chamado (e.g., Fedurek et al., 2019; Schel, Machanda, Townsend, Zuberbühler, & Slocombe, 2013; Silk, Seyfarth, & Cheney, 2016).

Dado esse cenário, o objetivo deste capítulo é explorar, por meio de uma revisão da literatura, o quanto se sabe atualmente sobre um padrão vocal específico dos primatas, os “intercâmbios vocais”. Em particular, visando obter informações sobre a organização temporal desses intercâmbios e os fatores sociais que os influenciam. A partir disso, será possível avaliar quais características são comuns aos intercâmbios de diferentes espécies e discutir como, e o quanto, as evidências disponíveis podem contribuir para diferentes perspectivas sobre sua trajetória evolutiva. Contudo, antes da revisão propriamente dita, será abordado como os padrões vocais podem ser diferenciados e qual o recorte utilizado para a revisão.

Padrões vocais dos primatas

Em relação ao estudo da organização temporal nos sistemas de comunicação animal possivelmente o principal foco de investigação tem sido avaliar se esses sistemas possuem algum traço de organização análogo ao princípio de troca de turnos observado nas conversas humanas (Henry et al., 2015; Levinson, 2016; Pika et al., 2018; Pougnault, Levréro, &

Lemasson, 2020). Mas em que consiste esse princípio? Sacks, Schegloff e Jefferson (1974), pesquisadores do campo de Análise da Conversa, apontam que, em “sistemas de intercâmbio de discurso” (*speech-exchange systems*; e.g., conversas, entrevistas, debates), os indivíduos envolvidos falam em turnos. A partir disso, os autores se propuseram então a estabelecer um modelo para explicar a organização dessa troca de turnos no sistema mais proeminente, as conversas que ocorrem de forma corriqueira. Estas possuem um conjunto de aspectos observados com frequência, incluindo: transições com pouco ou nenhum intervalo de silêncio e pouca ou nenhuma sobreposição, variabilidade na ordem e tamanho dos turnos, uso de técnicas para alocação dos turnos, assim como de mecanismos para reparação de erros e violações. O modelo de Sacks et al. (1974) foi então proposto de modo a acomodar esses aspectos e com regras que explicam a transferência de turnos entre interlocutores, minimizando lacunas de silêncio e a sobreposição entre falas. Posteriormente, foi demonstrado que o respeito a essas regras é um traço consistente em diferentes línguas, com pouca variabilidade cultural, um indicativo de que o princípio de troca de turnos possui um caráter universal na conversa humana (Stivers et al., 2009).

Apesar da adoção do termo troca de turnos ser útil para comparações entre a dinâmica de comunicação em outros animais e as conversas humanas, há um desafio metodológico. Isto porque na literatura sobre comunicação animal já existe uma diversidade de termos tradicionalmente usados para se referir ao intercâmbio de sinais acústicos com alguma forma de coordenação temporal (e.g., dueto³, coro⁴, chamados antifonais [*antiphonal calling*]; ver Pika et al., 2018, para um glossário desses termos). As definições não são unanimidade, o que promove divergências na classificação e distinção dos fenômenos abordados e, portanto, é um cenário complexo para a acomodação de um novo termo. Inclusive, em trabalhos publicados já é possível encontrar divergências sobre o sentido do termo “troca de turnos” e sobre como

³ Este termo se repete e será utilizado como tradução tanto de *duet* como de *duetting*.

⁴ Este termo se repete e será utilizado como tradução tanto de *chorus* como de *chorusing*.

ele se relaciona com outros termos. Por exemplo, troca de turnos pode ser tratada como a “transmissão alternada de sinais entre participantes, com latência de resposta definida” (Yoshida & Okanoya, 2005, p. 154, tradução nossa)⁵. Ainda segundo essa abordagem, fenômenos classificados como coro, antifonia (*antiphony*) e dueto são categorias de troca de turnos. Outros autores, por sua vez, apontam que troca de turnos é “em sua dimensão temporal-rítmica (. . .) apenas uma parte da atividade coletiva geral conhecida como coro” (Ravignani, Verga, & Greenfield, 2019, p. 13, tradução nossa)⁶. Coro, neste caso, é utilizado como um termo amplo, que abrange quaisquer padrões temporais produzidos por dois ou mais indivíduos, sejam estes produzidos de forma simultânea ou alternada (Ravignani, Bowling, & Fitch, 2014). No caso de Pournault et al. (2020a), troca de turnos é tratado como um princípio subjacente a um tipo particular de padrão vocal, distinto de coros e duetos. Logo, considerando apenas estes exemplos, troca de turnos é tratado como: um fenômeno abrangente, que abarca duetos e coros; apenas uma parte da categoria coro; ou como um princípio definidor de uma categoria à parte das demais. Conclui-se, a partir deste cenário, que o uso do termo troca de turnos adotado nesta revisão, e sua relação com termos já estabelecidos, representa apenas uma dentre múltiplas possibilidades; conseqüentemente, a classificação dos padrões vocais pode divergir do encontrado em outros trabalhos.

Dito isso, considerando que este capítulo se dedica especificamente a primatas, e visando minimizar divergências com a literatura, a proposta é usar termos e definições a partir do que já foi utilizado em trabalhos anteriores (Lemasson, Pereira, & Levréro, 2018; Levréro et al., 2019; Pournault, Lemasson, Mulo, & Levréro, 2021; Pournault et al., 2020a, 2022; Cornec et al., 2022). Primeiro, é feita uma diferenciação dos padrões vocais de acordo com o número de emissores envolvidos. Chamados emitidos por um único emissor são qualificados

⁵ No original: Hence, we regard turn-taking behavior as alternating signal transmission between participants, with defined reply latency.

⁶ No original: In particular, we argue that (1) turn-taking may add a new (semantic and pragmatic) dimension to animal interactive communication, but in its temporal-rhythmic dimension it is nonetheless only a part of the general collective activity known as chorusing; (...).

como chamados isolados ou repetidos. Estes se diferenciam de **interações vocais**⁷ (“quando pelo menos dois indivíduos coordenam temporalmente sua produção vocal” [Pougnault et al., 2022, p. 3, tradução nossa]⁸). Segundo, considerando apenas as interações vocais, há uma nova diferenciação, centrada na presença ou não de sobreposição dos chamados. O objeto da presente revisão serão as interações vocais caracterizadas por chamados consecutivos que não se sobrepõem, denominadas “**intercâmbios vocais**⁹” [*vocal exchanges*]: interações “envolvendo indivíduos que alternam seus chamados e ‘respondem’ uns aos outros” [Pougnault et al., 2022, p. 3, tradução nossa]¹⁰). Neste âmbito é que é incorporado o princípio de troca de turnos. Considera-se que os intercâmbios vocais se baseiam nesse princípio, definido como “o intercâmbio ordenado de sinais comunicativos entre indivíduos ajustando o timing de suas respostas vocais de forma a respeitar um intervalo mínimo de silêncio (evitando sobreposição de chamados) e um intervalo máximo (permitindo coordenação de chamados)” (Pougnault et al., 2022, p. 3, tradução nossa)¹¹.

Além dos intercâmbios vocais, interações vocais incluem também:

- (i) respostas desorganizadas, ocorrendo quando um indivíduo produz um chamado, tipicamente um chamado de alarme, que causa chamados de uma forma aparentemente caótica de outros membros do grupo (e.g. macaco-azul *Cercopithecus mitis stuhlmanni*; Papworth *et al.*, 2008);
- (ii) coros, que resultam da produção simultânea do mesmo tipo de chamado por dois ou mais indivíduos, implicando interações causais entre indivíduos que se juntam ao coro de forma sincronizada

⁷ Deste ponto em diante, o termo “interações vocais” passa a ser utilizado com esse sentido restrito (Pougnault et al., 2022). Por consequência, o termo “padrões vocais” será utilizado quando a intenção for fazer uma referência mais abrangente.

⁸ No original: (...) (iii) vocal interactions (when at least two individuals temporally coordinate their vocal production).

⁹ Deste ponto em diante, o termo “intercâmbios vocais” corresponderá a este rótulo definido por Pougnault et al. (2022) e não a um sentido abrangente.

¹⁰ No original: (...) (iv) vocal exchanges involving individuals who alternate their calling and vocally ‘respond’ to one another.

¹¹ No original: Turn-taking is defined as the orderly exchange of communicative signals between individuals adjusting the timing of their vocal responses by respecting a minimum silence gap (preventing call overlap), and a maximum silence gap (allowing call coordination) (...).

(Yoshida & Okanoya, 2005; Ravignani, Bowling & Fitch, 2014); (iii) duetos, quando dois indivíduos sincronizam ou sobrepõem longas séries de chamados ou cantos com uma associação temporal estereotipada (e.g. gibão *Hylobates syndactylus*; Geissmann & Orgeldinger, 2000) (...). (Pougnault et al., 2022, p. 3, tradução nossa)¹²

Além de aspectos temporais, outra dimensão considerada para a revisão dos artigos diz respeito à organização social das interações vocais. De acordo com Pougnault et al. (2020, 2022), um aspecto determinante de interações classificadas como intercâmbios vocais é que estas envolvem parceiros recorrentes diversos, que podem ser de qualquer idade ou sexo. Esta é outra forma possível de diferenciar os intercâmbios vocais de duetos e coros. No caso de duetos, geralmente os parceiros recorrentes são macho e fêmea adultos que formam um par reprodutor (De Gregorio et al., 2022a; Haimoff, 1986). Há ainda casos em que adultos fazem duetos com filhotes do sexo oposto (indri [*Indri indri*]: De Gregorio et al., 2022a) ou do mesmo sexo (mãe e filha do gibão-de-mãos-brancas [*Hylobates lar*]: Raemaekers, Raemaekers, & Haimoff, 1984), porém, ainda assim as possíveis combinações de parceiros são mais restritas. Isso também ocorre quando se consideram coros que envolvem um grupo familiar (e.g., indri: De Gregorio et al., 2022b).

Baseado nos termos e definições apresentados, os critérios de seleção para a revisão foram: interações vocais em que os indivíduos alternam chamados num aparente padrão de emissão e resposta (ver definição de “intercâmbios vocais” acima); e que podem envolver combinações diversas de parceiros vocais. A partir disso, é traçado um panorama do que se sabe atualmente sobre a organização temporal e social dos intercâmbios vocais dos primatas (Tabela 1). Primeiro, são apresentados dados descritivos: qual chamado do repertório vocal da

¹² No original: (...) (i) disorganised phonoresponses, occurring when one individual produces a call, typically an alarm call that triggers calls in an apparently chaotic way from other group members (e.g. blue monkey *Cercopithecus mitis stuhlmanni*; Papworth et al., 2008); (ii) choruses, which result from simultaneous production of the same call type by two or more individuals, implying causal interactions between individuals joining the chorus in a synchronised way (Yoshida & Okanoya, 2005; Ravignani, Bowling & Fitch, 2014); (iii) duets, when two individuals synchronise or overlap long series of calls or songs with a stereotyped temporal association (e.g. gibbon *Hylobates syndactylus*; Geissmann & Orgeldinger, 2000) (...).

espécie é utilizado nos intercâmbios e que tamanho estes costumam ter. Segundo, as informações sobre organização temporal visam determinar como esses intercâmbios ocorrem. Considerando que, por definição, intercâmbios são interações com alternância de chamados, a informação sobre o intervalo entre chamados dá uma dimensão da latência de resposta típica e indica se costuma haver sobreposição entre chamados ou não. Além disso, quando disponível, são apresentados fatores que podem vir a modificar o intervalo. Terceiro, a nível social o propósito é determinar quem participa dos intercâmbios, assim como que fatores influenciam essa participação. Por fim, “respeito a padrões de intercâmbio” se refere a casos em que, havendo padrões consistentes (temporais ou sociais) de intercâmbio, foi possível determinar se os indivíduos têm reações distintas a intercâmbios apropriados (que seguem o padrão ou “regra”) e inapropriados (que violam o padrão ou “regra”). Artigos que trazem apenas uma descrição da existência de um provável intercâmbio vocal de uma espécie, mas não incluem informações sobre a organização temporal ou social (como detalhado acima), não foram incluídos na revisão.

Tabela 1.

Revisão de estudos de primatas que abordam intercâmbios vocais (i.e., interações “envolvendo indivíduos que alternam seus chamados e ‘respondem’ uns aos outros” [Pougnault et al., 2022, p. 3, tradução nossa]¹³).

Espécie	Nome do chamado	Número de chamados por intercâmbio	Organização temporal	Interlocutores e respeito a padrões de intercâmbio	Tipo de estudo ^a	Referência
<i>Lemur catta</i>	<i>meow</i>		Intervalo de 0,65 ± 0,71 s, em média (variação: -0,18 - 2,91 s)	O número de intercâmbios entre indivíduos do mesmo sexo foi sig. maior que o esperado. Apenas um dos machos adultos (n = 6) trocou chamados frequentemente com fêmeas.	L	Oda (1996)
	<i>meow^b</i>		-	Maior probabilidade de responder indivíduos com os quais também havia interações de catação.	L	Kulahci, Rubenstein, e Ghazanfar (2015)
<i>Ateles geoffroyi</i>	<i>whinny</i>		-	Apenas indivíduos com laços sociais mais fortes com o emissor reagiram se aproximando do alto-falante. Não houve diferença na resposta vocal em função dos laços sociais com o emissor (playback).	L	Ramos-Fernández (2005)
	<i>whinny</i> e <i>high-whinny</i>		Intervalo máximo entre chamados de 3,0 s	Fêmeas responderam com mais frequência que os machos. Adultos responderam com mais frequência que os imaturos. Adultos responderam com mais frequência indivíduos que eles também cataram com frequência.	L	Briseño-Jaramillo et al. (2018)

¹³ No original: (...) (iv) vocal exchanges involving individuals who alternate their calling and vocally ‘respond’ to one another.

Tabela 1. (continuação)

Espécie	Nome do chamado	Número de chamados por intercâmbio	Organização temporal	Interlocutores e respeito a padrões de intercâmbio	Tipo de estudo ^a	Referência
	<i>whinny</i>		Intervalo de 1,87 ± 1,43 s, em média.	-	L	Ordóñez-Gómez, Santillan-Doherty, e Hammerschmidt (2019)
<i>Callithrix jacchus</i>	<i>phee</i>	3,7 chamados por intercâmbio, em média. (variação: 1 - 25) ^c . Em experimento com dois indivíduos interagindo.	68% produzidos com intervalo máximo entre chamados de 5,0 s (média de 4,91 ± 0,21 s) Essa latência foi sig. menor do que a latência entre chamados repetidos, de um mesmo indivíduo (média de 10,23 ± 0,26 s)	-	C	Miller e Wang (2006)
	<i>phee</i> e <i>twitter</i>		73,2 ± 4,2% produzidos com intervalo máximo entre chamados de 5,0 s (para 81,3 ± 7,0% a resposta foi um chamado <i>phee</i> ; para 18,8 ± 7,0% foi um chamado <i>twitter</i>)	À medida em que a idade do emissor aumentou, maior foi a probabilidade de receber uma resposta. Não houve relação entre sexo e a probabilidade de receber uma resposta (<i>phee</i> ou <i>twitter</i>).	C	Chen, Kaplan, e Rogers (2009)
	<i>phee</i>		Latências de playback de até 9 s resultaram em intercâmbio vocal	-	C	Miller, Beck, Meade, e

Tabela 1. (continuação)

Espécie	Nome do chamado	Número de chamados por intercâmbio	Organização temporal	Interlocutores e respeito a padrões de intercâmbio	Tipo de estudo ^a	Referência
			(sujeitos emitiram sig. mais chamados resposta, que chamados espontâneos). À medida em que a latência de playback aumentou (até 15 s) o número de chamados resposta dos sujeitos diminuiu.			Wang (2009)
	<i>phoe</i>		Sujeitos adaptaram a latência de resposta durante intercâmbios vocais a condições de interferência de ruído, inclusive estendendo o intervalo máximo observado anteriormente (Miller et al., 2009; Miller & Wang, 2006)	-	C	Roy, Miller, Gottsch, e Wang (2011)
	<i>phoe</i>		Intervalo de 5,63 s (mediana). Essa latência foi sig. menor do que a latência entre chamados repetidos, de um mesmo indivíduo	-	C	Takahashi, Narayanan, e Ghazanfar (2013)

Tabela 1. (continuação)

Espécie	Nome do chamado	Número de chamados por intercâmbio	Organização temporal	Interlocutores e respeito a padrões de intercâmbio	Tipo de estudo ^a	Referência
			(mediana de 11,53 s) Em nenhum dos intercâmbios registrados (n = 322) ocorreu sobreposição.			
	<i>phoe</i>		-	Jovens até os oito meses de idade interromperam os chamados de seus interlocutores sig. mais que indivíduos adultos. Jovens, ao contrário dos indivíduos adultos, utilizaram chamados inadequados durante intercâmbios vocais (i.e., chamados diferentes de <i>phoe</i>) até aproximadamente os oito meses de idade.	C	Chow, Mitchell, e Miller (2015)
	<i>phoe</i>		-	Jovens reduzem a sobreposição de chamados durante intercâmbios ao longo dos dois primeiros meses de vida.	C	Takahashi, Fenley, e Ghazanfar (2016)
	<i>trill</i>		Intervalo, de 0,63 ± 0,05 s, em média.	-	C	Landman et al. (2020)
<i>Cebuella pygmaea</i>	<i>closed mouth trill, quiet trill, J call</i>	6,9 ± 7,3 chamados por intercâmbio, em média (variação: 3 - 25). Em intercâmbios	-	Nos intercâmbios, preferencialmente, cada indivíduo vocalizou uma vez antes que um deles repetisse uma vocalização. Houve uma ordem preferencial nos intercâmbios entre os indivíduos (n = 3). Um dos indivíduos (a fêmea) iniciou sequências mais que o esperado, enquanto um dos outros dois machos iniciou menos	C	Snowdon e Cleveland (1984)

Tabela 1. (continuação)

Espécie	Nome do chamado	Número de chamados por intercâmbio	Organização temporal	Interlocutores e respeito a padrões de intercâmbio	Tipo de estudo ^a	Referência
		de um grupo com três indivíduos.		que o esperado.		
<i>Saguinus oedipus</i>	<i>combination long call</i> (CLC)		-	O parceiro do emissor foi o indivíduo com maior probabilidade de responder primeiro aos seus chamados, comparado aos demais indivíduos da colônia.	C	Jordan, Weiss, Hauser, e McMurray (2004)
<i>Cebus capucinus</i>	<i>loud arrawh</i> ou <i>lost whistle</i>		-	Para ambos os sexos, os chamados de indivíduos dominantes obtiveram resposta (dos demais indivíduos do grupo) com mais frequência, comparado aos chamados de indivíduos subordinados.	L	Digweed, Fedigan, e Rendall (2007)
<i>Saimiri boliviensis peruviansis</i> ^d	<i>chuck</i>		Intervalo máximo entre chamados de 0,5 s (sig. diferente do previsto ao acaso)	Chamados separados por até 0,5 s estiveram sig. correlacionados com interações afiliativas entre os interlocutores.	C	Biben e Masataka (1987)
<i>Saimiri sciureus macrodon</i>	<i>chuck</i>		A latência de resposta foi menor quando os interlocutores tinham interações afiliativas mais frequentes.	A probabilidade de vocalizar foi maior após chamados de parceiros afiliativos preferidos.	C	Symmes e Biben (1988)
	<i>chuck</i>		-	A probabilidade de responder ao playback foi maior após chamados de parceiros afiliativos preferidos. Contudo, essa preferência foi encontrada em apenas quatro de sete respondentes.	C	Soltis, Bernhards, Donkin, e Newman (2002)
<i>Cercocebus</i>	<i>Ro + (Uh)</i>	Três chamados	Intervalo máximo entre	Características individuais (i.e., idade e	C	Meunier,

Tabela 1. (continuação)

Espécie	Nome do chamado	Número de chamados por intercâmbio	Organização temporal	Interlocutores e respeito a padrões de intercâmbio	Tipo de estudo ^a	Referência
<i>torquatus</i>		(mediana) por intercâmbio (variação: 2 - 16) Em intercâmbios, geralmente, envolvendo dois indivíduos (57/62; máx.: 4).	chamados de 2,0 s. Quanto mais tempo um indivíduo participou de interações afiliativas, maior foi sua latência de resposta. Quanto maior a distância na hierarquia de uma díade, menor foi a latência de resposta em seu intercâmbio.	índices de dominância, integração espacial e social) não se relacionaram a quanto um indivíduo contribuiu para intercâmbios. Quanto maior o índice de dominância do indivíduo, menos ele iniciou intercâmbios. Quanto maior a diferença de idade de uma díade ou mais tempo passam próximos um do outro, mais intercâmbios eles fazem entre si. Não houve relação entre diferença hierárquica e afinidade social e o número de intercâmbios entre díades.		Durier, Giacalone, Coye, e Lemasson (2023)
<i>Cercopithecus campbelli</i>	<i>CH call</i>		Intervalo máximo entre chamados de 1,0 s. Em nenhum dos intercâmbios registrados houve sobreposição.	À medida em que a idade do emissor aumentou, maior foi o número de respostas recebidas. Não houve correlação entre status de dominância e as respostas recebidas.	C	Lemasson, Gandon, e Hausberger (2010)
	<i>CH call</i>		-	Jovens (2,5 - 3,5 anos) emitiram sig. mais chamados inapropriados (i.e., chamados consecutivos durante um intercâmbio), comparado aos adultos (4,5 - 17 anos). Adultos tiveram sig. mais interesse pelo playback de intercâmbios apropriados (i.e., com alternância dos interlocutores). Os níveis de atenção dos jovens não diferiu.	C	Lemasson et al. (2011)
<i>Macaca fuscata</i>	<i>coo</i>		Intervalo máximo entre chamados de 1,6 s ou	-	L	Sugiura (2001)

Tabela 1. (continuação)

Espécie	Nome do chamado	Número de chamados por intercâmbio	Organização temporal	Interlocutores e respeito a padrões de intercâmbio	Tipo de estudo ^a	Referência
	<i>coo</i>		2,0 s (dois grupos diferentes). Intervalo máximo entre chamados de 2,0 s. Houve mais respostas quando um indivíduo emitiu chamados repetidos, comparado à emissão de apenas um chamado inicial (confirmado com playback).	-	L	Koda (2004)
	<i>coo</i>		Intervalo máximo entre chamados de 1,3 s. O intervalo para receber uma resposta foi maior quando o emissor estava afastado de outros membros do grupo (>10 m). O intervalo para um emissor repetir um chamado foi maior quando este estava afastado.	-	L	Sugiura (2007)
	<i>coo</i>		-	De um modo geral, incluindo em intercâmbios vocais, fêmeas adultas foram mais vocalmente ativas que os machos	C	Lemasson et al. (2013)

Tabela 1. (continuação)

Espécie	Nome do chamado	Número de chamados por intercâmbio	Organização temporal	Interlocutores e respeito a padrões de intercâmbio	Tipo de estudo ^a	Referência	
				adultos. A proporção de chamados emitidos, por fêmeas adultas (14,5 anos, em média), como resposta em um intercâmbio foi maior que a de indivíduos jovens (8 - 10 meses). No caso dos machos adultos (9,7 anos, em média), não houve diferença em relação aos jovens. Em relação a repetir chamados durante intercâmbios (portanto, quebrando a alternância de interlocutores), jovens emitiram sig. mais repetições do que as fêmeas adultas (machos adultos nunca repetiram chamados). À medida em que a idade das fêmeas adultas aumentou, maior foi a contribuição para intercâmbios (o mesmo não ocorreu para os machos adultos). A propensão de uma fêmea adulta receber uma resposta aumentou de acordo com sua idade, para respondentes de ambos os sexos (no caso dos machos adultos, houve uma correlação similar, mas apenas para respondentes fêmeas).			
	<i>coo</i>		-	A duração de catação de uma díade influenciou a taxa de troca de chamados (quanto maior o tempo de catação, maior a probabilidade de responder aos chamados	C	Arlet, Jubin, Masataka, e Lemasson (2015)	

Tabela 1. (continuação)

Espécie	Nome do chamado	Número de chamados por intercâmbio	Organização temporal	Interlocutores e respeito a padrões de intercâmbio	Tipo de estudo ^a	Referência
				do outro indivíduo). Parentesco, diferenças de idade e dominância, e proximidade espacial não tiveram efeito sobre a taxa de troca de chamados.		
	<i>coo</i>	-	-	A posição na hierarquia de dominância influenciou a ordem dos emissores durante intercâmbios: emissores iniciaram mais intercâmbios quando dominantes sobre o respondente, comparado a quando subordinados ao respondente.	C	Lemasson, Jubin, Masataka, e Arlet (2016)
	<i>coo</i>	-	-	Apenas adultos (6 - 32 anos) mostraram níveis de interesse sig. diferentes ao ouvir playbacks respeitando, ou não, o padrão de convergência acústica (<i>call matching</i> ; Sugiura, 1998) entre os chamados: reagiram mais rápido e de forma mais intensa à violação da expectativa (i.e., ao playback de intercâmbios sem convergência acústica).	C	Bouchet, Koda, e Lemasson (2017)
	<i>short calls</i> (<i>grunt</i> , <i>girney</i> e <i>short low coo</i>)	Cinco chamados (mediana) por intercâmbio (variação: 2 - 16)	Intervalo de 0,25 s (mediana).	-	L	Katsu, Yamada, Okanoya, e Nakamichi (2019)
<i>Gorilla</i>	<i>close calls</i>	-	-	Não houve correlação do status de	L	Harcourt e

Tabela 1. (continuação)

Espécie	Nome do chamado	Número de chamados por intercâmbio	Organização temporal	Interlocutores e respeito a padrões de intercâmbio	Tipo de estudo ^a	Referência
<i>beringei</i> <i>beringei</i> ^e	(incluindo <i>double grunt</i>)			dominância do indivíduo com a taxa de chamados em intercâmbio e nem com a probabilidade de receber uma resposta (tanto para <i>close calls</i> em geral, como apenas para <i>double grunts</i>). 12 dos 13 adultos tiveram taxa de intercâmbio maior com machos adultos (<i>silverbacks</i>), comparado a taxa com outros indivíduos. Não houve associação consistente entre a taxa de intercâmbios envolvendo parentes, comparado àqueles com indivíduos não aparentados.		Stewart (1996)
<i>Gorilla gorilla gorilla</i>	<i>grunt</i>	Considerando apenas intercâmbios com <i>grunts</i> : 2,63 ± 0,11 chamados, em média. Envolvendo, 2,37 ± 0,06 indivíduos, em média.	Intervalo máximo de 3,0 s (o intervalo entre chamados mais frequente [46%] foi de até 0,5 s). Do total de padrões de vocalização: 28% de intercâmbios vocais (i.e., sem sobreposição de chamados); 10% de interações com sobreposição.	Quanto maior a posição do indivíduo na hierarquia de dominância, mais chamados ele emitiu em intercâmbios. Outros índices individuais, como idade, integração espacial e integração social, não tiveram efeito. Três índices (para díades) estiveram relacionados à maior taxa de chamados em intercâmbio: maior frequência de proximidade espacial, maior frequência de troca de olhares (<i>gaze exchange</i>) e maior proximidade de idade. Diferença de hierarquia e contato sociopositivo não tiveram efeito.	C	Lemasson, Pereira, e Levréro (2018) ^f
	<i>grunt</i>	-	-	Indivíduos orientaram sua cabeça por mais	C	Pougnault,

Tabela 1. (continuação)

Espécie	Nome do chamado	Número de chamados por intercâmbio	Organização temporal	Interlocutores e respeito a padrões de intercâmbio	Tipo de estudo ^a	Referência
				tempo na direção do playback de intercâmbio apropriado (condição A; com alternância de chamados e proximidade de idade entre os interlocutores), comparado a um dos playbacks inapropriados (condição B; violando alternância). Não houve diferença nesse parâmetro entre as condições A e C (intercâmbio inapropriado, devido a grande diferença de idade entre os interlocutores). Algumas respostas foram influenciadas pela idade do indivíduo: quanto mais velho, menor o tempo de orientação da cabeça na direção do estímulo em C; e, quanto mais velho, maior a latência para redirecionar a cabeça da direção do estímulo em A (i.e., mais tempo até o indivíduo olhar para outra direção). Não houve diferença nas outras condições.		Levréro, Mulot, e Lemasson (2020)
<i>Pan paniscus</i>	<i>peep yelp</i> e <i>peep</i>	3,7 ± 2,1 chamados, em média. Em intercâmbios envolvendo, 2,2 ± 0,5 indivíduos, em	60,3% dos intervalos em intercâmbios ocorreu entre 0,4 s e 2,5 s. Do total de padrões de vocalização: 48,8% de intercâmbios vocais (i.e., sem	Quando maior a afinidade social entre dois indivíduos, maior a chance de serem parceiros vocais preferidos em intercâmbios. Sexo dos indivíduos, diferença de idade e parentesco entre eles não tiveram efeito significativo. Alguns indivíduos do grupo induziram sig.	C	Levréro et al. (2019) ^f

Tabela 1. (continuação)

Espécie	Nome do chamado	Número de chamados por intercâmbio	Organização temporal	Interlocutores e respeito a padrões de intercâmbio	Tipo de estudo ^a	Referência
		média (78,3 % com dois indivíduos; máx.: 4).	sobreposição de chamados); 24,1% de interações com sobreposição.	mais respostas que outros (neste caso, a fêmea dominante e seu filho adulto).		
	<i>peep</i>		Intervalo máximo entre chamados de 2,1 s (média de 0,59 ± 0,47 s) Do total de padrões de vocalização: 49,8% de intercâmbios vocais (i.e., sem sobreposição de chamados); 3,1% de interações com sobreposição.	Idade e sexo não tiveram influência significativa nos padrões de vocalização (incluindo intercâmbios vocais).	L	Cornec et al. (2022) ^f
<i>Pan troglodytes</i>	-		Indivíduos responderam a 9 ± 5,5% dos chamados emitidos em seu grupo, em média.	-	L	Arcadi (2000)
	<i>pant-hoot</i>		Intervalo máximo entre chamados de 2 s Do total de padrões de vocalização: 6% de intercâmbios vocais (i.e., sem sobreposição de chamados); 10% de interações com	À exceção dos machos adultos, os indivíduos praticamente não interagiram vocalmente (com ou sem sobreposição). Os índices individuais referentes a dominância, nível de integração social e nível de proximidade espacial não tiveram influência significativa na taxa de produção de chamados em interações vocais (com ou sem sobreposição).	C	Pougnault, Lemasson, Mulot, e Levréro (2021) ^f

Tabela 1. (continuação)

Espécie	Nome do chamado	Número de chamados por intercâmbio	Organização temporal	Interlocutores e respeito a padrões de intercâmbio	Tipo de estudo ^a	Referência
-	-	-	sobreposição. Intervalo máximo de 1,5 s (o intervalo entre chamados mais frequente foi de até 0,5 s) Do total de padrões de vocalização: 8,8% de intercâmbios vocais (i.e., sem sobreposição de chamados); 9,8% de interações com sobreposição.	Machos adultos foram mais ativos durante interações vocais (com ou sem sobreposição), comparado às fêmeas adultas.	L	Pougnault et al. (2022) ^g

Nota. É utilizado um traço (“-”) nos casos em que os dados não foram obtidos ou não foram reportados. Espécies são apresentadas em ordem alfabética dentro de cada família. Estudos separados com a mesma espécie são abordados em linhas diferentes. “sig.” = significativamente.

^a C - estudos em cativeiro/experimentais; L - estudos naturalísticos (grupos livres ou semi-livres).

^b No artigo os chamados analisados são tratados apenas como “chamados de contato” (*contact calls*) da espécie, porém, a partir das referências citadas, é possível concluir que se trata do mesmo chamado abordado por Oda (1996).

^c Refere-se à condição experimental em que houve significativamente mais chamados por intercâmbio (as demais condições tiveram médias de 2,5 e 2,6 chamados). Nessa condição eram pareados indivíduos que compartilhavam a mesma gaiola na colônia.

^d No artigo a espécie é tratada como *Saimiri sciureus* (“*peruvian roman-arch variety*”), que equivale a *S. boliviensis peruviansis*, segundo Hershkovitz (1984).

^e No artigo a espécie é tratada como *Gorilla gorilla*, porém, a partir das informações fornecidas sobre os grupos estudados, é possível concluir que atualmente trata-se de *Gorilla beringei beringei* (Grubb et al., 2003).

^f No caso destes trabalhos, o chamado indicado não é o único utilizado durante interações vocais sem sobreposição, mas o mais frequente. Contudo, as informações sobre organização temporal e social correspondem a interações incluindo diferentes chamados e não apenas o mais frequente.

^g Referente aos dados inéditos para *Pan troglodytes*.

Intercâmbios vocais na ordem Primates

Foram registradas informações dos intercâmbios vocais de 15 espécies de primatas, distribuídas em seis famílias: Lemuridae (n = 1), Atelidae (n = 1), Callitrichidae (n = 3), Cebidae (n = 3), Cercopithecidae (n = 3) e Pongidae (n = 4). Do total de estudos (n = 39), 64,1% (n = 25) foram realizados com indivíduos cativos, sendo que para 53,3% das espécies (n = 8) ocorreram apenas estudos dessa natureza.

Quanto ao tamanho dos intercâmbios e o número de indivíduos envolvidos, os resultados mostram que os intercâmbios tendem a ser relativamente curtos, com a maior média próxima de sete chamados (*C. pygmaea*: Snowdon & Cleveland, 1984). Apesar dessa tendência, alguns intercâmbios podem chegar a 25 chamados, mesmo com apenas dois ou três indivíduos interagindo (*C. jacchus*: Miller & Wang, 2006; *C. pygmaea*: Snowdon & Cleveland, 1984). Quando havia a possibilidade de vários indivíduos interagirem, o mais comum foi a interação de dois indivíduos, chegando ao máximo de quatro ou cinco (*C. torquatus*: Meunier, Durier, Giacalone, Coye, & Lemasson, 2023; *C. campbelli*: Lemasson, Gandon, & Hausberger, 2010; *M. fuscata*: Arlet, Jubin, Masataka, & Lemasson, 2015; Katsu, Yamada, Okanoya, & Nakamichi, 2019; *G. g. gorilla*: Lemasson et al., 2018; *P. paniscus*: Cornec et al., 2022; Levréro et al., 2019; *P. troglodytes*: Pougault et al., 2021).

Para 12 espécies foi possível obter informações sobre como os intercâmbios vocais são organizados a nível temporal. De um modo geral, pode-se dizer que existem janelas típicas de resposta, caracterizadas por intervalos positivos entre chamados (i.e., sem sobreposição; e.g., $0,59 \pm 0,47$ s [*P. paniscus*]: Cornec et al., 2022; $0,65 \pm 0,71$ s [*L. catta*]: Oda, 1996; $4,91 \pm 0,21$ s [*C. jacchus*]: Miller & Wang, 2006) e limites máximos de resposta (e.g., de até 3 s [*L. catta*]: Oda, 1996; [*A. geoffroyi*]: Briseño-Jaramillo, Ramos-Fernández, Palacios-Romo, Sosa-López, & Lemasson, 2018; [*G. g. gorilla*]: Lemasson et al., 2018). Além disso, parte das evidências indica que essas janelas de resposta não são fixas, mas se modificam de acordo

com as circunstâncias. A latência de resposta pode ser maior quando há presença de ruído (*C. jacchus*: Roy, Miller, Gottsch, & Wang, 2011), quando a distância entre os interlocutores é maior (*M. fuscata*: Sugiura, 2007) ou ainda quando o respondente tem maior integração social (medida pelo tempo em interações afiliativas; *C. torquatus*: Meunier et al., 2023). Por outro lado, essa latência pode diminuir quando as interações sociais entre os emissores são mais frequentes (*S. s. macrodon*: Symmes & Biben, 1988) ou quando a distância entre eles na hierarquia de dominância é maior (*C. torquatus*: Meunier et al., 2023).

Os intercâmbios vocais envolvem tanto a dimensão temporal, referente à organização dos turnos, como também uma dimensão social, referente a quem são os participantes. O conjunto de evidências sugere que existem indivíduos que participam mais dessas interações, assim como interações preferenciais entre determinadas díades. Os principais fatores de influência na participação em intercâmbios vocais foram sexo, idade e status de dominância (ou a diferença destes entre os interlocutores) e o grau de afiliação entre os interlocutores. Seis estudos, com cinco espécies, avaliaram se o sexo dos indivíduos influenciaria intercâmbios vocais e três encontraram diferenças entre os sexos, seja com as fêmeas (*A. geoffroyi*: Briseño-Jaramillo et al., 2018; *M. fuscata*: Lemasson et al., 2013) ou os machos tendo maior participação (*P. troglodytes*: Pognault et al., 2022). O status de dominância, por sua vez, foi avaliado em oito estudos, com sete espécies, e em quatro deles foi encontrado algum efeito. No caso de *C. capucinus*, foi observado que os indivíduos dominantes têm maior probabilidade de receber uma resposta dos demais indivíduos (Digweed, Fedigan, & Rendall, 2007). Em *M. fuscata*, a diferença de hierarquia não influenciou a taxa de chamados entre as díades (Arlet et al., 2015), contudo, a ordem dos emissores é afetada, com indivíduos dominantes iniciando mais os intercâmbios (Lemasson, Jubin, Masataka, & Arlet, 2016). Em relação ao gênero *Gorilla*, houve diferença em relação às duas espécies estudadas. Para *G. b. beringei*, não houve relação entre o status de dominância e a taxa de chamados em

intercâmbio (Harcourt & Stewart, 1996), enquanto para *G. g. gorilla*, quanto maior a posição na hierarquia de dominância, mais chamados foram emitidos em intercâmbios vocais (Lemasson et al., 2018). Por fim, em *C. torquatus*, a ordem dos emissores foi afetada, com indivíduos com maior índice de dominância iniciando menos intercâmbios. Além disso, apesar da diferença na hierarquia não afetar o número de intercâmbios entre uma díade, a latência de resposta foi influenciada, como já mencionado. Díades com diferenças maiores de hierarquia tiveram latência menor em seus intercâmbios (Meunier et al., 2023).

A idade dos indivíduos foi objeto de avaliação em 13 estudos, com sete espécies, seja em seu efeito direto sobre a participação em intercâmbios vocais ou pela comparação da reação de jovens e adultos a intercâmbios em conformidade ou não com padrões previamente observados. Um dos efeitos observados foi que o aumento da idade do emissor resultou em maior probabilidade de receber uma resposta (*C. jacchus*: Chen, Kaplan, & Rogers, 2009; *C. campbelli*: Lemasson et al., 2010; *M. fuscata*: Lemasson et al., 2013). No caso de *M. fuscata*, para as fêmeas adultas, o aumento de idade também esteve relacionado à maior contribuição para intercâmbios vocais. Além das respostas recebidas, a idade dos indivíduos também pode afetar as respostas emitidas em intercâmbios: adultos, comparados a indivíduos jovens, responderam mais (*A. geoffroyi*: Briseño-Jaramillo et al., 2018; *M. fuscata* [fêmeas]: Lemasson et al., 2013). Outro efeito foi que a diferença de idade, seja maior ou menor, entre os participantes que interagem está relacionada à maior ocorrência de intercâmbios entre eles (*C. torquatus*: Meunier et al., 2023; *G. g. gorilla*: Lemasson et al., 2018).

O segundo aspecto relacionado à idade diz respeito a como indivíduos jovens lidam com padrões que são tipicamente adotados pelos adultos durante intercâmbios vocais. No caso de *C. jacchus*, os adultos costumam respeitar a alternância de turnos durante intercâmbios, assim como utilizam o mesmo tipo de chamado (*phee*), entretanto o mesmo não ocorre para os jovens. Estes, até por volta dos oito meses de idade, interrompem os chamados de seus

interlocutores, significativamente mais que os adultos, assim como usam outros chamados, além do *phoe* (Chow, Mitchell, & Miller, 2015). Em outros casos, indivíduos jovens quebram a alternância de interlocutores emitindo chamados consecutivos, significativamente mais que os adultos (*C. campbelli*: Lemasson et al., 2011; *M. fuscata*: Lemasson et al., 2013). Finalmente, estudos de playback permitiram avaliar quais indivíduos são capazes de diferenciar intercâmbios típicos, daqueles que violam algum padrão esperado. Foi demonstrado que apenas adultos parecem fazer essa diferenciação, mostrando níveis de interesse distintos em relação a intercâmbios apropriados e inapropriados (*C. campbelli*: Lemasson et al., 2011; *M. fuscata*: Bouchet, Koda, & Lemasson, 2017). No caso de *G. g. gorilla*, os indivíduos mais velhos prestaram mais atenção, do que os mais jovens, ao intercâmbio típico (Pougnault, Levréro, Mulo, & Lemasson, 2020b).

A relação afiliativa entre os interlocutores e sua possível relação com intercâmbios vocais foi avaliada em 12 estudos, para 10 espécies. Em oito deles foi observado que o fato de dois indivíduos terem laços afiliativos mais fortes (medidos, em geral, por suas interações de catação) influenciou positivamente na ocorrência de intercâmbios vocais entre eles. Essa relação esteve presente em primatas de todas as famílias investigadas (Lemuridae: *L. catta* [Kulahci et al., 2015]; Atelidae: *A. geoffroyi* [Briseño-Jaramillo et al., 2018]; Callitrichidae: *S. oedipus* [Jordan, Weiss, Hauser, & McMurray, 2004]; Cebidae: *S. b. peruviana* [Biben & Masataka, 1987], *S. s. macrodon* [Soltis, Bernhards, Donkin, & Newman, 2002; Symmes & Biben, 1988]; Cercopithecidae: *M. fuscata* [Arlet et al., 2015]; e Pongidae: *P. paniscus* [Levréro et al., 2019]).

Feita a análise dos aspectos temporais e sociais dos intercâmbios dos primatas, é possível afirmar que eles costumam ser caracterizados pela alternância de turnos, sem sobreposição, e por parceiros vocais preferenciais, definidos em função de fatores sociais, principalmente as relações afiliativas entre eles. Essa última característica corrobora a

perspectiva de que a ocorrência desses intercâmbios está associada à coesão social dos indivíduos, mantendo e reforçando laços sociais (Arlet et al., 2015; Pournault et al., 2020a). Esse papel social é o mesmo desempenhado por outras formas de interação vocal de primatas, como no caso de duetos, que podem reforçar o vínculo entre macho e fêmea que formam um casal (e.g., *Symphalangus syndactylus*: Geissmann & Orgeldinger, 2000; *Lepilemur edwardsi*: Méndez-Cárdenas & Zimmermann, 2009) e os coros de *pant-hoots* de *P. troglodytes*, que costumam ter a participação de aliados sociais de longa data (Fedurek, Machanda, Schel, & Slocombe, 2013). Os intercâmbios vocais podem ainda ser um mecanismo para a manutenção da coesão espacial do grupo, seja sendo usados para manutenção regular de contato entre os indivíduos, a diferentes distâncias, seja viabilizando a retomada de contato de indivíduos isolados ou que estejam em subgrupos diferentes (caso de espécies com fissão-fusão; Cunha & Byrne, 2009). Sendo assim, chamados em intercâmbios vocais potencialmente podem funcionar tanto para coesão social como espacial, de forma que os indivíduos de um grupo possam se organizar espacialmente de acordo com suas preferências sociais (Briseño-Jaramillo, Sosa-López, Ramos-Fernández, & Lemasson, 2022).

E o que pode ser dito a respeito da trajetória evolutiva dessa forma de interação vocal (e suas implicações para a comunicação humana)? O conjunto de evidências será discutido em relação a duas propostas, que trazem perspectivas antagônicas. Levinson (2019) afirma que, entre os primatas atuais, existem “traços significativos das origens de nossas capacidades interativas” (p. 195, tradução nossa)¹⁴. Tais “traços” seriam os registros de “troca de turnos vocal” (*vocal turn-taking*), encontradas nos “principais ramos” da linhagem dos primatas. Uma ressalva é que não é feita uma delimitação clara sobre o que é troca de turnos vocal, a ponto dos exemplos citados incluírem tanto intercâmbios vocais como duetos — segundo as definições adotadas aqui. A presente revisão, partindo de uma definição explícita dos padrões

¹⁴ No original: Nevertheless there are significant traces of the origins of our interactive abilities in the primate record.

vocais, é coerente com a proposta de Levinson (2016, 2019), ao demonstrar que intercâmbios vocais, adequados a um princípio de troca de turnos (*turn-taking*), estão disseminados em grupos taxonômicos diversos da ordem Primates (de prosímios a pongídeos); e a complementa ao incluir resultados que mostram a ocorrência desses padrões entre os primatas com maior proximidade filogenética com os humanos (os *great apes*), algo que ainda era considerado uma lacuna. Logo, seguindo essa linha, as evidências permitem sugerir que a organização observada nas conversas humanas possui traços homólogos com certos padrões vocais dos primatas existentes, indicando uma possível origem filogenética antiga.

Uma segunda perspectiva contrapõe Levinson (2016): “Apesar de sugestões em sentido contrário [17], comportamentos de chamado e resposta não são o mesmo que troca de turnos; eles não exibem a natureza ‘acoplada’ de interações sociais verdadeiras observadas em saguis [22], e em interações humanas de modo geral [1 - 4]” (Takahashi, Fenley, & Ghazanfar, 2016, p. 8, tradução nossa)¹⁵. Segundo estes autores, a troca de turnos vocal observada em *C. jacchus* e humanos é um caso de evolução convergente, ocasionada por uma pressão seletiva decorrente da adoção de uma estratégia de reprodução cooperativa (*cooperative breeding*; Takahashi et al., 2013, 2016). Por “natureza acoplada” os autores se referem a como dois indivíduos em uma interação afetam-se mutuamente, de forma cooperativa, algo que eles demonstraram ocorrer nos intercâmbios vocais de *C. jacchus*, nos quais a dinâmica temporal entre os interlocutores foi compatível com um mecanismo de “osciladores acoplados” (Takahashi et al., 2013). Contudo, até o momento, essa avaliação foi feita apenas para *C. jacchus*. Portanto, dada a variedade de intercâmbios vocais de diferentes primatas que compõem esta revisão, inclusive com flexibilidade em termos de latência de resposta e seleção de interlocutores, é necessário testar se de fato não há nenhum outro caso de uma

¹⁵ No original: Despite suggestions to the contrary [17], call-and-response behaviours are not the same as turn-taking; they do not exhibit the ‘coupled’ nature of true social interactions observed in marmosets [22], and in human interactions more generally [1-4].

dinâmica similar à observada nas interações de *C. jacchus*, para assim corroborar, ou não, a proposta de evolução convergente.

Entretanto, quaisquer conclusões sobre intercâmbios vocais que venham a ser traçadas a partir desta revisão estão sujeitas a certas limitações, com algumas questões em aberto. Primeiro, quantas espécies de primatas exibem intercâmbios vocais? A revisão abrange apenas 15 espécies em que esse fenômeno é conhecido e em que já há informações sobre sua organização. É provável que para outras espécies exista ao menos uma descrição, ou informações qualitativas, sobre o uso de chamados em uma dinâmica de emissão e resposta. Segundo, mesmo entre as espécies contempladas na revisão, os estudos encontrados, e consequentemente as informações disponíveis, estão mal distribuídos: 43,6 % deles ($n = 17$) foram realizados com apenas duas espécies (*C. jacchus* e *M. fuscata*), enquanto as outras 13 espécies tiveram no máximo três estudos. Terceiro, oito espécies (*C. jacchus*, *C. pygmaea*, *S. oedipus*, *S. b. peruviansis*, *S. s. macrodon*, *C. torquatus*, *C. campbelli*, *G. g. gorilla*) foram estudadas apenas em cativeiro. Logo, nestes casos, há uma lacuna de estudos com grupos em vida livre, necessários para confirmar ou contrastar os resultados e ampliar o conhecimento disponível, especialmente em relação à influência de aspectos sociais.

Outro ponto limitante, não apenas para esta revisão, mas para o estudo do tópico de um modo geral é a questão de terminologia. Qualquer iniciativa de revisão ou comparação de estudos esbarra na falta de consenso sobre como os fenômenos devem ser nomeados (e.g., intercâmbio vocal, dueto, coro), resultando, por exemplo, no uso do mesmo termo para se referir a fenômenos distintos. Esforços no sentido da adoção de consensos sobre o significado de determinados termos (e.g., dueto; Langmore, 2002) definitivamente podem beneficiar o avanço daqueles que trabalham na área. Isso facilitaria, por exemplo, a avaliação de como as diferentes formas de interação vocal (intercâmbios vocais, revisados aqui, e duetos e coros [De Gregorio et al., 2022a]) se distribuem entre os primatas, assim como comparações com

outros grupos de animais (e.g., outros mamíferos: Vanderhoof & Hoverud, 2022; Vernes, 2016).

Conclui-se que essa revisão funciona como um ponto de partida, mostrando que diferentes espécies de primatas usam intercâmbios vocais, com uma organização temporal condizente com troca de turnos, e que auxiliam na mediação da relação entre indivíduos socialmente próximos. Quanto à trajetória evolutiva desses intercâmbios e sua relação com a organização das conversas humanas, é tentador afirmar que o conjunto de evidências aponta para raízes filogenéticas profundas, porém o panorama disponível precisa ser complementado com o estudo de mais espécies para permitir conclusões mais robustas.

CAPÍTULO 2 – RELEVÂNCIA SOCIAL DOS INTERCÂMBIOS SEQUENCIAIS DE MURIQUIS DO NORTE (*Brachyteles hypoxanthus*): PRIMEIRA AVALIAÇÃO E COMPARAÇÃO COM INTERCÂMBIOS VOCAIS DE OUTROS PRIMATAS

RESUMO

Intercâmbios vocais são um tipo importante de interação vocal dos primatas, ainda que estudos sistemáticos ainda sejam poucos e não representativos da ordem. Apresentamos dados sobre os intercâmbios vocais de um grupo de muriquis do norte (*B. hypoxanthus*) coletados na RPPN – Feliciano Miguel Abdala. Dados incluíram informações sobre todos os chamados produzidos pelos indivíduos durante 667 amostras focais de cinco minutos, assim como sobre interações não-vocais. Interações envolvendo o uso de sinais vocais foram predominantes. Intercâmbios vocais (neste caso, também chamados “intercâmbios sequenciais”) foram emitidos pelo animal focal em 251 de 667 amostras (37,6%), sendo a forma mais comum de interação social (vocal ou não). Ademais, ocorreram em diversos contextos sociais e espaciais e variaram consideravelmente em número de chamados (1 - 26). Como regra, participantes contribuíram com apenas um chamado em cada intercâmbio, logo o número de chamados e emissores geralmente foi o mesmo. Dados sobre coparticipantes revelam que os intercâmbios vocais podem envolver diferentes combinações de interlocutores, sem restrição em termos de sexo ou idade. As características gerais dos intercâmbios apresentam semelhanças com aqueles de espécies que possuem estratégias de espaçamento de fissão-fusão, sugerindo que eles desempenham um papel relevante tanto no espaçamento como na regulação de relações sociais. Exatamente como essa regulação é alcançada depende de mais estudos sistemáticos em diferentes populações e de um foco voltado para investigar como aspectos individuais (e.g., sexo, idade) e sociais (e.g., parentesco, afiliação) influenciam a produção vocal e a participação nos intercâmbios.

Palavras-chave: repertório vocal, chamados de contato, estacados, relinchos

INTRODUÇÃO

A comunicação vocal desempenha um papel importante na vida social dos primatas, os auxiliando a encontrar e partilhar alimento (e.g., gorila-ocidental-das-terras-baixas [*Gorilla gorilla gorilla*]: Luef, Breuer, & Pika, 2016; saguis-de-tufo-branco [*Callithrix jacchus*]: Rogers, Stewart, & Kaplan, 2018), a evitar predadores (e.g., *Callicebus nigrifrons*: Berthet, Neumann, Mesbahi, Cäsar, & Zuberbühler, 2018), em coordenação de espaçamento intragrupal (e.g., bonobos [*Pan paniscus*]: Schamberg, Cheney, Clay, Hohmann, & Seyfarth, 2017) e entre grupos (e.g., bugio-preto [*Alouatta pigra*]: van Belle & Estrada, 2019), e a interagir em diversos contextos sociais (e.g., macaco-prego-preto [*Sapajus nigritus*]: Di Bitetti & Wheeler, 2017). Apesar de sua importância, dados sobre o comportamento vocal dos primatas são fragmentados e se restringem a relativamente poucas espécies (ver Capítulo 1 desta tese). De fato, a maior parte do que sabemos sobre relações sociais dos primatas se baseia em comportamentos não-vocais como catação, proximidade e formação de alianças (Cheney & Seyfarth, 2018). Essa falta de informação sobre comportamento vocal não é trivial. Entender os sinais comunicacionais dos primatas é um passo necessário para a compreensão de sua diversidade social e cognição social (Strier, 2017). Como a maioria dos primatas vocaliza com muito mais frequência do que catam ou formam alianças (Cheney & Seyfarth, 2018), nosso entendimento atual sobre suas relações sociais pode ser mais limitado do que se acredita.

Um padrão de interação particularmente relevante para a compreensão das relações sociais dos primatas é o chamado “intercâmbio vocal” (i.e., interação vocal, baseada em um princípio de “troca de turnos” [*turn-taking*], em que indivíduos alternam suas vocalizações e “respondem” vocalmente um ao outro; Pournault et al., 2022). Intercâmbios vocais se destacam por suas características particulares. Em outros padrões vocais (i.e., chamados isolados ou repetidos, duetos, coros; ver Pika et al., 2018, e o Capítulo 1 desta tese para

definições), os chamados são emitidos em situações particulares, como parte de exibições (*displays*) multimodais que também indicam o estado motivacional do(s) emissor(es) (Fröhlich & van Schaik, 2018). Ao contrário, chamados usados em intercâmbios vocais são produzidos ao longo do dia, por todos os membros do grupo, de forma aparentemente relaxada, sem expressões ou sinais evidentes de excitação ou perturbação. Além disso, intercâmbios vocais não se restringem a contextos ou estados motivacionais específicos (Pougnault et al., 2020a).

O padrão de intercâmbios vocais frequentemente está associado a chamados denominados “chamados de contato” (*contact calls*; Kondo & Watanabe, 2009). Estes podem informar sobre a identidade e localização de emissores (Kondo & Watanabe, 2009), auxiliar indivíduos a ajustar distâncias interindividuais durante forrageio (Arnedo, Mendes, & Strier, 2010), a se mover como uma unidade (Boinski, 1991), e a recrutar indivíduos específicos a agregações temporárias (Schamberg et al., 2017). Logo, o intercâmbio de chamados permite a membros de um grupo identificar, localizar e acompanhar o paradeiro uns dos outros e, portanto, coordenar sua movimentação e espaçamento. Pesquisadores têm se dedicado também a questões mais específicas sobre a dimensão social dos intercâmbios vocais (Pougnault et al., 2022). Por exemplo, hierarquia, parentesco e relações afiliativas podem influenciar quais indivíduos coparticipam de intercâmbios (Levréro et al., 2019), sugerindo que os chamados possam funcionar como uma forma de “catação à distância” (*grooming-at-a-distance*; Arlet et al., 2015; Lemasson et al., 2016). Sendo assim, intercâmbios vocais são relevantes não apenas para a coesão espacial de membros de um grupo, mas também para suas relações sociais (Rendall, Cheney, & Seyfarth, 2000). Finalmente, o fenômeno da troca de turnos nos intercâmbios vocais de primatas levanta questões não apenas sobre a evolução de sua comunicação e socialidade, mas também sobre as origens da linguagem, cooperação e cognição humanas (Levinson, 2019; Pika et al., 2018; Waciewicz & Żywicznyński, 2018). De

fato, a forma como primatas frequentemente trocam chamados de uma forma relaxada e organizada lembra a maneira como humanos trocam turnos em conversas casuais, semelhança que tem sido reconhecida desde trabalhos pioneiros sobre “conversas” de primatas neotropicais (Snowdon & Cleveland, 1984; Snowdon & Hodun, 1981; Symmes & Biben, 1988).

A evolução de intercâmbios vocais tem sido associada a pressões ambientais como a ocupação de áreas florestais onde a visibilidade é baixa e sinais visuais não são eficientes. Também foi associada a fatores sociais, como “complexidade social” (Freeberg, Dunbar, & Ord, 2012) e fluidez no espaçamento intragrupal (i.e., dinâmica de fissão-fusão), dois fatores que aumentam a incerteza de interações entre membros de um grupo (Ramos-Fernández et al., 2018). Pognault et al. (2022) compararam como quatro espécies de primatas interagem vocalmente e propuseram que cooperação e tolerância favorecem o uso de intercâmbios vocais, enquanto competitividade e agressividade favorecem chamados isolados e coros. Exatamente como esses e outros fatores contribuíram para a evolução da troca de turnos em primatas, incluindo humanos, ainda é uma questão em aberto, uma vez que dados comparativos ainda são escassos e restritos a poucas espécies (ver Capítulo 1 desta tese).

Neste artigo, apresentamos dados sobre o comportamento vocal do miquiqui do norte (*Brachyteles hypoxanthus*), primata da subfamília Atelinae, endêmico da Mata Atlântica, que acreditamos ser valiosos para o debate sobre a relevância social e evolutiva da troca de turnos em “conversas” de primatas. Mendes (1995) descreveu o repertório vocal dessa espécie e duas categorias de chamados se destacaram pela forma particular como foram utilizadas. Essas categorias foram denominadas estacados e relinchos e elas eram utilizadas em um padrão de intercâmbio vocal, envolvendo chamados sucessivos de indivíduos diferentes, que se alternam. Justamente por serem utilizados nesse formato de sequência, estacados e relinchos passaram a ser referenciados como “chamados sequenciais” e o seu intercâmbio vocal foi denominado

“intercâmbio sequencial” (Mendes, 1995; Mendes & Ades, 2004). Espera-se que esses intercâmbios sejam uma importante ferramenta comunicacional para os muriquis do norte por uma série de razões. Primeiro, primatas da mesma subfamília, os macacos-aranha (*Ateles spp.*), são conhecidos pelo intercâmbio de chamados de contato (i.e., *whinnies*) dentro e entre subgrupos, frequentemente com parceiros afiliativos preferidos (Briseño-Jaramillo et al., 2018). *Whinnies* são a vocalização mais frequente do repertório vocal de macacos-aranha e são trocados em diferentes contextos sociais (Ramos-Fernández, 2008), incluindo encontros entre grupos (Teixidor & Byrne, 1997), no recrutamento para manchas de alimento (Chapman & Lefebvre, 1990) e durante fissões e fusões de subgrupo (Dubreuil et al., 2015). Assim como macacos-aranha, muriquis do norte vivem em grandes grupos sociais (i.e., até 130 membros; Lima, Mendes, & Strier, 2019) que exibem redes sociais complexas. Membros de um grupo frequentemente se espalham por grandes áreas de vegetação densa; assim o uso de sinais acústicos é a forma mais eficiente, senão a única, de se comunicar (Fonseca, 1985). Além disso, grupos sociais de muriquis do norte, como os de macacos-aranha, frequentemente se dividem em subgrupos independentes, de composição social fluida (i.e., dinâmica de fissão-fusão; Aureli et al., 2018; Strier et al., 1993). Portanto, muriquis do norte e macacos-aranha não são apenas filogeneticamente próximos, mas também enfrentam pressões ambientais e sociais similares, que podem ter favorecido a evolução de um sistema complexo de intercâmbios vocais.

Duas outras características dos muriquis do norte merecem atenção. Primeiro, eles são extremamente “gentis” e tolerantes em relação a outros membros de seu grupo (Strier, 1999); tolerância em relações sociais é um possível fator na evolução dos intercâmbios vocais (Pougnault et al., 2022). Segundo, muriquis do norte não se catam, e suas interações afiliativas comumente são curtas em duração. Logo, intercâmbios vocais podem servir como

uma compensação, auxiliando os muriquis do norte a manter suas redes sociais cooperativas quando não estão em contato físico ou visual.

Objetivos

Apesar de sua aparente relevância, informações publicadas sobre a comunicação vocal de muriquis do norte, e sobre seus intercâmbios sequenciais em particular, estão limitadas a poucas publicações e estiveram voltadas para seu papel no espaçamento intragrupal (Arnedo et al., 2010; Mendes, 1997; Mendes & Ades, 2004). Informações básicas sobre como os muriquis do norte usam chamados sequenciais (i.e., estacados e relinchos) em intercâmbios não foram abordadas anteriormente. Por exemplo, apenas uma publicação apresentou dados sobre a frequência com que os indivíduos emitem esses chamados sequenciais (i.e., taxa de emissão; Arnedo et al., 2010). Apesar das taxas terem sido comparadas entre sexos e contextos, não havia detalhes adicionais sobre a sua variabilidade interindividual. Durante a amostragem, apenas os chamados e comportamentos dos animais focais foram registrados, sem informação sobre como os chamados sequenciais foram trocados por diferentes indivíduos, em diferentes contextos sociais. Além disso, apenas as taxas dos chamados sequenciais foram computadas, logo uma apreciação de como essas taxas se comparam às de outras formas de interação social ainda não foi possível.

Nas seções seguintes, visando preencher a lacuna mencionada, usamos dados coletados durante o doutorado de Mendes (1995) para analisar informações sobre aspectos básicos dos intercâmbios sequenciais de muriquis do norte. Fornecemos informações qualitativas e quantitativas sobre como os chamados sequenciais são trocados por diferentes indivíduos e em diferentes contextos sociais e espaciais. Comparamos a taxa de intercâmbios sequenciais com interações dos muriquis do norte que ocorrem em outros contextos e na discussão trazemos comparações com os intercâmbios vocais de outras espécies de primatas.

A partir dessas comparações, sugerimos novas pesquisas com os muriquis do norte e trabalhos comparativos envolvendo outros primatas.

MÉTODOS

Sujeitos e local de estudo

Os dados utilizados neste artigo foram coletados originalmente entre 10 de Junho de 1990 e 21 de Março de 1991, na Reserva Particular do Patrimônio Natural – Feliciano Miguel Abdala (RPPN – FMA, anteriormente conhecida como Estação Biológica de Caratinga) em Minas Gerais, Brasil. Durante o período de estudo a população de muriquis do norte na área incluía dois grupos. Um deles (grupo Matão) foi estudado continuamente desde 1982 (Strier & Mendes, 2012), quando os indivíduos foram habituados, identificados individualmente e nomeados pela primeira vez. O local de estudo foi descrito por Strier (1999) e a demografia da população de muriquis do norte foi reportada em detalhes em outros trabalhos (e.g., Strier et al., 1993, 2006).

Na época da coleta de dados, o grupo de estudo (Matão) era composto por 41 a 43 indivíduos: 17 fêmeas sexualmente maduras, 10 machos maduros, oito juvenis e seis a oito infantes (classes de sexo-idade de acordo com Strier et al., 2017). O grupo Matão frequentemente se dividia em subgrupos de diferentes tamanhos e composições, então as observações frequentemente foram feitas em um fragmento do grupo social (i.e., um subgrupo). Além disso, a área de uso do Matão era periodicamente visitada por machos “itinerantes”, que originalmente pertenciam ao outro grupo social, Jaó (Strier et al., 1993). Sua presença geralmente provocava respostas agressivas e/ou de fuga dos machos do Matão. Contudo, em 12 ocasiões de um a seis machos do Jaó foram observados em subgrupos com até nove fêmeas do Matão e seus filhotes. Machos do Jaó foram vistos copulando com fêmeas

do Matão e interagindo com elas (de forma vocal e não-vocal), mas principalmente quando machos do Matão não estavam por perto (ver Strier, 1997).

Repertório vocal e não-vocal

Dois colaboradores (FDCM e KBS) já haviam conduzido pesquisas de longo prazo com os muriquis do norte da RPPN – FMA antes do período de coleta dos dados. Baseado em sua experiência de campo e em publicações anteriores, esses colaboradores fizeram uma lista preliminar de categorias de comportamento vocal e não-vocal. Essa lista foi checada e revisada durante observações não-sistemáticas conduzidas entre 1º de julho e 16 de setembro de 1990 no local de estudo. Categorias vocais foram baseadas em inspeções de áudio e espectrogramas de chamados gravados em anos anteriores. O “etograma” resultante foi usado durante a coleta sistemática de dados (ver abaixo). Descrições das categorias vocais e não-vocais podem ser encontradas em Strier (1986, 1999) e Mendes (1995, 1997).

Cada categoria vocal e não-vocal foi atribuída a um contexto abrangente de interação: alarme, alerta, agonístico, brincadeira, afiliativo, mãe-infante, reprodutivo, intergrupo. Os chamados sequenciais (estacados e relinchos) se diferenciaram de outros chamados do repertório por serem utilizados em um padrão de emissão específico, denominado “intercâmbio sequencial” (Mendes, 1995). Ao contrário de outros chamados e sinais não-vocais, os intercâmbios sequenciais não podem ser facilmente atribuídos a um contexto em particular (ver seção “Descrição geral dos intercâmbios” nos Resultados para exemplos). Desta forma, optou-se por considerá-los como uma forma de interação separada das demais. A Tabela 1 lista os principais sinais vocais e não-vocais que ocorrem em cada contexto de interação. De um modo geral, à exceção de “intercâmbio”, cada contexto, além de chamados, pode combinar sinais e exibições vocais, visuais (e.g., posturas de ameaça, expressões faciais) e/ou táteis (i.e., agarrar, abraçar). No caso de encontros intergrupo, emissores podem

direcionar sinais a indivíduos distantes de outro grupo enquanto mantém contato físico com outros indivíduos do seu grupo.

Tabela 1.

Tipos de sinais e exibições (displays) comunicacionais (vocais ou não) que são usados por muriquis do norte em diferentes contextos de interação.

Contextos	Emissor(es) ^a	Chamados	Sinais não-vocais
Intercâmbio	I, J, S, A	Estacado, Relincho	
Alarme	J, S, A	Latido grave, grito curto	Posturas e exibições de ameaça
Alerta	S, A	Piado, gemido curto, latido	Contato visual
Agonístico	I, J, S, A	Grito de submissão	Roubar, afugentar, empurrar, morder
Brincadeira	I, J	Chamado de brincadeira	Luta livre, perseguir, cabo de guerra
Afiliativo	J, S, A	<i>Chuckle</i> ; <i>Chuckle</i> curto ^b	Abraço, toque, contato passivo
Mãe-infante	A (mãe)	Piado gutural, trilado suave	Ponte, resgatar, deixar para trás
Reprodutivo	I A (fêmea)	Trilado, lamento, grito rouco Trilado melódico, lamento modulado, grito rouco modulado	Pedir, seguir, sugar Careta, apresentar, inspecionar, acasalar
Intergrupo	J, S, A	Grito longo, gargarejo, grito	Exibição de ameaça, afiliativo (intragrupo)

^a I = infante, J = jovem, S = subadulto; A = adulto

^b Emitido apenas por adultos.

Registros sistemáticos e dados contextuais

Dados sistemáticos foram coletados por um dos colaboradores (FDCM) durante o período de 18 de setembro a 2 de novembro, e de 6 a 16 de dezembro de 1990; e de 21 de janeiro a 14 de fevereiro, e de 4 a 21 de março de 1991. Utilizamos o método de amostragem chamado de animal focal por Altmann (1974), equivalente ao método de amostragem focal com registro de “todas as ocorrências” de eventos (i.e., ocorrência de chamados e outras interações sociais no grupo) de Martin e Bateson (2007). As amostras focais tiveram cinco minutos de duração. Durante a amostragem, um gravador Marantz PMD 420 foi deixado gravando enquanto um microfone direcional Sennheiser ME80+K3N era apontado para o animal focal. Todo chamado gravado e/ou ouvido, emitido tanto pelo animal focal como por outros indivíduos, foi anunciado em fita, de acordo com o “etograma” elaborado durante o estudo piloto (ver acima). As categorias vocais atribuídas no campo posteriormente foram

checadas, e eventualmente corrigidas, por inspeções de áudio e espectrogramas. Sempre que possível, a identidade dos emissores e informações contextuais relevantes também foram registradas em fita. Interações sociais sem chamados também foram registradas.

Devido à baixa visibilidade na floresta densa e ao alto grau de dispersão dos membros do grupo, sujeitos focais não puderam ser escolhidos de acordo com uma lista pré-determinada, conforme aconselhado por Altmann (1974). Ao invés disso, a escolha dos sujeitos focais foi feita de forma oportunística, porém seguindo um conjunto de regras estabelecidas para minimizar possíveis vieses do observador. Uma vez localizado, um indivíduo do grupo Matão podia ser o sujeito de uma amostra focal apenas se (1) já não tivesse sido amostrado três vezes naquele mesmo dia e (2) não tivesse sido observado em uma interação durante a amostra anterior. Caso mais de um indivíduo fosse localizado ao mesmo tempo, a prioridade de amostragem era a seguinte: para o indivíduo que tivesse sido amostrado menos vezes naquele mesmo dia; em caso de empate, era escolhido aquele com menos amostragens durante aquele mês ou nos meses anteriores; em caso de persistência do empate, a prioridade era do indivíduo que não houvesse sido amostrado recentemente e/ou que fosse de sexo diferente do último sujeito focal. Para verificação dessas informações, o observador carregava consigo planilhas de checagem com o número de amostras focais feitas com cada indivíduo (por dia e por mês). Para evitar possíveis vieses do observador em relação a indivíduos mais conspícuos, um período de espera de um minuto precedia o início de cada amostra após o sujeito focal ter sido escolhido, como sugerido por Lehner (2007).

Transcrições dos dados sistemáticos

Um dos colaboradores (FDCM) transcreveu as gravações e anúncios feitos em fita. Obtivemos informação de 667 amostras focais. Para este trabalho, focamos nos seguintes parâmetros e variáveis: (a) número de chamados sequenciais (gravados e/ou anunciados) emitidos pelo animal focal e (b) por todos os membros do grupo; (c) quais as categorias de

chamados que foram produzidas ao menos uma vez (1 ou 0 para cada categoria vocal) pelo animal focal; (d) número de vezes em que o animal focal participou de interações envolvendo apenas sinais não-vocais, indicando seu contexto (i.e., alarme, alerta, agonístico, brincadeira, afiliativo, mãe-infante, reprodutivo, intergrupo).

O foco do estudo foram indivíduos sexualmente maduros do grupo Matão, porém amostras com juvenis ($n = 29$) e com os machos do Jaó ($n = 19$) também foram coletadas de forma oportunística quando outros indivíduos não eram elegíveis para amostragem. Todas as demais amostras focais ($n = 619$) foram realizadas com indivíduos maduros do Matão.

Análise de dados

Exceto por quatro casos, todos os chamados sequenciais emitidos pelo animal focal foram anunciados e gravados. As exceções se referem a chamados que foram anunciados, mas não foram gravados devido a problemas técnicos. Sendo assim, tivemos um registro preciso sobre o número de vezes em que os animais focais produziram chamados sequenciais durante cada amostra focal. Para cada indivíduo, calculamos a taxa média de emissão de chamados sequenciais (por hora), ou seja, o número médio de chamados por amostras de cinco minutos multiplicado por 12.

Usamos apenas dados de amostras focais para investigar o “tamanho” dos intercâmbios sequenciais (i.e., o número de chamados produzidos em um mesmo intercâmbio). Um intercâmbio foi considerado terminado quando nenhum outro chamado sequencial foi emitido em um intervalo de 10 segundos. Chamados que não foram precedidos ou seguidos por outros chamados em até 10 segundos foram tratados como um intercâmbio com apenas um chamado por duas razões. Primeiro, eles não foram diferentes em aspectos acústicos e composicionais dos outros chamados sequenciais da amostra (Mendes, 1995). Segundo, a comunicação pode ocorrer mesmo quando não existem respostas visíveis ao sinal (i.e., silêncio, nenhuma aproximação ou interação), pois respostas geralmente são de natureza

probabilística (Stegmann, 2013; Wilson, 1975). Quando um indivíduo emitia um chamado sequencial que não era precedido por outro, era então considerado como iniciando um intercâmbio que poderia ser respondido vocalmente ou não. Não incluímos dados sobre tamanho de intercâmbios que foram obtidos durante amostras *ad libitum*, pois estas por vezes eram conduzidas quando os indivíduos estavam particularmente vocais. Por outro lado, dados a respeito de quais indivíduos coparticiparam de intercâmbios eram escassos e oportunistas, então incluímos informações tanto de amostras focais como de *ad libitum*.

Alguns tipos de interações sociais eram mais conspícuos que outros e, portanto, alguns sinais eram mais facilmente detectáveis que outros. Além disso, chamados diferentes foram emitidos em ritmos e surtos variáveis, logo não havia uma maneira única de calcular o número exato de unidades por amostra para todos os tipos de chamados. Ao invés disso, dados sobre a ocorrência de chamados diferentes dos sequenciais foram transcritos de maneira “zero-um” (i.e., ocorrência ou não durante a amostra focal; Altmann, 1974; Martin & Bateson, 2007). Para permitir a comparação entre o contexto de interação “intercâmbio” e os demais, os dados sobre sinais não vocais também foram convertidos para “zero-um”, indicando a sua ocorrência ou não em dada amostra focal. Então, para cada um dos contextos foram somadas as amostras em que ocorreram interações vocais e não vocais (“n”) e foi determinada a sua proporção em relação ao total de amostras focais (i.e., “n/667”). Em seguida, para avaliar se a ocorrência do contexto “intercâmbio” seria ou não mais frequente que as demais, as respectivas proporções foram comparadas utilizando um teste Z para duas proporções (software WINKS SDA v7.0).

RESULTADOS

Descrição geral dos intercâmbios

Muriquis do norte trocam chamados ao longo do dia, em diversos contextos espaciais e sociais, de modo similar aos intercâmbios vocais de outros primatas. O único contexto em que os indivíduos não produziram chamados sequenciais foi quando um deles se alimentava e/ou descansava em completo isolamento dos demais (oito registros, 23 horas de observação). De outra maneira, chamados sequenciais ocorreram em todos os subgrupos que foram encontrados e seguidos durante a pesquisa, incluindo aqueles compostos por apenas dois ou por poucos indivíduos. Em subgrupos médios e grandes (i.e., de 15 a 45 indivíduos), seus integrantes trocaram chamados quando exploraram uma única fonte de alimento de forma coesa, assim como quando se espalharam em grandes manchas de alimento. Intercâmbios frequentemente ocorreram quando o subgrupo se aproximou de um local de descanso e se estabeleceu antes do pôr do sol, assim como pela manhã, à medida em que os indivíduos acordavam e se tornavam ativos. Adultos que estavam periféricos a um subgrupo ou aproximando-se de um também produziram chamados sequenciais longos e altos que foram respondidos ou não por outros indivíduos, em uma aparente tentativa de localizar seus companheiros de grupo.

Como um grupo, os indivíduos frequentemente intercalaram períodos intensos de intercâmbios com outros em que os chamados estiveram ausentes. De fato, 179 amostras focais não tiveram registro de chamado de nenhum indivíduo (focal ou não), enquanto de 2 a 56 chamados foram registrados nas 488 amostras restantes. Por vezes, dois ou três indivíduos próximos trocaram chamados a intervalos regulares (i.e., menos de dois minutos), enquanto outros membros do grupo permaneciam em silêncio, lembrando uma “conversa particular”. Em outras ocasiões, intercâmbios sequenciais sucessivos envolveram muitos participantes em locais variados, como em uma rede de interações. Períodos relativamente longos de silêncio

eram comuns quando a maior parte do grupo estava dormindo (i.e., logo cedo pela manhã ou durante a “siesta” da tarde). Eventualmente esses períodos de quietude eram interrompidos por algum chamado ou barulho, então alguns indivíduos trocavam chamados sequenciais e voltavam a descansar.

A participação nos intercâmbios sequenciais não se restringiu a indivíduos de um sexo ou idade particular. Quatro infantes e todos os juvenis, subadultos e adultos de ambos os sexos foram observados participando de intercâmbios durante amostras focais e *ad libitum*. Entretanto, as taxas individuais de chamados durante amostras focais apresentaram variação considerável para os indivíduos maduros, variando de zero a 15,4 chamados/hora ($7,6 \pm 4,2$ chamados/hora; $n = 27$) (Tabela 2). Um macho maduro não produziu nenhum chamado sequencial durante suas 15 amostras focais e raramente o fez durante a coleta de dados. Taxas de chamados também foram relativamente baixas (i.e., menos de 3 chamados/hora) para um macho e duas fêmeas. Ao contrário, três fêmeas e dois machos emitiram mais de 11 chamados sequenciais por hora de amostragem focal e o fizeram frequentemente em outras oportunidades.

Tabela 2.

Taxa de emissão de chamados sequenciais (por hora) para os indivíduos sexualmente maduros (n = 27) do grupo Matão.

Identificação		Chamados como sujeito focal			
Código individual	Sexo	Amostras focais	Total	Taxa (por hora)	Máximo ^a
ar	F	34	41	14,5	5
bl	F	24	18	9,0	4
br	F	17	10	7,1	2
bs	F	26	20	9,2	5
ch	F	30	13	5,2	2
dd	F	23	27	14,1	5
ka	F	24	15	7,5	3
ls	F	27	21	9,3	6
mo	F	33	18	6,5	4
ny	F	20	5	3,0	2
ro	F	25	5	2,4	1
sy	F	25	32	15,4	13
fe	F	24	17	8,5	6
he	F	18	8	5,3	2
ju	F	21	7	4,0	2
pl	F	15	2	1,6	2
tz	F	21	14	8,0	3
cl	M	29	29	12,0	5
cy	M	17	0	0,0	0
di	M	8	3	4,5	3
iv	M	28	27	11,6	3
ni	M	24	12	6,0	3
pr	M	27	13	5,8	3
sc	M	24	10	5,0	2
so	M	27	21	9,3	3
am	M	14	4	3,4	2
da	M	14	1	0,9	1
		619	393	7,6	

^a Máximo de chamados em uma amostra focal.

Indivíduos imaturos foram observados apenas quando sujeitos apropriados não estavam disponíveis, logo foram poucas amostras, distribuídas de forma desigual entre indivíduos. Apesar disso, seis juvenis foram amostrados de 2 a 10 vezes para um total de 29 amostras. Esses seis indivíduos produziram oito chamados sequenciais como animais focais, combinando para uma taxa relativamente baixa (3,3 chamados/hora). Observações *ad libitum* sugeriram que juvenis foram menos vocais que os indivíduos maduros ao longo da pesquisa, particularmente os mais jovens. Amostras de machos do Jaó também tiveram número reduzido e distribuição desigual. A taxa de chamados resultante foi alta (20,8 chamados/hora,

n = 19 amostras). Esse valor foi inflado por uma amostra em que um macho periférico emitiu 13 chamados sequenciais antes de se juntar a outros membros do grupo Jaó, e por outra amostra com seis chamados.

Participação individual

Quando um indivíduo participou de um intercâmbio, geralmente contribuiu com apenas um chamado. Obtivemos 1011 registros de quantos chamados um indivíduo em particular emitiu em um único intercâmbio (n = 811 intercâmbios). O indivíduo observado emitiu um único chamado em 987 desses casos (97,72%), dois chamados em 23 casos (participações duplas: 2,28%) e três chamados em uma ocasião (participação tripla: 0,1%). As participações duplas e a tripla se restringiram a poucas amostras (12 amostras focais e uma *ad libitum*) e envolveram 10 indivíduos maduros (oito fêmeas e dois machos), incluindo as duas fêmeas que tiveram as maiores taxa de emissão dentre todos os indivíduos do grupo (“sy”: seis participações duplas; “ar”: três participações duplas e a tripla), e dois outros adultos com taxas de chamados relativamente altas (“bs”: 4 participações duplas; “so”: 3 participações duplas). Participações duplas nunca ocorreram como dois chamados consecutivos e geralmente ocorreram em intercâmbios relativamente longos (i.e., 5 - 14 chamados, n = 17). Dessa forma, o número de chamados em um intercâmbio é uma estimativa razoável do número de coparticipantes.

Coparticipação em intercâmbios

Durante as amostras focais, houve registro de 3763 chamados sequenciais (do animal focal e outros membros do subgrupo), distribuídos em 1236 intercâmbios. O tamanho médio dos intercâmbios, portanto, foi relativamente baixo ($3,04 \pm 2,54$ chamados por intercâmbio), com distribuição enviesada para intercâmbios curtos (mediana = 2; máximo = 26; *skewness* = 2,13). Apenas 36 (2,9%) intercâmbios observados durante as amostras focais foram

compostos por 10 chamados ou mais; esses intercâmbios “longos” geralmente ocorreram quando os indivíduos do grupo se espalharam por grandes áreas.

Dados sobre a identidade dos coparticipantes em intercâmbios foram oportunistas e inevitavelmente enviesados em favor de indivíduos que estavam ao alcance visual do observador; os coparticipantes registrados, portanto, estavam relativamente próximos uns dos outros. Apesar disso, de dois a quatro coparticipantes foram identificados em 142 intercâmbios durante amostras focais e *ad libitum*. Esses coparticipantes foram de diferentes combinações de sexo e idade: apenas fêmeas maduras ($n = 43$), apenas machos maduros ($n = 34$), machos e fêmeas maduros ($n = 29$), fêmeas e imaturos ($n = 31$), machos e imaturos ($n = 2$), machos, fêmeas e imaturos ($n = 6$). Em 27 de 39 (69,2%) registros com imaturos, um dos coparticipantes foi sua mãe; em um caso adicional, um juvenil (“br”) e sua avó (“bs”) trocaram chamados. Não houve registro de dois imaturos participando do mesmo intercâmbio.

Comparação com outros contextos

A Tabela 3 apresenta o número de amostras em que animais focais interagiram pelo menos uma vez, de acordo com o contexto, incluindo interações que não envolveram nenhum chamado. Chamados sequenciais (contexto “intercâmbio”) ocorreram em 37,6% das amostras. Essa proporção foi significativamente maior que as dos outros contextos. Por exemplo, o segundo contexto de interação mais recorrente (“alerta”) foi observado em 14,8%, uma diferença de proporção altamente significativa ($Z = 09,46$; $p < 0,001$). Outros contextos de interação ocorreram em substancialmente menos amostras (i.e., afiliativo, mãe-infante, reprodutivo, intergrupo) ou sequer foram observados durante as amostras focais (i.e., alarme, brincadeira), logo suas proporções também foram significativamente menores que a do contexto “intercâmbio” (vs agonístico: $Z = 17,10$; $p < 0,001$; vs afiliativo: $Z = 10,03$; $p < 0,001$; vs mãe-infante: $Z = 10,10$; $p < 0,001$; vs reprodutivo: $Z = 11,06$; $p < 0,001$; vs intergrupo: $Z = 16,63$; $p < 0,001$).

Tabela 3.

Amostras focais com registro (“zero-um”) de interações envolvendo chamados ou apenas sinais não-vocais, atribuídas a diferentes contextos.

Contexto	Amostras focais com interações			
	Com chamados	Sem chamados	Total	Proporção (%)
Intercâmbio	251	-	251	37,6
Alarme	0	0	0	0,0
Alerta	99	0	99	14,8
Agonístico	0	5	5	0,7
Brincadeira	0	0	0	0,0
Afiliativo	9	82	91	13,6
Mãe-infante	59	31	90	13,5
Reprodutivo	72	5	77	11,5
Intergrupo	7	3	10	1,5

DISCUSSÃO

Em geral, nossos resultados mostraram a importância do canal acústico (i.e., chamados) para a vida social dos muriquis do norte. Os intercâmbios sequenciais, que são uma forma específica de interação vocal, foram muito frequentes, ocorrendo em 37,6% das amostras focais, com os chamados sequenciais tendo uma taxa média de emissão relativamente alta (7,6 chamados/hora). Além disso, para os outros contextos, exceto afiliativo, interações envolvendo o uso de sinais vocais foram predominantes. Ao comparar todas as interações ocorridas em cada contexto (com sinais vocais ou não) foi demonstrado que os intercâmbios sequenciais são, de fato, o tipo mais frequente de interação dos muriquis do norte, como sugerido anteriormente (Mendes, 1997).

Também investigamos aspectos básicos dos intercâmbios para permitir comparações com outros primatas. Os intercâmbios sequenciais variaram consideravelmente em número de chamados (1 a 26). Como regra, com poucas exceções, participantes contribuíram com apenas um chamado em cada intercâmbio, então o número de chamados e emissores geralmente foi o mesmo. Finalmente, ainda que nossa amostra seja pequena, observamos coparticipantes de todas as combinações possíveis de sexo e idade.

Comportamento vocal

No presente estudo, muriquis do norte raramente passaram cinco minutos sem produzir ou receber sinais vocais. Interações que não envolveram chamados foram relativamente comuns apenas para os contextos sociais “afiliativo” e “agonístico”. Tal resultado ilustra a relevância do canal acústico para primatas que habitam florestas (Arlet et al., 2015). Ao passo que interações de curta e média distância podem envolver sinais acústicos e de outros canais (i.e., comunicação multimodal; Partan & Marler, 2005), interações de longa distância geralmente estão restritas ao canal acústico (Cunha & Byrne, 2009). A respeito dos muriquis do norte, Strier (1986, 1999) descreveu como diferentes chamados acompanham sinais visuais e táteis durante interações próximas como abraços (*chuckle*), brincadeira (chamado de brincadeira), exibições agonísticas (gritos), assim como reprodutivo (trilado melódico, lamento modulado) e interações mãe-infante (piado gutural, lamento de infante). Neste estudo, intercâmbios sequenciais comumente envolveram membros do grupo separados por distâncias médias e longas. Um de três chamados “reprodutivos” (grito modulado) e por vezes chamados “intergrupo” (grito longo, gargarejo,, grito) foram emitidos sem exibições ou sinais de outros canais. “Chamados de alerta” também foram emitidos sem exibições específicas, apesar de que por vezes os ouvintes podiam monitorar visualmente os emissores. Dessa forma, as interações sociais dos muriquis do norte são marcadas pelo uso constante de sinais vocais, acompanhados ou não por sinais de outros canais.

Intercâmbios vocais e pesquisa comparativa

De todas as interações dos muriquis, os intercâmbios sequenciais se sobressaem por sua alta taxa de emissão, que parece refletir a variedade de circunstâncias em que eles são produzidos. Emissores podem estar descansando, se alimentando ou locomovendo (Arnedo et al., 2010) e em diversas configurações espaciais, como descrito acima. Além disso, esses intercâmbios, assim como os intercâmbios vocais de outras espécies de primatas (Pougnault et

al., 2020a), são usados por díades de diversas composições de sexo-idade. Coparticipantes concatenam seus chamados de forma ordenada, com breves pausas e pouca ou nenhuma sobreposição entre os chamados. Essa organização temporal, compatível com um princípio de troca de turnos, assim como a diversidade de circunstâncias de ocorrência e de possíveis interlocutores são características que definem os intercâmbios vocais dos primatas não humanos e são reminiscentes de aspectos da organização das conversas humanas (Pougnault et al., 2020a).

Os intercâmbios vocais de diferentes espécies acabam se diferenciando por características mais específicas (ver Capítulo 1 desta tese), como: os tipos de chamados usados, o número de chamados e repetições individuais por intercâmbios e particularidades de sua organização temporal. Também houve diferenças em variáveis mais relacionadas à dimensão social: número de coparticipantes, e como sexo, idade, parentesco, afiliação e hierarquia influenciam a produção de chamados, respostas e coparticipação.

Nossos dados não representam apenas uma adição à lista de espécies estudadas, mas também revelam as particularidades dos intercâmbios vocais dos muiquês do norte (i.e., intercâmbios sequenciais). Um desses aspectos particulares é a forma como indivíduos não costumam emitir mais de um chamado por intercâmbio, mesmo que por vezes este seja formado por vários chamados (chegando a 26 em nossa amostra). Muiquês do norte emitiram dois ou três chamados no mesmo intercâmbio em 24 ocasiões ao todo, representando 2,3% (dois chamados) e 0,1% (três chamados) de todas as participações. Esse padrão de participação individual difere, por exemplo, dos casos de saguis-de-tufo-branco (Miller & Wang, 2006) e saguis-leãozinho (*Cebuella pygmaea*; Snowdon & Cleveland, 1984) em que dois ou três indivíduos foram responsáveis por intercâmbios com até 25 chamados, o que implica em vários turnos para um mesmo emissor. Intercâmbios vocais em Callitrichidae (saguis e micos) assim como em gorilas-das-montanhas (*Gorilla beringei beringei*; Harcourt

& Stewart, 1996) ocorrem com coparticipantes a distâncias relativamente curtas, refletindo a coesão de seus grupos sociais. Ao contrário, os intercâmbios de muriquis do norte envolvem membros do grupo a distâncias variadas, como ocorre em espécies caracterizadas por alto grau de fissão-fusão (macacos-aranha: Briseño-Jaramillo et al., 2018; bonobos: Cornec et al., 2022). Diferente dos intercâmbios vocais de bonobos (Levréro et al., 2019), que tipicamente têm poucos coparticipantes, com pouca variação ($3,7 \pm 2,1$, máximo = 4), os intercâmbios de muriquis do norte apesar de frequentemente envolverem poucos indivíduos, apresentaram uma variação considerável, de 1 a 26 coparticipantes (não foram encontrados dados sobre número de participantes para macacos-aranha; ver Capítulo 1 desta tese). Portanto, o que influencia a ocorrência de participações múltiplas em um mesmo intercâmbio e de intercâmbios longos, com vários indivíduos, são aspectos dos intercâmbios sequenciais que merecem novos estudos.

Considera-se que a ocorrência de intercâmbios vocais em determinada espécie pode ser influenciada por uma série de variáveis sociais e ambientais, como qualidade de habitat e dispersão do grupo (Lemasson, 2011), tamanho do grupo e complexidade social (Freeberg et al., 2012), grau de cooperação e tolerância (Pougnault et al., 2022), e fluidez na composição de subgrupos (Briseño-Jaramillo et al., 2022). Os muriquis do norte são um caso interessante, pois estão sujeitos a muitas dessas variáveis. Os grupos sociais dessa espécie contêm muitos membros (Lima et al., 2019), que estabelecem relações complexas, mas frequentemente estão sem contato visual (Fonseca, 1985); a espécie, cujo nome indígena significa “povo gentil”, é conhecida por sua vida social pacífica e tolerante (Strier, 1999); o grupo social frequentemente se divide em subgrupos independentes de composição variável, aumentando a incerteza sobre os parceiros de interação (Ramos-Fernández et al., 2018). Sugere-se que todas essas características sejam favoráveis à ocorrência de intercâmbios vocais, logo não é surpresa que esse tenha sido o principal contexto de interação social em nosso estudo. Além disso, as

condições sociais e ambientais enfrentadas pelos muriquis do norte são similares às de bonobos e de seu parente mais próximo, o macaco-aranha. Estudos comparativos em sociedades primatas com alto grau de fissão-fusão podem desvendar como variáveis sociais e ambientais podem moldar os intercâmbios vocais.

O fato de diferentes espécies de primatas, incluindo os muriquis do norte, exibirem o padrão de intercâmbios vocais está de acordo com a hipótese do “motor de interação” (*interaction engine*; Levinson, 2016). O autor aponta que a capacidade de interagir de forma organizada, seja vocalmente ou não, alternando turnos de acordo com regras sociais, pode ser dissociada da linguagem, considerando que humanos podem interagir face a face sem ela. Além disso, interações organizadas são universais e aparecem antes da linguagem durante o desenvolvimento infantil. Logo, as capacidades interativas humanas, incluindo troca de turnos, deveriam ser vistas não como mais uma característica da linguagem falada, mas sim como um mecanismo subjacente, necessário não apenas à linguagem, mas também à cooperação e talvez até à cultura (Levinson, 2019). Além disso, a evolução desse “motor de interação” teria precedido a da linguagem e da cultura. De fato, a ocorrência disseminada de troca de turnos em primatas corrobora a perspectiva de que o “motor de interação” evoluiu muito antes dos humanos desenvolverem seus diversos grupos linguísticos. Nesse sentido, estudos comparativos de um número mais representativo de espécies de primatas pode auxiliar a desvendar como e quando os diferentes “ingredientes” da linguagem (Pinker, 1999), incluindo troca de turnos cooperativa, evoluíram.

No que se refere à relevância funcional dos chamados e intercâmbios dos muriquis do norte, ainda se sabe mais sobre seu papel na coesão espacial dos indivíduos do que sobre seu possível papel na coesão social dos mesmos. Foi mostrado que as duas categorias abrangentes de chamados são usadas em diferentes contextos de espaçamento: estacados são preferencialmente usados por coparticipantes a menos de 50 metros; relinchos a distâncias

maiores (Mendes & Ades, 2004). Estacados e relinchos também têm efeitos diferentes nas distâncias interindividuais: estacados as aumentam e relinchos as reduzem (Arnedo et al., 2010). Esses achados foram baseados em estimativas categóricas da distância máxima entre coparticipantes (Mendes & Ades, 2004) e no número de “vizinhos” antes e depois do chamado (Arnedo et al., 2010), duas variáveis relativamente simples de mensurar.

Neste trabalho, descrevemos como os intercâmbios sequenciais são interações sociais frequentes e diversas, o que sugere que sejam importantes para a vida social dos muriquis do norte. Entretanto, investigações mais específicas ainda precisam ser conduzidas. Por exemplo, entender como variáveis individuais (e.g., sexo e idade) e sociais (e.g., parentesco, afiliação) afetam os intercâmbios sequenciais é um passo necessário para a compreensão de suas funções sociais. Já foi sugerido que intercâmbios vocais funcionam como um mecanismo de “catação à distância” (e.g., Arlet et al., 2015), o que implica que laços sociais fortes se refletem em coparticipantes recorrentes em intercâmbios. A coparticipação de machos foi relativamente comum, considerando a sua proporção no grupo, possivelmente refletindo seus fortes laços sociais (Strier et al., 2002). Outra questão é se a coparticipação de machos e fêmeas se relaciona às escolhas reprodutivas das fêmeas. Em relação a parentesco, mães participaram de 69,2% dos intercâmbios em que seus filhotes imaturos estavam entre os emissores identificados. Além de um possível efeito em sua relação social, respostas maternas podem desempenhar um papel no desenvolvimento do uso dos intercâmbios pelos filhotes (Takahashi et al., 2016).

Conclusão

Apresentamos vários resultados que corroboram alegações anteriores sobre a relevância dos chamados dos muriquis do norte, particularmente sobre a relevância dos intercâmbios sequenciais para sua vida social. Fornecemos informações básicas que permitem comparações com os intercâmbios vocais de outros primatas e apontamos certas similaridades

e algumas particularidades dos miquis do norte (e.g., número de participações dos indivíduos nos intercâmbios e variabilidade no número de coparticipantes). As características gerais dos intercâmbios sequenciais se assemelham às de outras espécies que apresentam alto grau de fissão-fusão. Dados sobre coparticipantes revelam que os intercâmbios sequenciais podem envolver diferentes combinações de interlocutores, sem restrição em termos de sexo ou idade. Novas pesquisas devem (1) incluir dados sobre como características intrínsecas dos indivíduos e fatores sociais influenciam a produção de chamados e coparticipações e (2) incluir diferentes populações de miquis do norte, para avaliar o quanto os resultados deste trabalho podem ser generalizados, assim como populações de miquis do sul (*Brachyteles arachnoides*), para avaliar similaridades e diferenças entre as duas espécies.

CAPÍTULO 3 – EFEITO DA IDADE NOS INTERCÂMBIOS VOCAIS DE MURIQUIS DO NORTE (*Brachyteles hypoxanthus*)

RESUMO

Em intercâmbios vocais de primatas não-humanos, além de uma organização temporal remanescente daquela observada nas conversas humanas, indivíduos envolvidos também preferem interagir com interlocutores específicos. Essa preferência pode ser definida tanto por fatores a nível individual (e.g., sexo, idade e status de dominância), como a nível da díade (e.g., grau de afiliação entre os interlocutores). Neste trabalho investigamos se preferências nas relações sociais de muriquis do norte (*B. hypoxanthus*), em função de sexo e idade, se estendem às interações vocais dessa espécie. Os dados coletados são de um grupo da Reserva Particular do Patrimônio Natural – Feliciano Miguel Abdala (RPPN – FMA) em Minas Gerais, Brasil. Foram analisados 393 chamados (de 619 amostras focais), para avaliar se o sexo e a idade dos indivíduos têm influência sobre sua participação em intercâmbios vocais. O número esperado de chamados emitidos por um indivíduo para iniciar um intercâmbio vocal foi maior para adultos mais velhos. O sexo e a idade não tiveram efeito sobre o número de respostas nos intercâmbios. Logo, a idade parece ser um fator de influência parcial para os intercâmbios vocais de muriquis do norte, com adultos mais velhos tendo maior iniciativa para iniciá-los. Contudo, este representa apenas a primeira peça de um quebra-cabeça, com diversos caminhos a serem explorados, como, por exemplo, o papel da estrutura acústica dos chamados nos intercâmbios e a influência das relações a nível de díade. Então, será possível determinar se os intercâmbios vocais dos muriquis do norte também desempenham um papel na manutenção e fortalecimento de seus laços sociais, além de contribuir para o entendimento de como diferentes primatas, com suas especificidades sociais, organizam seus intercâmbios vocais.

Palavras-chave: Atelidae, comunicação vocal, interação vocal

INTRODUÇÃO

A linguagem oral humana é primordialmente utilizada em situações de conversa e para que haja compreensão mútua entre os interlocutores é necessário que sua fala seja coordenada. Um dos princípios básicos dessa coordenação consiste em um sistema de “troca de turnos” (*turn-taking*; Sacks, Schegloff, & Jefferson, 1974), que pode ser observado em línguas e contextos culturais diversos (Stivers et al., 2009). A difusão desse sistema na comunicação humana levanta questões acerca de sua origem evolutiva. Dessa forma, investigações têm se voltado para determinar se existem paralelos entre a organização baseada em troca de turnos das conversas humanas e a organização das interações vocais¹⁶ de outras espécies (Henry, Craig, Lemasson, & Hausberger, 2015; Pika, Wilkinson, Kendrick, & Vernes, 2018, para revisões). As dimensões a serem investigadas incluem, além da forma como os interlocutores coordenam temporalmente seus chamados, a forma como o contexto social influencia as interações vocais (i.e., quais indivíduos interagem vocalmente e que fatores sociais são determinantes para isso; Pournault, Levréro, & Lemasson, 2020).

No caso de primatas não-humanos (daqui em diante, primatas), as interações vocais podem ser classificadas como: respostas fonais desorganizadas, coros, duetos e intercâmbios vocais (*vocal exchanges*; Pournault et al., 2022). Estes últimos são interações em que os indivíduos seguem determinados padrões (“regras”) temporais, condizentes com um princípio de troca de turnos (i.e., interlocutores se alternam e evitam sobreposição entre seus chamados). Esses intercâmbios vocais já foram documentados em seis famílias da ordem dos primatas: Lemnridae (lêmure-de-cauda-anelada [*Lemur catta*]: Kulahci, Rubenstein, & Ghazanfar, 2015), Callithrichidae (e.g., sagui-leãozinho [*Cebuella pygmaea*]: Snowdon & Cleveland,

¹⁶ “Quando pelo menos dois indivíduos coordenam temporalmente sua produção vocal” (Pournault et al., 2022, p. 3, tradução nossa). No original: (...) (iii) vocal interactions (when at least two individuals temporally coordinate their vocal production).

1984), Cebidae (e.g., mico-de-cheiro [*Saimiri boliviensis peruviansis*¹⁷]: Biben & Masataka, 1987), Atelidae (macaco-aranha-de-Geoffroy [*Ateles geoffroyi*]: Briseño-Jaramillo, Ramos-Fernández, Palacios-Romo, Sosa-López, & Lemasson, 2018), Cercopithecidae (e.g., macaco-de-Campbell [*Cercopithecus campbelli*]: Lemasson, Gandon & Hausberger, 2010); e Pongidae (e.g., gorila-ocidental-das-terras-baixas [*Gorilla gorilla gorilla*]: Lemasson, Pereira & Levréro, 2018). Além disso, para algumas espécies, estudos apontam diferenças entre jovens e adultos quanto à forma de lidar com as regras dos intercâmbios vocais, sugerindo que, potencialmente, a experiência social dos indivíduos influencia sua capacidade de reconhecer e participar adequadamente de interações vocais. Primeiro, jovens quebram a regra de alternância com mais frequência que os adultos, repetindo chamados antes da resposta do interlocutor (e.g., macaco-de-Campbell: Lemasson et al., 2011; macaco-japonês [*Macaca fuscata*]: Lemasson et al., 2013). Segundo, estudos de playback revelaram que adultos são capazes de discriminar intercâmbios vocais apropriados daqueles que violam regras esperadas, enquanto indivíduos jovens não aparentam ter essa capacidade (macaco-de-Campbell: Lemasson et al., 2011; macaco-japonês: Bouchet, Koda, & Lemasson, 2017).

Nos intercâmbios vocais dos primatas não-humanos, além de evidências de uma organização temporal remanescente daquela observada nas conversas humanas, também foi demonstrado que os indivíduos têm preferência por interagir vocalmente com interlocutores específicos (e.g., Arlet, Jubin, Masataka, & Lemasson, 2015; Chen, Kaplan, & Rogers, 2009; Lemasson et al., 2013, 2018). Essa preferência pode ser definida tanto por fatores a nível individual, como sexo, idade e status de dominância, como a nível da díade, incluindo diferença de idade, relação de dominância ou grau de afiliação entre os interlocutores (ver Capítulo 1 desta tese). Nos macacos-aranha-de-Geoffroy, por exemplo, o sexo tem efeito sobre a taxa de “chamados de contato” (*contact calls*) emitidos em intercâmbios vocais, com

¹⁷ No artigo a espécie é tratada como *Saimiri sciureus* (“peruvian roman-arch variety”), que equivale a *S. boliviensis peruviansis*, segundo Hershkovitz (1984).

as fêmeas respondendo com mais frequência que os machos (Briseño-Jaramillo et al., 2018). No caso de macacos-japoneses, há uma interação entre o sexo e a idade dos indivíduos, com as fêmeas adultas participando mais de intercâmbios vocais, comparado aos machos adultos. Além disso, também para as fêmeas adultas, à medida que a idade aumenta, maior a probabilidade de receber respostas, para respondentes de ambos os sexos (Lemasson et al., 2013). De forma similar, em saguis-de-tufo-branco (*Callithrix jacchus*) e macacos-de-Campbell, indivíduos mais velhos são os que mais recebem respostas de seus coespecíficos (Chen et al., 2009; Lemasson et al., 2010). Além da idade do emissor, a diferença de idade entre os interlocutores também pode influenciar na ocorrência de intercâmbios vocais entre eles. Por exemplo, nos gorilas-ocidentais-das-terras-baixas, indivíduos que têm idade mais próxima, têm maior probabilidade de trocarem *grunts* (Lemasson et al., 2018). Por fim, dos possíveis fatores de influência sobre os intercâmbios vocais dos primatas, aquele que parece mais disseminado é a relação afiliativa entre os interlocutores: indivíduos com laços afiliativos mais fortes são os que mais interagem vocalmente (lêmure-de-cauda-anelada: Kulahci et al., 2015; macaco-aranha-de-Geoffroy: Briseño-Jaramillo et al., 2018; sagui-cabeça-de-algodão [*Saguinus oedipus*]: Jordan, Weiss, Hauser, & McMurray, 2004; mico-de-cheiro [*S. b. peruviansis*]: Biben & Masataka, 1987; *Saimiri sciureus macrodon*: Soltis, Bernhards, Donkin, & Newman, 2002; Symmes & Biben, 1988]; macaco-japonês: Arlet et al., 2015; e bonobo [*Pan paniscus*]: Levréro et al., 2019).

Muriquis (gênero *Brachyteles*) são os maiores primatas das Américas, endêmicos da Mata Atlântica, com populações que se distribuem do Paraná ao norte de Minas Gerais (Strier et al., 2017). O repertório vocal de uma das espécies, os muriquis do norte (*Brachyteles hypoxanthus*), já foi estudado e descobriu-se que determinados chamados são utilizados em um padrão de emissão específico, denominado “intercâmbio sequencial” (Mendes, 1995). Este corresponde, tipicamente, a uma série de chamados sucessivos (três chamados, em média;

podendo chegar a mais de 20) sem sobreposição, emitidos por indivíduos diferentes, que se alternam (ver Capítulo 2 desta tese). Dada essa organização temporal, os intercâmbios sequenciais de muriquis do norte podem, a princípio, ser qualificados como uma forma de intercâmbio vocal. Os chamados utilizados nesses intercâmbios se caracterizam por extensa variabilidade acústica, mas podem ser agrupados em duas categorias: “estacados” e “relinchos” (Mendes, 1995; Mendes & Ades, 2004). Sob a perspectiva funcional, os intercâmbios vocais de estacados e relinchos parecem estar relacionados à coesão espacial dos indivíduos (Arnedo, Mendes, & Strier, 2010; Mendes & Ades, 2004). Estacados são usados com mais frequência em intercâmbios com relativamente poucos participantes, mais próximos entre si; à medida em que o número de indivíduos aumenta, assim como a distância entre eles, relinchos tornam-se mais frequentes nos intercâmbios (Mendes & Ades, 2004). Além disso, as duas categorias de chamados parecem exercer efeitos opostos: após a emissão de estacados, o número de vizinhos a até 5 m do emissor diminui, enquanto que, após relinchos, esse número aumenta (Arnedo et al., 2010). Portanto, sugere-se que estacados funcionem para aumentar o espaçamento entre vizinhos, enquanto relinchos para reuni-los.

Em outros primatas da mesma família dos muriquis (Atelidae), os macacos-aranha-de-Geoffroy, também existem intercâmbios vocais associados à coesão espacial dos indivíduos de um grupo, seja para manutenção de contato regular entre eles ou para coordenar sua movimentação entre subgrupos (Dubreuil, Notman, & Pavelka, 2015; Ramos-Fernández, 2005). Neste caso, foi identificado que características individuais (sexo e idade) e a relação afiliativa entre os emissores afetam a participação nos intercâmbios vocais, influenciando o tipo de chamado usado, o número de respostas recebidas e as díades que mais interagem entre si (Briseño-Jaramillo et al., 2018). Além disso, trabalhos que avaliaram a movimentação de indivíduos entre subgrupos, concluíram que os intercâmbios vocais também estão associados à coesão social, pois permitem que os interlocutores tomem decisões de espaçamento em

função de suas relações (i.e., eles se identificam, monitoram suas posições e, a partir disso, podem se aproximar ou se afastar; Briseño-Jaramillo, Sosa-López, Ramos-Fernández, & Lemasson, 2022; Dubreuil et al., 2015). No caso dos muriquis do norte, por outro lado, informações sobre os intercâmbios vocais são mais escassas, especialmente no que diz respeito a como o contexto social afeta seus intercâmbios vocais. Contudo, sabe-se que fatores como idade e sexo dos indivíduos, por exemplo, têm efeito sobre sua vida social. Tanto machos como fêmeas mantêm maior proximidade com indivíduos do mesmo sexo, porém, as fêmeas tendem a manter maior distanciamento entre si, especialmente durante a alimentação (Strier, 1990), enquanto os machos passam a maior parte de seu tempo próximos a outros machos, inclusive significativamente mais do que passam próximos às fêmeas adultas (Strier, Dib, & Figueira, 2002). Inclusive, essas diferenças sexuais de associação se refletem na forma como estacados e relinchos são utilizados: enquanto as fêmeas emitem mais estacados, os machos emitem mais relinchos (Arnedo et al., 2010). Em relação à idade, nas relações entre machos as associações mais valorizadas pelos mais jovens são aquelas com os machos mais velhos e estes, comparado aos mais jovens, têm menos iniciativa na manutenção de suas associações (Strier et al., 2002). A idade também influencia as relações entre os sexos, com fêmeas reprodutivamente experientes e residentes à longo prazo escolhendo preferencialmente machos mais velhos como parceiros de acasalamento, enquanto fêmeas que residem no grupo a menos tempo preferem os machos mais jovens (Strier, 1997). Sendo assim, fica evidenciado que muriquis do norte possuem preferências em suas relações sociais, em função de sexo e idade. A partir disso, neste trabalho investigamos se essas preferências se refletem nas interações vocais dessa espécie. Em particular, avaliamos se determinados indivíduos, em função de sua idade e sexo, têm participação preferencial nos intercâmbios vocais, seja iniciando mais intercâmbios ou respondendo mais em intercâmbios iniciados por outros.

MÉTODOS

Sujeitos e local de estudo

Os dados foram coletados entre setembro de 1990 e março de 1991 na Reserva Particular do Patrimônio Natural – Feliciano Miguel Abdala (RPPN – FMA, anteriormente conhecida como Estação Biológica de Caratinga) em Minas Gerais, Brasil. A área de estudo consiste em um fragmento de floresta de aproximadamente 1000 ha, incluindo floresta primária e secundária, cercada por pastos e plantações. O clima se caracteriza por uma estação seca de maio a outubro e uma estação chuvosa de novembro a abril, que concentra mais de 80% da precipitação anual (Boubli, Couto-Santos, & Strier, 2011).

No período da coleta havia dois grupos de muriquis do norte na área e a coleta concentrou-se em membros de um deles, que era acompanhado sistematicamente desde 1982, denominado Matão (Strier, 1986). Este grupo era composto por 41 a 43 indivíduos: 17 fêmeas sexualmente maduras, 10 machos maduros, oito juvenis e seis a oito infantes (Strier et al., 2010, 2017). Todos os indivíduos maduros foram incluídos como sujeitos focais, separados em duas categorias: “adultos mais velhos” ($n = 14$), incluindo os indivíduos já considerados adultos em 1982, quando as observações do grupo foram iniciadas, ou que tornaram-se adultos pouco depois (até 1984); e “adultos mais jovens” ($n = 13$), composta pelos demais indivíduos (Tabela 1). Os indivíduos podiam ser identificados individualmente em função de padrões particulares de pigmentação facial e outras características físicas. O grupo do Matão frequentemente se dividia em subgrupos de diferentes tamanhos e composições. Então, as observações geralmente foram feitas em um fragmento do grupo social (Strier, Mendes, Rímoli, & Rímoli, 1993). Além disso, membros do outro grupo social (Jaó), especialmente machos, ocasionalmente permaneciam próximos aos indivíduos do Matão.

Tabela 1.

Características dos indivíduos sexualmente maduros do grupo Matão (n = 27) e distribuição das amostras por indivíduo.

Código individual	Sexo	Classe de idade ^a	Amostras focais	Tempo de observação (h)
Ar	F	1	34	2,8
Bl	F	2	24	2,0
Br	F	2	17	1,4
Bs	F	1	26	2,2
Ch	F	2	30	2,5
Dd	F	1	23	1,9
Ka	F	2	24	2,0
Ls	F	1	27	2,2
Mo	F	1	33	2,7
Ny	F	1	20	1,7
Ro	F	1	25	2,1
Sy	F	1	25	2,1
Fe	F	2	24	2,0
He	F	2	18	1,5
Ju	F	2	21	1,7
Pl	F	2	15	1,2
Tz	F	2	21	1,7
Cl	M	1	29	2,4
Cy	M	1	17	1,4
Di	M	2	8	1,1
Iv	M	1	28	2,3
Ni	M	2	24	2,0
Pr	M	1	27	2,2
Sc	M	1	24	2,0
So	M	1	27	2,2
Am	M	2	14	1,2
Da	M	2	14	1,2

^a1 = “adultos mais velhos” (presentes quando as observações do grupo foram iniciadas, em 1982); 2 = “adultos mais jovens” (demais indivíduos)

Coleta de dados

Os dados foram coletados durante 64 dias, de 18 de setembro a 2 de novembro e de 6 a 16 de dezembro, em 1990, e de 21 de janeiro a 14 de fevereiro e de 4 a 21 de março, em 1991. Foi utilizado o método de “animal focal” (Altmann, 1974), com amostras de 5 minutos de duração. Ao todo foram obtidas 619 amostras focais (Tabela 1). Durante a amostragem, um gravador (Marantz PMD 420) era deixado ligado continuamente enquanto um microfone direcional (Sennheiser ME80+K3N) era apontado para o animal focal. Todo os chamados

gravados e/ou ouvidos, do animal focal ou de outros indivíduos, foram anunciados em fita, seguindo categorias estabelecidas em um estudo preliminar (ver Capítulo 2 desta tese). Essas categorias atribuídas em campo foram posteriormente checadas por inspeções das gravações e dos respectivos espectrogramas. No caso de sequências de chamados, foi registrado o número total de chamados escutados e, para os do animal focal, a ordem na sequência também era anunciada (e.g., terceiro em dez). A partir disso, foram classificadas como intercâmbios vocais as sequências de estacados e relinchos, com latência entre os chamados de até 10 segundos. Durante as 619 amostras focais, foram obtidos 393 chamados, dos sujeitos focais, em intercâmbios vocais. Apenas 4,32% desses chamados ($n = 17$) foram repetições em um mesmo intercâmbio. Não houve repetição na forma de chamados consecutivos.

Atualmente na RPPN – FMA, para a coleta de dados realizada pelo método de “animal focal”, a escolha dos sujeitos focais é feita por meio de uma sequência predeterminada, visando balancear as observações ao longo dos horários do dia e dos dias a cada mês (Printes & Strier, 1999). No caso deste estudo, que é anterior ao estabelecimento dos protocolos, a escolha dos sujeitos focais foi feita de forma oportunística, porém havia um conjunto de regras para minimizar possíveis vieses. Uma vez localizado, um indivíduo do grupo Matão podia ser o sujeito de uma amostra focal apenas se (1) já não tivesse sido amostrado três vezes naquele mesmo dia e (2) não tivesse sido observado em uma interação durante a amostra anterior. Caso mais de um indivíduo fosse localizado ao mesmo tempo, a prioridade de amostragem era a seguinte: para o indivíduo que tivesse sido amostrado menos vezes naquele mesmo dia; em caso de empate, era escolhido aquele com menos amostragens durante aquele mês ou nos meses anteriores; em caso de persistência do empate, a prioridade era do indivíduo que não houvesse sido amostrado recentemente e/ou que fosse de sexo diferente do último sujeito focal. Para verificação dessas informações, o observador carregava consigo

planilhas de checagem com o número de amostras focais feitas com cada indivíduo (por dia e por mês).

Análise estatística

Todas as análises foram realizadas utilizando o software R (R Core Team, 2018). Consistiram principalmente na criação de Modelos Lineares Generalizados Mistos (*Generalized Linear Mixed Models* — GLMMs), utilizando o pacote *lme4* (Bates, Mächler, Bolker, & Walker, 2015). Para esses modelos foi utilizado o método de estimativa *Gauss-Hermite quadrature* (GHQ). O primeiro modelo foi utilizado para avaliar se o sexo e a idade do indivíduo influenciaram o número de chamados emitidos que poderiam iniciar um intercâmbio (GLMM1). Foram considerados estacados e relinchos emitidos de forma espontânea (i.e., que não foram precedidos por outro chamado no intervalo de 10 s), incluindo os que não tiveram resposta, pois o foco era avaliar tentativas de iniciar um intercâmbio vocal. Como a variável dependente corresponde a uma contagem de ocorrências, foi utilizado um modelo com distribuição Poisson e função de ligação logarítmica. Os efeitos fixos foram o sexo e a idade do emissor, enquanto a identidade do emissor foi incluída como efeito aleatório.

O segundo modelo foi utilizado para avaliar se o sexo e a idade do indivíduo influenciaram o número de respostas emitidas em intercâmbios iniciados por outros indivíduos (GLMM2). Assim como para o GLMM1, foi utilizado um modelo com distribuição Poisson e função de ligação logarítmica, também com sexo e idade como efeitos fixos e a identidade do emissor como efeito aleatório. Neste caso, o número de respostas poderia ser afetado pelo número de intercâmbios vocais iniciados por outros indivíduos, ocorridos nas amostras de cada grupo comparado. Contudo, esse número foi comparado entre as amostras dos grupos de sexo e idade e, em ambos os casos, não houve diferença significativa (Teste t independente; adultos mais velhos: $39,7 \pm 11,7$ intercâmbios iniciados

por outros indivíduos, adultos mais jovens: $31,8 \pm 15,8$, $t(25) = 1,46$, $p = 0,16$; fêmeas: $38,6 \pm 12,9$, machos: $31,3 \pm 15,5$, $t(25) = 1,26$, $p = 0,23$).

Aspectos referentes a ambos os modelos: (1) chamados repetidos foram desconsiderados (i.e., se em um mesmo intercâmbio um sujeito emitiu mais de um chamado, para as análises foi considerado apenas um deles); (2) independente do número total de chamados em um intercâmbio, consideramos apenas o primeiro como “tentativa de iniciar” e todos os demais como “resposta” (e.g., não houve diferenciação entre uma resposta correspondente à posição três em uma sequência e outra correspondente à posição cinco); (3) antes do ajuste dos modelos GLMM1 e GLMM2, foram criados modelos que também consideravam o efeito da interação entre sexo e idade, contudo, este não foi significativo e, portanto, optou-se por modelos apenas com os efeitos de sexo e idade separadamente.

O diagnóstico do ajuste dos modelos foi realizado a partir da análise dos resíduos, utilizando o pacote *DHARMA* (Hartig, 2022). Em cada caso foram realizados testes para avaliar: distribuição (se a distribuição dos resíduos é uniforme), dispersão (se a distribuição dos resíduos não possui uma variação maior do que esperado), excesso de zeros, e presença de *outliers*. Para o GLMM1, todos os resultados foram não significativos, indicando que o modelo está bem ajustado (distribuição: $p = 0,19$; dispersão: $p = 0,22$; excesso de zeros: $p = 0,45$; *outliers*: $p = 0,35$). Para o GLMM2 os resultados foram não significativos, exceto para a presença de *outliers* (distribuição: $p = 0,09$; dispersão: $p = 0,05$; excesso de zeros: $p = 0,58$; *outliers*: $p = 0,04$). Sendo assim, o *outlier* (uma amostra com 6 ocorrências de resposta) foi retirado e o modelo foi reajustado. Entretanto, o resultado não se alterou: o sinal dos efeitos e sua significância se mantiveram, logo conclui-se que esse outlier não está influenciando o resultado do GLMM2 e que seus resultados são confiáveis.

RESULTADOS

O número de chamados emitidos por um indivíduo para iniciar um intercâmbio vocal não foi afetado pelo sexo (GLMM: $\beta = -0,35$, SE = 0,33, $z = -1,06$, $p = 0,29$), mas houve efeito da idade (GLMM: $\beta = 0,67$, SE = 0,31, $z = 2,12$, $p = 0,03$). Para essa variável, a exponencial da estimativa (i.e., razão entre o número esperado de ocorrências na categoria “adultos mais velhos” pelo número esperado na categoria “adultos mais jovens”, controlando para a variável sexo e para o efeito aleatório) foi 1,95. Dessa forma, pode-se dizer que o número esperado de chamados emitidos pelos adultos mais velhos para iniciar um intercâmbio vocal é 95% maior do que o esperado para os adultos mais jovens.

O número de respostas emitidas em intercâmbios iniciados por outros indivíduos não foi afetado nem pelo sexo (GLMM: $\beta = -0,30$, SE = 0,22, $z = -1,36$, $p = 0,17$), nem pela idade do emissor (GLMM: $\beta = 0,25$, SE = 0,21, $z = 1,20$, $p = 0,23$).

DISCUSSÃO

Os resultados indicam que a idade dos indivíduos afeta a forma como os muriquis do norte participam de seus intercâmbios vocais. Em específico, adultos mais velhos têm uma propensão maior a iniciar os intercâmbios, independente do sexo do emissor. Por outro lado, não houve diferença de idade em relação à propensão de participar de intercâmbios iniciados por outros indivíduos. Considerando que os intercâmbios de estacados e relinchos estão associados ao espaçamento dos indivíduos (Arnedo et al., 2010; Mendes & Ades, 2004), os resultados sugerem que os adultos mais velhos, ao iniciar esses intercâmbios, podem desempenhar um papel determinante na coesão espacial do grupo. Sabendo desse efeito da idade, é importante realizar novos estudos avaliando essa variável de forma contínua, medindo em meses ou anos. Desta forma, além de avaliar esse efeito de forma mais refinada, será possível avaliar se os indivíduos jovens respeitam os padrões de intercâmbio utilizados

pelos adultos, como feito em outras espécies (e.g., macaco-de-Campbell: Lemasson et al., 2011; macaco-japonês: Lemasson et al., 2013). Atualmente isto é possível não apenas com o grupo Matão, que continua sendo monitorado de forma sistemática, mas também com os outros grupos da área de estudo (Strier, Boubli, Possamai, & Mendes, 2006; Strier et al., 2010). Outro aspecto a considerar em futuros estudos, para as fêmeas, é o tempo de residência no grupo. Este é um fator que influencia as relações sociais das fêmeas (Strier, 1997; Printes & Strier, 1999) e, portanto, cabe verificar se diferenças na participação em intercâmbios relacionadas à idade não se devem também a diferenças no seu tempo de residência no grupo.

Diferente da idade, o sexo dos indivíduos não influenciou sua participação nos intercâmbios, seja em tentativas de iniciá-los ou nas respostas em intercâmbios iniciados por outros. Sendo assim, apesar de machos e fêmeas apresentarem diferenças na emissão das diferentes formas acústicas usadas nos intercâmbios (i.e., estacados e relinchos; Arnedo et al., 2010), isto não torna um dos sexos mais ativo em suas participações nessas interações. Contudo, existem aspectos a serem explorados em relação à estrutura acústica dos chamados e sua utilização durante os intercâmbios. Por exemplo, considerando dois indivíduos em um intercâmbio vocal: a forma acústica usada como resposta (estacado ou relincho) depende do primeiro chamado utilizado? A resposta é influenciada pela distância entre os interlocutores? Em relação à primeira questão, foi demonstrado em outras espécies de primatas que, durante intercâmbios vocais, indivíduos utilizam formas acústicas similares às que foram usadas por seu interlocutor, ou seja, há uma convergência acústica (e.g., macaco-japonês: Sugiura, 1998; macaco-de-Campbell: Lemasson & Hausberger, 2004; macaco-Diana [*Cercopithecus diana*]: Candiotti, Zuberbühler, & Lemasson, 2012; macaco-aranha-de-Geoffroy: Briseño-Jaramillo et al., 2018). Quanto ao possível efeito da distância, como estacados e relinchos são mais frequentes em intercâmbios com indivíduos a distâncias diferentes (Mendes & Ades, 2004), pode ser que a resposta em um intercâmbio seja afetada pela distância entre os interlocutores:

uso de estacados a distâncias menores e relinchos à medida em que a distância aumenta. No caso dos macacos-aranha-de-Geoffroy, por exemplo, um dos chamados utilizados em intercâmbios vocais é o *whinny* (Ramos-Fernández, 2005, 2008). Há registro de que os indivíduos utilizam diferentes formas acústicas de *whinny* de acordo com a distância entre eles, com o subtipo de frequência mais baixa sendo usado nas maiores distâncias (Ordóñez-Gómez, Santillán-Doherty, Fischer, & Hammerschmidt, 2018).

Características individuais são apenas uma dimensão das possíveis influências sobre os intercâmbios vocais dos muriquis do norte. Um próximo passo crucial é avaliar a relação entre as características das díades que interagem nesses intercâmbios. Por exemplo, a diferença de idade entre os interlocutores pode ser relevante para definir o número de intercâmbios entre eles, com mais intercâmbios entre indivíduos com idade mais próxima (gorila-ocidental-das-terras-baixas: Lemasson et al., 2018) ou mais distante (*Cercocebus torquatus*: Meunier, Durier, Giacalone, Coye, & Lemasson, 2023). Além disso, cabe avaliar também se relações de parentesco entre os indivíduos e/ou suas relações afiliativas se refletem nos intercâmbios vocais. Em várias espécies de primatas foi demonstrado que indivíduos com laços sociais fortes (medidos, geralmente, por suas interações de catação) também fazem mais intercâmbios vocais entre si (ver Capítulo 1 desta tese), inclusive com a sugestão de que estes podem funcionar como uma forma de “catação à distância” (*grooming-at-a-distance*; Arlet et al., 2015; Dunbar, 2003; Kulahci et al., 2015). Nos muriquis do norte, relações sociais com potencial para se refletir nas interações vocais incluem as de certos machos com suas mães e suas irmãs maternas, que estão associadas a maior sucesso reprodutivo desses machos (Strier, Chaves, Mendes, Fagundes, & Di Fiore, 2011), assim como os fortes laços afiliativos entre os próprios machos (Strier et al., 2002).

Como os intercâmbios vocais dos muriquis do norte estão associados à sua coesão espacial (Arnedo et al., 2010; Mendes & Ades, 2004), outro provável fator de influência na

ocorrência desses intercâmbios é o espaçamento dos indivíduos. Ao longo do acompanhamento de longo prazo, o grupo estudado neste trabalho (Matão) passou por mudanças em seu padrão de agrupamento, passando de um grupo coeso para associações fluidas entre os indivíduos, com a formação diária de subgrupos de tamanho e composição variados (Dias & Strier, 2003; Strier, 2021), característica de uma dinâmica de fissão-fusão (Aureli et al., 2008). É provável que essa imprevisibilidade na associação espacial dos indivíduos influencie o uso de estacados e relinchos e, conseqüentemente, os intercâmbios vocais, como observado com os chamados de outros primatas que têm uma dinâmica de agrupamento similar a dos muriquis do norte. Em chimpanzés (*Pan troglodytes*), a emissão de *pant-hoots* se associou às taxas de entrada (fusão) e saída (fissão) de machos no subgrupo do indivíduo focal, assim como à presença de fêmeas no estro (Fedurek, Donnellan, & Slocombe, 2014). No caso dos macacos-aranha-de-Geoffroy, por sua vez, indivíduos de ambos os sexos emitiram mais *whinnies* quando havia outros do sexo oposto em seu subgrupo e, para as fêmeas, também houve efeito da presença de indivíduos específicos (i.e., seus filhotes adultos do sexo masculino; Briseño-Jaramillo et al., 2022).

Para concluir, este trabalho mostrou que a idade é um fator de influência para os intercâmbios vocais dos muriquis do norte, com os adultos mais velhos tendo maior iniciativa para iniciá-los. Este representa apenas a primeira peça de um quebra-cabeça, com diversos caminhos a serem explorados, incluindo as possíveis diferenças nos padrões de intercâmbio de adultos e jovens, o papel da estrutura acústica dos chamados nos intercâmbios e, principalmente, a influência das relações a nível de idade. Este último demanda um esforço para registrar a identidade de outros indivíduos envolvidos no intercâmbio, além do indivíduo focal, e permitirá uma compreensão melhor sobre as posições nos intercâmbios, especialmente sobre para quem cada indivíduo está respondendo, assim como avaliar se as relações afiliativas entre os interlocutores se refletem em suas interações vocais. A partir disso,

será possível determinar se os intercâmbios vocais dos muriquis do norte também desempenham um papel na manutenção e fortalecimento de seus laços sociais, além de contribuir para o entendimento de como diferentes primatas, com suas especificidades sociais, organizam seus intercâmbios vocais.

CONCLUSÃO GERAL

O panorama apresentado no capítulo introdutório permite afirmar que intercâmbios vocais são um padrão de interação vocal que está disseminado na ordem dos primatas, em espécies díspares tanto a nível filogenético, como por suas circunstâncias ecológicas e sociais. Em termos de organização temporal, trabalhos com diferentes espécies trouxeram medidas quantitativas demonstrando a existência de intervalos típicos de resposta durante os intercâmbios e que a sobreposição entre turnos, de fato, é uma exceção. Em relação à organização social, destaca-se que a relação afiliativa entre os indivíduos é um fator determinante para os intercâmbios vocais, com relações afiliativas mais fortes refletindo-se em interações vocais que ocorrem com mais frequência. Contudo, a revisão revela um panorama ainda bastante incompleto, além de desigual. Quaisquer proposições teóricas abrangentes sobre os intercâmbios vocais de primatas necessitam de uma base sólida de evidências, que, por sua vez, depende de aprofundar os estudos com espécies para as quais há pouca informação e da realização de estudos com mais espécies, voltados para investigar a presença ou não de intercâmbios vocais.

Espera-se que a revisão apresentada funcione como referência para embasar novos estudos, porém este papel pode acabar limitado por divergências de caráter metodológico. Durante o processo de triagem e seleção dos artigos da revisão houve dúvidas em função da variedade de termos presentes na literatura (e.g., duetos, coros, chamados antifonais, *turn-taking*, intercâmbios vocais) que não são mutuamente exclusivos e não são diferenciados de forma precisa (ou o são, mas de forma distinta de acordo com o autor). Qual seria a forma adequada de classificar os padrões vocais? Como comparar estudos diferentes? Qual termo aplicar durante o estudo do padrão vocal de uma espécie?

Visando evitar tais dúvidas e avançar o estudo das interações vocais dos primatas, incluindo os intercâmbios aqui referidos, é fundamental que haja busca por consenso no uso

dos termos e suas definições. Isto irá permitir que fenômenos observados em diferentes espécies sejam classificados e posteriormente comparados de forma precisa. Exemplos bem-sucedidos nesse sentido, na área de comportamento animal, são os trabalhos de Whiten et al. (2001) e van Schaik et al. (2003), relacionados ao estudo de variação cultural em chimpanzés (*Pan troglodytes*) e orangotangos (*Pongo pygmaeus*), respectivamente. Estes trabalhos só foram possíveis graças ao esforço conjunto de diversos pesquisadores, que buscaram um acordo em relação a quais seriam os comportamentos, com suas respectivas definições, a serem avaliados. A partir disso, tornou-se possível que um dado comportamento pudesse ser observado e medido em grupos e locais diferentes, com a segurança de que se trata de um mesmo fenômeno, garantindo a estudos comparativos maior credibilidade e alcance.

Os capítulos seguintes se dedicaram a caracterizar o padrão de intercâmbio vocal em uma nova espécie de primata, os muriquis do norte (*Brachyteles hypoxanthus*). Um aspecto importante é que os indivíduos raramente emitem mais de um chamado e, quando isto ocorre, não se dá de maneira consecutiva. Além disso, em média, os intercâmbios são curtos (menos de quatro chamados), com apenas 2,9% dos casos envolvendo 10 chamados ou mais. Sendo assim, pode-se concluir que habitualmente os intercâmbios vocais de muriquis do norte envolvem poucos indivíduos, que participam apenas uma vez. Em termos de organização temporal, foram considerados como parte de intercâmbios chamados emitidos em um intervalo de até 10 s entre si, contudo, considerando o que foi feito com outros primatas, novos estudos devem buscar quantificar a organização temporal desses intercâmbios, avaliando qual é a latência típica de resposta e qual o limite máximo de uma resposta, que permite distingui-la de um chamado espontâneo.

A nível social, dados oportunistas sugerem que os intercâmbios vocais podem envolver diferentes combinações de indivíduos, não ficando restritos a determinado sexo ou idade. Além disso, os resultados indicam que os indivíduos do grupo não contribuem da

mesma forma para os intercâmbios. Ao contrário, enquanto um macho não teve registro de chamados utilizados em intercâmbios durante suas amostras, outros cinco indivíduos (dois machos e três fêmeas) emitiram mais de 11 chamados por hora. Esse achado nos leva então à seguinte questão: que fatores podem influenciar tais diferenças individuais na emissão de chamados e, por consequência, na participação em intercâmbios? Nesse sentido, a idade do indivíduo parece ser uma característica relevante, mas apenas quando consideramos a emissão de chamados que podem iniciar intercâmbios. A partir disso, dois pontos podem ser destacados: (1) considerando que a idade só pôde ser comparada entre categorias, é necessário mensurá-la como uma variável contínua (i.e., em meses ou anos) para explorar mais precisamente esse efeito; (2) é possível que a probabilidade de emitir uma resposta em um intercâmbio já iniciado dependa de fatores que não estão intrinsecamente ligados ao respondente, mas que dependem da identidade de quem emitiu o chamado a ser respondido. Nesse sentido, talvez o fator mais interessante a ser avaliado é a relação afiliativa entre os interlocutores, que se provou um fator determinante para os intercâmbios vocais de sete outras espécies de primatas (ver Introdução geral).

Como um todo, os resultados apresentados nesta tese fornecem um panorama inicial de como se organizam os intercâmbios vocais dos muriquis do norte, além de fornecer pistas sobre quais caminhos podem ser explorados. Espera-se que novos estudos contribuam para esse panorama, permitindo posicionar as características dos intercâmbios dos muriquis do norte em relação às de outros primatas, revelando aquilo que há de comum em termos temporais e sociais, assim como aspectos únicos dessa espécie.

REFERÊNCIAS

- Altmann, J. (1974). Observational Study of Behavior: Sampling Methods. *Behaviour*, 49(3–4), 227–266. <https://doi.org/10.1163/156853974X00534>
- Arcadi, A. C. (2000). Vocal responsiveness in male wild chimpanzees: Implications for the evolution of language. *Journal of Human Evolution*, 39(2), 205–224. <https://doi.org/10.1006/jhev.2000.0415>
- Arlet, M., Jubin, R., Masataka, N., & Lemasson, A. (2015). Grooming-at-a-distance by exchanging calls in non-human primates. *Biology Letters*, 11(10), 20150711. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0711>
- Arnedo, L. F., Mendes, F. D. C., & Strier, K. B. (2009). Sex differences in vocal patterns in the northern muriqui (*Brachyteles hypoxanthus*). *American Journal of Primatology*, n/a-n/a. <https://doi.org/10.1002/ajp.20761>
- Aureli, F., Schaffner, C. M., Boesch, C., Bearder, S. K., Call, J., Chapman, C. A., Connor, R., Fiore, A. D., Dunbar, R. I. M., Henzi, S. P., Holekamp, K., Korstjens, A. H., Layton, R., Lee, P., Lehmann, J., Manson, J. H., Ramos-Fernandez, G., Strier, K. B., & Schaik, C. P. van. (2008). Fission-Fusion Dynamics: New Research Frameworks. *Current Anthropology*, 49(4), 627–654. <https://doi.org/10.1086/586708>
- Bailey, W. J. (2003). Insect duets: Underlying mechanisms and their evolution. *Physiological Entomology*, 28(3), 157–174. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3032.2003.00337.x>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Berthet, M., Neumann, C., Mesbahi, G., Cäsar, C., & Zuberbühler, K. (2018). Contextual encoding in titi monkey alarm call sequences. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72(1), 8. <https://doi.org/10.1007/s00265-017-2424-z>
- Biben, M., & Masataka, N. (1987). Temporal Rules Regulating Affiliative Vocal Exchanges of Squirrel Monkeys. *Behaviour*, 101(4), 311–319. <https://doi.org/10.1163/156853987X00035>
- Boinski, S. (1991). The coordination of spatial position: A field study of the vocal behaviour of adult female squirrel monkeys. *Animal Behaviour*, 41(1), 89–102. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80505-6](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80505-6)
- Boubli, J. P., Couto-Santos, F., & Strier, K. B. (2011). Structure and floristic composition of one of the last forest fragments containing the critically endangered northern muriqui (*Brachyteles hypoxanthus*, Primates). *Ecotropica*, 17(2), 53–69.
- Bouchet, H., Koda, H., & Lemasson, A. (2017). Age-dependent change in attention paid to vocal exchange rules in Japanese macaques. *Animal Behaviour*, 129, 81–92. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.05.012>

- Briseno-Jaramillo, M., Ramos-Fernández, G., Palacios-Romo, T. M., Sosa-López, J. R., & Lemasson, A. (2018). Age and social affinity effects on contact call interactions in free-ranging spider monkeys. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72(12), 192. <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2615-2>
- Briseño-Jaramillo, M., Sosa-López, J. R., Ramos-Fernández, G., & Lemasson, A. (2022). Flexible use of contact calls in a species with high fission–fusion dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 377(1860), 20210309. <https://doi.org/10.1098/rstb.2021.0309>
- Candiotti, A., Zuberbühler, K., & Lemasson, A. (2012). Convergence and divergence in Diana monkey vocalizations. *Biology Letters*, 8(3), 382–385. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2011.1182>
- Chapman, C. A., & Lefebvre, L. (1990). Manipulating foraging group size: Spider monkey food calls at fruiting trees. *Animal Behaviour*, 39(5), 891–896. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80953-4](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80953-4)
- Chen, H.-C., Kaplan, G., & Rogers, L. J. (2009). Contact calls of common marmosets (*Callithrix jacchus*): Influence of age of caller on antiphonal calling and other vocal responses. *American Journal of Primatology*, 71(2), 165–170. <https://doi.org/10.1002/ajp.20636>
- Cheney, D. L., & Seyfarth, R. M. (2018). Flexible usage and social function in primate vocalizations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(9), 1974–1979. <https://doi.org/10.1073/pnas.1717572115>
- Chow, C. P., Mitchell, J. F., & Miller, C. T. (2015). Vocal turn-taking in a non-human primate is learned during ontogeny. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1807), 20150069. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.0069>
- Cornec, C., Ngofuna, M., Lemasson, A., Monghiemo, C., Narat, V., & Levréro, F. (2022). A pilot study of calling patterns and vocal turn-taking in wild bonobos *Pan paniscus*. *Ethology Ecology & Evolution*, 34(3), 360–377. <https://doi.org/10.1080/03949370.2022.2044387>
- Cunha, R. G. T., & Byrne, R. W. (2009). The Use of Vocal Communication in Keeping the Spatial Cohesion of Groups: Intentionality and Specific Functions. Em P. A. Garber, A. Estrada, J. C. Bicca-Marques, E. W. Heymann, & K. B. Strier (Orgs.), *South American Primates* (p. 341–363). Springer New York. https://doi.org/10.1007/978-0-387-78705-3_13
- De Gregorio, C., Carugati, F., Valente, D., Raimondi, T., Torti, V., Miaretsoa, L., Gamba, M., & Giacoma, C. (2022a). Notes on a tree: Reframing the relevance of primate choruses, duets, and solo songs. *Ethology Ecology & Evolution*, 34(3), 205–219. <https://doi.org/10.1080/03949370.2021.2015451>
- De Gregorio, C., Zanolli, A., Carugati, F., Raimondi, T., Valente, D., Torti, V., Miaretsoa, L., Rajaonson, A., Gamba, M., & Giacoma, C. (2022b). Parent-offspring turn-taking dynamics influence parents' song structure and elaboration in a singing primate.

Frontiers in Ecology and Evolution, 10, 906322.
<https://doi.org/10.3389/fevo.2022.906322>

- Di Bitetti, M. S., & Wheeler, B. C. (2017). The vocal repertoire of the black horned capuchin monkey (*Cebus [Sapajus] nigritus*): an acoustic and contextual analysis. Em: M. M. Kowalewski, & L. I. Oaklander (Eds.), *Primatology in Argentina* (p. 171–199). Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos, Buenos Aires
- Dias, L. G., & Strier, K. B. (2003). Effects of Group Size on Ranging Patterns in *Brachyteles arachnoides hypoxanthus*. *International Journal of Primatology*, 24, 209–221.
<https://doi.org/10.1023/A:1023054513354>
- Digweed, S. M., Fedigan, L. M., & Rendall, D. (2007). Who cares who calls? Selective responses to the lost calls of socially dominant group members in the white-faced capuchin (*Cebus Capucinus*). *American Journal of Primatology*, 69(7), 829–835.
<https://doi.org/10.1002/ajp.20398>
- Dubreuil, C., Notman, H., & Pavelka, M. S. M. (2015). Sex Differences in the Use of Whinny Vocalizations in Spider Monkeys (*Ateles geoffroyi*). *International Journal of Primatology*, 36(2), 412–428. <https://doi.org/10.1007/s10764-015-9832-6>
- Dunbar, R. I. M. (2003). The Origin and Subsequent Evolution of Language. Em M. H. Christiansen & S. Kirby (Orgs.), *Language Evolution* (p. 219–234). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199244843.003.0012>
- Fedurek, P., Donnellan, E., & Slocombe, K. E. (2014). Social and ecological correlates of long-distance pant hoot calls in male chimpanzees. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68(8), 1345–1355. <https://doi.org/10.1007/s00265-014-1745-4>
- Fedurek, P., Machanda, Z. P., Schel, A. M., & Slocombe, K. E. (2013). Pant hoot chorusing and social bonds in male chimpanzees. *Animal Behaviour*, 86(1), 189–196.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.05.010>
- Fedurek, P., Neumann, C., Bouquet, Y., Mercier, S., Magris, M., Quintero, F., & Zuberbühler, K. (2019). Behavioural patterns of vocal greeting production in four primate species. *Royal Society Open Science*, 6(4), 182181. <https://doi.org/10.1098/rsos.182181>
- Fonseca, G.A.B. (1985). Observations on the ecology of the muriqui (*Brachyteles arachnoides*): implications for its conservation. *Primate Conservation*, 5, 48–52
- Freeberg, T. M., Dunbar, R. I. M., & Ord, T. J. (2012). Social complexity as a proximate and ultimate factor in communicative complexity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1597), 1785–1801.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0213>
- Fröhlich, M., & Van Schaik, C. P. (2018). The function of primate multimodal communication. *Animal Cognition*, 21(5), 619–629. <https://doi.org/10.1007/s10071-018-1197-8>

- Geissmann, T. (2002). Duet-splitting and the evolution of gibbon songs. *Biological Reviews*, 77(1), 57–76. <https://doi.org/10.1017/S1464793101005826>
- Geissmann, T., & Orgeldinger, M. (2000). The relationship between duet songs and pair bonds in siamangs, *Hylobates syndactylus*. *Animal Behaviour*, 60(6), 805–809. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1540>
- Grafe, T. U. (1996). The function of call alternation in the African reed frog (*Hyperolius marmoratus*): Precise call timing prevents auditory masking. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 38(3), 149–158. <https://doi.org/10.1007/s002650050227>
- Grubb, P., Butynski, T. M., Oates, J. F., Bearder, S. K., Disotell, T. R., Groves, C. P., & Struhsaker, T. T. (2003). Assessment of the Diversity of African Primates. *International Journal of Primatology*, 24(6), 1301–1357. <https://doi.org/10.1023/B:IJOP.0000005994.86792.b9>
- Haimoff, E. H. (1986). Convergence in the duetting of monogamous Old World primates. *Journal of Human Evolution*, 15(1), 51–59. [https://doi.org/10.1016/S0047-2484\(86\)80065-3](https://doi.org/10.1016/S0047-2484(86)80065-3)
- Harcourt, A. H., & Stewart, K. J. (1996). Function and Meaning of Wild Gorilla 'Close' Calls, *Behaviour*, 133 (11-12), 827-845. <https://doi.org/10.1163/156853996X00260>
- Hartig (2022). DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models. R package version 0.4.6.
- Henry, L., Craig, A. J. F. K., Lemasson, A., & Hausberger, M. (2015). Social coordination in animal vocal interactions. Is there any evidence of turn-taking? The starling as an animal model. *Frontiers in Psychology*, 6. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2015.01416>
- Hershkovitz, P. (1984). Taxonomy of squirrel monkeys genus *Saimiri* (cebidae, platyrrhini): A preliminary report with description of a hitherto unnamed form. *American Journal of Primatology*, 6(4), 257–312. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350060402>
- Jordan, K., Weiss, D., Hauser, M., & McMurray, B. (2004). Antiphonal Responses to Loud Contact Calls Produced by *Saguinus oedipus*. *International Journal of Primatology*, 25(2), 465–475. <https://doi.org/10.1023/B:IJOP.0000019162.31244.88>
- Katsu, N., Yamada, K., Okanoya, K., & Nakamichi, M. (2019). Temporal adjustment of short calls according to a partner during vocal turn-taking in Japanese macaques. *Current Zoology*, 65(1), 99–105. <https://doi.org/10.1093/cz/zoy077>
- Koda, H. (2004). Flexibility and Context-Sensitivity during the Vocal Exchange of Coo Calls in Wild Japanese Macaques (*Macaca fuscata yakui*). *Behaviour*, 141(10), 1279–1296.
- Kulahci, I. G., Rubenstein, D. I., & Ghazanfar, A. A. (2015). Lemurs groom-at-a-distance through vocal networks. *Animal Behaviour*, 110, 179–186. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.09.016>

- Landman, R., Sharma, J., Hyman, J. B., Fanucci-Kiss, A., Meisner, O., Parmar, S., Feng, G., & Desimone, R. (2020). Close-range vocal interaction in the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *PLOS ONE*, *15*(4), e0227392. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0227392>
- Langmore, N. E. (2002). Vocal duetting: Definitions, discoveries and directions. *Trends in Ecology & Evolution*, *17*(10), 451–452. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02611-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02611-3)
- Lehner, P. N. (2007). *Handbook of ethological methods* (2. ed., 6. print). Cambridge University Press.
- Lemasson, A. (2011). What can forest guenons “tell” us about the origin of language? Em A. Vilain, J.-L. Schwartz, C. Abry, & J. Vauclair (Orgs.), *Advances in Interaction Studies* (Vol. 1, p. 39–70). John Benjamins Publishing Company. <https://doi.org/10.1075/ais.1.04lem>
- Lemasson, A., Gandon, E., & Hausberger, M. (2010). Attention to elders’ voice in non-human primates. *Biology Letters*, *6*(3), 325–328. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0875>
- Lemasson, A., Glas, L., Barbu, S., Lacroix, A., Guilloux, M., Remeuf, K., & Koda, H. (2011). Youngsters do not pay attention to conversational rules: Is this so for nonhuman primates? *Scientific Reports*, *1*(1), 22. <https://doi.org/10.1038/srep00022>
- Lemasson, A., Guilloux, M., Rizaldi, Barbu, S., Lacroix, A., & Koda, H. (2013). Age- and sex-dependent contact call usage in Japanese macaques. *Primates*, *54*(3), 283–291. <https://doi.org/10.1007/s10329-013-0347-5>
- Lemasson, A., & Hausberger, M. (2004). Patterns of Vocal Sharing and Social Dynamics in a Captive Group of Campbell’s Monkeys (*Cercopithecus campbelli campbelli*). *Journal of Comparative Psychology*, *118*(3), 347–359. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.118.3.347>
- Lemasson, A., Jubin, R., Masataka, N., & Arlet, M. (2016). Copying hierarchical leaders’ voices? Acoustic plasticity in female Japanese macaques. *Scientific Reports*, *6*(1), 21289. <https://doi.org/10.1038/srep21289>
- Lemasson, A., Pereira, H., & Levréro, F. (2018). Social basis of vocal interactions in western lowland gorillas (*Gorilla g. gorilla*). *Journal of Comparative Psychology*, *132*(2), 141–151. <https://doi.org/10.1037/com0000105>
- Levinson, S. C. (2016). Turn-taking in Human Communication – Origins and Implications for Language Processing. *Trends in Cognitive Sciences*, *20*(1), 6–14. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2015.10.010>
- Levinson, S. C. (2019). Interactional Foundations of Language: The Interaction Engine Hypothesis. Em P. Hagoort (Org.), *Human Language* (p. 189–200). The MIT Press. <https://doi.org/10.7551/mitpress/10841.003.0018>
- Levréro, F., Touitou, S., Frédet, J., Nairaud, B., Guéry, J.-P., & Lemasson, A. (2019). Social bonding drives vocal exchanges in Bonobos. *Scientific Reports*, *9*(1), 711. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-36024-9>

- Lima, M., Mendes, S. L., & Strier, K. B. (2019). Habitat Use in a Population of the Northern Muriqui (*Brachyteles hypoxanthus*). *International Journal of Primatology*, 40(4–5), 470–495. <https://doi.org/10.1007/s10764-019-00098-7>
- Luef, E. M., Breuer, T., & Pika, S. (2016). Food-Associated Calling in Gorillas (*Gorilla g. Gorilla*) in the Wild. *PLOS ONE*, 11(2), e0144197. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0144197>
- Martin, P. R., & Bateson, P. (2007). *Measuring behaviour: An introductory guide* (3rd ed). Cambridge University Press.
- Maurus, M., Kuehlmorgen, B., Wiesner, E., Barclay, D., & Streit, K.-M. (1985). ‘Dialogues’ between squirrel monkeys. *Language & Communication*, 5(3), 185–191. [https://doi.org/10.1016/0271-5309\(85\)90009-6](https://doi.org/10.1016/0271-5309(85)90009-6)
- Mendes, F. D. C. (1995). *Interações vocais do muriqui (Brachyteles arachnoides)* (Doctoral dissertation). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Mendes, F. D. C. (1997). Padrões de interação vocal do muriqui (*Brachyteles arachnoides hypoxanthus*). Em: S. F. Ferrari, & H. Schneider (Eds.), *A Primatologia no Brasil*, vol. 5 (p. 95–118). Editora Universitária - UFPA. Belém.
- Mendes, F. D. C., & Ades, C. (2004). Vocal sequential exchanges and intragroup spacing in the Northern Muriqui *Brachyteles arachnoides hypoxanthus*. *Anais Da Academia Brasileira de Ciências*, 76(2), 399–404. <https://doi.org/10.1590/S0001-37652004000200032>
- Méndez-Cárdenas, M. G., & Zimmermann, E. (2009). Duetting - A mechanism to strengthen pair bonds in a dispersed pair-living primate (*Lepilemur edwardsi*)? *American Journal of Physical Anthropology*, 139(4), 523–532. <https://doi.org/10.1002/ajpa.21017>
- Meunier, B., Durier, V., Giacalone, A., Coye, C., & Lemasson, A. (2023). Social factors drive vocal exchanges in red-capped mangabeys (*Cercocebus torquatus*). *The Science of Nature*, 110(1), 2. <https://doi.org/10.1007/s00114-023-01830-3>
- Miller, C. T., Beck, K., Meade, B., & Wang, X. (2009). Antiphonal call timing in marmosets is behaviorally significant: Interactive playback experiments. *Journal of Comparative Physiology A*, 195(8), 783–789. <https://doi.org/10.1007/s00359-009-0456-1>
- Miller, C. T., & Wang, X. (2006). Sensory-motor interactions modulate a primate vocal behavior: Antiphonal calling in common marmosets. *Journal of Comparative Physiology A*, 192(1), 27–38. <https://doi.org/10.1007/s00359-005-0043-z>
- Oda, R. (1996). Effects of contextual and social variables on contact call production in free-ranging ringtailed lemurs (*Lemur catta*). *International Journal of Primatology*, 17(2), 191–205. <https://doi.org/10.1007/BF02735447>
- Ordóñez-Gómez, J. D., Santillán-Doherty, A. M., Fischer, J., & Hammerschmidt, K. (2018). Acoustic variation of spider monkeys’ contact calls (whinnies) is related to distance

- between vocalizing individuals and immediate caller behavior. *American Journal of Primatology*, 80(4), e22747. <https://doi.org/10.1002/ajp.22747>
- Ordóñez-Gómez, J. D., Santillan-Doherty, A. M., & Hammerschmidt, K. (2019). Acoustic variation of spider monkey (*Ateles geoffroyi*) contact calls is related to caller isolation and affects listeners' responses. *PLOS ONE*, 14(4), e0213914. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0213914>
- Partan, S. R., & Marler, P. (2005). Issues in the Classification of Multimodal Communication Signals. *The American Naturalist*, 166(2), 231–245. <https://doi.org/10.1086/431246>
- Pika, S., Wilkinson, R., Kendrick, K. H., & Vernes, S. C. (2018). Taking turns: Bridging the gap between human and animal communication. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1880), 20180598. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.0598>
- Pinker, S. (1999). *Words and rules: The ingredients of language* (1st ed). Basic Books.
- Pougnault, L., Lemasson, A., Mulo, B., & Levréro, F. (2021). Temporal calling patterns of a captive group of chimpanzees (*Pan troglodytes*). *International Journal of Primatology*, 42(6), 809–832. <https://doi.org/10.1007/s10764-021-00262-y>
- Pougnault, L., Levréro, F., & Lemasson, A. (2020a). Conversation Among Primate Species. Em N. Masataka (Org.), *The Origins of Language Revisited* (p. 73–96). Springer Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-15-4250-3_4
- Pougnault, L., Levréro, F., Leroux, M., Paulet, J., Bombani, P., Dentressangle, F., Deruti, L., Mulo, B., & Lemasson, A. (2022). Social pressure drives “conversational rules” in great apes. *Biological Reviews*, 97(2), 749–765. <https://doi.org/10.1111/brv.12821>
- Pougnault, L., Levréro, F., Mulo, B., & Lemasson, A. (2020b). Breaking conversational rules matters to captive gorillas: A playback experiment. *Scientific Reports*, 10(1), 6947. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-63923-7>
- Printes, R. C., & Strier, K. B. (1999). Behavioral Correlates of Dispersal in Female Muriquis (*Brachyteles arachnoides*). *International Journal of Primatology*, 20, 941–960. <https://doi.org/10.1023/A:1020882719850>
- R Core Team (2018). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- Raemaekers, J. J., Raemaekers, P. M., & Haimoff, E. H. (1984). Loud Calls of the Gibbon (*Hylobates lar*): Repertoire, Organisation and Context. *Behaviour*, 91(1–3), 146–189. <https://doi.org/10.1163/156853984X00263>
- Ramos-Fernández, G. (2005). Vocal Communication in a Fission-Fusion Society: Do Spider Monkeys Stay in Touch With Close Associates? *International Journal of Primatology*, 26(5), 1077–1092. <https://doi.org/10.1007/s10764-005-6459-z>
- Ramos-Fernández, G. (2008). Communication in spider monkeys: The function and mechanisms underlying the use of the whinny. Em C. J. Campbell (Org.), *Spider*

Monkeys (1^o ed, p. 220–235). Cambridge University Press.
<https://doi.org/10.1017/CBO9780511721915.008>

- Ramos-Fernandez, G., King, A. J., Beehner, J. C., Bergman, T. J., Crofoot, M. C., Di Fiore, A., Lehmann, J., Schaffner, C. M., Snyder-Mackler, N., Zuberbühler, K., Aureli, F., & Boyer, D. (2018). Quantifying uncertainty due to fission–fusion dynamics as a component of social complexity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1879), 20180532. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.0532>
- Ravignani, A., Bowling, D. L., & Fitch, W. T. (2014). Chorusing, synchrony, and the evolutionary functions of rhythm. *Frontiers in Psychology*, 5. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2014.01118>
- Ravignani, A., Verga, L., & Greenfield, M. D. (2019). Interactive rhythms across species: The evolutionary biology of animal chorusing and turn-taking. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1453(1), 12–21. <https://doi.org/10.1111/nyas.14230>
- Rendall, D., Cheney, D. L., & Seyfarth, R. M. (2000). Proximate factors mediating “contact” calls in adult female baboons (*Papio cynocephalus ursinus*) and their infants. *Journal of Comparative Psychology*, 114(1), 36–46. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.114.1.36>
- Rogers, L., Stewart, L., & Kaplan, G. (2018). Food Calls in Common Marmosets, *Callithrix jacchus*, and Evidence That One Is Functionally Referential. *Animals*, 8(7), 99. <https://doi.org/10.3390/ani8070099>
- Roy, S., Miller, C. T., Gottsch, D., & Wang, X. (2011). Vocal control by the common marmoset in the presence of interfering noise. *Journal of Experimental Biology*, 214(21), 3619–3629. <https://doi.org/10.1242/jeb.056101>
- Sacks, H., Schegloff, E. A., & Jefferson, G. (1974). A simplest systematics for the organization of turn-taking for conversation. *Language*, 50, 696–735. <https://doi.org/10.2307/412243>
- Schamberg, I., Cheney, D. L., Clay, Z., Hohmann, G., & Seyfarth, R. M. (2017). Bonobos use call combinations to facilitate inter-party travel recruitment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 71(4), 75. <https://doi.org/10.1007/s00265-017-2301-9>
- Schel, A. M., Machanda, Z., Townsend, S. W., Zuberbühler, K., & Slocombe, K. E. (2013). Chimpanzee food calls are directed at specific individuals. *Animal Behaviour*, 86(5), 955–965. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.08.013>
- Silk, J. B., Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (2016). Strategic Use of Affiliative Vocalizations by Wild Female Baboons. *PLOS ONE*, 11(10), e0163978. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0163978>
- Snowdon, C. T., & Cleveland, J. (1984). “Conversations” among pygmy marmosets. *American Journal of Primatology*, 7(1), 15–20. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350070104>
- Snowdon, C. T., & Hodun, A. (1981). Acoustic adaptation in pygmy marmoset contact calls: Locational cues vary with distances between conspecifics. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 9(4), 295–300. <https://doi.org/10.1007/BF00299886>

- Soltis, J., Bernhards, D., Donkin, H., & Newman, J. D. (2002). Squirrel monkey chuck call: Vocal response to playback chucks based on acoustic structure and affiliative relationship with the caller. *American Journal of Primatology*, 57(3), 119–130. <https://doi.org/10.1002/ajp.10039>
- Soltis, J., Leong, K., & Savage, A. (2005). African elephant vocal communication I: Antiphonal calling behaviour among affiliated females. *Animal Behaviour*, 70(3), 579–587. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.11.015>
- Stegmann, U. (Org.). (2013). *Animal communication theory: Information and influence*. Cambridge University Press.
- Stivers, T., Enfield, N. J., Brown, P., Englert, C., Hayashi, M., Heinemann, T., Hoymann, G., Rossano, F., de Ruiter, J. P., Yoon, K.-E., & Levinson, S. C. (2009). Universals and cultural variation in turn-taking in conversation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(26), 10587–10592. <https://doi.org/10.1073/pnas.0903616106>
- Strier, K. B. (1986). *The Behavior and Ecology of the Woolly Spider Monkey, or Muriqui (Brachyteles arachnoides E. Geoffroy 1806)* (Doctoral dissertation). Harvard University, Cambridge.
- Strier, K. B. (1990). New World primates, new frontiers: Insights from the woolly spider monkey, or muriqui (*Brachyteles arachnoides*). *International Journal of Primatology*, 11(1), 7–19. <https://doi.org/10.1007/BF02193693>
- Strier, K. B. (1997). Mate Preferences of Wild Muriqui Monkeys (*Brachyteles arachnoides*): Reproductive and Social Correlates. *Folia Primatologica*, 68(3–5), 120–133. <https://doi.org/10.1159/000157242>
- Strier, K. B. (1992). *Faces in the forest: The endangered muriqui monkeys of Brazil*. Oxford University Press.
- Strier, K. B. (2016). *Primate Behavioral Ecology* (0 ed). Routledge. <https://doi.org/10.4324/9781315657127>
- Strier, K. B. (2021). The limits of resilience. *Primates*, 62(6), 861–868. <https://doi.org/10.1007/s10329-021-00953-3>
- Strier, K. B., Altmann, J., Brockman, D. K., Bronikowski, A. M., Cords, M., Fedigan, L. M., Lapp, H., Liu, X., Morris, W. F., Pusey, A. E., Stoinski, T. S., & Alberts, S. C. (2010). The Primate Life History Database: A unique shared ecological data resource: *Primate Life History Database. Methods in Ecology and Evolution*, 1(2), 199–211. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00023.x>
- Strier, K. B., Boubli, J. P., Possamai, C. B., & Mendes, S. L. (2006). Population demography of Northern muriquis (*Brachyteles hypoxanthus*) at the Estação Biológica de Caratinga/Reserva particular do Patrimônio Natural-Feliciano Miguel Abdala, Minas Gerais, Brazil. *American Journal of Physical Anthropology*, 130(2), 227–237. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20366>

- Strier, K. B., Chaves, P. B., Mendes, S. L., Fagundes, V., & Di Fiore, A. (2011). Low paternity skew and the influence of maternal kin in an egalitarian, patrilocal primate. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *108*(47), 18915–18919. <https://doi.org/10.1073/pnas.1116737108>
- Strier, K., Dib, L., & Figueira, J. (2002). Social dynamics of male muriquis (*Brachyteles arachnoides hypoxanthus*). *Behaviour*, *139*(2), 315–342. <https://doi.org/10.1163/156853902760102690>
- Strier, K. B., & Mendes, S. L. (2012). The Northern Muriqui (*Brachyteles hypoxanthus*): Lessons on Behavioral Plasticity and Population Dynamics from a Critically Endangered Species. Em P. M. Kappeler & D. P. Watts (Orgs.), *Long-Term Field Studies of Primates* (p. 125–140). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-22514-7_6
- Strier, K. B., Mendes, F. D. C., Rímoli, J., & Rímoli, A. O. (1993). Demography and social structure of one group of muriquis (*Brachyteles arachnoides*). *International Journal of Primatology*, *14*(4), 513–526. <https://doi.org/10.1007/BF02215445>
- Strier, K. B., Possamai, C. B., Tabacow, F. P., Pissinatti, A., Lanna, A. M., Rodrigues De Melo, F., Moreira, L., Talebi, M., Breves, P., Mendes, S. L., & Jerusalinsky, L. (2017). Demographic monitoring of wild muriqui populations: Criteria for defining priority areas and monitoring intensity. *PLOS ONE*, *12*(12), e0188922. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0188922>
- Sugiura, H. (1998). Matching of acoustic features during the vocal exchange of coo calls by Japanese macaques. *Animal Behaviour*, *55*(3), 673–687. <https://doi.org/10.1006/anbe.1997.0602>
- Sugiura, H. (2007). Adjustment of Temporal Call Usage During Vocal Exchange of Coo Calls in Japanese Macaques. *Ethology*, *113*(6), 528–533. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2007.01349.x>
- Sugiura, H. (2008). Vocal Exchange of Coo Calls in Japanese Macaques. Em T. Matsuzawa (Org.), *Primate Origins of Human Cognition and Behavior* (p. 135–154). Springer Japan. https://doi.org/10.1007/978-4-431-09423-4_7
- Symmes, D., & Biben, M. (1988). Conversational Vocal Exchanges in Squirrel Monkeys. Em D. Todt, P. Goedeking, & D. Symmes (Orgs.), *Primate Vocal Communication* (p. 123–132). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-73769-5_8
- Takahashi, D. Y., Fenley, A. R., & Ghazanfar, A. A. (2016). Early development of turn-taking with parents shapes vocal acoustics in infant marmoset monkeys. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *371*(1693), 20150370. <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0370>
- Takahashi, D. Y., Narayanan, D. Z., & Ghazanfar, A. A. (2013). Coupled Oscillator Dynamics of Vocal Turn-Taking in Monkeys. *Current Biology*, *23*(21), 2162–2168. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.09.005>

- Teixidor, P., & Byrne, R. W. (1997). Can Spider Monkeys (*Ateles geoffroyi*) Discriminate Vocalizations of Familiar Individuals and Strangers? *Folia Primatologica*, 68(3–5), 254–264. <https://doi.org/10.1159/000157251>
- van Belle, S., & Estrada, A. (2020). The Influence of Loud Calls on Intergroup Spacing Mechanism in Black Howler Monkeys (*Alouatta pigra*). *International Journal of Primatology*, 41(2), 265–286. <https://doi.org/10.1007/s10764-019-00121-x>
- van Schaik, C. P., Ancrenaz, M., Borgen, G., Galdikas, B., Knott, C. D., Singleton, I., Suzuki, A., Utami, S. S., & Merrill, M. (2003). Orangutan Cultures and the Evolution of Material Culture. *Science*, 299(5603), 102–105. <https://doi.org/10.1126/science.1078004>
- Vanderhoff, E. N., & Bernal Hoverud, N. (2022). Perspectives on Antiphonal Calling, Duetting and Counter-Singing in Non-primate Mammals: An Overview With Notes on the Coordinated Vocalizations of Bamboo Rats (*Dactylomys* spp., Rodentia: Echimyidae). *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10, 906546. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.906546>
- Vernes, S. C. (2017). What bats have to say about speech and language. *Psychonomic Bulletin & Review*, 24(1), 111–117. <https://doi.org/10.3758/s13423-016-1060-3>
- Waciewicz, S., & Żywicznyński, P. (2018). Language origins: Fitness consequences, platform of trust, cooperation, and turn-taking. *Interaction Studies. Social Behaviour and Communication in Biological and Artificial Systems*, 19(1–2), 167–182. <https://doi.org/10.1075/is.17031.wac>
- Whiten, Goodall, McGrew, W. C., Nishida, Reynolds, Sugiyama, Tutin, C. E. G., Wrangham, R. W., & Boesch. (2001). CHARTING CULTURAL VARIATION IN CHIMPANZEES. *Behaviour*, 138(11–12), 1481–1516. <https://doi.org/10.1163/156853901317367717>
- Wilson, E. O. (2000). *Sociobiology: The new synthesis* (25th anniversary ed). Belknap Press of Harvard University Press.
- Yoshida, S. & Okanoya, K. (2005). Evolution of turn-taking: a bio-cognitive perspective. *Cognitive Studies*, 12, 153–165. <https://doi.org/10.11225/jess.12.153>