



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

ECOLOGÍA

**BIOACÚSTICA Y CONDUCTA SOCIAL: FLEXIBILIDAD EN LA COMUNICACIÓN
VOCAL DEL MONO AULLADOR NEGRO (*Alouatta pigra*) EN PALENQUE, CHIAPAS,
MÉXICO**

TESIS

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
DOCTORA EN CIENCIAS**

PRESENTA:

Briseño Jaramillo Margarita

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Jesús Alejandro Estrada Medina
Instituto de Biología-UNAM

COMITÉ TUTOR: Dr. Hugh Drummond Durey
Instituto de Ecología-UNAM

Dr. Juan Carlos Serio Silva
Instituto de Ecología AC - INECOL, Xalapa

TUTOR(A) INVITADO: Dr. Alban Lemasson
Univertité de Rennes 1 (Francia)

MÉXICO DF, NOVIEMBRE 2015



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

ECOLOGÍA

**BIOACÚSTICA Y CONDUCTA SOCIAL: FLEXIBILIDAD EN LA COMUNICACIÓN
VOCAL DEL MONO AULLADOR NEGRO (*Alouatta pigra*) EN PALENQUE, CHIAPAS,
MÉXICO**

TESIS

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
DOCTORA EN CIENCIAS**

PRESENTA:

Briseño Jaramillo Margarita

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Jesús Alejandro Estrada Medina
Instituto de Biología-UNAM

COMITÉ TUTOR: Dr. Hugh Drummond Durey
Instituto de Ecología-UNAM

Dr. Juan Carlos Serio Silva
Instituto de Ecología AC - INECOL, Xalapa

TUTOR(A) INVITADO: Dr. Alban Lemasson
Univertité de Rennes 1 (Francia)

MÉXICO DF, NOVIEMBRE 2015



Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que el Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su reunión ordinaria celebrada el día 7 de septiembre de 2015, aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de DOCTORA EN CIENCIAS de la alumna BRISEÑO JARAMILLO MARGARITA con número de cuenta 300088621 con la tesis titulada: "Bioacústica y conducta social: flexibilidad en la comunicación vocal del mono aullador negro (*Alouatta pigra*) en Palenque, Chiapas, México", realizada bajo la dirección del DR. JESÚS ALEJANDRO ESTRADA MEDINA:

Presidente:	DRA. ANA MARIA SANTILLAN DOHERTY
Vocal:	DR. GABRIEL RAMOS FERNÁNDEZ
Secretario:	DR. HUGH DRUMMOND DUREY
Suplente:	DRA. KATHERINE RENTÓN
Suplente	DR. JUAN CARLOS SERIO SILVA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a 6 de noviembre de 2015.

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) y al Instituto de Biología de la UNAM, por apoyo y la oportunidad que me brindaron para cursar mis estudios de doctorado.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), le agradezco por el apoyo económico brindado a través de una beca de estudios de posgrado (número =220762).

Nuestra investigación fue apoyado por becas de Proyecto Internacional de Cooperación Científica (PICS) de Centro Nacional de Investigación Científica (CNRS) Francesa. Agradezco el a Idea Wild por otorgar el material que se requería para el trabajo de campo.

Agradezco especialmente a mi Tutor principal **Dr Alejandro Estrada** por su implicación en este proyecto, y por la ayuda en todos los procesos administrativos. Agradezco profundamente a los Miembros de mi Comité Tutor: **Dr. Hugh Drummond Durey**, **Dr. Juan Carlos Serio Silva** y a mi Tutor especial Invitado **Dr. Alban Lemasson**. En primer lugar por haber aceptado formar parte de mi Comité y en segundo por su apoyo interés y sus consejos invaluable a mi Tesis.

AGRADECIMIENTOS A TITULO PERSONAL

A Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) por otorgarnos la autorización para llevar a cabo investigaciones en el Parque Nacional de Palenque.

Al Instituto de Biología (UNAM) y Laboratorio de Etología Animal y Humana (Universidad de Rennes 1), así como al personal de la Station Biologique de Paimpont. Les estoy muy agradecida por haberme recibido en mis diversas estancias a lo largo de estos cuatro años de Tesis. Gracias a **Pierre Deleporte, Martine Hausberger, Coroline Coste, Antoine Azou, Geraldine Legoff, Fabienne Delfour, Fabienne Perron**. Gracias a **Rocío González Acosta** por haberme salvado de las pesadillas administrativas.

A los miembros del parque Xcaret de la sección de Fauna Silvestre, por haberme recibido en sus instalaciones durante mis observaciones de los monos en cautiverio y que hicieron mi estancia agradable.

Tengo mi gran sincero agradecimiento y admiración a **Alban Lemasson**. Agradezco su apoyo incondicional, su paciencia y su confianza. Por motivarme a realizar esta Tesis, por impulsarme a dar siempre más de mí, por estructurar mis ideas y por quedarte de mi lado a pesar de las circunstancias.

Mi más sincero agradecimiento a los Miembros de mi Jurado, a la **Dra. Ana María Santillán Doherty**, al **Dr. Gabriel Ramos** y a la **Dra. Katherine Renton**.

Agradezco a **Véronique Biquand** y **Carlos Martorell** por haber resuelto muchos de mis problemas estadísticos y haberse implicado en mi trabajo. Agradezco a **Dra. Sarie Van Belle** por sus valiosos comentarios. También le agradezco por su ayuda en la identificación de los monos del Parque Nacional de Palenque.

A las estudiantes de Maestría **Mélissa Berthet** y **Eloise Chailleux** y todos los asistentes de campo **Rogier Hitzen, Maggie May, Elizabeth Unger, Cindy Maslarova, Oskar Persson, Emily Wilson** y **Gala Castro Mejías**, gracias a su energía este trabajo fue posible y la selva estuvo llena de risas y pláticas, a pesar de la lluvia, los mosquitos, los pinolillos, el calor y las largas horas de trabajo (sobre todo cuando los monos deciden dormir...).

A **Cyril Girard** que puso un poco más de forma y espíritu a este manuscrito, gracias a sus dibujos.

Cuatro años de doctorado intensos, inestables, idas y venidas entre México y Francia, entre la Selva Palencana y el Bosque de Broceliande. Una fortuna haber encontrado en cada lugar personas que enriquecieron mi vida.

A mis amigos de Paimpont, gracias **Célin, Doro, Vanessa, Camille, Audrey, Laurine, Hélène, Alice, Hoël, Thomas, Agathe, Morganne, Agnès, Cha**. ¿Qué hubiera hecho sin ustedes?! Gracias por las pláticas, los desbloques, el apoyo moral y académico, las comidas, los picnics al lado del lago, el covoituro, los Rustones, los jabalíes que braman como un ciervo, el baile, el nado con tiburón ballena, el “pinard”, la pausa cigarro, la pausa café, la pausa pastel, la pausa

chisme, las risas...nunca acabaría!!

A mis diversas “casas”: Xcaret, Chateaux, depa Condesa, CUPA y Grasnière!! Vivir con ustedes fue despertarse cada día con alegría!

A **Dian, Cony, Clo, Nalle, Gus**, por su presencia y apoyo incondicional. Ustedes ponen color y armonía a mi vida, bien sabemos que no se necesita compartir la sangre para ser familia.

Isa y Thomthom!! Tengo tanta suerte de tenerlos en mi vida! Gracias por la Camargue, les passevomir, les footing bacalao, le je monte, je valide, el pogo, por el tren tarde a St Malo, por los paseos en Gracia, por salón coiffure - morue, por los “me encantan, los odio”, por el taxi-comande à Pristina, por el “frotarse en la alfombra”, por las noches en el Van, por “carpet”, por las fiestas sorpresas, por irme a ver del otro lado del Atlántico y pasar más tiempo con las aves que conmigo!!, por el llanto, por las risas nocturnas.. Gracias por dejar que lea en sus ojos y leer en los míos.

A **Mario, Cristina, Alex y Felipe Martucho**, mi amada familia colombiana, gracias por adoptarme.

Gracias a mis Palencanos preferidos, **Pao, Antonio, Caro, Luna, Arturo**, una vida en Palenque sin ustedes, no me la imagino!! Los bailes, las pláticas, el signo maya, la música, las frutas, el yoga, los masajes, las cascadas con las risas, las risas de cascada y el cariño.

A todos mi amigos “permanentes” (de cerca o de lejos) y aquellos que han marcado mi vida y seguramente seguirán haciéndolo ya sea bailando en Punta Cometa o al lado del Sena, durmiendo en un velero o en un camper estacionado en una granja, viendo el atardecer en Boca del Cielo o riendo de “changos y bananas”, enamorándome de Ayak o viendo luces sobre el mar en Valparaiso, aprendiendo a decir “faleminderit” o dejando que el payaso se nos trepe, pasando noches sin dormir o saltando al vacío agarrados de los pies, hablando sin hablar, despertando con besos y mariposas en el estómago o en una montaña en Pejë, llorando de felicidad en tu boda, encontrándonos en medio de una colonia de cigüeñas o viendo tu película, diciéndome la verdad o viendo luciérnagas en tus ojos, llamando a Abidjan o viendo crecer a Amalia, Alice y Matías, durmiendo bajo las estrellas o escuchando las cigarras... Gracias **Audrey, Ninoush, Sarah, Jade, Chiara, Thierry, Karim, Plecus, Toño pitufo, Món, Bati, Dragonauta, Peyio, Drik, Guillaume, Liridon, Jam, Jo, David, Yad, Tania, Noé, Ro, Baptise, Antho, Vincent, Emilie, Coralie, Roberto, Cécile, Gris, Changuito, Richy, Luz, Myriam, Vane, Lison, Pierre-Yves, Char, Lynna y Angela**.

A mi amada familia **Champagnon-Floret-Courjoli** por haberme abierto las puertas de su casa.

A **Joce**, por haberme acompañado al inicio de esta Tesis, por alumbrar los días oscuros y dar sombra cuando el sol quemaba.

A mi único y eterno “**compañero de viaje**”, gracias por estar en cualquier tipo de marea.

Dedico este trabajo a **mis padres** que me dieron las alas y las raíces para volar sin olvidarme.

A la selva tropical, mezcla de colores, olores, luces, matices, humedad y sonidos, orquesta unísona de cantos, zumbidos, viento y voces, aquellas del mono aullador... resplandecientes que hicieron que mi corazón se acelerara.

REMERCIEMENTS A TITRE PERSONNEL

A la Commission Nationale des Aires Naturelles Protégées (CONANP) pour l'autorisation de mener les recherches dans le Parc National de Palenque.

A l'Institut de Biologie (UNAM) et au Laboratoire d'éthologie animale et humaine (Université de Rennes 1) et au personnel de la station Biologique de Paimpont. Je vous remercie de m'avoir accueillie durant ces quatre années de thèse. Merci à **Pierre Deleporte, Martine Hausberger, Caroline Coste, Antoine Azou, Geraldine Legoff, Fabienne Delfour, Fabienne Perron**. Merci à **Rocío González Acosta** pour me sortir des cauchemars administratifs.

Aux membres de la section de Faune Sauvage de Xcaret, pour m'avoir accueillie dans votre établissement au cours de mes observations de singes en captivité, rendant mon séjour très agréable.

Toute mon admiration et ma gratitude à **Alban Lemasson**. Pour son soutien sans faille, sa patience et sa confiance. Pour me donner la motivation de faire cette thèse et me donner la force d'aller plus loin, pour structurer mes idées et pour rester à mes côtés quelles que soient les circonstances.

Je remercie aux Membres de mon Jury : **Dra. Ana María Santillán Doherty**, al **Dr. Gabriel Ramos** y a la **Dra. Katherine Renton**.

Merci **Véronique Biquand** et **Carlos Martorell** pour m'avoir aidé à résoudre mes problèmes statistiques et pour s'être impliqués dans mon travail. A **Dra. Sarie Van Belle** pour ses précieux commentaires et pour son aide dans l'identification des singes au Parc National de Palenque.

Aux étudiants de master **Mélissa Berthet** et **Eloïse Chailleux** et à tous les assistants de terrain **Rogier Hitzen, Maggie May, Elizabeth Unger, Cindy Maslarova, Oskar Persson, Emily Wilson** et **Gala Castro Mejías**, grâce à votre énergie, ce travail a été possible, grâce à votre présence, la forêt était pleine de rires et de discussions, malgré la pluie, les moustiques, les « pinolillos », la chaleur et les longues heures de travail (surtout quand les singes décident de dormir ...).

A Cyril Girard qui a mis un peu plus de forme et d'esprit dans ce manuscrit, grâce à ces dessins.

Quatre années de thèse, intenses et instables, des aller et retours entre le Mexique et la France, entre la forêt de Palenque et la forêt de Brocéliande. J'ai eu la chance de trouver à chaque endroit des personnes qui ont enrichi ma vie.

Merci aux copains de Paimpont : **Celin, Doro, Vanessa, Camille, Audrey, Laurine, Hélène, Alice, Hoël, Thomas, Agathe, Morganne, Cha**, et **Agnès**. Qu'est-ce que j'aurais fait sans vous?! Pour toutes les discussions, les déblocages, leur soutien, les repas, les pique-niques au bord du lac, le covoiturage, le Rustiton, le sanglier qui brame comme un cerf, la danse, la nage avec les requins baleines, le "Pinard" !!, la pause cigarette, la pause-café, la pause gâteaux, la pause ragots, les rires ... la liste est infinie.

A mes différentes «maisons» : Xcaret, Chateaux, depa Condesa, CUPA et Grasinière !! Vivre avec ces habitants, c'était se réveiller dans la joie!!

A **Dian, Cony, Clo, Nalle, Gus**, pour votre présence inconditionnelle et votre soutien. Vous mettez de la couleur et de l'harmonie à mes jours, et nous savons bien qu'il n'y a pas besoin partager le même sang pour être une famille.

A **Isa et Thomthom** !! J'ai tellement la chance de vous avoir dans ma vie! Merci pour la Camargue, pour le passevomer, pour le footing-bacalao, pour le « je monte, je valide », pour le pogo, pour le train à St Malo tard dans l'après-midi, pour marcher dans Gracia, pour le salon de coiffure morue, pour le « je les aime, je les déteste », pour le taxi-commande à Pristina, pour « se frotter contre la moquette », pour les nuits dans le Van, pour « Carpet », pour les fêtes surprises, pour venir me voir de l'autre côté de l'Atlantique et passer plus de temps avec les oiseaux qu'avec moi !!, pour les pleurs, pour les longues nuits de rire, pour votre complicité... Merci de me laisser lire dans vos yeux et de lire dans les miens.

A **Mario, Cristina, Alex et Felipe Martucho**, ma famille colombienne, merci de m'avoir adopté. A mes Palencanos préférés, **Pao, Antonio, Caro, Luna, Arturo**, une vie à Palenque sans vous, je ne peux pas l'imaginer !! Merci pour les danses, le signe Maya, la musique, les fruits, le yoga, les massages, les cascades de rire dans les cascades d'eau.

A tous ceux qui ont marqué ma vie et continueront probablement à le faire : en dansant à Punta Cometa ou au bord de la Seine, en dormant sur un voilier ou dans un camion garé dans une ferme, en regardant le coucher du soleil à Boca del Cielo ou en riant des "singes et des bananes", en tombant amoureux d'Ayak ou en voyant des lumières sur la mer à Valparaiso, en apprenant à dire "faleminderit" ou en laissant le clown nous rattraper, en passant des nuits blanches ou en sautant dans le vide avec nos pieds accrochés, en parlant sans parler, en se réveillant avec des bisyeux et des papillons dans le ventre ou sur une montagne à Pejë, en pleurant de bonheur à ton mariage, en se retrouvant au milieu d'une colonie de cigognes ou en te regardant dans ton film, en me disant toute la vérité, en regardant des lucioles dans tes yeux, en appelant à Abidjan ou en voyant grandir Amalia, Alice et Matthias, en dormant à la belle étoile ou en écoutant les cigales ...Merci **Ninoush, Audrey, Sarah, Jade, Chiara, Thierry, Karim, Plecus, Schtroumpf Toño, Món, Bati, Dragonauta, Peio, Drik, Guillaume, Liridon, Jam, Jo, David, Yad, Chente, Tania, Noé, Ro, Baptise, Antho, Emilie, Roco, Coralie, Roberto, Cécile, Gris, Changuito, Richy, Luz, Myriam, Pierre-Yves, Char, Lynna et Angela.**

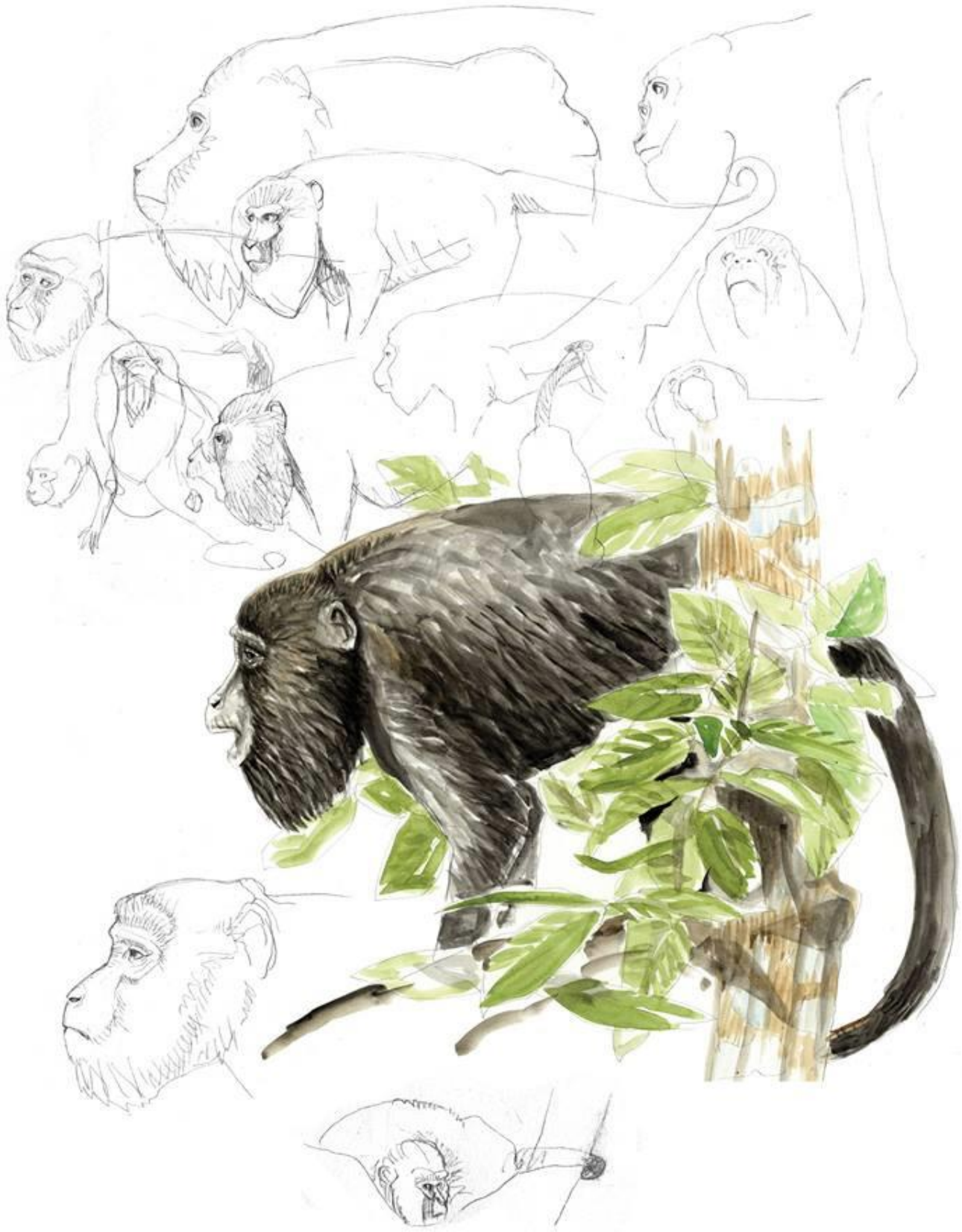
A ma famille aimée **Champagnon-Floret-Courjoli** pour m'avoir ouvert les portes de votre maison.

A **Joce**, pour m'avoir accompagné au début de cette thèse, pour avoir mis de la lumière durant les jours sombres et de l'ombre quand le soleil brûlait.

A mon seul « **Compagnon éternel** », merci d'être avec moi quelle que soit la marée.

Je dédie ce travail à **mes parents** qui m'ont donné des racines pour m'ancrer et des ailes pour voler.

A la forêt tropicale, mélange de couleurs, d'odeurs, de lumière, d'humidité et de sons, orchestre à l'unisson de chants, de fredonnements, de souffle, de voix, celle du singe hurleur ... éblouissant qui a fait battre mon cœur.



Dessin: Cyril Girard

La naturaleza de los sonidos es el ser invisible, sin contornos precisos, con potencia para tocar a distancia o para hacerse mensajero de lo delimitable

La nature du son est d'être invisible, sans contours précis, avec la capacité de toucher à distance et de devenir le messager de l'indéfinissable

INDICE

AGRADECIMIENTOS.....	4
AGRADECIMIENTOS A TITULO PERSONAL.....	5
REMERCIEMENTS A TITRE PERSONNEL.....	7
INDICE	11
RESUMEN.....	13
ABSTRACT	15
INTRODUCCION	18
Especie y zona de estudio.....	22
Interés del modelo mono aullador y estado de conocimiento	22
1. La variabilidad en la estructura social del mono aullador	22
2. Estado de conocimiento en cuanto a la producción, utilización y percepción vocal en la especie	24
2.1. Antecedentes en producción vocal	24
Variaciones estructurales en machos y hembras:.....	24
Variaciones morfológicas y la influencia en la producción vocal.	25
La influencia del hábitat en la producción vocal.....	25
2.2. Antecedentes de utilización y percepción de señales	26
Contexto de emisión de las vocalizaciones: ¿función?	26
Variabilidad en las tasas de emisión de acuerdo al contexto.	27
- Capacidades perceptivas y la utilización vocal en machos y hembras.....	28
2.3.- Comunicación multimodal	29
Objetivos	30
CAPITULO 1. Marco teórico.....	33
1. Producción vocal	34
1.1. ¿Una emisión vocal de reflejo o controlada?	34
1.2. Niveles de variación vocal	35
1.3. Variabilidad acústica y factores intrínsecos	37
1.3.1. Influencias genéticas.....	37
1.3.2. Influencias Morfológicas	38
1.3.3. Influencia emocional y la producción vocal	39
1.3.4. Control voluntario de la producción vocal y los procesos neuronales de la vocalización	40
1.4. Variabilidad acústica y factores extrínsecos	41
1.4.1 Influencias de la estructura del hábitat	41
1.4.2. Influencias sociales en la producción vocal.....	43
1.4.2.1. Variaciones acústicas dialectales y firmas de grupo	43
1.4.2.2. Innovación vocal.....	44
1.4.2.3. Convergencia, Divergencia y “Vocal sharing”	45
1.4.2.4. Estatus social y plasticidad	47
1.4.2.5. Ajuste vocal durante el intercambio vocal.....	47
1.4.2.6. Efecto de audiencia	48
1.5. Proto-sintaxis.....	49
2. Utilización y percepción vocal	50
2.1. Comunicación emocional, referencial y de identidad: tres tipos de mensajes a codificar y decodificar	51
2.2. Variabilidad interindividual en el uso vocal: la importancia del sexo y el estatus social.....	52
2.2. Desarrollo social de la utilización vocal y de la percepción auditiva	54

2.2.1. “Balbuceo” en infantes	54
2.2.2 Ajuste en la utilización vocal en juveniles	55
2.2.3. Desarrollo de las respuestas en juveniles	56
2.2.4. La importancia de la experiencia social durante la crianza	57
2.3. Ajuste vocal al contexto: ruido de fondo y tipo de audiencia	58
2.4. Ajuste vocal al interlocutor: organización temporal de las interacciones vocales.....	62
2.4.1 Interacciones vocales antifonales o alternancias sin solapamiento	63
- Lapsos mínimos y máximos de respuesta	63
- Determinismo social del límite de tiempo en el lapso de la respuesta.....	64
- Más allá de una sencilla respuesta vocal: un intercambio que se prolonga con turnos de palabra .	64
- Interlocutores preferenciales (afinidad, edad, condición social).....	65
- Una respuesta vocal esperada	65
- Un fenómeno persistente.....	66
- Una respuesta vocal dirigida.....	66
2.4.2. Interacciones vocales con solapamiento (díos y coros)	66
2.4.2.1. Díos.....	66
2.4.2.2. Coros.....	67
3. Comunicación multimodal	68
3.1. Investigaciones multimodales y el interés en la evolución del lenguaje	68
3.2. La función de la comunicación multimodal	68
3.3. Tipos de señales multimodales	69
3.4. Flexibilidad, innovación: emergencia de sistemas comunicativos multimodales	70
3.5. Transmisión cultural de señales comunicativas complejas.....	71
CAPITULO 2.....	72
<i>Age- and sex-specific patterns of vocal behavior in free-ranging black howler monkeys (Alouatta pigra)</i>	72
CAPITULO 3.....	100
<i>Individual voice recognition and an auditory map of neighbours in free-ranging black howler monkeys (Alouatta pigra)</i>	100
CAPITULO 4.....	131
<i>Socially mediated overlapping in vocal interactions between free-ranging black howler monkeys.</i>	131
CAPITULO 5.....	151
<i>Behavioural innovation and cultural transmission of communication signal in black howler monkeys</i>	151
DISCUSION GENERAL.....	175
La flexibilidad durante la producción y la utilización vocal en mono aullador negro.	177
Codificación y decodificación de la identidad en monos aulladores –flexibilidad en la producción y percepción.....	184
Flexibilidad en la utilización durante las interacciones vocales.....	188
¿Los monos aulladores utilizan la comunicación multimodal?.....	192
Conclusión	197
Perspectivas.....	198
LITERATURA CITADA.....	201

RESUMEN

El origen filogenético del lenguaje es un tema debatido por la comunidad científica. Sin embargo, avances recientes muestran que la evolución del lenguaje se puede abordar mediante la comparación de la comunicación en los primates no humanos y humanos. Desde hace varias décadas la comunicación de primates no humanos se clasificó como rígida y determinada genéticamente, sin embargo actualmente un número creciente de estudios evidencian la flexibilidad bajo influencias sociales a diferentes niveles: producción (estructura acústica), utilización (patrones de emisión y contextos) y percepción (discriminación, reconocimiento, comprensión) de las señales vocales. La comunicación de primates y el lenguaje humano son sobre todo actos sociales, actualmente la mayoría de los autores están de acuerdo en una coevolución “vida social-comunicación vocal”. Sin embargo, la mayoría de los estudios se han centrado en simios y monos del Viejo Mundo, pero muy poco en monos del Nuevo Mundo. El estudio de la flexibilidad vocal en estas especies más distantes es importante para entender las raíces de la coevolución social-vocal. En esta investigación, se evaluó la flexibilidad de la comunicación de los monos aulladores negros (*Alouatta pigra*) cautivos y de vida silvestre desde diferentes perspectivas. **Capítulo II.** Se estudió la flexibilidad en la producción y la utilización vocal. Se describió un repertorio vocal discreto, cuyos tipos de vocalización varían contextualmente y son emitidos en dos patrones de emisión (dentro y fuera de una secuencia vocal). Mientras que algunas vocalizaciones fueron sexo-específicas, machos y hembras compartieron $\frac{3}{4}$ de su repertorio y participaron en ambos patrones de emisión pero a diferentes proporciones. Se discute sobre el posible papel desempeñado por los factores socio-ecológicos. **Capítulo III.** Se estudió la utilización vocal y la percepción de las secuencias de largo alcance. Se encontraron variaciones acústicas individuales en los rugidos y los ladridos (los ladridos fueron más discriminantes). Después se evaluó la capacidad de reconocimiento auditivo de los machos mediante experimentos de *playback* utilizando el “paradigma de la violación de las expectativas” confrontándolos a dos situaciones socio-espaciales (congruentes e incongruentes). Los machos

reaccionaron significativamente más en situaciones incongruentes. Se discutió sobre nuestro enfoque experimental y el papel potencial que desempeña la función social sobre la flexibilidad vocal. **Capítulo IV.** Aquí, nos centramos en la flexibilidad durante la interacción vocal, investigando los patrones no aleatorios de la su coordinación. Se estudió la superposición y la no superposición y los factores que guían la utilización preferencial durante las secuencias de largo alcance. Se encontró que los machos adultos evitan la superposición, pero las hembras adultas producen la mayoría de sus vocalizaciones en superposición, especialmente con otras hembras. Además, la superposición es asociada con contextos agonistas. Se discutió sobre la función de estos patrones como estrategias sociales sexo-específicas de alianza vocal. **Capítulo V.** Se estudió la flexibilidad de la comunicación multimodal. Se describió por primera vez un comportamiento gestual particular (el mono coloca una mano en frente de la boca: HFM) durante la emisión vocal. Se analizó la distribución de este comportamiento y su papel potencial comunicativo. HFM fue presente solo en machos y en un subconjunto de los grupos estudiados. Se encontró un efecto de audiencia sobre las tasas de HFM, y una influencia de HFM en las tasas vocales de los miembros del grupo y machos vecinos. Además, HFM es sincronizado temporalmente (“turn-taking”). Por último, HFM modifica la estructura de la vocalización. En resumen, estos resultados apoyan la idea de que HFM es la innovación de una señal comunicativa transmitida culturalmente y que puede desempeñar un papel en la competencia intergrupo y la cohesión intragrupo. Esta investigación demuestra la existencia de flexibilidad en *A. pigra* en producción, utilización vocal, percepción auditiva, interacciones vocales y la comunicación multimodal. Los factores sociales (identidad del emisor, función social de las vocalizaciones y afinidad social de los interlocutores) guían la flexibilidad de las señales comunicativas apoyando la idea de la coevolución “social-vocal”.

ABSTRACT

The phylogenetic origin of language is still intensively debated. Recent advances show that the evolution of language is a tractable problem when approached at an interdisciplinary level, notably by comparing communication in human and nonhuman primates. While for several decades authors had stressed that monkeys' and apes' calls were largely fixed and genetically determined, a growing number of studies are now evidencing flexibility under social influences at different levels: production (acoustic structure), usage (emission patterns and contexts) and perception (discrimination, recognition, comprehension) of vocal signals. As primate calls and human language are primarily social acts, most authors currently agree on a coevolution scenario between social life and vocal communication. However, most studies have focused on apes and Old World monkeys and New World monkeys are far less represented. Nevertheless, studying vocal flexibility in these more distant species is important to understand the roots of the social-vocal coevolution. In this research, we investigated the flexibility of the communication in captive and free-ranging black howler monkeys (*Alouatta pigra*) from different perspectives. **Chapter II.** Here, we studied flexibility in call production and usage. We described a vocal repertoire composed of acoustically discrete and contextually varied call types emitted with two calling patterns (isolated call emissions and collective howling bouts). While some calls were sex-specific, males and females shared $\frac{3}{4}$ of the repertoire and participated to both calling patterns at different rates. We then discussed these findings in light with the potential role played by socio-ecological factors. **Chapter III.** Here, we focused on usage and perception of male loud calls. First, we found individual acoustic variations in the two call types the most frequently emitted, although higher in barks than in roars. Second, playbacks using a "violation of expectation" paradigm were performed to demonstrate males' ability in individual auditory recognition. Neighbouring groups were exposed to congruent or incongruent socio-spatial situations and males, as expected, reacted significantly more in incongruent situations. We then

discussed the interest of our original experimental approach and the potential role played by the social function of the call on its acoustic flexibility. **Chapter IV.** Here, we focused on the interactional level of flexibility. We investigated the non-randomness patterns of call coordination and the potential factors guiding the preferential usage as well as avoidance of call overlapping during collective howling bouts. First, while adult males avoided call overlap, adult females produced most of their calls in superposition, especially with other females. Second, call overlap was preferentially associated with agonistic contexts. We then discussed the possibility that overlap and overlap-avoidance are sex-specific social strategies of vocal alliance. **Chapter V.** Here, we focused on the flexibility of multimodal communication. Multimodality is said to have played an important role during the evolution of primate communication. We described for the first time a particular gestural behavior (i.e. placing a hand in front of the mouth: HFM) associated with calling. We analyzed the distribution of this behavior and their potential communicative role. HFM was found only in males and in a subset, geographically close, of the 19 study groups. There was an audience effect on HFM rates as well as an influence of HFM on vocal response rates from group members and male neighbours. Additionally, signalers temporally synchronized their HFM in a predictable way (turn-taking). Finally, this behavior modified the call's auditory structure by lowering the voice. In sum, these results support the idea that HFM is an innovated, culturally transmitted communication signal that may play a role in inter-group competition and intra-group cohesion. This research demonstrates the existence of flexibility in *A. pigra* in terms of call production and usage, auditory perception, vocal interactions and multimodal communication. In line with the coevolution scenario, we found that social factors (social role of callers, social function of calls and social affinity among interlocutors) guide the flexibility of vocal signals.

INTRODUCCION



INTRODUCCION

Desde hace poco más de 30 años nuestra visión del mundo animal ha ido cambiando, la teoría del animal “máquina” que reducía el conjunto de las especies animales (excluyendo al humano) como seres desprovistos de conciencia, inteligencia, de emociones y de culturas ya no se admite en la actualidad. Ha sido claramente demostrado que varias especies de mamíferos, aves e invertebrados son capaces de aprender (Galef y Laland 2005), memorizar (Shettleworth 1993), categorizar (Fabre-Thorpe, Richard, y Thorpe 1998), resolver problemas (Miklósi, Topal, y Csányi 2004) y realizar representaciones mentales (Suddendorf y Whiten 2001). A partir de esto, actualmente es necesario re-pensar lo que antes se describía como “propio al humano” en una nueva perspectiva, ahora ya no se trata de trazar una línea entre el “humano” y el “animal”, sino más bien buscar los rasgos comunes y las diferencias cognitivas con las otra especies próximas. El humano es un animal y como cualquier especie animal, la especie humana ha desarrollado sus características propias.

Después de haber demostrado que algunos animales son capaces de utilizar herramientas, tener conciencia de sí mismos, de contar, de curarse, de vivir en sociedades organizadas, de cazar en grupo, de tener transmisión cultural y empatía (por citar algunos ejemplos). Durante mucho tiempo se pensó que el lenguaje era el último elemento que permitía definir a la especie humana. La pregunta acerca de que el “lenguaje era propio al humano” data de hace mucho tiempo y los grandes filósofos (Aristóteles, Descartes, Rousseau) se amparaban regularmente de ese debate. En el siglo XIX, Charles Darwin abrió las puertas diciendo en su libro *The descent of man* – “El humano no es el único animal que puede utilizar un lenguaje para expresar lo que pasa en su espíritu y comprender más o menos lo que dice el otro”. Además, él cita un ejemplo tomado en Sudamérica: “los monos de Paraguay murmuran un conjunto de seis palabras diferentes cuando están en un estado de excitación, provocando a sus congéneres emociones similares”.

Actualmente una gran parte de la comunidad científica acepta la idea que el estudio de la comunicación vocal animal es una manera de entender mejor el origen del lenguaje humano (Fitch 2000; Lowenthal y Lefebvre 2013). El lenguaje antes que todo es un comportamiento oral, índices de su evolución son difícilmente encontrados en los estudios en fósiles pre-humanos (Lieberman 1973; Botha y Everaert 2013). El estudio de la comunicación vocal en primates no humanos nos da la oportunidad de estudiar los mecanismos que podrían haber sido asociados con la evolución del lenguaje gracias a su semejanza filogenética y anatómica con el humano (Riede et al. 2005). El lenguaje es un acto social la diversidad de sistemas sociales en primates puede aportar informaciones sobre el papel que desempeña la vida social en el curso de la evolución de la comunicación vocal y la emergencia del lenguaje (Lemasson 2011). Al estudiar dichos mecanismos, se espera poner en relieve una serie de diferencias o similitudes existentes entre las vocalizaciones de primates y el lenguaje humano. Sin embargo, los autores no están de acuerdo con esto, ya que una propiedad fundamental del lenguaje es su flexibilidad y primates no humanos no son necesariamente los mejores representantes. Estudios acústicos en cetáceos y aves enfatizan mayores similitudes con el humano que los primates no humanos, por ejemplo en términos de aprendizaje y de imitación (De Waal 2009). Y por otro lado, las vocalizaciones en primates humanos han sido generalmente consideradas como genéticamente determinadas con una variabilidad acústica debida a los cambios de maduración (Owren et al. 1992) y los cambios en la estado emocional del individuo, lo cual deja poco espacio para la variación explicada por el aprendizaje y por la plasticidad vocal (Hammerschmidt y Fischer 2008), entendiéndose por ésta, como la capacidad de un individuo para modificar sus vocalizaciones de acuerdo con su entorno (Briefer y McElligott 2012). Actualmente, no existe un consenso entre los teóricos acerca de los componentes de comportamiento más cruciales que han sido raíces del lenguaje. El hecho de que el humano está más cerca del ave o de los cetáceos que los primates no humanos ha creado un enigma evolutivo que genera este debate actual. Algunos piensan que la plasticidad de la comunicación vocal de los primates no humanos es cualitativamente diferente de la del humano,

y se aboga por una discontinuidad (Chomsky 1981). Otros piensan que la diferencia es el orden cuantitativo y que existen pruebas de plasticidad vocal en la comunicación vocal de monos. Entendiéndose como comunicación vocal como intercambio de vocalizaciones entre un transmisor que emite un mensaje codificado en la estructura acústica de una señal y dependiente del contexto (abiótico, biótico, social) y un receptor que recibe la señal y en consecuencia produce una respuesta de comportamiento (Smith 1965). Se ha demostrado que la plasticidad es sólo una faceta de la flexibilidad y que paralelamente existen otras propiedades del lenguaje como la semántica, la sintaxis y patrones de conversación (Rondal 2000; Snowdon 2001; Zuberbühler et al. 2009). Por último, algunos autores creen que la comunicación gestual de los monos es un mejor candidato para estudiar los precursores del lenguaje, ya que son adquiridas bajo control voluntario e intencional y son influenciadas socialmente (Corballis 2003; Meguerditchian y Vauclair 2010). La única manera de resolver este escenario intrigante es realizando estudios comparativos en primates no humanos en los diferentes niveles de la escala filogenética, focalizándose a las señales comunicativas vocales y gestuales y su papel en su vida social.

Recientes estudios han puesto en evidencia un vínculo entre la vida social y su influencia en la comunicación vocal, abogando por una evolución conjunta social-vocal (Fitch, 2000; Dunbar, 2003; De Waal, 2009; Lemasson 2011). Las evidencias resaltando la importancia de los factores sociales (roles y contexto sociales) sobre la presencia de flexibilidad vocal, es un descubrimiento importante que nos insita a continuar con estas investigaciones. La flexibilidad vocal de primates no humanos con una influencia social se ha estudiado en una amplia gama de los simios (por ejemplo: chimpancés, bonobos, gibones) y monos del viejo mundo (por ejemplo, macacos, babuinos, vervets, cercopitecos) (ver Bouchet et al. 2013). Sin embargo los monos del Nuevo mundo siguen siendo insuficientemente representados (por ejemplo, monos tití, tamarinos). A pesar de que estudios realizados en este taxón han sido precursores inspirando un

poco más la pregunta de la flexibilidad. Estudios muestran la existencia de “balbuceo”, convergencia vocal y turnos de palabra en monos titis y se demuestra la existencia de semántica, efecto de audiencia, reglas de conversación y organizaciones sintácticas en capuchinos y monos ardilla (ver capítulo 1). Así mismo se ha demostrado a nivel filogenético más lejano la flexibilidad vocal en lémures. En cuanto a la comunicación gestual, se ha estudiado sobre todo en simios, raramente monos de Nuevo Mundo y casi nada en monos del Nuevo Mundo. Paralelismos entre el lenguaje humano y la comunicación vocal animal a diferentes niveles filogenéticos pueden ser evidenciados cuando se estudia en como la vida social de una especie determinada influencia su comunicación vocal (Lemasson et al. 2013).

Para establecer un verdadero escenario evolutivo es necesario amplificar nuestras investigaciones a un máximo número de especies. Se ha sugerido que a nivel de especie, el grado de complejidad del sistema social puede ser la causa de una complejidad de la capacidad comunicativa. En este caso, es interesante poder comparar las capacidades de comunicación vocal de especies que presentan estructuras sociales variadas pero que son filogenéticamente cercanas. Por lo tanto, más allá de especies que presentan grupos multimachos-multihembras (e.g. monos capuchinos y monos ardilla) o grupos monógamos (e.g. monos tamarinos y titíes), sabemos poco de las especies que forman grupos tipo harem. Por otro lado, para entender todas las raíces del lenguaje, es importante estudiar dichos precursores a tres niveles: 1) producción vocal (estructura de la señal acústica y su variabilidad), 2) uso vocal (patrones y contexto de emisión) y 3) percepción vocal (capacidad de distinguir entre diferentes vocalizaciones y la respuesta de los oyentes (Seyfarth y Cheney 1997, 2005). En este trabajo se propone ampliar estas investigaciones a un primate del Nuevo Mundo del Género *Alouatta* conocidos por sus altas habilidades vocales.

Nuestro estudio aborda diferentes facetas de la flexibilidad en términos de producción, el uso y la percepción de vocalizaciones a la escala individual y de interacción, así como sus capacidades de comunicación multimodal.

Especie y zona de estudio

Este proyecto investigó, a través de observaciones etológicas y bioacústicas, la relación entre la comunicación vocal y la vida social en mono aullador negro (*Alouatta pigra*). Especie de primate endémico y en peligro de extinción (UICN, 2011) que habita en el suroeste de México (rango de distribución: sur de México y Norte y Centro de Guatemala y Belice). Es la especie de mono más grande de Centroamérica (machos: 11,4 kg / hembras 6,4 kg.), es arborícola con hábitos frugívoros y folívoros, (Di Fiore y Campbell 2007). Sus grupos están compuestos de 2-10 individuos (Estrada et al. 2004). Por lo general en una proporción de uno o dos machos adultos, por de 1,3 hembras por cada macho, además se reporta la migración en ambos sexos (Di Fiore y Campbell 2007). Esta especie presenta un dimorfismo sexual marcado, además del tamaño, los machos tiene el aparato hioides más desarrollado que las hembras, lo que hace que estos produzcan vocalizaciones de largo alcance más intensas (Schön 1971). Los monos aulladores pueden cumplir importantes funciones ecológicas en los ecosistemas, siendo en muchos lugares importantes dispersores de semillas (Estrada et al. 2002).

Nuestro estudio se focalizo en una población de estudio se encuentra en la selva protegida del Parque Nacional de Palenque – PNP en el noreste de Chiapas (17° 28'N, 99° 03'W), de 1771 ha. La selva del PNP es habitada por cerca de 20 grupos de monos aulladores que han sido monitoreados desde el año 2000 (Estrada et al. 2002).

Interés del modelo mono aullador y estado de conocimiento

1. La variabilidad en la estructura social del mono aullador

El género *Alouatta* pertenece al Infraorden Platyrrhini, la Familia Cebidae y la Subfamilia Alouattinae. Se compone de 14 especies que se distribuyen en Mesoamérica y Sudamérica, *A. pigra* y *A. palliata* en Mesoamérica y el resto de las especies del género en Sudamérica (Rylands y Mittermeier 2009; Rylands y Mittermeier 2009). Sus grupos sociales se componen en la mayoría de las especies de en promedio 13 individuos, formados de uno a tres machos adultos y múltiples hembras, salvo *A. palliata* cuyos grupos están compuestos promedio de 14 individuos

con más de tres machos adultos y hasta 9 o más hembras (Di Fiore y Campbell 2007). La estructura social de los monos aulladores es muy variada a nivel inter e intraespecífico, que incluye una mezcla de 1-macho y grupos multimacho- multihembra en la mayoría de las poblaciones (Di Fiore y Campbell 2007). En los monos aulladores de manto, un macho solitario puede usurpar un grupo y tener la posición de dominante mientras el resto de los machos pueden permanecer en el grupo como subordinados (Clarke 1983). En la misma especie se ha observado la presencia de una jerarquía linear basada en suplantaciones (Jones 1980). Sin embargo varía de una población otra. Se han reportado grupos en los que no se pueden discernir los rangos de dominancia (Wang y Milton 2003). Contrariamente en otra población se ha demostrado que cuando habitan en hábitats “estables”, presentan jerarquías de dominación en ambos sexos, los individuos de alto rango son los adultos jóvenes; los adultos de mediana edad son de rango intermedio y adultos de edad son de bajo rango (Jones 1980). En monos aulladores rojos, existen coaliciones de 2-4 machos que van a usurpar otros grupos y tomar la dominancia, por el contrario un macho solitario va a entrar en un grupo pero será subordinado (Pope 2000). Finalmente, en monos aulladores negros se ha determinado que la variación dominancia de los machos de un grupo puede estar más relacionada con su capacidad para establecer relaciones sólidas con las hembras que a sus relaciones entre machos (Van Belle et al. 2008). En la misma especie, un estudio sugirió que las hembras muy raramente participan en interacciones agonísticas y no se encontró ninguna jerarquía de dominancia. Las relaciones entre las hembras de un grupo eran principalmente afiliativas, además que la fortaleza de las relaciones entre ellas aumentó con el nacimiento de una cría (Van Belle et al. 2011). Estudios posteriores en la misma especie determinaron que el parentesco tiene un papel en las relaciones sociales positivas entre los individuos, las hembras familiares tenía relaciones más fuertes y menos agresivas entre sí que en las hembras sin relación genética. Por el lado de los machos, sus relaciones se basaron en la tolerancia y la evitación, con pocas actividades afiliativas o agonísticas entre ellos (Van Belle et al. 2014). En general, en monos aulladores, las hembras son más sociales que los machos

(Kitchen et al. 2015). Esta variabilidad en cuanto a la estructura social dentro y fuera de una misma especie incrementan el interés para estudiar la flexibilidad vocal en el Género.

2. Estado de conocimiento en cuanto a la producción, utilización y percepción vocal en la especie

2.1. Antecedentes en producción vocal

Variaciones estructurales en el repertorio vocal (vocalizaciones de corto y largo alcance): El repertorio vocal de los monos aulladores se ha investigado en solo cinco especies: *Alouatta palliata* (Altmann 1959; Baldwin y Baldwin 1976; Whitehead 1987), *Alouatta caraya* (Calegario-Marques y Bicca-Marques, 1995; da Cunha y Jalles-Filho 2007), *Alouatta pigra* (Whitehead 1995; Kitchen 2000), *Alouatta belzebul* (Whitehead 1995) y *Alouatta seniculus* (Sekulic y Chivers 1986; Drubbel y Gautier 1993; Whitehead 1995). Los autores clasificaron las vocalizaciones de largo alcance compuestas dos tipos de vocalizaciones (rugidos y ladridos) y sus variantes (Baldwin y Baldwin 1976; Whitehead 1995). En cuanto a las vocalizaciones de corto alcance, un estudio reciente resume los escasos estudios realizados en el Género a este propósito (da Cunha et al. 2015). Los pocos estudios clásicos publicados que se han ocupado de las vocalizaciones de baja intensidad son principalmente descriptivos, y realizados en tan solo dos especies (*A. palliata* y *A. caraya*). Estos estudios no comprenden ninguna espectrograma o bien de mala calidad y con interpretaciones funcionales no muy sólidas (Carpenter 1934; Altmann 1959; Baldwin y Baldwin 1976; Calegario-Marques y Bicca-Marques 1995). Estas limitaciones imponen serias restricciones al trabajo comparativo.

Variaciones estructurales en machos y hembras: Las descripciones casi son limitadas a los machos describiendo estas vocalizaciones como sonidos de baja frecuencia, sonidos ásperos / atonales, con picos marcados de bandas de amplitud de frecuencias (Whitehead 1995; Oliveira 2002). En cuanto a las vocalizaciones de las hembras se establece su diferencia estructural (menos intensas) pero de igual manera se identifican ambas categorías (Baldwin y Baldwin 1976). Debido a que la

mayoría de los estudios se han centrado en el comportamiento vocación masculina, hay análisis bioacústicas escasos de los repertorios de las hembras.

Variaciones morfológicas y la influencia en la producción vocal. Los monos aulladores presentan una modificación en la anatomía especializada del aparato vocal, con una amplificación del hueso hioides el cual se asocia con las vocalizaciones de largo alcance (Schön 1971). Además de un dimorfismo marcado entre machos y hembras en cuanto al tamaño del hioides y la masa corporal los cuales son más importantes en machos que en hembras. Lo anterior ha llevado lugar a una diferencia vocal entre machos y hembras a nivel de la intensidad de sus vocalizaciones de largo alcance en los cuales se han enfocado la mayoría de los estudios.

La influencia del hábitat en la producción vocal. Como se mencionó antes, los monos aulladores presentan patrones temporales de vocalización para contrarrestar las restricciones del hábitat. Se presenta una variabilidad en la emisión de las vocalizaciones de largo alcance emitidas durante el día, en las cuatro especies de mono aullador estudiadas en diferentes sitios, todas presentan un pico en las tasas de emisión vocal por la madrugada (*A. pigra*- Cornick y Markowitz 2002; *A. guariba* , da Cunha y Jalles-Filho 2007; *A. seniculus*- Baldwin y Baldwin 1976; *A. palliata* - Baldwin y Baldwin 1976; *A. caraya*- da Cunha y Byrne 2006). En las tres poblaciones estudiadas de *A. pigra* (Horwich y Gebhard 1983). En dos poblaciones de *A. guariba* (Mendes 1985) y una población de *A. seniculus* (Braza et al. 1981), se sugiere la existencia de un patrón “bimodal” en las vocalizaciones de largo alcance (por la madrugada y al atardecer). Por el contrario, en ninguna población de *A. palliata* se presenta este pico de emisión durante la tarde (Baldwin y Baldwin 1976), ni tampoco en dos de las tres poblaciones estudiadas de *A. seniculus* (Drubbel y Gautier 1993), ni en la población de *A. guariba* (da Cunha y Jalles-Filho 2007) o de *A. caraya* (da Cunha y Byrne 2006). Esta variabilidad en los patrones de emisión deja ver una estrategia tomada por cada especie con en respuesta a sus restricciones de su hábitat en particular.

2.2. Antecedentes de utilización y percepción de señales

Contexto de emisión de las vocalizaciones: ¿función? La variabilidad en la utilización de las vocalizaciones de mono aullador ha sido explorada para conocer su función, sobre todo en lo que respecta a las vocalizaciones de largo alcance. En cuanto a las vocalizaciones de corto alcance, los científicos hacen análisis descriptivos, sugiriendo que sirven sobre todo a la comunicación intragrupo. Una descripción más detallada del contexto de emisión así como los parámetros acústicos se realizó en *Alouatta caraya* (da Cunha y Byrne 2009), donde se describe la vocalización llamada “Moo” a la cual también se le asocia un papel de contacto. Esta vocalización es producida durante los desplazamientos del grupo ya que durante ellos existe un riesgo más alto de que los individuos se pierdan del grupo, pero también esta se emite en bajas tasas durante la alimentación o durante el reposo de los individuos. Aunque, esto parece indicar que, las "respuestas" pueden ser deseo de reunirse, los individuos no siempre producen el comportamiento más adecuado a tal fin. Por lo tanto estos datos dan poco apoyo a la idea de que los monos dan una única respuesta cuando están separados de otros individuos y que desean reunirse con ellos. Esto confirma que la separación no es una condición necesaria para producir estas vocalizaciones, el deseo de reunirse con los miembros del grupo puede ser suficiente (da Cunha y Byrne 2009).

A pesar de los diversos estudios en las vocalizaciones de largo alcance en monos aulladores, aun no se tiene claro cuál es su función. La hipótesis más comúnmente aceptada sobre la función de las vocalizaciones de largo alcance en monos aulladores es la regulación del uso del espacio (Carpenter 1934; (Altmann 1959; Baldwin y Baldwin 1976; Sekulic 1982b; Van Belle et al. 2013; da Cunha et al. 2015). La emisión vocal podría ser utilizada como una alternativa a las persecuciones y peleas que son energéticamente costosas (Kitchen 2004). Sin embargo, los autores varían en los mecanismos que se proponen para saber cómo se logra esta regulación. Sin embargo varias funciones se le ha otorgado a las vocalizaciones de largo alcance: cohesión del grupo (reportado durante la reunión de un grupo) (Sekulic 1982b; Oliveira 2002), defensa ante

depredadores (Whitehead 1995; Oliveira 2002), selección sexual (da Cunha et al. 2015), defensa de recursos (Sekulic 1982b), defensa de las parejas reproductivas (Sekulic y Chivers 1986a) y defensa de infantes (da Cunha et al. 2015). Aunque también los autores han dado una función intragrupo, sobre todo entre machos, otorgando una función de cooperación o competencia (da Cunha et al. 2015). Como podemos observar la función de las vocalizaciones de largo alcance ha sido explorada y al parecer puede ser utilizada en diferentes contextos de emisión, sin embargo un análisis profundo en la variabilidad de la secuencia podría darnos más índices sobre el tema.

Variabilidad en las tasas de emisión de acuerdo al contexto. Whitehead (1985) es uno de los únicos autores que ha evaluado la función en cuanto a las tasas de emisión de los diferentes tipos de vocalización de acuerdo al contexto. Se encontró en *A. palliata* la existencia de respuestas vocales en a los rugidos pero no a los ladridos en un sitio determinado. En otro estudio se demostró que la presencia de rugidos en las secuencias de largo alcance tenía un rol en la intensidad de la respuesta. Esta diferencia contextual se puede observar en *A. guariba*. Se demostró que 39 de 43 encuentros grupales desencadenaron una respuesta vocal conteniendo solamente rugidos. Por otro lado solamente cuatro de esos encuentros desencadenaron respuestas con secuencias compuestas por ladridos solamente o ladridos y rugidos (Chiarello 1995). Puede haber incluso diferencias más sutiles en las vocalizaciones clasificadas dentro de un tipo. Por ejemplo, Drubbel y Gautier (1993) clasifican dos tipos de rugidos (entendidos como la secuencia vocal compuesta de varias unidades) en mono aullador rojo y encontraron que los "rugidos largos" (> 1 min) se producen típicamente durante coros nocturnos (58/62 casos), mientras que los "rugidos cortos" eran con frecuencia producido durante las interacciones de corto alcance (36/62). Whitehead (1987) también encontró una diferencia entre los tipos de rugido en mono aullador de manto (*A. palliata*) -se informó que las "variantes rugido" (ver da Cunha et al 2015). Normalmente se produjeron en los coros del amanecer o durante las interacciones leves / distantes, mientras que los "rugidos completos" tenían más probabilidades de estar asociado con

encuentros cercanos con otros grupos. Sin embargo aún no queda claro el papel de los diferentes tipos de vocalizaciones de largo alcance dentro de la una secuencia vocal, así como las tasas de emisión en los diferentes contextos.

- *Capacidades perceptivas y la utilización vocal en machos y hembras.* Se ha demostrado que los machos de mono aullador son capaces de evaluar los opositores y la capacidad para defenderse, en el contexto de la competencia por las hembras. En un estudio realizado en la especie de *A. pigra*, fueron emitidas vocalizaciones de un individuo potencialmente infanticida. Se encontró que en grupos con presencia de infantes, los machos vocalizaron con mayor frecuencia, el lapso de respuesta fue menor y con mayor duración, en comparación con los grupos en los cuales no había la presencia de infantes (Kitchen 2004). Además, se demostró que cuando en un grupo las “probabilidades numéricas” estaban en su contra, es decir, la relación entre el número de machos potenciales que defienden el grupo y el número de machos intrusos, los machos alfa solo vocalizaban cuando había presencia de infantes en el grupo. Por el contrario si no hay presencia de infantes vulnerables en el grupo, los machos alfa raramente responden (vocalmente) a los intrusos y nunca responden cuando las “probabilidades numéricas” estaban en su contra (Kitchen 2004). En la misma especie, se encontró que las vocalizaciones emitidas por las hembras son facultativas, éstas podrían servir para fortalecer los lazos con su pareja reproductiva. En este sentido, experimentos de playback emitiendo vocalizaciones de largo alcance de hembras de monos aulladores rojos (*Alouatta seniculus*) provocaron más respuestas en los machos que lo que provocaron la emisión de vocalizaciones de largo alcance en donde había secuencias de hembras y machos juntos que donde había solo machos (Sekulic 1983). Asimismo, se demostró la importancia de la fortaleza de los lazos sociales entre machos. Los machos subordinados en asociaciones de largo plazo con un macho central tuvieron más respuestas vocales durante la emisión de voces de machos de otros grupos (por medio del altavoz) que aquellos machos subordinados en asociaciones de corto plazo (Kitchen 2004). Es decir que los individuos son

capaces de evaluar la capacidad de los adversarios a partir de las voces pero también la participación de los individuos toma en cuenta la jerarquía y la fortaleza de sus lazos sociales al interior del grupo. En la misma especie se demostró una influencia social sobre la tasa de emisión vocal y el inicio de una secuencia vocal. El macho residente que vocalizó más y que comenzó la mayoría de veces una secuencia vocal, fue aquel que mantenía más asociaciones sociales con las hembras más fuertes y el de mayor éxito de apareamiento que el resto de los machos del grupo (Van Belle et al. 2008). Ahora sabemos que durante una secuencia vocal los machos vocalizan más que las hembras y que la participación de las hembras así como los machos subordinados o juveniles es facultativa, pero aún no se tiene datos acerca de la coordinación de estas interacciones al interior de una secuencia. A partir de los estudios precedentes, se puede suponer que los individuos son capaces de discernir entre las voces de machos y hembras o la cantidad de participantes, pero aún no se sabe nada acerca de si los monos aulladores son capaces de reconocer las voces individuales.

2.3.- Comunicación multimodal

Los monos aulladores son conocidos por sus vocalizaciones de largo alcance que son acompañados de una postura cuadrúpeda y “displays” como romper ramas o pilo erección. Un estudio realizado en monos aulladores de manto evaluaron cuatro tipos de señalización multimodal: (1) audiovisual (2) visual-olfativo, (3) olfato-visual-táctil y (4) táctil – gustativa. Únicamente durante contextos sexuales. Las señales audiovisuales fueron las señales multimodales más observadas. El estudio sugiere unimodales pueden ser combinados y recombinados para formar señales complejas, multimodales. Sin embargo, en este estudio no se establece precisamente que tipos de vocalizaciones (largo, corto alcance) son combinadas. Este estudio sugiere que los monos aulladores son modelos ideales para el estudio de las señales multimodales. Aunque el tema debe ser más explorado para conocer qué es lo que impulsa la innovación de estas señales, como son transmitidas y alargar el estudio a otros contextos, edades

y ambos sexos, aquí solamente se estudia en contexto sexual.

De manera general estos estudios alientan a investigar más sobre las capacidades de flexibilidad de monos aulladores, pero un enfoque desproporcionado sobre la funcionalidad de las vocalizaciones de largo alcance así como al comportamiento vocal del macho ha desviado la atención de otros aspectos relevantes de su comportamiento. Aún hay varios aspectos a esclarecer a nivel de la flexibilidad a nivel de la producción, la utilización y la percepción vocal, así como de sus capacidades de comunicación multimodal.

Con el fin de elucidar las preguntas acerca de la flexibilidad vocal en mono aullador negro, en este trabajo el método se ha utilizado efectuando una fase observacional y otra experimental (playbacks). Por un lado se han realizado observaciones etológicas y registro acústico con la identificación de los individuos emisores en diferentes grupos: a) grupos de monos en condiciones de vida silvestre viviendo en un ambiente con condiciones estables (PNP) (N=8), b) grupos de monos habitando en fragmentos de selva a proximidades del PNP con condiciones de vida menos estables (perturbación antropogénica) (N=7) y c) grupos de monos en condiciones de cautiverio (N=4 grupos y 2 individuos solitarios). El número de grupos y su composición varía para cada uno de nuestros objetivos (ver por cada capítulo). Una vez registradas las vocalizaciones se analizaron a dos niveles: tipo de vocalización y secuencia vocal. Parámetros que han sido dejado de lado en los estudios precedentes.

Objetivos

El objetivo general de esta tesis fue evaluar la influencia de las presiones sociales (contexto social) sobre la complejidad de las habilidades comunicativas del mono aullador negro (*Alouatta pigra*) y evaluar su flexibilidad en los diferentes niveles de producción, utilización y percepción vocal, así como sus capacidades de señalización multimodal. A nivel de la flexibilidad en la *producción y utilización* vocal aún no se cuenta con un repertorio completo y un análisis cuantitativo- cualitativo sólido de las vocalizaciones de largo y corto en todas las clases

de edad y ambos sexos en los diferentes contextos de emisión en ninguna especie del Género. A nivel de la flexibilidad en *producción vocal y percepción*, aun no se sabe nada sobre el nivel de variabilidad acústica inter-individual, si esta es presente en los diferentes tipos de vocalizaciones y si lo anterior es percibido por los individuos mostrando un reconocimiento auditivo. A nivel de la flexibilidad durante la *interacción vocal* aún se desconoce cómo los individuos de diferentes clases de edad y sexos coordinan o ajustan sus vocalizaciones dentro de una secuencia vocal, y si ésta varía en los diferentes contextos de emisión. A nivel de la *comunicación multimodal* poco se sabe acerca de sus habilidades de combinación de señales o innovación para contrarrestar su capacidad vocales limitadas. Esta tesis tuvo las siguientes preguntas particulares:

1- Flexibilidad en la producción y la utilización: repertorio vocal (capítulo 2)

¿Cuál es el repertorio vocal de la especie en términos de estructuras acústicas y contextos de emisión? ¿Cuál es el grado de estereotipos en los diferentes tipos de vocalizaciones? ¿Cómo están distribuidos los diferentes tipos de vocalizaciones entre las diferentes clases de edad y sexos? ¿Cuál es la importancia de las secuencias vocales de largo alcance en comparación con otras vocalizaciones emitidas fuera de ellas? ¿Existe una variabilidad en cuanto a los tipos de vocalizaciones y emisores dentro de una secuencia vocal?

2- Flexibilidad de la producción y la percepción vocal: la codificación de la identidad (capítulo 3)

¿Cuál es el nivel de variabilidad acústica individual? ¿Varía según el tipo de vocalización? ¿Es a partir de esta variabilidad que los congéneres son capaces de reconocerse? ¿Es posible evaluar la existencia del reconocimiento individual?

3- Flexibilidad durante la interacción vocal: la coordinación social en las emisiones vocales (capítulo 4)

¿Los individuos se coordinan temporalmente dentro de una secuencia vocal? Sabiendo que

durante una secuencia vocal donde todos los individuos participan, ¿Es posible evaluar si hay un momento predominante para la superposición o no superposición? ¿Esta superposición de notas entre los diferentes individuos es aleatoria en cuanto al sexo y la edad del emisor y en el contexto de emisión?

4- Flexibilidad multimodal: señales audiovisuales (capítulo 5)

¿Hay algún comportamiento audiovisual específico durante la emisión de las secuencias de largo alcance (aparte la postura descrita – cuadrúpeda, pilo erección)? Si existe, ¿Cómo se distribuye entre las clases de edad y sexo? ¿Esta señal añadida al comportamiento vocal es una señal comunicativa y cuál es el valor añadido a la señal inicial? ¿Existe una influencia social sobre la distribución de estas señales?

CAPITULO 1.

Marco teórico



1. Producción vocal

1.1. ¿Una emisión vocal de reflejo o controlada?

El control voluntario vocal es un tema que ha sido debatido por los investigadores ya que durante un tiempo se creyó que la producción vocal en primates eran solamente el reflejo del estado del individuo. Estudios recientes dan muestra de una posible flexibilidad vocal. Dicho control voluntario es un pre-requisito de flexibilidad de la producción y utilización vocal. Así mismo, durante muchas décadas se había pensado que la falta de plasticidad acústica en primates no humanos era esencialmente debido a las diferencias con los seres humanos en la forma del aparato vocal (Lieberman 1993). Ahora sabemos que el impacto de esta diferencia anatómica de la articulación se sobreestimó. Por lo tanto, el debate se ha desplazado progresivamente hacia las diferencias en el control neuronal de la producción vocal. La producción vocal como reflejo o no ha sido discutida por los científicos ya que cuestiona las capacidades de flexibilidad vocal en primates. Los primeros trabajos sobre la producción vocal defendían sobre todo un factor “reflejo” en la emisión vocal. Sin embargo los descubrimientos en cuanto al control neuronal han mostrado un cierto nivel de flexibilidad en la producción vocal que va más allá de un simple reflejo. Por lo tanto, el control vocal es un pre-requisito para la flexibilidad vocal. Estudios neurobiológicos en monos ardilla (*Saimirisciureus*) mostraron que estos animales tienen poco o ningún control sobre su producción vocal. Jürgens (1995) demostró que era posible inducir vocalizaciones mediante la estimulación eléctrica en algunos sitios cerebrales, además estas vocalizaciones fueron acompañadas por un estado aversivo o hedónico del individuo. El autor sugiere que las vocalizaciones fueron inducidas por los cambios en los estados de excitación. Estudios adicionales (en particular, mediante la lesión de zonas cerebrales) han demostrado que la corteza cingulada anterior (CCA) y posterior gris periacueductal (PAG) tienen implicaciones importantes en el control de la producción vocal en monos ardilla (Hammerschmidt y Fischer 2008). Dado el hecho de que estas zonas están relacionadas con el sistema límbico, se ha llegado

a la conclusión de que las vocalizaciones de monos eran expresiones emocionales, por lo tanto deja poco espacio para cualquier plasticidad controlada. Recientemente, estudios realizados con técnicas modernas ponen lo anterior en duda, mostrando que existe un control bajo ciertas condiciones. Un estudio muestra la aparente dicotomía entre primates humanos y no humanos aunque aún es objeto de debate. Este estudio ha demostrado que el área CPFVL (Cortex Ventrolateral prefrontal) está relacionada con la producción vocal espontánea en mono titi (*Callithrix jacchus*) (Simões et al. 2010). Los autores estudiaron la actividad neuronal de esta área mediante el análisis de la expresión de genes de expresión inmediata temprana (IEGs- de sus siglas en inglés "Immediate early gene": genes activados transitoria y rápidamente como respuesta a una amplia variedad de estímulos celulares), durante la emisión vocal de los titíes en respuesta a vocalizaciones específicas de la especie, las cuales fueron emitidas mediante altavoces. Los resultados muestran una gran actividad de esta zona durante la producción vocal, pero no durante la recepción acústica de las vocalizaciones. Este estudio es corroborado por un reciente hallazgo en una especie de primate del Viejo Mundo (*Macaca mulatta*). Hage y Nieder (2013) registraron la actividad neuronal del CPFVL de macacos, en el experimento los primates tenían que emitir una vocalización cuando una señal visual aparecía en una pantalla. Los resultados demostraron que el inicio de una vocalización voluntaria (es decir, la preparación mental al emitir la vocalización) se correlacionaba con una mayor actividad en esta área. Por lo tanto, la CPFVL parece estar implicada en el control de la producción vocal en primates no humanos. A los individuos se les presentaron estímulos de alimento y sociales. Frente al alimento el córtex pre-motor no fue activado, contrariamente a la presentación de estímulo auditivo conteniendo vocalizaciones de otros individuos. Lo que destaca la importancia del factor social en la producción vocal.

1.2. Niveles de variación vocal

Antes de hablar de los niveles de variación vocal es necesario saber que la plasticidad en la producción vocal se refiere a los cambios en las características dentro del espectro sonoro (por

ejemplo, rango de frecuencias, frecuencias máxima y mínima, modulación de frecuencias) y las características temporales de las vocalizaciones (por ejemplo, la duración de una nota y la duración del silencio inter-nota). Esos cambios están controlados por varios procesos neuronales, influenciados por restricciones genéticas y de maduración, pero también por factores ambientales y especialmente sociales.

La producción vocal es la emisión de una vocalización que contiene un conjunto particular de características acústicas del individuo emisor (Seyfarth y Cheney 1997). Para entender la producción vocal es necesario tener en cuenta el concepto de “repertorio vocal” de una especie.

El repertorio vocal corresponde a un conjunto de estructuras acústicas propias a una especie (Gautier 1978). Este repertorio está compuesto de varios tipos de vocalización que son diferentes en su estructura acústica la cual es más o menos estereotipada. Un tipo de vocalización determinado es emitido por varios individuos de una misma clase de edad o sexo. Dentro del repertorio vocal de una especie se pueden distinguir clásicamente las vocalizaciones que se diferencian en su estructura y que son asociadas a algunos comportamientos y contextos, por ejemplo sexuales (vocalización de cópula - Pfefferle et al. 2008; Bouchet et al. 2010), interacciones pacíficas y agonísticas inter-individuales (vocalizaciones de contacto - Macedonia 1986; Lemasson y Hausberger 2004); vocalizaciones de amenaza, (Gouzoules y Gouzoules 1989); vocalizaciones de peligro (Hauser 2000) o durante eventos exteriores vitales (por ejemplo: vocalizaciones de alarma - Seyfarth et al. 1980 y vocalizaciones de alimentación - Hauser y Marler 1993).

Por lo tanto, el repertorio vocal puede variar de una especie a otra en cuanto a su *tamaño* (número de tipos de vocalizaciones) (McComb y Semple 2005), su *diversidad* (la proporción relativa de uso de los diferentes tipos de vocalizaciones) (Harcourt et al. 1993), su *organización* (el grado de asociación entre los elementos acústicos al interior del repertorio, por ejemplo, notas que forman sílabas, que a su vez forman frases y éstas cantos (Hauser 2000), el *grado de la variación en la*

estructura acústica intra (por ejemplo la subdivisión de tipos de unidades vocales en subtipos, coeficientes de variación en ciertos parámetros acústicos, el grado de plasticidad acústica-capacidad de modular el sonido y aprender nuevos de un individuo) e *inter-individual* (por ejemplo la habilidad de enviar una señal en la cual esta codificado en los parámetros acústicos el sexo, edad y la identidad del individuo que la emite) (Hammerschmidt y Fischer 1998; Bezerra y Souto 2008).

Debido a todo lo anterior podemos observar que una señal puede vincular tres tipos de mensajes:

1) emocional: refleja el estado psicofisiológico del emisor (Fichtel et al. 2001) (orangután - Spillmann et al. 2010), 2) referencial: transmisión de la información relacionada con un estímulo externo tal como una fuente de alimento (por ejemplo, macaco - Dittus 1984 ; tamarino - Roush y Snowdon 2000), o el riesgo de depredación (por ejemplo, tipo de depredador – mono de Campbell - Ouattara et al. 2009), o grado de peligro inminente: chimpancé - Slocombe y Zuberbühler 2005) e 3) identidad: transmisión de la información respecto al género, la edad, el tamaño, su estado jerárquico e identidad individual (Catchpole y Slater 2003; Egnor y Hauser 2004).

1.3. Variabilidad acústica y factores intrínsecos

1.3.1. Influencias genéticas

No es posible dejar a un lado las influencias “innatas” en la variabilidad acústica. Los factores genéticos sobre el repertorio vocal de una especie tienen un papel determinante. Los estudios han demostrado la relación entre las similitudes entre especies filogenéticamente cercanas y sus estructuras acústicas (por ejemplo colobos - Oates y Trocco 1983; cercopitecos - Gautier 1988; gibones - Geissmann 2002b). Estudios experimentales de aislamiento social demostraron que individuos híbridos (gibbons - Brockelman y Schilling 1984 ; Geissmann, 1984; macaques - Owren et al. 1992) a los que se les indujo sordera mostraron un determinismo genético importante en su repertorio vocal (Talmage-Riggs et al. 1972). Los primeros estudios

han demostrado que incluso privados de la experiencia, los jóvenes monos del Nuevo Mundo pueden producir estructuras acústicas como las del adulto. Por ejemplo, se ha demostrado en el mono ardilla (*Saimiri sciureus*) que las vocalizaciones “peep”, que son emitidas durante el aislamiento social, tienen una estructura igual que aquellas del adulto, además de la existencia de una “firma vocal” individual (vocalización con parámetros acústicos exclusivos al individuo) antes de la primera semana de vida. Esto sugeriría que las vocalizaciones están determinadas genéticamente (Lieblich et al. 1980). Adicionalmente, Winter y colaboradores (1973) estudiaron infantes de monos ardilla criados sin estimulación auditiva de sus congéneres, es decir, con madres silenciadas quirúrgicamente. Los autores no encontraron diferencias en el repertorio vocal entre los infantes aislados acústicamente y los infantes control, ni entre los infantes y los adultos. Esos dos estudios sugieren un repertorio vocal determinado genéticamente en monos ardilla. Por lo tanto, desde el nacimiento, un joven mono tiene todo el repertorio de su propia especie. En otro estudio de hibridación se estudiaron las vocalizaciones de largo alcance de infantes híbridos pertenecientes a dos subespecies de titi (*Saguinus fuscicollis Nigrifrons* y *S. f. Illigeri*) en cautiverio, los cuales fueron albergados junto a una tercera subespecie (*S. f. Fuscicollis*). Cada una de ellas tiene una vocalización de largo alcance específica, los híbridos desarrollaron una mezcla no solo de las vocalizaciones de sus padres, pero también de la tercera subespecie sin relación genética (Hodun et al. 1981), lo cual no se explica por el factor genético. Por lo tanto existe también una influencia de la experiencia durante el desarrollo del mono infante, es decir la existencia de un componente social, lo cual explicaré más adelante (aprendizaje durante el desarrollo y en adultos).

1.3.2. Influencias Morfológicas

Por otro lado, la maduración morfológica puede desencadenar una variación acústica no plástica durante el desarrollo. Características físicas y fisiológicas de los individuos pueden afectar la estructura de sus vocalizaciones (Hauser 1993). Algunos parámetros acústicos pueden variar con la edad, y particularmente con la maduración morfológica del tracto vocal. En este

sentido, se ha encontrado una correlación positiva entre la duración y la frecuencia de las vocalizaciones con la edad del individuo, debido a la maduración física (crecimiento de los pulmones y las cuerdas vocales) (Gautier y Gautier 1977). Este desarrollo puede ser continuo o discontinuo y dependiendo de la especie, afecta de manera diferente machos y hembras (Janik y Slater 1997). Las características individuales como la edad y el sexo pueden ser codificados en la estructura de las vocalizaciones, sobre todo porque estos parámetros son generalmente correlacionados con las diferencias en tamaño y peso (Fitch y Hauser 1995; Ey et al. 2007). Por lo que los parámetros acústicos se ven influenciados por estas diferencias morfológicas, por ejemplo en el tití cabeciblanco-*Saguinus Edipo* y en el tití común-*Callithrix jacchus* los machos producen vocalizaciones más cortas que las hembras y más graves (Ey et al. 2007). A pesar de las fuertes similitudes acústicas de adultos y jóvenes y las restricciones de maduración durante el desarrollo, (Elowson et al. 1992) se ha demostrado la existencia de un cambio durante la infancia en varios parámetros acústicos de dos tipos de vocalizaciones en titíes pigmeos (*Cebuella pygmaea*). La falta de la estereotipia de las vocalizaciones con la edad, sugiere que la maduración física no es el único factor involucrado en el desarrollo vocal.

1.3.3. Influencia emocional y la producción vocal

Así mismo, otras características intrínsecas individuales pueden jugar un papel no plástico en su producción vocal. Por ejemplo, Fichtel y colaboradores (2001) estudiaron las vocalizaciones del mono ardilla en estados aversivos, implantando electrodos en su cerebro. Los resultados demostraron que se da una modificación en la frecuencia máxima, el rango de frecuencias y los armónicos de las vocalizaciones cuando el estado emocional del individuo cambia. Por lo tanto los autores sugieren que los estados aversivos influyen en la estructura acústica. Así mismo, recientes hallazgos muestran que el estado emocional del individuo puede codificarse dentro de la vocalización. Por ejemplo dentro de contextos específicos agonistas, durante la depredación, la alteración del grupo, la separación del bebé de la madre, movimiento del grupo pueden variar algunas características acústicas. Un estudio demostró de manera

experimental en tres especies de monos (monos de Campbell, monos de Brazza y mangabeyes) que durante la separación de los individuos del grupo se produjeron altas tasas vocales que fueron disminuyendo después de la reunión (Lemasson et al. 2012). Estas modificaciones vocales reflejadas a partir de un estado emocional alterado ha sido demostrado lémures ratón (Zimmermann 2010), macacos (Gouzoules y Gouzoules 2000) y babuinos (Rendall 2003).

1.3.4. Control voluntario de la producción vocal y los procesos neuronales de la vocalización

Durante muchas décadas se había pensado que la falta de plasticidad acústica en primates no humanos era esencialmente debido a las diferencias con los seres humanos en la forma del aparato vocal (Lieberman 1993). Ahora sabemos que el impacto de esta diferencia anatómica de la articulación se sobreestimó. Por lo tanto, el debate se ha desplazado progresivamente hacia las diferencias en el control neuronal de la producción vocal. Estudios neurobiológicos en monos ardilla (*Saimirisciureus*) mostraron poco o ningún control sobre su producción vocal. Jürgens (1995) demostró que era posible inducir vocalizaciones mediante la estimulación eléctrica en algunos sitios cerebrales, además estas vocalizaciones fueron acompañadas por un estado aversivo o hedónico del individuo. El autor sugiere que las vocalizaciones fueron inducidas por los cambios en los estados de excitación. Estudios adicionales (en particular, mediante la lesión de zonas cerebrales) han demostrado que la corteza cingulada anterior (CCA) y posterior gris periacueductal (PAG) tienen implicaciones importantes en el control de la producción vocal en monos ardilla (Hammerschmidt y Fischer 2008). Dado el hecho de que estas zonas están relacionadas con el sistema límbico, se ha llegado a la conclusión de que las vocalizaciones de monos eran expresiones emocionales, por lo tanto deja poco espacio para cualquier plasticidad controlada.

Recientemente, un estudio muestra la aparente dicotomía entre primates humanos y no humanos aunque aún es objeto de debate. Este estudio ha demostrado que el área CPFVL (Cortex Ventrolateral prefrontal) está relacionada con la producción vocal espontánea en mono titi (*Callithrix jacchus*) (Simões et al. 2010). Los autores estudiaron la actividad neuronal de esta

área mediante el análisis de la expresión de genes de expresión inmediata temprana (IEGs- de sus siglas en inglés "Immediate early gene": genes activados transitoria y rápidamente como respuesta a una amplia variedad de estímulos celulares), durante la emisión vocal de los títes en respuesta a vocalizaciones específicas de la especie, las cuales fueron emitidas mediante altavoces. Los resultados muestran una gran actividad de esta zona durante la producción vocal, pero no durante la recepción acústica de las vocalizaciones. Este estudio es corroborado por un reciente hallazgo en una especie de primate del Viejo Mundo (*Macaca mulatta*). Hage y Nieder (2013) registraron la actividad neuronal del CPFVL de macacos, en el experimento los primates tenían que emitir una vocalización cuando una señal visual aparecía en una pantalla. Los resultados demostraron que el inicio de una vocalización voluntaria (es decir, la preparación mental al emitir la vocalización) se correlacionaba con una mayor actividad en esta área. Por lo tanto, la CPFVL parece estar implicada en el control de la producción vocal en primates no humanos.

1.4. Variabilidad acústica y factores extrínsecos

1.4.1 Influencias de la estructura del hábitat

Existen restricciones a nivel de la estructura del hábitat que pueden influenciar la producción vocal de monos en la estructura acústica o tamaño repertorio. Por ejemplo en hábitats con **poca visibilidad** los individuos han desarrollado adaptaciones, monos arborícolas que habitan en zonas de poca visibilidad (vegetación abundante) han desarrollado un repertorio vocal discreto, compuesto por tipos de vocalizaciones estereotipados que limitan el riesgo de posible confusión. Mientras que los primates que habitan en la sabana (con un hábitat menos restrictivo visualmente), poseen un repertorio “graduado”, con muchas estructuras transitorias entre los diferentes tipos de vocalizaciones (Marler 1967; Fischer et al. 2001). Sin embargo, muchos repertorios de primates no son ni completamente discretos, ni completamente graduados (Green y

Marler 1979; Hammerschmidt y Fischer 2008). Por lo tanto, el nivel variación en los tipos de vocalizaciones dentro de un repertorio vocal no se distribuye uniformemente de un tipo a otro. En cercopitecos y mangabeys el grado de la variabilidad intra-interindividual es más importante en las vocalizaciones afiliativas que en vocalizaciones agonísticas o de alarma (Lemasson y Huasberger 2011; Bouchet et al. 2012), lo cual sostiene la importancia de la vida social en la flexibilidad vocal. Otro estudio realizado en macacos reporta un aumento en las tasas vocales individuales en un ambiente con poca visibilidad con respecto a otro ambiente más luminoso (Koda et al. 2008). El **ruido de fondo** ambiente puede superponerse con las vocalizaciones y limitar la transferencia de la señal. La comunicación vocal puede ayudar a hacer frente a esta limitación. Esto es particularmente cierto para los monos del Nuevo Mundo que viven en un hábitat boscoso, donde la visibilidad es generalmente pobre, por lo que son altamente dependientes de la comunicación vocal. Los animales y los seres humanos utilizan tres técnicas para evitar que la vocalización sea cubierta por el ruido de fondo: aumentar la amplitud de las vocalizaciones (efecto Lombard), su duración (Brumm et al. 2004) o esperan a que el ruido de fondo sea menor para emitir una vocalización (Versace et al. 2008). Estas estrategias también han sido demostradas en Monos del Nuevo Mundo. Brumm y colaboradores (2004) revelaron que la amplitud la duración de las sílabas en las vocalizaciones de los monos títies aumentaba cuando el ruido de fondo ambiente aumentaba. En esta misma línea, se encontró que los títies son capaces de controlar la duración y la amplitud de sus vocalizaciones de largo alcance en respuesta a un silencio predecible y periódico, además de manera experimental se comprobó que los individuos vocalizaban durante las fases de silencio (Egnor et al. 2007). Así mismo, durante el ruido de fondo, los títies aumentan la amplitud en sus vocalizaciones para cubrir el ruido de fondo del ambiente. Estos resultados sugieren que los títies pueden modular su producción vocal dependiendo de un entorno sonoro cambiante (Egnor et al. 2007). Por último, otro factor es la **restricción de propagación del sonido**. Muchas especies de primates que habitan en selvas tropicales parecen concentrar sus vocalizaciones de larga distancia sobre todo durante el

amanecer, por ejemplo los monos aulladores (Sekulic 1982a; Whitehead, 1995; da Cunha y Byrne 2009). Una razón comúnmente citada es que la propagación del sonido es mejor durante esta "ventana de tiempo" (Gautier y Gautier 1977; Horwich y Gebhard, 1983; Cornick y Markowitz 2002), a pesar de un aumento del ruido de fondo (Wiley y Richards 1982). Sin embargo, también puede haber otras explicaciones inmediatas para tal patrón temporal, por ejemplo, en aves encontraron que los animales vocalizan al amanecer para evitar estrés por calor (Sekulic 1982a). Por otra parte, los monos aulladores (Horwich y Gebhard 1983; Cornick y Markowitz 2002) parece tener un patrón bimodal con un pico de vocalizaciones durante la puesta del sol y con reducciones de las tasas vocales al mediodía. (Sekulic 1982a) también informó de una reducción en la actividad vocal a mediodía en mono aullador ursino, posiblemente el momento del día con las peores condiciones ambientales para la propagación del sonido (Wiley y Richards 1982). Por el contrario, (Drubbel y Gautier 1993) reportaron que el mono aullador rojo emite vocalizaciones la noche cuando los gradientes de temperatura son favorables y la turbulencia del viento es escaso, lo que ayuda la propagación del sonido (Wiley y Richards 1982). Un cuarto patrón es presentado en mono guariba, con una notable ausencia de coros al amanecer (Chiarello 1995; Oliveira 2002; da Cunha y Jalles-Filho 2007; Holzmann et al. 2012). Si la falta de un pico de vocalizaciones al amanecer en esta especie, o la falta de un pico de la tarde, es el resultado de la variación de las condiciones ambientales u otros factores, tales como la densidad de población, requiere de mayor investigación (da Cunha et al. 2015).

1.4.2. Influencias sociales en la producción vocal

Existe una variedad de estudios que demuestran que las influencias sociales inducen una modificación en las propiedades vocales en primates no humanos en el adulto. En algunas especies, ha sido demostrado un cambio en la estructura acústica de sus emisiones dependientes de las interacciones entre interlocutores.

1.4.2.1. Variaciones acústicas dialectales y firmas de grupo

Se ha demostrado la existencia de "dialectos" que son socialmente transmitidos. La

identidad de grupo a veces se codifica en la estructura acústica como una firma vocal. Esto se demostró en el macaco japonés, se compararon las vocalizaciones de dos poblaciones demostrando que cada una presentaba una “firma vocal” la cual aparece meses después durante el desarrollo vocal (Tanaka et al. 2006). En chimpancés, dos comunidades difieren vocalmente debido a la cercanía geográfica lo cual genera un mayor riesgo de competencia (Crockford et al. 2004a). En esta línea de estudio, se ha demostrado que el tití cabeciblanco codifica la identidad de su grupo en sus vocalizaciones de largo alcance (Weiss et al. 2001). Del mismo modo, se ha demostrado variaciones en la estructura de dos tipos de vocalizaciones (“J” y “trinos”) de las poblaciones de monos tití pigmeos (de la Torre y Snowdon 2009). Esas firmas vocales poblacionales han sido nombradas dialectos, y se explicarían como la copia de las vocalizaciones al interior del grupo. Aunque es necesario realizar investigaciones complementarias en las poblaciones que se comparan, para excluir otras explicaciones posibles, como por ejemplo las diferencias genéticas y del hábitat. Sin embargo, se ha demostrado que los dialectos no están relacionados con divergencia genética intergrupales (Hafen et al. 1998), ni tampoco con el factor del hábitat compartido (Crockford et al. 2004), o bien de un posible factor geográfico. En orangutanes de igual forma se evidenció la presencia de dialectos poblacionales que no están ligados a la genética o a factores geográficos. Los autores sugieren que en esta especie existe una “cultura vocal” (Wich et al. 2012). Los trabajos anteriores nos dejan ver que la experiencia juega un papel esencial en la adquisición de dialectos.

1.4.2.2. Innovación vocal

Por otra parte, se ha informado de las diferencias entre las poblaciones cautivas y silvestres de la misma especie y se da evidencia a sus capacidades de innovación. En monos de Cambell se analizaron las vocalizaciones de alarma en grupos de vida silvestre y en cautiverio. Los individuos de vida silvestre presentaron las vocalizaciones de alarma específicas de depredadores que no están presentes en los individuos en cautiverio (Lemasson et al. 2004). Sin embargo los monos en cautiverio desarrollaron una variante de esta vocalización de alarma que se

emitió en presencia de los humanos que no fue presente en los monos de vida silvestre (Ouattara et al. 2009). También ha sido demostrado en primates no humanos la innovación vocal.

Chimpancés en cautiverio comenzaron a producir nuevas vocalizaciones ("gruñido extendido") para llamar la atención humana (Hopkins et al. 2007). De igual manera, en orangutanes en vida silvestre se ha demostrado la capacidad de inventar vocalizaciones arbitrarias que se propagan a través del aprendizaje social (Wich et al. 2012). En la misma especie en cautiverio se demostró su capacidad de imitar el chiflido del humano (Wich et al. 2009).

1.4.2.3. Convergencia, Divergencia y "Vocal sharing"

Otro ejemplo de la plasticidad vocal influenciada por la vida social es la existencia de vocalizaciones compartidas entre miembros del grupo, sobre todo en el caso de parejas preferenciales. Las hembras de monos de Campbell tienen dentro su repertorio una serie de variantes de vocalizaciones de contacto (que varían en la modulación de frecuencia) (Lemasson y Hausberger 2003), dichas variantes fueron encontradas en el repertorio de las hembras quienes tienen relaciones estrechas presentando así un repertorio vocal compartido entre ellas. Así mismo, se determinó que este repertorio compartido no tenía relación con el nivel de semejanza genética pero sí con el grado de afiliación (altas tasas de acicalamiento) (Lemasson et al. 2011). Las variantes de las estructuras vocales y la red de intercambio vocal entre las hembras varían de año en año de acuerdo a los cambios en el grupo y la afinidad entre ellas (Lemasson y Hausberger 2004). Del mismo modo se verificó experimentalmente (por medio de playbacks) que estas variantes codificaban efectivamente información de identidad (Lemasson y Hausberger 2005). El grado de integración de un individuo en la red social también puede dar forma al grado de variabilidad en vocalizaciones afiliativas dentro de su repertorio, por ejemplo, en monos de Campbell, los individuos socialmente más integrados emiten un mayor número de variantes de vocalizaciones de cohesión (Lemasson y Hausberger 2004).

Estudios muestran la existencia de convergencias y las divergencias en la estructura vocal

ocasionadas por un cambio en las condiciones sociales. La convergencia vocal es el proceso en el cual las características acústicas distintas individuales se reducen para ajustarlas a las del interlocutor. El fenómeno se observa típicamente durante la formación de grupos, vinculación de la pareja reproductiva y la vinculación social no reproductiva (Tyack 2008). Por el contrario, la divergencia vocal es un proceso durante el cual se resaltan las características acústicas distintas individuales. Este patrón se ha observado durante las separaciones de individuos de un grupo y durante los encuentros intergrupales (Ford y Fisher 1983). Por lo tanto, los individuos emisores parecen alternar entre la necesidad de diferenciarse de los demás para guardar sus características de identidad individual y la necesidad de ajustarse a los demás para asegurar la vinculación social (Candiotti et al. 2012). Se demostró la existencia de convergencia vocal en monos tití pigmeo, modificando la estructura (ancho de banda y pico de frecuencias) de sus vocalizaciones “trino” en respuesta a la vinculación con una nueva pareja. Antes del emparejamiento, titíes muestran diferentes parámetros acústicos individuales en su trino. Dentro de las primeras seis semanas después de la vinculación, los trinos eran más homogéneos entre los compañeros (Snowdon y Elowson 1999). Los mismos autores estudiaron los cambios en las estructuras de trino después de la vinculación artificial entre machos y hembras (no familiares) en monos titíes comunes una especie monógama (Snowdon y Elowson 1999). De este modo, fue demostrado nuevamente una convergencia progresiva de sus vocalizaciones de contacto entre las parejas durante las primeras semanas (o año dependiendo de los parámetros acústicos) después de la vinculación. Ambos sexos divergieron de su estructura acústica individual, hacia una nueva estructura compartida y estable con el tiempo. Se ha demostrado que los adultos de titíes orejas negras modificaron la estructura de sus vocalizaciones de contacto (frecuencias y duraciones) cuando se alojan en la misma habitación con un nuevo grupo de congéneres (aunque este estudio no permite saber si existe convergencia o divergencia vocal). Estos resultados sugieren que los titíes mantienen la plasticidad vocal a lo largo toda su vida, y que el entorno social tiene un impacto sobre los parámetros acústicos de sus vocalizaciones (Rukstalis et al. 2003). Esta capacidad de los monos a

ajustar los parámetros acústicos de sus vocalizaciones en función de un nuevo compañero ha sido demostrada igualmente en gibones dúo macho-hembra (Geissmann 1999) o madre-cría (Koda et al. 2013) y chimpancés (Marshall et al. 1999). En monos de Diana se demostró la existencia de divergencia vocal entre las hembras durante situaciones de poca visibilidad en presencia de grupos vecinos. Por el contrario las hembras presentaron convergencia vocal durante sus interacciones vocales, emitiendo una vocalización similar a la de la otra hembra con la cual interactuaba (en cuanto a la modulación de frecuencia) (Candiotti et al. 2012). Estos dos procesos (convergencia y divergencia vocal) opuestos permiten a los emisores garantizar la proximidad espacial y la cohesión social con otros miembros del grupo.

1.4.2.4. Estatus social y plasticidad

El estatus social de un individuo puede afectar su producción vocal, que se traducirá en la variabilidad interindividual entre los miembros de un grupo. En babuinos (*Papio cynocephalus ursinus*), el rango jerárquico de los machos influye en la estructura acústica de sus vocalizaciones, si el individuo cambia de estatus enseguida se presenta un cambio en la estructura vocal (Fischer et al. 2004). También la tasa de emisión vocal puede ser afectada, por ejemplo, un chimpancé dominante generalmente emite más vocalizaciones “pant-hoots” que los machos subordinados (Mitani y Nishida 1993). Y en la misma especie, los chimpancés emiten diferentes subtipos de vocalizaciones de alarma, dependiendo de la intensidad del ataque o el estatus jerárquico del oponente (Slocombe y Zuberbühler 2007).

1.4.2.5. Ajuste vocal durante el intercambio vocal

También hay pruebas de ajuste vocal inmediato durante los intercambios vocales, un individuo es capaz de seleccionar en su repertorio la vocalización más cercana estructuralmente a la utilizada por su interlocutor. Este fenómeno se llama “ajuste vocal” durante los intercambios vocales. Un estudio en chimpancés reveló una asociación positiva entre la cantidad de tiempo que dos machos pasaron juntos y la semejanza en la estructura acústica de sus vocalizaciones a medida que avanzan a través de un sitio con restricción visual (necesidad de cohesión espacial),

los individuos convergen acústicamente durante un intercambio vocal (necesidad de cohesión social). Similitudes vocales entre los individuos parecen ser el resultado de un proceso dinámico que implica el intercambio (coros vocales) (Mitani y Brandt 1994). El ajuste vocal también ha sido encontrado en hembras de macacos japoneses (Sugiura 1998). Y en monos de Cambell como se mencionó anteriormente en un proceso de convergencia pero en intercambio vocal inmediato (Candiotti et al. 2012).

1.4.2.6. Efecto de audiencia

El efecto de la audiencia se encuentra cuando los animales modulan su comportamiento vocal, en consecuencia a la composición social o el comportamiento de la audiencia circundante (Di Bitetti 2005). Los estudios realizados en el impacto de la distancia entre emisor y el oyente. A largas distancias existe una disminución de las señales visuales y un aumento de la degradación del sonido durante su propagación. Schrader y Todt (1993) demostraron un efecto de la información visual, sobre estructura acústica de las vocalizaciones de contacto en monos títes comunes. Se registraron vocalizaciones cuando las parejas de títes tenían contacto visual y auditivo, cuando sólo tenían contacto auditivo, y cuando no tuvieron contacto auditivo ni visual. Encontraron un aumento en el inicio y el intervalo de frecuencias, la duración y la amplitud de sus vocalizaciones cuando la información visual de su compañero disminuyó, es decir que sin contacto visual existe un incremento de las vocalizaciones. En la misma línea de estudio, Norcross y Newman (1993) demostraron que las vocalizaciones “phee” de títes comunes presentaron frecuencias más altas, una redundancia de la señal (es decir, un mayor número de sílabas) y un aumento de la duración total cuando los individuos se encontraban aislados visual y acústicamente del resto del grupo con respecto a las vocalizaciones de los individuos que se quedaron en su colonia. Del mismo modo, Masataka y Symmes (1986) estudiaron las vocalizaciones de monos ardilla jóvenes aislados de su grupo, pero en los que se mantiene el contacto auditivo y visual. Se demostró que los individuos aumentaron la duración de sus vocalizaciones cuando la distancia de su grupo natal aumentaba. Además que los miembros de su

grupo también aumentaron la duración de sus vocalizaciones al llamar a los jóvenes. Estas modificaciones acústicas facilitaban la localización e identificación del individuo por sus congéneres.

1.5. Proto-sintaxis

Más allá de la flexibilidad a nivel de la unidad vocal, también se puede encontrar a un nivel más amplio: nivel de una secuencia vocal. Esta variación puede observarse en la composición del *tipo* de unidad vocal dentro de la secuencia vocal (emisión de unidades emitidas por el mismo individuo una tras otra) o en el *orden* y en el *ritmo* de sucesión. Estas variaciones pueden codificar información sobre la identidad (poblacional o individual). Se ha demostrado un patrón no aleatorio de sucesión de notas que componen una secuencia, lo que puede crear “firmas” individuales o poblacionales específicas (gibones - Geissmann 2002a). También la variabilidad puede conferir información respecto al contexto social. En el repertorio vocal de los monos Diana se incluyen siete tipos de vocalizaciones de contacto, cuatro consisten de una sola unidad ("A", "R", "L" o "H") y tres corresponden a la combinación de una unidad de prefijo (“R”, “L”o “H”) y la unidad "A" que ocupa la posición de sufijo. El uso de estos siete tipos de unidades vocales varía en función del contexto social en cuestión, incluida la actividad y la cohesión espacial del grupo. Una vez más el prefijo y sufijo proporcionan información adicional sobre la valencia del estado emocional del emisor (prefijos) y la identidad (sufijo) (Candiotti et al. 2012). Estas variaciones también pueden conferir información respecto al ambiente (sobre la naturaleza del peligro y el tipo de depredador). Un estudio en cercopitecos mostró la combinación de diferentes tipos de vocalizaciones ("Pyows" o "Hacks") que son emitidas en respuesta a la presencia de un depredador, envía una señal adicional al grupo para que éste se aleje de la zona. Si las vocalizaciones no se combinan, los individuos permanecen en el sitio (Arnold y Zuberbühler 2006). En monos de Cambell presentan tipos de vocalizaciones distintos respecto al tipo de depredador (“KraK” para un leopardo y “Hok” para un agila), se ha demostrado la agregación de un sufijo “oo” al final de la nota. El “KraK-oo” y "Hok-oo" se emiten en una

perturbación de contexto más amplio, respectivamente, si el peligro viene del suelo o del dosel (Ouattara et al. 2009). Así mismo en gibones que presentan canciones complejas con diferentes tipos de notas, estas varían no solo para anunciar su territorio, sino también en defensa a la depredación. Las canciones dirigidas al depredador se hacen de las mismas unidades vocales que componen las canciones “básicas” para anunciar el territorio pero las unidades se acomodan en orden diferente (Clarke et al. 2006). Finalmente además del tipo de vocalización y el orden de sucesión, los individuos pueden codificar la información variando el *ritmo* de la sucesión entre las unidades vocales para codificar la inminencia de un peligro o la identidad del emisor. En monos de Cambell la tasa de emisión vocal de “Krak” y “Krak-oo” aumenta con el peligro inminente (leopardo visto u oído), mientras que el ritmo de emisión de los “Hok” aumenta cuando el macho se aproxima al águila para atacarla (Lemasson et al 2010).

Todos estos estudios muestran que aunque la estructura acústica básica de una especie es fuertemente determinada por su genética en los monos, una modificación es posible a partir de las influencias sociales.

2. Utilización y percepción vocal

En esta parte abordaremos el vínculo entre la estructura acústica de la señal y el contexto (inmediato e histórico) de la utilización vocal, lo que permite que el destinatario pueda descifrar el significado del mensaje (Smith 1965). Hay 3 tipos de mensajes clave en los primates (estado interno del emisor, la naturaleza contextual y la identidad del emisor). Para demostrar experimentalmente que el significado puede estar relacionado con el estado interno del emisor, la naturaleza de un referente externo o la identidad del emisor, los Primatólogos a menudo recurren a estudios de experimentación por medio de playback. El análisis de la estructura acústica de las señales así como experimentos de playback emitiendo vocalizaciones muestran que los monos son capaces de decodificar este tipo de informaciones de la vocalización que escuchan, a pesar de no tener ninguna otra señal informativa (visual o contextual).

2.1. Comunicación emocional, referencial y de identidad: tres tipos de mensajes a codificar y decodificar

Se ha demostrado una variación en los parámetros acústicos de las vocalizaciones de primates que pueden codificar información diferentes niveles de información. El mensaje enviado puede ser **referencial**, es decir que la vocalización transfiere información sobre: una fuente de alimento (*Macaca sinica* - Dittus 1984), el éxito de un acto de la cópula (*Macaca Sylvanus* - Pfefferle et al. 2008), o el tipo de depredador, por ejemplo, aéreo vs terrestre (Zuberbühler et al. 1997). Para poder hablar de comunicación referencial, tres criterios deben ser validados (Seyfarth y Cheney 2010): (1) cada categoría contextual se asocia estructura acústica estereotipada y ningún otro contexto debe desencadenar la transmisión de esta estructura, (2) el individuo receptor adapta su respuesta al contexto (por ejemplo, subir a un árbol durante un ataque de leopardo y esconderse en un arbusto en un ataque águila - Seyfarth et al. 1980), (3) el mensaje debe ser vinculado únicamente por la voz, los individuos responderán correctamente a la vocalización incluso fuera de contexto (sin presencia de depredadores real).

El estado emocional del emisor también puede ser codificado en la estructura acústica. Se ha demostrado que existen vocalizaciones que tienen estructuras que ocasionan un efecto directo sobre el oyente, sin la necesidad del aprendizaje (por ejemplo, los gritos repetidos de angustia, amenaza, que son estridentes o que son desagradables para el oído). Sin embargo existen otros tipos de vocalizaciones que requieren el aprendizaje por condicionamiento para descifrar el mensaje y tomar una buena respuesta por ejemplo en las vocalizaciones de afiliación (Owren y Rendall 2001).

La codificación de **identidad** del emisor se ha demostrado en muchas especies de monos del nuevo o el viejo mundo (mangabey - Waser 1977; tití - Snowdon y Cleveland 1980; vervet Cheney y Seyfarth 1980; lémures - Macedonia 1986; macacos - Gouzoules y Gouzoules 1989; chimpancé - Mitani et al. 1996; mono ardilla -, Boinski y Mitchell 1997). El reconocimiento puede ocurrir entre individuos aparentados, familiares o por aprendizaje (reconocimiento a base de la

experiencia personal). En macacos y babuinos, hay un reconocimiento de la voz entre individuos aparentados (Rendall et al. 1996; Wittig et al. 2007). De igual forma existe la prueba del reconocimiento de individuos familiares (potencialmente relacionadas) de los individuos no familiares (monos araña - Ramos-Fernández 2005; chimpancés - Herbinger et al. 2009), aunque también se demostró en mandriles el reconocimiento auditivo sin relación de familiaridad (Levréro et al. 2015). Además se ha demostrado el reconocimiento los individuos con vínculos sociales “amigos” (babuinos - Lemasson et al. 2008). Por último, se ha evidenciado la discriminación de voz por dentro de los grupos (en babuinos, reconocimiento posterior a la migración entre machos y hembras - Lemasson et al. 2008), y entre los grupos (grupos de vecinos misma especie, en monos vervet (Cheney y Seyfarth 1982), y en grupos heteroespecíficos (Candiotti et al. 2013). En este sentido, la información enviada a cerca de la identidad del emisor también puede contener mensajes de edad, sexo y nivel jerárquico.

2.2. Variabilidad interindividual en el uso vocal: la importancia del sexo y el estatus social

Estas características también se reflejarán en el uso vocal por un individuo: 1) la presencia / ausencia de ciertos tipos de vocalizaciones (por ejemplo, vocalizaciones de largo alcance específicos a los machos adultos mangabeyes - Gautier y Gautier 1977; Waser 1982), 2) la frecuencia de emisión diferencial de ciertos tipos de vocalizaciones (por ejemplo, vocalizaciones de estrés de las hembras durante situaciones de amenaza *versus* las vocalizaciones de amenaza emitidas por los machos - Hohmann 1991), 3) su locuacidad (por ejemplo, la frecuencia de emisión de vocalizaciones de contacto que disminuyen con la edad en el mono Campbell - Lemasson et al. 2010), o 4) el contexto de la emisión (refinamiento o ajuste estricto de las vocalizaciones en contexto de alarma en monos vervet - Seyfarth y Cheney 1986).

Las diferencias de sexo en los patrones vocales pueden ir desde el uso de vocalizaciones específicas del sexo, hasta diferencias más sutiles, donde los sexos usan los mismos tipos de vocalizaciones a diferentes tasas de emisión, o en diferentes contextos (Zuberbühler et al. 1997;

Arnedo et al. 2009; Dubreuil 2014). Por ejemplo, las hembras chimpancés pueden producir todos los tipos de vocalizaciones de la especie, pero emiten vocalizaciones “de no sumisión” a tasas de emisión relativamente bajas en comparación con los machos (Clark 1993). Un ejemplo citado comúnmente respecto a las diferencias en las tasas de emisión ligadas al sexo son las vocalizaciones de largo alcance presentes en muchas especies de primates que tienen que ver con la defensa de territorio (Mitani y Stuht 1998). Esto podría deberse al hecho en que este tipo de vocalizaciones son emitidas durante la comunicación de larga distancia en la cual los machos están más implicados en proteger el grupo de grupos vecinos (Gautier y Gautier 1977; Marler y Tenaza 1977; Galdikas 1983; Ouattara et al 2009). Sin embargo, algunos estudios también han encontrado vocalizaciones de largo alcance en las hembras las cuales son emitidas de forma regular (Zimmermann 1995) o en raras ocasiones (Ouattara et al. 2009), y han puesto en evidencia las implicaciones de estas vocalizaciones en cuanto a la función social dentro del grupo (Ouattara et al. 2009a). El estatus social también puede verse reflejado en la utilización vocal. En babuinos, los machos dominantes emiten “Wahoo” más largos y agudos que subordinado (Fischer et al. 2004), mientras que un chimpancé dominante generalmente emite más “pant-hoots” que un subordinado (Mitani y Nishida 1993). Lo interesante aquí es que en caso de cambio en el estado jerárquico, hay un ajuste de los parámetros acústicos. En los babuinos, una caída en los resultados de la jerarquía en un acortamiento y una disminución de la frecuencia fundamental de su vocalización (Fischer et al. 2004) esta flexibilidad acústica se percibe y es utilizada por los miembros del grupo (como otros machos) para evaluar el estado de su oponente de y ajustar su respuesta (Kitchen et al. 2003). La utilización vocal manifiesta una manera fiable de un cambio de estatus. Por lo tanto, en los monos machos, una caída en la jerarquía da lugar a la desaparición de las vocalizaciones de largo alcance (Gautier 1998). Como podemos observar, la utilización vocal en cada especie se ve influenciada por su dinámica y estructura social particular.

2.2. Desarrollo social de la utilización vocal y de la percepción auditiva

Al interesarse a la utilización vocal, en primates no humanos existen una serie de pruebas de aprendizaje social del contexto de emisión apropiado (Seyfarth y Cheney 1997; Snowdon et al. 1997). La importancia de la experiencia y las influencias sociales sobre la ontogenia de esta faceta de la comunicación es menos debatida.

2.2.1. "Balbuceo" en infantes

Los titíes y tamarinos son, a nuestro conocimiento, las únicas especies de primates no humanos que utilizan el balbuceo durante la infancia (Elowson et al. 1998; Snowdon, 2009). Contrariamente del adulto, los infantes de tití pigmeo, tal como se presenta en los seres humanos, producen largas series de vocalizaciones repetidas, conteniendo vocalizaciones con características acústicas como un adulto y otras vocalizaciones únicas diferentes a las del adulto. Estas vocalizaciones se producen principalmente cuando los infantes están solos y cuando tienden a provocar la atención del resto de los miembros del grupo. Conforme los infantes maduran, presentan un decremento de estas secuencias vocales y un incremento en la proporción de las vocalizaciones semejantes a las de los adultos. Sin embargo, el balbuceo puede presentarse hasta la pubertad en los titíes pigmeos. Snowdon (2009) asume que el balbuceo es una práctica vocal que permite una clasificación de las vocalizaciones: el individuo elige las vocalizaciones con la estructura adecuada y las utiliza en el contexto adecuado, eliminando las otras de su repertorio vocal. Los titíes comunes también utilizan el balbuceo (Pistorio et al. 2006). De manera similar a los titíes pigmeos, las vocalizaciones infantiles son reemplazadas progresivamente por aquellas semejantes a los adultos durante el desarrollo hasta la edad adulta. Al mismo tiempo, los titíes comunes aumentan el uso apropiado de las vocalizaciones en un contexto pertinente: vocalizaciones se convierten en silencio después de la emisión de una vocalización de alarma emitidas por otro miembro del grupo, además progresivamente comienzan a participar en los intercambios vocales.

Por último, el balbuceo también se ha demostrado en el tamarino. Los adultos producen dos tipos

de vocalizaciones asociadas a la alimentación, los C- chirridos y los D- chirridos (Elowson et al. 1991). Los jóvenes producen estos dos tipos de vocalizaciones sin distinción (los C como D y los D como C) (Elowson y Snowdon 1994). Contrariamente a los adultos, los C- chirridos se utilizan por los jóvenes en una amplia gama de contextos, no únicamente en contextos relacionados con la alimentación, además ellos utilizan otros tipos de vocalizaciones durante la alimentación (Roush y Snowdon 2000). Entre la quinta y la octava semana de vida, los infantes comienzan a comer alimentos sólidos y se les enseña a alimentarse por sí mismos mediante la transferencia de alimentos. Roush y Snowdon (2001) estudiaron este comportamiento. La transferencia de alimento tuvo éxito cuando el adulto emite vocalizaciones relacionados con los alimentos (secuencias de D - chirridos). Los infantes incrementaron progresivamente el uso de las vocalizaciones asociadas a los alimentos en un contexto apropiado. Además hubo una disminución en la tasa vocal de otro tipo de vocalizaciones mientras que aumentaron la proporción de los alimentos obtenidos de forma independiente. Los monos títies comunes mezclan varios tipos de vocalizaciones durante sus secuencias vocales, que son comparables al balbuceo de los títies pigmeos (según lo descrito por Elowson et al. 1998). Estos resultados sugieren que las vocalizaciones de adultos durante las transferencias de alimentos pueden ser la oportunidad para que los infantes aprendan el uso adecuado de las vocalizaciones asociadas con la alimentación.

2.2.2 Ajuste en la utilización vocal en juveniles

Un ejemplo conocido en cuanto a la utilización vocal de monos jóvenes es la vocalización de alarma emitida por el mono vervet en presencia de un águila. En este caso el juvenil debe obtener las informaciones del contexto lo cual le dará la experiencia social. Hay un refinamiento progresivo de la utilización del tipo de sus vocalizaciones de acuerdo al contexto durante el desarrollo. En este sentido la observación del comportamiento de los adultos es determinante. El joven vervet aprende a seleccionar el tipo de vocalización de alarma apropiada para el tipo de depredador detectado progresivamente: por ejemplo, la alarma específica tras la detección de un águila que al inicio usaba para cualquier objeto volador (incluyendo una hoja de árbol), en

seguida el joven vocaliza al observar un animal volador, después un rapaz y al final utiliza la vocalización de alarma en el caso de las rapaces peligrosas solamente (Seyfarth y Cheney 1997). El aprendizaje será reforzado por el adulto el cual emite una vocalización en respuesta a aquella del joven mono pero únicamente cuando el contexto es el apropiado (Seyfarth et al. 1980). Algunos autores asumen que los monos tamarinos son capaces de producir las vocalizaciones asociadas al alimento semejante a los adultos, pero que son inhibidas por la competencia intragrupo (Roush y Snowdon 1999). De hecho, a veces tamarinos subordinados pueden mantenerse lejos de los alimentos. Algunos tamarinos juveniles continúan produciendo vocalizaciones con estructuras acústicas “infantiles” probablemente para limitar la agresión potencial por parte del individuo dominante. Los tamarinos también pueden mostrar cambios en su comportamiento vocal que son influenciados socialmente en una etapa temprana de su vida adulta. Cuando migran de su grupo natal y encuentran una pareja, es decir, cuando forman un grupo, muestran varias modificaciones en la tasa de sus vocalizaciones de alimentación (Roush y Snowdon 1994). Los individuos vocalizan menos durante la alimentación cuando su pareja está cerca (que cuando no tienen pareja o cuando está lejos). Lo que sugiere un papel muy importante de los factores sociales de afiliación en el cambio de uso vocal.

2.2.3. Desarrollo de las respuestas en juveniles

El mensaje vinculado también es aprendido, el joven mono a partir de la experiencia adoptará la buena respuesta (por ejemplo correr a esconderse en un arbusto) cuando escucha la vocalización de alarma emitida para el agila (Seyfarth y Cheney 1997). Un estudio realizado pone a prueba el desarrollo de la respuesta vocal en monos del Nuevo Mundo, en dicho estudio, los monos ardilla fueron separados de sus madres al nacer y criados por madres sustitutas (tubos cálidos con biberón, cubiertos con telas de algodón color café con una bocina que repetía vocalizaciones específicas de la especie) (Herzog y Hopf 1984). Se emitieron playbacks con vocalizaciones aversivas, las cuales disminuyeron el número de contactos y actividades lúdicas entre infantes y el objeto. Además hubo un aumento en el contacto con su madre sustituta. Por el

contrario, la emisión de las vocalizaciones de contacto dio lugar a un aumento en el comportamiento lúdico con el objeto. De acuerdo con este resultado, los autores argumentaron que la respuesta conductual a vocalizaciones parece ser determinada genéticamente más que social (ya que los individuos adoptaban comportamientos adecuados al tipo de vocalización sin experiencia social previa). No obstante en el estudio de (Seyfarth y Cheney 1997) se argumenta que el aumento de contacto con la madre sustituta durante la emisión de vocalizaciones aversivas mediante el objeto, podría ser una respuesta general a la angustia, y no sólo a la vocalización aversiva.

Por otro lado, se ha demostrado que los monos ardilla existe un aprendizaje en el cual los jóvenes aprenden a reconocer vocalizaciones “chuck” de otros miembros del grupo (McCowan y Newman 2000). Cuatro clases de edad diferentes fueron expuestas a la emisión de las vocalizaciones “chuck” de extraños, desconocidos, familiares lejanos, familiares cercanos e individuos asociados directamente. Se ha demostrado que los monos jóvenes no mostraron respuestas diferenciales entre las diferentes categorías de vocalizaciones, pero los subadultos y adultos respondieron vocalmente más a las vocalizaciones de los individuos con los que estaban más asociados socialmente. Esto sugiere la evidencia de aprendizaje vocal en el sistema de reconocimiento vocal.

2.2.4. La importancia de la experiencia social durante la crianza

Los machos adultos de monos titíes responden de manera diferente a la vocalización de un infante de acuerdo con su experiencia personal. Zahed y colaboradores (2008), evaluaron el efecto de la experiencia de la paternidad en las respuestas conductuales ocasionadas por las vocalizaciones infantiles. Los machos estudiados fueron divididos en dos grupos: padres experimentados (que han engendrado al menos dos camadas) y los machos inexpertos (que no han engendrado ninguna camada). Los machos se colocaron en jaulas conectadas por un puente (accesible visualmente). En la otra jaula, un mono ardilla infante (descendiente o desconocido) fue colocado y una vocalización infantil fue emitida. Los padres experimentados respondieron

más a ambos estímulos que los padres inexpertos. Por otra parte, los padres experimentados mostraron la misma tasa de respuesta entre los estímulos únicamente vocales y en presencia del infante, mientras que los machos inexpertos respondieron menos cuando había sólo la estimulación auditiva. Así, los resultados de la experiencia de los padres muestran un cambio en la respuesta afectiva del macho a las vocalizaciones infantiles. En el mismo estudio, se ha demostrado que los machos con cuidado parental presentan niveles menores de testosterona y altos de estradiol, como en el caso de los machos con experiencia, al contrario que los machos inexpertos. Por lo que se concluye que la experiencia podría afectar el comportamiento a través de un cambio en los niveles hormonales.

2.3. Ajuste vocal al contexto: ruido de fondo y tipo de audiencia

El efecto de enmascaramiento por el ruido de fondo ambiente tiene una influencia en la utilización vocal. Se ha demostrado en primates no humanos la capacidad de ajustar su utilización vocal a las condiciones sonoras del ambiente (ruido de fondo) o a las condiciones sociales, como el tipo de audiencia.

Los tamarinos son capaces de controlar el momento de sus combinaciones vocales de largo alcance en respuesta a un silencio predecible y periódico (Egnor et al. 2007). No solo pueden predecir el silencio y el momento de ruido de fondo, sino que también pueden utilizar las señales arbitrariamente para modular el momento de la vocalización. En un experimento, se utilizaron tres fuentes de ruido de fondo blanco alternados con secuencias de silencio. La primera y la segunda secuencia se componen de repeticiones del siguiente patrón: de 4 a 6 segundos de ruido de fondo, seguido por una señal acústica (vocalización), y luego un silencio de 3 segundos. Las señales acústicas eran sílabas "ti" o "lu" registradas por un ser humano. La tercera secuencia se componía de repeticiones del siguiente patrón: 4 a 6 segundos de ruido de fondo, seguido por una señal acústica, y luego un silencio de 1.5 segundos. En este caso, la señal era una sílaba "ja", también grabada de un ser humano. Las dos primeras secuencias se componen de silencios

lo suficientemente largos (3 segundos) para que los monos emitan una vocalización de largo alcance entera, mientras de la tercera con 1,5 segundos, los monos no emitieron esta vocalización de largo alcance, ya que el silencio fue demasiado corto. Las tres secuencias se emitieron regularmente a los monos durante los días consecutivos (Versace et al. 2008). Los autores demostraron que los tamarinos vocalizan más durante la primera mitad de los silencios largos que durante la primera parte de los silencios cortos. Por lo tanto, los tamarinos utilizan las señales arbitrariamente para predecir la longitud de los huecos de silencio y adaptaron su uso al contexto. En otro estudio se demostró, que la combinación de vocalizaciones de largo alcance de los tamarinos puede ser interrumpida súbitamente por señales visuales o auditivas (Muller 2003). Se emitió ruido de fondo o luz estroboscópica mientras títes estaban emitiendo secuencias vocales largas, y observaron que estas se interrumpían, pero que esta interrupción fue más eficaz mediante la señal auditiva. Los individuos en su mayoría dejaron de vocalizar después de una serie de dos silbidos, aunque la combinación dentro de las vocalizaciones de largo alcance normales se compone de forma sistemática de tres silbidos. Por lo tanto, los tamarinos son capaces de controlar tanto la expresión de una vocalización y la inhibición de esta.

Estudios muestran que de igual forma los monos pueden modular su comportamiento vocal en consecuencia a la composición social o el comportamiento de la audiencia circundante (Di Bitetti 2005). La utilización vocal, en términos de frecuencia de transmisión depende del número y la identidad de estos receptores potenciales. Por lo tanto, las tasas de emisión vocales de un individuo varía en función de: 1) el grado de relación en la audiencia (monos vervet - Cheney y Seyfarth 1985), 2) el grado de afiliación con la audiencia (chimpancés - (Mitani y Nishida 1993), 3) su estatus jerárquico en comparación con la audiencia (chimpancé - Townsend et al.2008); o 4) el número de congéneres que se encuentran próximos (monos tamarinos – Caine et al.1995; capuchinos - Di Bitetti 2005). El efecto de la audiencia se aplica principalmente a las vocalizaciones que tienen un papel en la cohesión social, alimentación o una función de alarma. En el caso de las vocalizaciones de alarma, la calidad de la audiencia es un factor importante a

considerar por el emisor, este evaluará si la producción de una señal aumenta el riesgo de ser detectado por el depredador.

Por ejemplo en monos vervet, los machos emiten vocalizaciones de alarma más frecuentes si una hembra está cerca, mientras que las hembras emiten preferentemente si los menores están cerca (Cheney y Seyfarth 1990). Estudios respecto a los efectos de la audiencia han sido llevado a cabo en chimpancés. Las hembras emiten más vocalizaciones de copulación en presencia de machos dominantes frente a los subordinados (Townsend et al. 2008), pero las hembras chimpancés emiten menos si una hembra de alto nivel también está presente (Townsend et al. 2008). En la misma especie, los machos a su vez emiten más vocalizaciones de alimentación tras el descubrimiento de la comida (Mitani y Nishida 1993), cuando se encuentran otros individuos con los que han formado una alianza (Slocombe et al. 2010). En las hembras de chimpancé existe una inhibición o producción de las vocalizaciones de "saludo" a los machos dominantes dependiendo de la identidad y el estado del receptor (Laporte y Zuberbühler 2010). En contexto de predación, los chimpancés emiten diferentes subtipos de vocalizaciones de socorro, dependiendo de la intensidad del ataque o el estatus jerárquico del oponente (Slocombe y Zuberbühler 2007), pero también utilizan estos subtipos de vocalizaciones estratégicamente. Las víctimas de ataques severos exageran la respuesta vocal al ataque si en la audiencia se encuentra al menos un congénere de igual o superior rango que el agresor (Slocombe y Zuberbühler 2007). Además, se observó que la probabilidad de que se emita una vocalización de alarma es mayor si en la audiencia se encuentran individuos que no se han dado cuenta del peligro (Crockford et al. 2012).

En el mismo contexto de depredación en monos del viejo Mundo. Estudios en vocalizaciones en monos de Diana demostraron que los individuos vocalizan al ver a sus predadores naturales (leopardo, águila), pero quedan en silencio ante los chimpancés (también depredadores) ya que estos son más propensos a seguirlos por los árboles, por lo tanto quedarse callados es más

prudente que señalar su presencia al depredador (Boesch y Boesch 1989).

El efecto de audiencia ha sido bien estudiado para las vocalizaciones emitidas al encontrar alimento. Sin embargo, las funciones de las vocalizaciones asociadas a los alimentos están siendo debatidas por la comunidad científica. Algunos autores sugieren que pueden ser señales engañosas, es decir, el individuo que vocaliza puede ocultar la información para tener una mayor cantidad de alimentos que otros, pero otros piensan que las vocalizaciones asociadas a los alimentos son señales honestas (Di Bitetti 2005). Por ejemplo, en los monos de vientre rojo (*Saginus labiatus*) existe un aumento en la tasa de vocalizaciones asociadas con alimentos, si al descubrir los alimentos se encontraban fuera del contacto visual con los demás miembros del grupo (Caine et al. 1995). Además el emisor incrementó la “guardia” en la zona donde se encontraban los alimentos, asegurándose de que el grupo era consciente de la presencia de alimentos y no se iría mientras él estaba comiendo. Por el contrario, en capuchinos (*Cebus apella nigrinus*), la latencia para producir vocalizaciones asociadas al encontrar alimentos dependía de varios factores: presencia de otro individuo cercano, la distancia de éste al alimento y el número de individuos presentes dentro de un alcance de 10 m alrededor de él. Entre mayor es el número de congéneres cerca del individuo que encuentra el recurso, las posibilidades de emisión vocal aumentan (Di Bitetti 2005). En este caso la señal podría parecer menos “honestas” que el ejemplo pasado, ya que cuando el individuo está solo, la latencia de emisión vocal es mayor y con ello puede aumentar su tiempo de consumo de alimentos. De igual manera, se ha demostrado que la emisión vocal de un individuo se ajusta tomando en cuenta las características (en este caso la autonomía) del oyente. Los adultos tití cabeciblanco adaptan su tasa de vocalizaciones a la capacidad del infante para alimentarse por sí mismo durante las transferencias de alimentos, reduciendo la tasa de vocalizaciones cuando el infante comienza a alimentarse de forma independiente (Joyce y Snowdon 2007).

Otro factor del efecto de audiencia que influye sobre la utilización de las vocalizaciones se refiere a la distancia entre el emisor y los oyentes potenciales. Titíes pigmeos utilizan tres tipos de

vocalizaciones de contacto para informar sobre su ubicación. Se ha demostrado en títies que las vocalizaciones de contacto se utilizan en diferentes contextos de acuerdo a la distancia con la audiencia. Vocalizaciones “J” tienen características estructurales adaptadas a la propagación a larga distancia y se maximizan cuando el oyente está más allá de 80 metros del individuo emisor. Los “Trills” son vocalizaciones de contacto más degradables y se utilizan para la comunicación dentro de 20m. Las vocalizaciones “J” son intermedias y se utilizan para intercambios a distancias superiores a 40m. La reducción de ancho de banda, la atenuación dependiente de la frecuencia y la pérdida de la estructura pulsátil de las vocalizaciones, son factores predecibles que podrían ser utilizados por los títies (Snowdon y Hodun 1981; de la Torre y Snowdon 2002). Estos resultados indican que las respuestas conductuales y vocales a las vocalizaciones de largo alcance en tamarinos son flexibles. En muriquis del norte (*Brachyteles hypoxanthus*), la tasa de vocalizaciones de contacto está asociada a la dinámica espacial de los individuos (Arnedo et al. 2009), es decir, existe un aumento en la tasa de la emisión de vocalizaciones tipo “Neigh” cuando los interlocutores están cerca uno del otro, pero cuando los interlocutores están lejos, son las vocalizaciones de tipo “staccatos” las que aumentan. Sin embargo estas respuestas no son sistemáticas, lo anterior ocurre solo cuando se alimentan o durante la temporada de escasez de recursos, por lo que este tipo de vocalización de contacto no sólo depende de la dinámica espacial del grupo, sino también del contexto ecológico.

2.4. Ajuste vocal al interlocutor: organización temporal de las interacciones vocales

En efecto, la existencia de este patrón no aleatorio durante los intercambios vocales es una de las evidencias más sobresalientes de la plasticidad vocal. Lo interesante del estudio de los intercambios vocales es la forma en la que los individuos son capaces de ajustar y coordinar sus emisiones vocales con respecto al interlocutor. En las culturas humanas, la conversación se basa en reglas de turno de palabra (turn-taking). Los dos elementos principales son la alternancia de las señales y evitar la superposición entre interlocutores (Stivers et al. 2009). Se sugirió que la universalidad de estas reglas (turnos de palabra) en los seres humanos pueden encontrarse en

nuestros parientes más cercanos (primates no humanos) (Snowdon y Hausberger 1997; Marler 1967; Snowdon 2001). De hecho, en primates no humanos se pueden encontrar dos modos opuestos de los intercambios vocales, que muestran la existencia de un control y de una flexibilidad en la utilización vocal, ya sea con una superposición de señales acústicas entre interlocutores o una alternancia de señales vocales evitando superposiciones. Primates pueden presentar tres formas "clásicas" de organización temporal: dúos y coros (ambos con la presencia de solapamiento de unidades vocales) o alternancias (evitando el solapamiento de las unidades vocales).

2.4.1 Interacciones vocales antifonales o alternancias sin solapamiento

En monos del Nuevo Mundo se ha evidenciado la existencia de vocalizaciones antifonales o alternancias (un individuo emite una vocalización de contacto y recibe como respuesta el mismo tipo de vocalización de contacto de otro individuo) (Ghazanfar et al. 2002a; Chen et al. 2009).

- Lapsos mínimos y máximos de respuesta

Este tipo de intercambios vocales se caracterizan por la sucesión de vocalizaciones de diferentes individuos a intervalos regulares (Sugiura 1993). De hecho, los individuos no vocalizan al mismo tiempo, pero respetan una respuesta máxima de tiempo, que puede variar de una especie o un grupo a otra (Masataka y Biben 1987; Lemasson et al. 2005). Además, un emisor puede repetir su vocalización en ausencia de respuesta del oyente hasta recibir una respuesta (Sugiura 2007). A menudo se evita "cortar la palabra": la interrelación entre el período entre las emisiones es raramente negativo (tití - Takahashi et al. 2013). En monos de Campbell, el período más común es ligeramente superior a la duración media de una vocalización, lo que limita el riesgo de solapamiento (Lemasson et al. 2010). El tiempo máximo es generalmente del orden de un segundo en monos o incluso un poco menos (mono de Campbell - Lemasson et al. 2010; macaco - Sugiura 1993; gorila - Harcourt et al. 1993; mono ardilla - Masataka y Biben 1987). Cuando se trata de las vocalizaciones de largo alcance el retardo aumenta en monos (por

ejemplo, 5 segundos de tamarinos). Esta vocalización de larga distancia es de múltiples unidades, se determinó experimentalmente (por medio de playbaks) que si una secuencia se modifica artificialmente haciéndola más larga, los individuos esperan cinco segundos después del inicio del estímulo, lo que crea una superposición de notas importante a comparación de una secuencia natural (Ghazanfar et al. 2002b). En esta misma línea, se ha evidenciado que los titíes intercambian vocalizaciones “phee” evitando la superposición de sus vocalizaciones con los demás, esperando 5 segundos después que un individuo termina de vocalizar para responder (Takahashi et al. 2013).

- Determinismo social del límite de tiempo en el lapso de la respuesta

Por otro lado se ha demostrado que existe un determinismo social en el lapso máximo de respuesta el cual es específico para cada grupo (transmisión cultural) en macacos japoneses (Sugiura y Masataka 1995). El tiempo es más corto cuando dos interlocutores tienen una relación de afinidad (mono ardilla - Biben et al. 1986). Dentro de una misma especie, solamente concierne a ciertos tipos de vocalizaciones dentro de su repertorio vocal, generalmente solamente las vocalizaciones “sociales” son intercambiadas (Gautier y Gautier 1977; Gautier y Gautier-Hion 1977; Smith et al. 1982). Dentro de estas vocalizaciones sociales intercambiadas, el lapso depende del tipo de vocalización (trinos de diferente a los “phee” en titíes - Yamaguchi et al. 2009).

- Más allá de una sencilla respuesta vocal: un intercambio que se prolonga con turnos de palabra

En cada especie podemos observar un intercambio con reglas específicas. En monos de Campbell, el 21% del intercambio se extendió con al menos un turno de palabra (Lemasson et al. 2010), los jóvenes interrumpen 12 veces más a menudo que los adultos, es decir vocalizan dos veces seguido (Lemasson et al. 2011). En macacos, son los machos dominantes con más altas frecuencias de interrumpir una vocalización de otro individuo durante un intercambio (Lemasson et al. 2013). En titíes las emisiones vocales se sincronizan entre interlocutores ajustando el tiempo (cuando se acelera o desacelera, el otro hace lo mismo para mantener la sincronización)

(Takahashi et al. 2013).

- Interlocutores preferenciales (afinidad, edad, condición social)

En monos también se ha demostrado que los individuos van a ajustar sus vocalizaciones con otros individuos de acuerdo a su identidad. Se ha demostrado que la **afinidad social y familiaridad** tiene gran importancia. Un intercambio implica un número limitado de interlocutores (a menudo 2, 3 veces, raramente más), en mono Campbell (Lemasson et al. 2010). Los intercambios más comunes se realizan entre individuos afiliados (mono ardilla - Masataka y Biben 1987) . Se determinó experimentalmente que la respuesta vocal se devuelve si una vocalización proviene de un individuo familiar pero de un individuo desconocida o viejo (mono de Campbell - Lemasson et al. 2005). De igual forma se ha destacado la importancia de la **edad**. Las hembras de mayor edad reciben más respuestas que las hembras adultas jóvenes (mono Campbell - Lemasson et al. 2010; macaco japonés - Lemasson et al. 2013; titi - Chen et al. 2009). Así mismo se ha demostrado que la importancia de la **situación social** también influencia el intercambio vocal. Entre los macacos japoneses (Mitani 1986), matriarcas intercambian vocalizaciones (“coo”) entre ellas (es decir madres entre ellas) preferentemente.

- Una respuesta vocal esperada

El periodo de respuesta se hace en función del tipo de vocalización emitida. En titís, los individuos intercambian trinos y ‘phee’s’ bajo reglas temporales específicas para cada tipo de vocalización y tiempo de la respuesta de acuerdo a su función social. Los tiempos de respuesta son más largos para el intercambio con “phee’s” (vocalizaciones de largo alcance) que con trinos (vocalizaciones de corto alcance) lo cual estaría vinculado con el contexto (intra-intergrupo). El periodo de ajuste también tiene que ver con la **distancia entre los interlocutores**. Se ha demostrado que los intervalos temporales entre las vocalizaciones “coo” dos monos japoneses eran mayor cuando los monos se encontraban más lejos (a más de 10m) (Sugiura 2007).

- Un fenómeno persistente

En titís, ante la ausencia de respuesta, un individuo repetirá su vocalización, pero la repetición es casi el doble del tiempo de respuesta. Esto sugiere que los individuos esperan un tiempo para comprobar que no hay una respuesta y persisten (Yamaguchi et al. 2009). Esta persistencia también se ha demostrado experimentalmente en el macaco japonés (Koda 2004). En los monos ardilla existen vocalizaciones llamadas “pregunta” las cuales continúan hasta una vocalización llamada “respuesta” (Symmes y Biben 1988).

- Una respuesta vocal dirigida

Los parámetros acústicos de una vocalización que inicia un intercambio se va ajustar con la vocalización de respuesta del interlocutor, lo anterior se ha demostrado en gibones (Koda et al. 2013) y monos de Diana (Candiotti et al. 2012).

Un factor a destacar es que los intercambios antifonales son adquiridos durante el desarrollo, por lo tanto aprendidos a partir de la experiencia social (Lemasson et al. 2011; Chow et al. 2015).

2.4.2. Interacciones vocales con solapamiento (dúos y coros)

Una gran variedad de primates presentan interacciones vocales compuestas de vocalizaciones de largo alcance. Estas interacciones pueden ser en dúo (regularmente presente en interacciones entre dos individuos con un patrón de solapamiento más organizado) o en coros (interacciones vocales comúnmente entre más de dos individuos, con un patrón de superposición vocal menos organizado que el anterior).

2.4.2.1. Dúos

Varias especies de primates monógamos se caracterizan por duetos vocales complejos, las parejas emiten canciones largas y bien coordinadas (por ejemplo, Gibbon - Marshall y Marshall 1976; siamang - Geissmann 2002a; mono titi - Robinson 1979a; tarsos - Nietsch 1999). Durante el dúo un individuo coordina sus vocalizaciones con los de otro (Wickler y Seibt 1982) y los lapsos de tiempo de participación entre los interlocutores son predecibles (Langmore 2002). En

gibones, las vocalizaciones de largo alcance representan un buen ejemplo de los duetos. Los machos producen uno o varios tipos distintos de frases cortas que se vuelven progresivamente más complejas a medida que avanza la canción. A intervalos más o menos regulares, las hembras insertan frases. La combinación de las voces de ambos compone la secuencia vocal, la cual es específica de la pareja (Geissmann 2002a). Otro ejemplo de este tipo de intercambios vocales es presente en monos titi, las vocalizaciones de largo alcance no son emitidas ni por un único sexo ni siempre por el mismo individuo. Las vocalizaciones de los individuos se emiten de forma alternada, el macho vocaliza una parte de la secuencia y la hembra continúa. Por lo tanto la secuencia puede estar compuesta por partes superpuestas sucesivamente (Muller y Anzenberger 2002).

2.4.2.2. Coros

La interacción llamada “coro” es cuando un grupo de individuos vocaliza simultáneamente, dura generalmente varios minutos sin sincronización muy precisa de estructuras acústicas (Mitani y Brandt 1994). Este tipo de intercambio se presenta en especies de primates que producen vocalizaciones de largo alcance (Robinson 1979a). Estas vocalizaciones son características en los repertorios vocales de los primates y han sido objeto de numerosos estudios (Gautier y Gautier 1977; Waser 1977; Mitani y Nishida 1993; Whitehead 1995; Zimmermann 1995). Las investigaciones revelan que estas vocalizaciones cumplen funciones intra e intergrupo. A nivel intergrupo para regular el espacio dentro de los grupos (Mitani y Nishida, 1993; Sekulic 1982b; Van Belle et al. 2013) o la defensa territorial (Mitani y Gros-Louis 1998). Dadas sus funciones, las vocalizaciones de largo alcance son propensas a mostrar adaptaciones acústicas para aumentar su propagación a distancia (Waser 1977). A pesar de que los coros en primates son objeto de interés de muchos estudios, aún faltan estudios sobre su composición temporal y la participación de los individuos dentro de estos. En los chimpancés (*Pan troglodytes*), los coros son más comunes en machos adultos, y hay una correlación entre el tiempo que pasan juntos por dos participantes y similitud acústica de las vocalizaciones “pant-

hoots” (Fedurek et al. 2013).

3. Comunicación multimodal

3.1. Investigaciones multimodales y el interés en la evolución del lenguaje

A partir de los estudios que se han abordado anteriormente, podemos ver que la comunicación es ante todo un acto sociocultural (Vigliocco et al. 2014). Si el lenguaje viene de los gestos comunicativos encontrados en los simios o bien de las vocalizaciones de los monos aún sigue siendo objeto de debate en la comunidad científica (Arbib et al. 2008; Lemasson et al. 2013). Sin embargo, actualmente muchos autores están en contra de esta visión dicotómica y están a favor de un origen multimodal del lenguaje (Lemasson 2011). Esto sugiere que el lenguaje puede haber evolucionado a través de una combinación integrada de comunicación vocal, gestual y facial (Slocombe et al. 2011; Lemasson et al. 2013; Genty et al. 2014). La comunicación multimodal se refiere a combinaciones simultáneas de señales procedentes de dos o más modalidades (Hopkins et al. 2007). Las señales comunicativas visio-vocales son generalizadas a diferentes niveles de la filogenia (Genty et al. 2014; Jones y Cantfort 2007). Los gestos rara vez se producen en ausencia de otras señales comunicativas, tales como expresiones faciales y vocalizaciones. La señalización multimodal se produce a través de taxones (las arañas - Uetz y Roberts 2002; aves - Cooper y Goller 2004), y en todos los contextos, a pesar de los relacionados con el cortejo y el apareamiento están mejor documentados (Pollick y De Waal 2007).

3.2. La función de la comunicación multimodal

Una particularidad de la comunicación multimodal es en cuanto a la flexibilidad en la asociación de diferentes señales para expresar un mensaje. Esta estrategia de comunicación puede tener una variedad de funciones, incluyendo la amplificación y la modulación del significado de la señal, la cual presenta una ventaja para limitar los riesgos de confusión en el mensaje que es enviado y ofrece una mayor complejidad en el mensaje que se envía (Hopkins et al. 2007). De

acuerdo con el marco de la comunicación multimodal, las señales multimodales pueden ser redundantes o no (Partan 2002). Los componentes redundantes no alteran la respuesta a la señal compuesta, pero pueden aumentar la capacidad de detección de la señal y hacer que sea más resistente a la alteración del medio ambiente (Partan 2013).

3.3. Tipos de señales multimodales

Dado que las señales complejas pueden proporcionar información más fiable a los receptores que las señales simples, muchos animales producen y responden a las señales compuestas de múltiples componentes (Rowe 1999). El uso de señales multimodales está muy extendida entre los primates, que abarca desde los prosimios a los simios y los seres humanos (Palagi et al. 2005; Pollick y De Waal 2007), y la proporción de cada señal unimodal en el complejo multimodal depende de las características sociales dinámicas de la especie. Por ejemplo en prosimios, se ha encontrado que las señales visuales-olfativas son de gran importancia. Lémures hembras utilizan la asociación de una morfología particular vaginal con vocalizaciones para indicar que están en oestrus (Buesching et al. 1998). En lémures igualmente utilizan el marcado de orina integrado por una señal olfativa (orina) y una señal visual (cola hacia arriba, lo que aumenta la probabilidad de detección) (Palagi et al. 2005). Por otro lado en grandes simios se ha detectado que las señales audio-visuales tienen un impacto mayor. Los chimpancés y los bonobos utilizan una combinación de gestos y señales vocales / faciales para aumentar los contactos sociales (Pollick y De Waal 2007). Los babuinos gelada " bostezan " acompañado de una vocalización para la comunicación intra e intergrupala (Palagi y Mancini 2011). En este caso, si nos interesamos al origen del lenguaje, se sugiere que éste pudo haber evolucionado a través de una combinación integrada de señales vocales, gestuales y faciales (Lemasson et al. 2013; Slocombe et al. 2011). En efecto, las señales audio-visuales han sido demostradas en primates de Nuevo y Viejo Mundo y presenta la ventaja fuerte para limitar los riesgos de confusión de mensaje y de ofrecer una complejidad comunicativa, debido a la flexibilidad de ambos medios de

comunicación.

3.4. Flexibilidad, innovación: emergencia de sistemas comunicativos multimodales

La teoría de una evolución de un sistema gestual - vocal dinámico en primates implicaría casos de ambas innovaciones vocales y gestuales que desencadenan la aparición de señales multimodales novedosas. Varios estudios han examinado la comunicación gestual manual y vocal de grandes simios (chimpancés) o monos del nuevo mundo en su mayoría durante la comunicación entre especies. Se ha destacado su flexibilidad en cuanto a sumar un gesto o vocalización a un comportamiento inicial. La emergencia de estas señales multimodales ha sido observada sobre todo en grande simios. Los chimpancés utilizan gestos manuales y otras señales visuales comunicativas para avisar sobre el deseo de alcanzar alimentos o herramientas que son inalcanzables para ellos sin la ayuda del observador. Chimpancés en Yerkes National Primate Research, innovaron un nuevo tipo de vocalización (“raspberry” y “extended grunt”) que comenzaron a asociar con gestos para llamar la atención de los humanos (Hopkins et al. 2007). En orangutanes se observa "chirridos beso" (Hardus et al. 2009). Otro ejemplo fue demostrado en macacos en la isla de Kinkasan, los individuos desarrollaron un nuevo gesto “abrazo-rocking ventro-ventral” el cual siempre fue acompañado de “lip smacking” y algunas veces del tipo de vocalización “girney” (Shimooka y Nakagawa 2014). Por lo tanto, los chimpancés intentan capturar o llamar la atención alterando la modalidad y tipo de señalización en función del estado de atención del individuo que los observa. Los estudios demuestran que gestos manuales y otras señales comunicativas visuales se inhiben en ausencia del observador (es decir, humano u otro chimpancé que potencialmente puede ayudar a alcanzar el objeto), lo que indica que los monos entienden la función comunicativa de su comportamiento (Hostetter et al. 2001; Call y Tomasello 2007). Además, los chimpancés pueden combinar una serie de modalidades (visual, táctil, vocal) para alcanzar su objetivo (en este caso llamar la atención del observador) (Leavens et al. 2010). Por lo tanto, asociaciones flexibles sugieren un mayor potencial para la señalización intencional,

y por lo tanto son altamente interesantes para la perspectiva del origen del lenguaje.

3.5. Transmisión cultural de señales comunicativas complejas

La explicación ampliamente aceptada para la ocurrencia de conductas culturales es que los individuos dentro de una población adoptan nuevas costumbres sociales al observar e interactuar con los miembros de su grupo (Reader y Laland 2003). Un ejemplo particular sobre la presencia de una señal multimodal fue observado en chimpancés. La existencia de “handclasp grooming”. Este comportamiento está presente en tan solo algunas de las poblaciones de chimpancés. Al igual que con otros comportamientos culturales, se supone que esta postura distintiva de aseo se aprende socialmente por un individuo de otro. Además se sugiere que la afiliación y la experiencia individual determina la transmisión de “handclasp grooming” en chimpancés en cautiverio, la proporción tiempo pasado entre dos individuos a proximidad entre sí, presenta una correlación positiva con el desarrollo de “handclasp grooming” (Bonnie y de Waal 2006). Por lo tanto, como podemos observar la flexibilidad en el desarrollo de señales complejas que se transmiten socialmente están bajo las influencias sociales y requiere del aprendizaje individual. Estudios recientes destacan la importancia de las influencias sociales sobre el desarrollo de las capacidades cognitivas (como lo es el reconocimiento individual, la innovación o el uso de multimodalidad en las señales). Dunbar (1998) sugiere la hipótesis del “cerebro social”, en la cual se propone que los individuos que viven en grupos sociales estables enfrentan demandas cognitivas que los individuos solitarios (o en agregaciones inestables) no lo hacen. Para mantener la cohesión del grupo, los individuos deben ser confiables para satisfacer las necesidades propias, así como coordinar con su comportamiento demás individuos en el grupo. En este caso la mayoría de los primates se caracterizan por presentar sociedades variadas y complejas. Estudios sobre el tamaño del cerebro muestran una correlación con la presencia del aprendizaje social (o la transmisión cultural).

CAPITULO 2.

Age- and sex-specific patterns of vocal behavior in free-ranging black howler monkeys (*Alouatta pigra*)

El artículo que comprende este capítulo en formato para someter al Journal of American Primatology



Free-ranging black howler monkeys' (*Alouatta pigra*) age- and sex-related patterns of vocal behavior

Briseño-Jaramillo, M.,^{1*} Biquand, V.², Estrada A.,¹ Lemasson A.²

¹ Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Biología, Coyoacán, 04510. México City.

² Université de Rennes 1, Ethologie Animale et Humaine, U.M.R.6552-C.N.R.S, Station Biologique, 35380 Paimpont, France.

* **Corresponding author:** mar.briseno.jaramillo@gmail.com, tel +525531072054

ABSTRACT

The extent habitat quality and social structure guide variations of primates' call structure and usage, notably concerning sex differences, is still debated. *Alouatta* species utter the most powerful primate vocalizations in the Neotropics and are well-known for their long-lasting male howling bouts. However, how adult females and immature group members as well as non-howling events contribute to these species' vocal communication remains poorly known. This report provides the first detailed overview of the vocal repertoire of black howler monkeys (*Alouatta pigra*), focusing on acoustic structures and contexts of emission of both loud and soft calls uttered by callers of all age and sex classes. Three free-ranging social groups of black howler monkeys living in the Palenque National Park, Mexico were monitored. Their vocal repertoire is relatively discrete, composed of eight call types described previously and four call types described here for the first time. We observed two frequent calling patterns (isolated call emissions and howling bouts) with most call types emitted associated to both patterns but at different rates. Three call types were emitted only by females and one only by males. Adult males' call rates (for the eight shared call types) were higher than those of females. Our contextual analysis enabled us to divide call types into potential functional categories according to their degree of contribution to intra-group vs. inter-group interactions and to positive vs. negative situations. We compare our data for black howler monkeys to data for other primate species and discuss the potential role played by socio-ecological factors during the evolution of howler monkeys' vocal communication.

Keywords: New World monkeys, vocal repertoire, vocal communication

INTRODUCTION

A detailed quantitative description of a species' vocal repertoire is a pre-requisite for an in-depth understanding of its communication abilities, particularly for animals living in visually-closed habitats who rely mainly on calls to communicate [Marler, 1977]. Vocal repertoires typically include several acoustically and contextually distinguishable call types, and this is truer for forest-dwelling species than for species living in open habitats with fewer constraints on sound propagation [Gautier & Gautier, 1977; Waser & Brown, 1984; Hammerschmidt & Fischer, 1998; Fischer et al., 2001]. Habitat-driven evolution led to similar discrete vocal repertoires of phylogenetically-close forest-dwelling primates [guenons – Gautier, 1988; colobus - Oates & Trocco, 1983; gibbons - Geissmann, 2002a]. However, the traditional dichotomy between graded and discrete vocal repertoires may have been, to some extent, over-interpreted as the repertoires of some forest-dwelling animals are clearly graded [Lemasson, 2011] and as all call types of a given species' vocal repertoire are not equally discrete [Keenan et al., 2013]. Modification of certain acoustic parameters by using variations of call types can be used to signal a more detailed level of information [e.g. internal state, type or degree of external danger, social affinity: [Bradbury & Vehrencamp, 1998].

Habitat quality is not the only factor determining the size and the structure of vocal repertoires, notably of primates. A species' social structure and organization are other key determining factors, as species with more complex social structures possess more complex vocal repertoires [McComb & Semple, 2005; Bouchet et al., 2013]; a caller's social status impacts both call structure and call rate [Lemasson, 2011]. Large inter-individual variations have been evidenced among callers of different ages and sexes. For example, whereas the vocal behaviors of immature male and female guenons (a species forming one-male groups with sex-specific social roles) are comparable, those of adults differ significantly between sexes (e.g. [Bouchet et al.,

2012]). This is less true for species forming multi-male groups as males are better socially integrated [e.g. [Bouchet et al., 2010; Lemasson et al., 2013].

Sex differences in vocal patterns can range from the striking use of sex-specific vocalizations to more subtle differences when members of both sexes use the same calls at different rates or in different contexts [Dubreuil et al., 2015]. For example, female chimpanzees can produce all the species' call types but emit 'non-submissive' vocalizations at relatively lower rates than males [Clark, 1993]. One often cited example of a sex-related call type is the loud and long vocalizations of many territorial forest-dwelling primate species [Mitani & Stuht, 1998]. This would be due to the facts that these calls aim mainly at communicating with other groups over long distances and that one of the males' roles is to protect the group's territorial borders [Gautier & Gautier, 1977; Marler & Tenaza, 1977; Galdikas, 1983; Ouattara et al., 2009a]. However, other authors report that females emit long loud calls either on a regular basis [Zimmermann, 1995] or on rare occasions [Ouattara et al., 2009c], and have highlighted the intra-group functions of these calls emitted by males [Ouattara et al., 2009a].

Howler monkeys are well known for their spectacular long and loud vocalizations. *Alouatta* species utter the most powerful primate vocalizations in the Neotropics [da Cunha et al., 2015]. Howler monkeys are interesting subjects for several reasons. First, the fact that they live in a forest habitat and are territorial favours intra- and inter-group vocal communication [da Cunha et al., 2015]. Second, they can form harem groups and even more complex social groups including two or three adult males, and their social roles are nevertheless clearly sex-related [Pope, 1990]. Third, as the inflatable throat *sacs of male howler monkeys* are much larger than those of females their communication abilities differ potentially [Schön, 1971]. Fourth, they produce these loud calls within long-lasting howling bouts concatenating different call types but with apparent variations in sequence composition depending on context [Baldwin & Baldwin,

1976]. However, the acoustic descriptions of some call types have been published for only 6 of the 14 species of this genus [*A. palliata* - Baldwin & Baldwin, 1976; *A. seniculus* - Drubbel & Gautier, 1993; *A. palliata acquitorialis* - Whitehead, 1987; *A. pigra*, *A. belzebul* and *A. guariba* - Whitehead, 1995]. Moreover, non-adult and female calls have rarely been studied [da Cunha et al., 2015] and contextual (inter- and intra-group) variations of the emission of different call types (loud and soft) have rarely been investigated, notably outside howling events [Baldwin & Baldwin, 1976; Calegario-Marques & Bicca-Marques, 1995].

Hence, despite their reputation for great communication power, the vocal behavior of howler monkeys remains poorly known. The aim of this study is to investigate in detail black howler monkeys' (*Alouatta pigra*) vocal repertoire (acoustic structure and context of emission) taking into account loud and soft calls, intra- and inter-group contexts of calling, adults and subadults, and males and females. The functions and temporal patterns of male black howler monkeys' loud calls have been described previously [Kitchen, 2004, Kitchen et al., 2004; Cortés-Ortiz et al., 2015], but a complete description of this species' repertoire and the relative contributions of group members are still lacking.

Three free-ranging groups, including 20 subjects were studied. In particular, we aimed to: a) identify the different call types and evaluate their acoustic distinctiveness; b) assess the variations of callers' contributions to the emissions of call types by comparing age and sex classes and by comparing calling patterns (within or outside howling events); and c) evaluate variations of the general context of emission of all call types.

METHODS

Study sites and groups

We observed three free-ranging social groups (Balam – BA, Motiepa – MT, Pakal - PK) of black

howler monkeys (*Alouatta pigra*). Each group was followed for 29 days between February 2012 and July 2012. All group members were known individually from former studies and were well habituated to human presence [Van Belle & Estrada, 2008; Van Belle et al., 2009, 2011, 2014; Briseño-Jaramillo et al. 2015]. The three groups BA/MT/PK were respectively composed of 2/2/3 adult males, 2/1/3 adult females, 1/1/0 subadult males, 0/0/1 subadult females and 1/3/0 juveniles.

The study groups live in the Palenque national park (17°27'51" N, 99°01'30" W), a protected area where a Mayan archaeological site is found. The park covers 1771 ha and includes 597 ha of primary tropical rain forest (including a 100-200 ha of buried Mayan city ruins), 300 ha of regenerating forest and 874 ha of pasture land [Díaz Gallegos, 1996]. Estrada et al. (2002) reported the presence of 19 groups of howler monkeys in this park. The three study groups had known adjacent home ranges and were all surrounded by neighbours [Van Belle et al., 2012; Briseño-Jaramillo et al., 2015].

Our research complied with the protocols of the Animal Care Committee of Universidad Nacional Autónoma de México and adhered to the legal requirements of México. Our protocols were approved by the "Dirección General de Vida Silvestre (SEMARNAT), permit # SGPA/DGVS/00692/08".

Acoustic recordings

The groups were followed daily continuously from 06:00 to 18h00 by MBJ. A directional microphone (SONY ECM-672) and a tie microphone (EUROPSONIC ECM 104) connected to a digital audio recorder (MARANTZ PMD661) were used for recordings (Sample rate 44.1 kHz, resolution 16 bit, WAV format). The first track was used to record monkey calls and the second

track was used to record comments on callers' identities and contexts. All recordings were made at comparable distances (i.e. 20 to 30 meters).

Calls were recorded with two sampling methods:

1) *All occurrence* sampling was used to record calls emitted within howling bouts.

Howling bouts are long vocal sequences typically combining several call types emitted continuously by one or several group members [Kitchen, 2004] . Each time a given howling bout started (once or twice a day) we commented on caller identity of each call.

2) *Focal sampling* was used to record calls emitted outside howling bouts. A focal sample lasted 30 min. All adults and subadults were observed in a random order (total focal duration per subject: PK 73.3 +/- 10.2, MT 128.7 +/- 2.3, BA 104.2 +/- 3.1). Only the calls emitted by the focal subject were recorded then.

Call classification

MBJ pre-ascribed all recorded calls to stereotypic call types by auditory and visual inspections of spectrograms, using AvisoftSAS Lab Pro software (Berlin, Germany). A subset of the vocalizations (N=330) were then used to test how reliable human observers discriminated the different call types by ear [as in Ouattara et al., 2009c]. A Master student in Animal Behavior (naive to the study species) and MBJ listened to these 330 calls in a random order and named them blindly and independently. We assessed inter-rater agreements with Cohen's kappa tests: (1) agreement between the pre-classification and the second blind scoring by MBJ, (2) agreement between the two experimenters. To validate this classification, we performed the following acoustic analyses.

Acoustic analyses

As the lower intensity of females' calls constrained acoustic measurements, only males' calls were taken into account for this part of the analysis. We selected randomly a sample of 60 call examples for each pre-classified call type, emitted by four to eight males (all but one [subadult DO] were adults). Spectrograms were drawn with a Fast Fourier Transformation (FFT) and a time window of 256 points. We evaluated the same 8 representative acoustic parameters as Briseño Jaramillo et al. (2015) (see definitions in Table 1, adapted from Kitchen 2000 and Ey et al. 2007): lowest frequency (Low Freq, Hz), highest frequency (High Freq, Hz), 1st and 3rd quartile frequency (Q1freq and Q3freq, Hz), aggregation of entropy (Aggr Entropy, Hz), total power (Aver power, Hz), 90% bandwidth (BW 90%, Hz), total duration (s).

The following statistical treatment was run to validate, by acoustic measurements, our call pre-classification. Normality of each acoustic parameter measured was confirmed by Shapiro tests ($p > 0.05$ in all cases). We confirmed, by inspecting box plots visually, that the variances of our parameters were sufficiently homogeneous. We transformed the 8 acoustic variables into a set of non-correlated components using Principal Component Analyses (PCA). We used the Kaiser-Guttman criterion (keeps only PCs with eigenvalues > 1) to determine the number of relevant components (PC) for each call type. We ran a MANOVA using these components to assess the contribution of each acoustic parameter to the discrimination of call types. A first Discriminant Function Analysis (DFA) of the entire data set estimated the reliability of this discrimination. A second and more conservative cross-validated DFA was run on a subset of 20% of the calls (i.e. $N=12$ /call type) randomly selected to establish a model. Data for the remaining calls were then used to test this classification (as in Crockford & Boesch, 2003; Levréro et al., 2009; Briseño-Jaramillo et al., 2015). Moreover, to consider potential pseudoreplication bias, we also conducted a permuted discriminant function analysis (pDFA) using a macro written by Mundry & Sommer (2007) in order to estimate the significance of the number of correctly classified calls (cross-

validated).

Variations of callers' contributions to the different call types

We calculated the following rates for each social group to estimate the contributions of (sub)adult males and females to the different call types: a) *Howling call rate (number of calls per hour per individual)*: number of calls per call type emitted by all subjects in a given age-sex class during any howling sequence divided by the total duration of contact time per group and by the number of subjects in the corresponding age-sex class; b) *Isolated call rate (number of calls per hour per individual)*: number of calls per call type emitted by all subjects in a given age-sex class outside a howling sequence divided by the total corresponding focal duration and by the number of subjects in the corresponding age-sex class.

We ran Wilcoxon tests to assess differences between howling and isolated call rates and Mann-Whitney tests to compare call rates of the different age-sex classes.

Contextual observations and analysis

First, to assess variations in the general context of emission of call types, we recorded, using *scan sampling* every 15 minutes, for each observation day, the following variables: a) type of ***Audience neighbour***: absence of a neighbouring group neighbour absent, presence of a neighbouring group neighbour present; b) ***Home range localization***, i.e. position of the focal group in its home range: peripheral (site where previous group encounters had been observed) or central (site where no group encounters had been observed previously); c) ***Group spatial cohesion***: dispersion of group members: not dispersed or dispersed (when more than 50% of the group members were distributed over an area above 25m², as in Candiotti et al., 2012). Each call recorded (all age-sex class callers) was then associated with the contextual variables observed during the immediately-preceding scan sample.

Second, to assess variations of the immediate context of emission of call types, we

extracted the following variables at the time of each calling event (all age-sex class callers) from our 30 min - focal samples a) ***Individual activity***: callers' activities were recorded as either positive behavior (i.e. monitoring, approaching or following a group member, playing, foraging, feeding or resting) or negative behavior (i.e. adopting a vigilant posture while staring at a conspecific, chasing, pushing or withdrawing from a conspecific, mark scenting), and b) ***Post-separation reunion***: we recorded whether the caller, after being separated (more than 100 meters away) from the other group members, moved (“yes” or not “no”) towards them.

Variations of call types in relation to calling contexts were estimated by binomial tests comparing the number of occurrences of each binary variable. To avoid contextual dependence between calls emitted during the same howling bout, we selected randomly only one call per call type per vocal sequence (N=464 calls in all).

Results

Classification of call types

Twelve call types were pre-classified and given a 2-letter name code based on the acoustic criteria given in Table 2 (see Figure 1 for spectrogram examples). Call types can be distinguished from one another by their intensity, duration and frequency patterns, as well as their production mechanisms (mouth open or closed). All call types could be emitted alone (i.e. single exemplar), and all call types except RH and CU could also be emitted in series (i.e. repetition). Apart from AB, AH, RH and CU, the 8 other calls types have been described previously for a related howler monkey species.

This pre-classification was validated first by confirming the reliability for human observers to associate by ear any given call in a subset of 330 calls to the appropriate call type. These had been selected randomly and the sound files had been anonymized. The procedure was conducted

twice with two observers who presented high inter-rating (same rater) and inter-rater agreements (Cohen's kappa: respectively 0.95 and 0.63).

This pre-classification was validated by acoustic measurements of male calls. This was possible for 9 of the 12 abovementioned call types as the other three calls were not emitted by males. Based on the Kaiser-Guttman criterion applied to a Principal Component Analysis (PCA), we identified four relevant acoustic components (Table 3). These components explained 91% of the total variability in the 540 calls included in this analysis (60 calls x 9 call types). A MANOVA performed with these components, confirmed that call types can be discriminated significantly by their acoustics characteristics ($F=_{1948.8} 465.47$, Wilk's $\lambda= 0.0003$, $P<0.001$).

Discriminant Function Analyses confirmed the acoustic distinctions between call types. The percentage of correct classification of our call types was higher than expected by chance (calls had 11% chances to be randomly well classified) as 94.45% of the calls were correctly assigned to their call type (Fig. 2). Classification errors were distributed as follow: WA-RU 2/120; WA-WU 19/120; WU-RU 9/120. The cross-validated DFA, using random calls (108 calls, 12 per call type) to build the model, confirmed the correct classification (87%). The acoustic parameters that were correlated the best with components 1 and 2 were respectively Lowest frequency (Low Freq, Hz) and Aggregation of entropy (Aggr Entropy, Hz). In addition, when controlling for pseudoreplication bias using pDFA, the percentage of good classification remained high (79%).

Variations of callers' contributions to the different call types

Whereas all three study groups emitted nine of the call types (AB, AH, CU, HN, MU, RO, RU, WA, WU), three of the call types (CY, AW and RH) were recorded for only for two groups (BA and PK) (Table 4 and 5). Call rates varied with calling pattern (during howling bouts or not) and

with caller identity.

We identified two calling patterns: isolated call utterances by single callers and long howling sequences by one or several synchronized callers. However, all call types were not produced in both situations. CY calls were recorded only outside howling sequences whereas CU, RH, RU and WU calls were recorded only during these sequences (Tables 4 and 5). Howling calls were generally more frequent (8.35 ± 14.21 calls per hour per subject) than isolated calls (0.17 ± 0.33 calls per hour per subject) (Wilcoxon test: $N=12$ call types; $Z=71$; $P=0.009$). RO and WA calls were the most frequent call types emitted during sequences whereas HN, MU and AH were the most frequent calls emitted outside sequences (Tables 4 and 5).

Although most call types were emitted by both males and females, CU, CY and AW were emitted only by (adult and subadult) females, and RH only by adult males (Tables 4 and 5). Call rates of adult males for the 8 call types shared by both sexes (combining both calling situations) (8.44 ± 13.45 calls per hour per subject) were higher than those of adult females (2.42 ± 4.66 calls per hour per subject) (Mann-Whitney test $U=36$; $P=0.008$) and those of (male and female) subadults (1.67 ± 2.98 calls per hour per subject) (Mann-Whitney test $U=36$; $P=0.007$), whereas adult females' and subadults' call rates did not differ significantly (Mann-Whitney $U=26$; test $P=0.22$).

Variations of emission contexts of call types

Whereas most calls were not related to any particular context, we evidenced non-random associations of calls with contextual variables. Three contextual patterns were associated with different degrees of the social value related to intra- or inter-group interactions (Table 6). First, some call types appeared involved in intra-group socio-spatial cohesion. Typically, HN and MU calls were emitted preferentially when the group was alone (i.e. with no neighbours) and when the caller was engaged in a positive activity. Whereas HN was mainly emitted when a group was dispersed, MU was emitted when a group was in the centre of its home range during post-separation reunions. Second, one call type appeared to be involved in intra-group conflicts: CU

was emitted mainly when no neighbour was around and when the caller was engaged in a negative activity. Third, all the other call types were emitted as often during and outside inter-group encounters and were most frequently associated with negative behavior. Whereas some of these call types were associated with group dispersion (AB, AH and CY), others were emitted preferentially near their home range border (AW, WA, RH, RO and RU). Only WU calls were emitted similarly in all contexts.

Discussion

Our analyses of the vocalizations of three free-ranging groups of black howler monkeys evidenced a relatively discrete vocal repertoire composed of twelve call types, including four calls never described before. We distinguished two frequent calling patterns, i.e. isolated call emissions and howling bouts (composed of several concatenated calls from several callers). Call types contributed heterogeneously to both calling patterns with pattern-related calls and shared calls emitted at different rates. Moreover, 3/4th of the repertoire was emitted by members of both sexes and four calls were sex-specific. Nevertheless, call rates of shared calls differed between age and sex classes as adult males emitted more calls than the others. Our contextual analysis partly confirmed the relevance of our acoustic classification as we showed that calls were associated non- randomly with contextual variables. We could divide call types according to their contribution to intra-group *vs.* inter-group interactions and to positive *vs.* negative situations.

Black howler monkeys' vocal repertoire seems limited to twelve call types. This is a small repertoire for primates (average repertoire size: 16.5+/-5.8) and is certainly due to the small size of their groups, which is approximately three times less [6.6: Van Belle & Estrada, 2008) than the average size of primate groups (23.3+/-48.9) [data from McComb & Semple, 2005]. Nevertheless, this is similar to the size of the vocal repertoire of another howler monkey (*A. caraya*: 11 call types) that forms similar sized groups [7: Calegario-Marques & Bicca-Marques,

1995], but is half that of another howler monkey (*A. palliatta*: 22 call types) whose groups are twice as large [12.6: Baldwin & Baldwin, 1976]. The size of black howler monkeys' repertoire is comparable to the repertoires of species living in one-male harem groups [e.g. guenons: Zuberbühler et al. 1997; Lemasson & Hausberger 2011], but smaller than those of multi-male multi-female groups [e.g. macaques: Struhsaker, 1967; Hohmann, 1991]. Black howler monkeys, like guenons, emit two categories of calls (loud and soft) and possess a relatively discrete vocal repertoire [Zuberbühler et al., 1997; Ouattara et al., 2009b; Lemasson & Hausberger, 2011]. Their call types could be discriminated by an inexperienced human ear and by acoustic measurements (tested here only for male calls). Three loud call types (two barks: WA, WU and one roar: RU) present a certain degree of gradation possibly due to the fact that loud calling prevents strict control of the vibration of the vocal folds [Fitch, 2000]. This trait can be compared to that of Campbell's monkeys, a guenon species whose males also use large air sacs to boost their calls [Keenan et al., 2013].

Our study allowed us to identify four call types not previously described (i.e. AH, AB, CU and RH). Whether these are really new calls requires more comparative investigations. Previous authors could possibly have included these calls in other call categories. For example the acoustic structure of AB calls is intermediary between that of WA and HN calls, and they may have been classified earlier by Baldwin & Baldwin (1976) in one or the other category. AH calls could be variants of the so-called "deep metallic cluck" described earlier by Carpenter (1934). The fact that previous papers rarely provided spectrographic illustrations makes classification comparisons difficult. Also, the fact that all call types were systematically emitted by at least two of our study groups confirms that they were not idiosyncratic structures. However, why all three groups did not produce all calls remains an open question. This may be due to our sampling effort, as these calls were generally rare, but could also be related to socio-ecological inter-group variations.

The two calling patterns of black howler monkeys are interesting from an evolutionary

point of view. Typically, primates present three calling patterns: isolated calling (long vocal sequences from a given caller or single calls sometimes receiving or initiating an antiphonic vocal response: e.g. guenons [Ouattara et al., 2009a; Lemasson, 2011], duetting (sequential organization between two synchronized callers: e.g. gibbons' songs [Geissmann, 2002b] and choruses (simultaneous calling of several callers, usually occurring at particular times during the day and with a much less predictable temporal organization: e.g. chimpanzees [Notman & Rendall, 2005]). Black howler monkeys' howling bouts present criteria of both choruses and duets, but are unique given their long duration (can last up to 1 hour, *personal obser.*). Howling bouts appear to be important calling events, as during this calling period call rates are higher than during the rest of the day even though they are heard only once or twice a day. The howler monkey literature has given much attention to this trait [Altmann, 1959; Baldwin & Baldwin, 1976; Sekulic, 1982]. Interestingly, we found that isolated calling by black howler monkeys was not that rare, confirming that vocal communication is important all day long for this forest-dwelling species. Whereas most call types could be uttered in both calling situations (supporting the idea that they may all have their own function), some calls were particular to howling bouts (4 types) or to isolated calling (1 type). As predicted [da Cunha et al., 2015], loud calls are more frequent than soft calls during howling bouts and vice versa for isolated calling. However, loud and soft calls are not exclusive to these calling patterns.

We evidenced sex-dependent variations of callers' contributions to the vocal repertoire. For this trait howler monkeys appear intermediary between guenons and macaques, resembling more mangabeys [Bouchet et al., 2013]. Adult males and females in one-male guenon groups have very different vocal repertoires [Ouattara et al., 2009b; Lemasson & Hausberger, 2011; Bouchet et al., 2012]. Conversely, adult males and females in multi-male macaque groups present very similar vocal repertoires [Fischer & Hammerschmidt, 2002]. We found that three howler monkey call types were specific to females and one to males. This questions the social role of members of both sexes in the group. The fact that CU is female-specific and is involved in

dealing with intra-group conflicts probably reflects the position of females as the social core of a group (e.g. mantled howler monkey, [Zucker & Clarke, 1998]). The fact that RH is male-specific and that it is emitted more frequently near the home range border supports the idea that males play a protective social role [Sekulic, 1982]. However the fact that 8 call types, including most loud calls, were shared by both sexes, suggests that this sexual behavioral dimorphism may have been overestimated. Howler monkeys are relatively socially passive and both males and females rarely interact [Jones, 2002; Van Belle et al., 2011].

Nevertheless, even the shared call types are emitted more frequently by adult males than by adult females and subadults. Although females are physiologically capable of producing all these call types, they do so more rarely (2 to 8 times less frequently, during and outside howling bouts). This is intriguing because, for instance, guenon [Lemasson, 2011] and macaque [Lemasson et al., 2013] males are typically considered as the “silent sex”. This has been related to the fact that generally males migrate and females remain in their natal group, forming the social core with long-lasting bonds. Interestingly, howler monkeys of both sexes can migrate [Crockett & Pope, 1988; Clarke et al., 1998]. Males participate actively in the intra-group social network [Kitchen, 2004]. The fact that males produce a given shared call type more often than females is common (e.g. chimpanzees’ (*Pan troglodytes*) “pant hoot” calls [Notman & Rendall, 2005]; white-bellied spider monkeys’ (*Ateles belzebuth*) “whinnies” calls [Spehar, 2006]; miquis’ (*Brachyteles hypoxanthus*) “neigh” calls [Arnedo et al., 2010], but this is true for all black howler monkeys’ call types. Another hypothesis is that this is linked to morphological constraints. Males have a highly modified hyoid bone that allows the production of loud calls [Schön, 1971], so possibly females adjust and limit their participation because producing these calls is more difficult for them. Previous studies reported that the participation of females to howling bouts is more facultative than that of males and would depend on the context [Kitchen, 2006].

Finally, our contextual analysis confirmed that, although most calls are produced in all

sampled contexts, non-random variations occurred. We evidenced different degrees of implication of calls in intra-group socio-spatial cohesion, in intra- and inter-group conflicts and in territorial protection. The fact that the majority of their call types was associated with agonistic behavior may reflect the relative social passivity of this species. Most of the calls in this category have been defined earlier as calls involved in inter-group spacing and territorial defence and this is particularly true for the frequently of calls emitted at the periphery of their home range (roars and barks [Baldwin & Baldwin, 1976; Sekulic, 1982; Kitchen, 2000]). One call had an unambiguous affiliative context of emission, i.e. MU calls emitted during post-separation reunions. This supports the idea that this call can be categorized as a “contact call” (“moo” call) [Byrne, 2000; da Cunha & Byrne, 2009; da Cunha et al., 2015]. HN was the second call associated with positive situations and this is supported by previous reports showing that they are often emitted during social play [Carpenter, 1934]. More observations, notably of more groups, are now needed to further this contextual analysis and definitions of call functions. Further investigations should focus on intra-howling bout variations of usage patterns related to sex and the temporal organization of different call types to improve our understanding of the role of each call type and of members of each sex.

To sum up, this study contributes to a better knowledge of the vocal repertoire of a Central American primate species and encourages enlarging the debate about the functions of howler monkeys’ vocal communication outside the traditional vision of male dominance and protective role of their loud calls. Hence, this study opens new lines of empirical and theoretical research concerning coevolution between primates’ social structures or organizations and vocal repertoires or usage notably related to sex differences.

ACKNOWLEDGMENTS

We would like to thank to the Comision Nacional de Areas Naturales Protegidas of Mexico (CONANP) for permission to work at Palenque National Park. We also acknowledge the Permission for the primate research program at Palenque National Park granted by the division of wildlife of the environmental agency of Mexico (Dirección General de Vida Silvestre (SEMARNAT-Mexico); permit code SGPA/DGVS/02684/10). Our research was supported by grants from CONACYT, Graduate Program in Biological Sciences (UNAM), CNRS (PICS program), ANR, IUF, and IDEA WILD. We are grateful to The Institute of Biology (UNAM) and Animal and Human Ethology Laboratory (University of Rennes 1) staff members for logistical support. We are very grateful to Roger Mundry to provide us the script and explications to effectuated pDFA analysis. We thank to Master student Mélissa Berthet for her contribution to inter-rater reliability tests. We are grateful to all field assistants (Rogier Hitzen, Maggie May, Elizabeth Unger, Cindy Maslarova and Oskar Persson). We thank Dr. Sarie Van Belle of the Institute of Biology of UNAM and the University of Texas-Austin for providing general contextual information on the black howler groups studied in Palenque National Park. We are also grateful to Ann Cloarec for improving the written English.

REFERENCES

- Altmann SA. 1959. Field observations on a howling monkey society. *Journal of mammalogy* 40:317–330.
- Arnedo LF, Mendes FDC, Strier KB. 2010. Sex differences in vocal patterns in the northern muriqui (*Brachyteles hypoxanthus*). *American Journal of Primatology*: 72:122-128.
- Baldwin JD, Baldwin JI. 1976. Vocalizations of Howler Monkeys (*Alouatta palliata*) in Southwestern Panama. *Folia Primatologica* 26:81–108.
- Bouchet H, Blois-Heulin C, Lemasson A. 2012. Age-and sex-specific patterns of vocal behavior in De Brazza's monkeys (*Cercopithecus neglectus*). *American Journal of Primatology* 74:12–28.
- Bouchet H, Blois-Heulin C, Lemasson A. 2013. Social complexity parallels vocal complexity: a comparison of three non-human primate species. *Frontiers in Psychology*, Vol. 4.
- Bouchet H, Pellier A-S, Blois-Heulin C, Lemasson A. 2010. Sex differences in the vocal repertoire of adult red-capped mangabeys (*Cercocebus torquatus*): a multi-level acoustic analysis. *American Journal of Primatology* 72:360–375.
- Bradbury JW, Vehrencamp SL. 1998. Principles of animal communication. Sunderland, MA,

- Sinauer Associates. 917 p.
- Briseño-Jaramillo M, Estrada A, Lemasson A. 2015. Individual voice recognition and an auditory map of neighbours in free-ranging black howler monkeys (*Alouatta pigra*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 69:13–25.
- Byrne RW. 2000. How monkeys find their way: leadership, coordination, and cognitive maps of African baboons. *On the move: how and why animals travel in groups*. University of Chicago Press, Chicago:491–518.
- Calegari-Marques C, Bicca-Marques JC. 1995. Vocalizações de *Alouatta caraya* (Primates, Cebidae). *A Primatologica No Brazil* 5:129–140.
- Candiotti A, Zuberbuhler K, Lemasson A. 2012. Convergence and divergence in Diana monkey vocalizations. *Biology Letters* 8:382–385.
- Carpenter CR. 1934. A field study of the behavior and social relations of howling monkeys. *Comparative psychology monographs* 10:2-168.
- Clark AP. 1993. Rank differences in the production of vocalizations by wild chimpanzees as a function of social context. *American Journal of Primatology* 31:159–179.
- Clarke MR, Glander KE, Zucker EL. 1998. Infant–nonmother interactions of free-ranging mantled howlers (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. *International Journal of Primatology* 19:451–472.
- Cortés-Ortiz L, Rylands AB, Mittermeier RA. 2015. The taxonomy of howler monkeys: integrating old and new knowledge from morphological and genetic studies. In: *Howler Monkeys*. Springer. p 55–84.
- Crockett CM, Pope T. 1988. Inferring patterns of aggression from red howler monkey injuries. *American Journal of Primatology* 15:289–308.
- Crockford C, Boesch C. 2003. Context-specific calls in wild chimpanzees, *Pan troglodytes verus*: analysis of barks. *Animal Behaviour* 66:115–125.
- da Cunha RGT, Byrne RW. 2009. The use of vocal communication in keeping the spatial cohesion of groups: intentionality and specific functions. In: *South American Primates*. Springer. p 341–363.
- da Cunha RGT, de Oliveira DAG, Holzmann I, Kitchen DM. 2015. Production of loud and quiet calls in howler monkeys. In: *Howler Monkeys*. Springer. p 337–368.
- Díaz Gallegos JR. 1996. Estructura y composición florística de la vegetación del parque nacional zona arqueológica de Palenque, Chiapas, México (Doctoral dissertation), Universidad Juárez 363 Autónoma de Tabasco..
- Drubbel RV, Gautier J-P. 1993. On the Occurrence of Nocturnal and Diurnal Loud Calls, Differing in Structure and Duration, in Red Howlers monkeys; (*Alouatta seniculus*) of French Guyana. *Folia Primatologica* 60:195–209.
- Dubreuil C, Notman H, Pavelka MS. 2015. Sex Differences in the Use of Whinny Vocalizations in Spider Monkeys (*Ateles geoffroyi*). *International Journal of Primatology* 36:412–428.
- Estrada A, Castellanos L, Garcia Y, et al. 2002. Survey of the black howler monkey, *Alouatta pigra*, population at the Mayan site of Palenque, Chiapas, Mexico. *Primates* 43:51–58.
- Fischer J, Hammerschmidt K. 2002. An overview of the Barbary macaque, *Macaca sylvanus*, vocal repertoire. *Folia Primatologica* 73:32–45.
- Fitch W. 2000. The evolution of speech: a comparative review. *Trends in cognitive sciences* 4:258–267.
- Galdikas BM. 1983. The orangutan long call and snag crashing at Tanjung Puting Reserve. *Primates* 24:371–384.
- Gautier JP, Gautier A. 1977. Communication in old world monkeys. *How animals communicate*. Indiana Univ. Press, Bloomington.890–964 p.
- Geissmann T. 2002a. Taxonomy and evolution of gibbons. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 11:28–31.
- Geissmann T. 2002b. Duet-splitting and the evolution of gibbon songs. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 77:57–76.

- Green S, Marler P. 1979. The analysis of animal communication. In: Social behavior and communication. Springer. 73–158 p.
- Hohmann G. 1991. Comparative analyses of age-and sex-specific patterns of vocal behaviour in four species of old world monkeys. *Folia Primatologica* 56:133–156.
- Jones C. 2002. A possible example of coercive mating in mantled howling monkeys (*Alouatta palliata*) related to sperm competition. *Neotropical Primates* 10:95–96.
- Keenan S, Lemasson A, Zuberbühler K. 2013. Graded or discrete? A quantitative analysis of Campbell's monkey alarm calls. *Animal Behaviour* 85:109–118.
- Kitchen DM. 2000. Aggression and assessment among social groups of belizean black howler monkeys (Doctoral dissertation). University of Minnesota, Minneapolis.
- Kitchen DM. 2004. Alpha male black howler monkey responses to loud calls: effect of numeric odds, male companion behaviour and reproductive investment. *Animal Behaviour* 67:125–139.
- Kitchen DM. 2006. Experimental test of female black howler monkey (*Alouatta Pigra*) responses to loud calls from potentially infanticidal males: Effects of numeric odds, vulnerable offspring, and companion behavior. *American Journal of Physical Anthropology* 131:73–83.
- Kitchen DM, Horwich RH, James RA. 2004. Subordinate male black howler monkey (*Alouatta pigra*) responses to loud calls: experimental evidence for the effects of intra-group male relationships and age. *Behaviour* 141:703–724.
- Lemasson A. 2011. What can forest guenons «tell» us about the origin of language. Primate communication and human language: Vocalisation, gestures, imitation and deixis in humans and non-humans. Amsterdam: John Benjamins Publishing Company, 39–70 p.
- Lemasson A, Guilloux M, Barbu S, et al. 2013. Age-and sex-dependent contact call usage in Japanese macaques. *Primates* 54:283–291.
- Lemasson A, Hausberger M. 2011. Acoustic variability and social significance of calls in female Campbell's monkeys (*Cercopithecus campbelli campbelli*). *The Journal of the Acoustical Society of America* 129: 3341-3352.
- Levréro F, Durand L, Vignal C, Blanc A, Mathevon N. 2009. Begging calls support offspring individual identity and recognition by zebra finch parents. *Comptes rendus biologies* 332:579–589.
- Marler P. 1977. The structure of animal communication sounds. Recognition of complex acoustic signals Dahlem Konferenzen, Berlin 17–35 p.
- Marler P, Tenaza R. 1977. Signaling behavior of apes with special reference to vocalization. *How animals communicate* 2:965–1033.
- McComb K, Semple S. 2005. Coevolution of vocal communication and sociality in primates. *Biology Letters* 1:381–385.
- Mitani JC, Stuht J. 1998. The evolution of nonhuman primate loud calls: acoustic adaptation for long-distance transmission. *Primates* 39:171–182.
- Mundry R, Sommer C. 2007. Discriminant function analysis with nonindependent data: consequences and an alternative. *Animal Behaviour* 74:965–976.
- Notman H, Rendall D. 2005. Contextual variation in chimpanzee pant hoots and its implications for referential communication. *Animal Behaviour* 70:177–190.
- Oates JF, Trocco TF. 1983. Taxonomy and phylogeny of black-and-white colobus monkeys. *Folia Primatologica* 40:83–113.
- Ouattara K, Lemasson A, Zuberbühler K. 2009a. Campbell's monkeys concatenate vocalizations into context-specific call sequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106:22026–22031.
- Ouattara K, Lemasson A, Zuberbühler K. 2009b. Campbell's monkeys use affixation to alter call meaning. *PLoS one* 4:e7808.
- Ouattara K, Zuberbühler K, N'goran EK, Gombert J-E, Lemasson A. 2009c. The alarm call system of female Campbell's monkeys. *Animal Behaviour* 78:35–44.

- Pope TR. 1990. The reproductive consequences of male cooperation in the red howler monkey: paternity exclusion in multi-male and single-male troops using genetic markers. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 27:439–446.
- Schön MA. 1971. The anatomy of the resonating mechanism in howling monkeys. *Folia Primatologica* 15:117–132.
- Sekulic R. 1982. The function of howling in red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). *Behaviour* 8:38–54.
- Spehar SNA. 2006. The function of the long call in white-bellied spider monkeys (*Ateles belzebuth*) in Yasuní national park, Ecuador. (Doctoral dissertation), New York University, Graduate School of Arts and Science.
- Struhsaker TT. 1967. Ecology of vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*) in the Masai-Amboseli game reserve, Kenya. *Ecology* 48:892–904.
- Van Belle S, Estrada A. 2008. Group size and composition influence male and female reproductive success in black howler monkeys (*Alouatta pigra*). *American Journal of Primatology* 70:613–619.
- Van Belle S, Estrada A, Ziegler TE, Strier KB. 2009. Social and hormonal mechanisms underlying male reproductive strategies in black howler monkeys (*Alouatta pigra*). *Hormones and Behavior* 56:355–363.
- Van Belle S, Estrada A, Strier KB. 2011. Insights into social relationships among female black howler monkeys *Alouatta pigra* at Palenque National Park, Mexico. *Current Zoology* 57: 1-7.
- Van Belle S, Estrada A, Strier KB, Di Fiore A. 2012. Genetic Structure and Kinship Patterns in a Population of Black Howler Monkeys, *Alouatta pigra*, at Palenque National Park, Mexico: Genetic Population Structure of Black Howlers. *American Journal of Primatology* 74:948–957.
- Van Belle S, Garber PA, Estrada A, Di Fiore A. 2014. Social and genetic factors mediating male participation in collective group defence in black howler monkeys. *Animal Behaviour* 98:7–17.
- Whitehead JM. 1987. Vocally mediated reciprocity between neighbouring groups of mantled howler monkeys, *Alouatta palliata palliata*. *Animal Behaviour* 35:1615–1627.
- Whitehead JM. 1995. Vox Alouattinae: a preliminary survey of the acoustic characteristics of long-distance calls of howling monkeys. *International Journal of Primatology* 16:121–144.
- Zimmermann E. 1995. Loud calls in nocturnal prosimians: structure, evolution and ontogeny. In: *Current topics in primate vocal communication*. Springer. 47–72 p.
- Zuberbühler K, Noë R, Seyfarth RM. 1997. Diana monkey long-distance calls: messages for conspecifics and predators. *Animal Behaviour* 53:589–604.
- Zucker EL, Clarke MR. 1998. Agonistic and affiliative relationships of adult female howlers (*Alouatta palliata*) in Costa Rica over a 4-year period. *International Journal of Primatology* 19:433–449.

TABLE

Table 1. Acoustic measurement definitions

	Definition
Lowest frequency (Low Freq, Hz)	The lower frequency bound of the call.
Highest frequency (High Freq, Hz)	The upper frequency bound of the call.
1st Quartile Frequency (Q1fre, Hz)	The frequency that divides the call into two frequency intervals containing respectively 25% and 75% of the energy distribution.
3rd Quartile Frequency (Q3fre, Hz)	The frequency that divides the call into two frequency intervals containing respectively 75% and 25% of the energy distribution.
Aggregation of entropy (Aggr Entropy, Hz)	The degree of disorder (i.e. noisiness) in the call.
Total power (Aver power, Hz)	The averaged value of the spectrogram's power spectral density, i.e. the sum of the energy values of all time-frequency bins (i.e. pixels) divided by the number of bins in the spectrogram.
90% bandwidth (BW 90%, Hz)	Amplitude between the frequencies measured at 5 and 95% of the energy distribution.
Total Duration (s)	The temporal difference between the beginning and the end of the call.

Table 2. Acoustic description of the call types

Call type	Intensity	Duration	Frequency pattern	Mouth closed	Previous description: "given name" and species (references)
MU	soft	intermediary	Very low-pitched	X	"Moo" <i>Alouatta caraya</i> (da Cunha & Jalles-Filho, 2007)
AW			Rhythmic pattern		"Metallic cackling notes" <i>A. palliata</i> (Collias & Southwick, 1952)
HN		short	Atonal	X	"Grunt" <i>A. palliata</i> (Collias & Southwick, 1952, Baldwin & Baldwin, 1976)
AB			Atonal		
AH			Tonal, high-pitched, narrow frequency bandwidth		
CY			Tonal, high-pitched, loud frequency bandwidth		"Stress screams" <i>A. caraya</i> (Calegari-Marques & Bicca-Marques, 1995)
RH	loud	long	Partially tonal, frequency modulated		
RO			Atonal, increasing frequency bandwidth		"Roar" <i>A. palliata</i> (Baldwin & Baldwin, 1976), <i>A. pigra</i> (Kitchen, 2000)
RU		very long	Atonal, decreasing frequency bandwidth		"Incipient roar" <i>A. palliata</i> (Baldwin & Baldwin, 1976)
CU		intermediary	Partially atonal, frequency modulated		
WA		short	Atonal, high-pitched		"Bark" <i>A. palliata</i> (Baldwin & Baldwin, 1976), <i>A. pigra</i> (Kitchen, 2000)
WU			Atonal, low-pitched		"Incipient barks" <i>A. palliata</i> (Baldwin & Baldwin, 1976)

Table 3. The eight acoustic parameters (mean and standard deviation) for each call type (N= 60 calls / type, see Table 2 for definitions of acoustic measurements). PC1-4: Contribution of the different acoustic parameters to the Principal Component Analysis

	Call types				
	MU	HN	AB	AH	RH
LowFreq (Hz)	125±19	121±16	97±13	261±51	301±53
HighFreq (Hz)	447±63	715±132	1342±193	684±165	2111±430
Q1freq (Hz)	303±42	178±22	232±36	310±49	569±26
Q3freq (Hz)	356±33	309±60	582±69	416±108	724±94
AggrEntropy (Hz)	3±0.4	3±0.6	5±0.5	3±0.7	3±0.4
AverPower (Hz)	74±3	66±3	75±6	65±3	87±5
BW90% (Hz)	193±55	432±106	847±145	163±46	707±155
Total duration (s)	0.66±0.11	0.09±0.02	0.16±0.02	0.04±0.01	1.39±0.33
	Call types				
	RO	RU	WA	WU	
LowFreq (Hz)	209±39	227±37	184±41	210±38	
HighFreq (Hz)	4381±636	2457±377	3560±547	3102±569	
Q1freq (Hz)	605±50	482±67	459±71	477±54	
Q3freq (Hz)	865±104	776±126	851±166	1002±94	
AggrEntropy (Hz)	4±0.4	4±0.4	4±0.4	4±0.5	
AverPower (Hz)	87±5	83±5	81±5	83±3	
BW90% (Hz)	1260±148	1249±126	1319±142	1329±110	
Total duration (s)	2.84±0.55	1.11±0.42	0.3±0.05	0.33±0.08	
	Principal Component Analysis				
	PC1	PC2	PC3	PC4	
LowFreq (Hz)	0.1742	0.4847	0.7377	-0.065	
HighFreq (Hz)	0.4564	-0.0409	-0.0594	-0.2006	
Q1freq (Hz)	0.4145	0.3033	0.0618	-0.0089	
Q3freq (Hz)	0.3123	-0.4277	0.1129	-0.5981	
AggrEntropy (Hz)	0.2193	-0.5385	0.1441	0.4974	
AverPower (Hz)	0.4063	0.1501	-0.1031	0.5732	
BW90% (Hz)	0.4299	-0.2443	0.0942	-0.0085	
Total duration (s)	0.3061	0.3408	-0.6288	-0.1468	

Table 4. Isolated call rates for each age-sex class (F: adult females; M: adult males; SAF: subadult females; SAM: subadult males) for each study group (MT, BA and PK).

	MT			BA			PK			Total
	M	F	SAM	M	F	SAM	M	F	SAF	
MU	0.265	0.000	0.015	0.054	0.000	0.000	0.089	0.000	0.000	0.42
AW	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.032	0.000	0.03
HN	0.364	0.000	0.045	0.202	0.207	0.000	0.162	0.096	0.000	1.08
AB	0.000	0.000	0.000	0.005	0.000	0.000	0.006	0.009	0.000	0.02
AH	0.235	0.000	0.000	0.187	0.034	0.000	0.000	0.000	0.000	0.46
CY	0.000	0.000	0.000	0.000	0.030	0.000	0.000	0.002	0.000	0.03
RH	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.00
RO	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.002	0.000	0.000	0.00
RU	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.00
CU	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.00
WA	0.000	0.000	0.015	0.025	0.000	0.000	0.004	0.002	0.000	0.05
WU	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.00
Total	0.864	0.000	0.076	0.473	0.271	0.000	0.262	0.141	0.000	

Table 5. Howling call rates for each age-sex class (F: adult females; M: adult males; SAF: subadult females; SAM: subadult males) for each study group (MT, BA and PK).

	MT			BA			PK			Total
	M	F	SAM	M	F	SAM	M	F	SAF	
MU	0.113	0.000	0.007	0.000	0.000	0.000	0.001	0.000	0.000	0.12
AW	0.000	0.000	0.000	0.000	0.003	0.000	0.000	0.056	0.024	0.08
HN	0.919	0.000	0.020	1.458	0.000	0.000	0.440	0.070	0.017	2.92
AB	0.369	0.000	0.007	0.128	0.000	0.000	0.150	0.006	0.000	0.66
AH	0.057	0.000	0.000	0.107	0.023	0.000	0.432	0.007	0.041	0.67
CY	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.00
RH	0.000	0.000	0.000	0.137	0.000	0.000	0.108	0.000	0.000	0.24
RO	4.099	1.944	0.650	5.128	4.983	1.027	9.041	6.352	7.127	40.35
RU	0.751	0.290	0.168	1.877	3.880	1.083	2.195	1.700	2.708	14.65
CU	0.000	0.044	0.000	0.000	0.130	0.000	0.000	0.039	0.003	0.22
WA	14.404	0.830	0.256	11.733	0.237	0.007	10.574	0.095	0.165	38.30
WU	0.529	0.032	0.013	1.378	0.000	0.000	0.072	0.000	0.000	2.02
Total	21.24	3.14	1.12	21.95	9.26	2.12	23.01	8.88	10.09	

Table 6. Association of call types (%) and context (see methods for definitions). Binomial tests:
 *P<0.05, **P<0.01, ***P<0.001; all other comparisons = 0.07 < P < 0.64

Call type	<i>Audience:</i> Neighbour absent / Neighbour present	<i>Home range localization:</i> Peripheral / Central	<i>Group spatial cohesion:</i> Dispersed / Not dispersed	<i>Individual activity:</i> Positive / Negative behavior	<i>Post-separation reunion:</i> Yes / No
AB	48 / 52	61 / 39	67 / 33 *	24 / 76 **	27 / 73 **
AH	44 / 56	79 / 21 ***	68 / 32 *	21 / 79 ***	21 / 79 ***
AW	50 / 50	88 / 13 *	63 / 38	0 / 100 **	0 / 100 **
CU	82 / 18 **	71 / 29	53 / 47	18 / 82 **	12 / 88 ***
CY	67 / 33	83 / 17	100 / 0 *	0 / 100 *	0 / 100 *
HN	75 / 25 ***	56 / 44	62 / 38 *	66 / 34 **	12 / 88 ***
MU	93 / 7 ***	14 / 86 **	64 / 36	100 / 0 ***	100 / 0 ***
RH	36 / 64	77 / 23 **	36 / 64	0 / 100 ***	0 / 100 ***
RO	53 / 47	68 / 32 ***	52 / 48	16 / 84 ***	13 / 87 ***
RU	43 / 57	74 / 26 ***	49 / 51	14 / 86 ***	9 / 91 ***
WA	53 / 47	63 / 37 *	46 / 54	18 / 82 ***	15 / 85 ***
WU	64 / 36	36 / 64	64 / 36	36 / 64	18 / 82 *

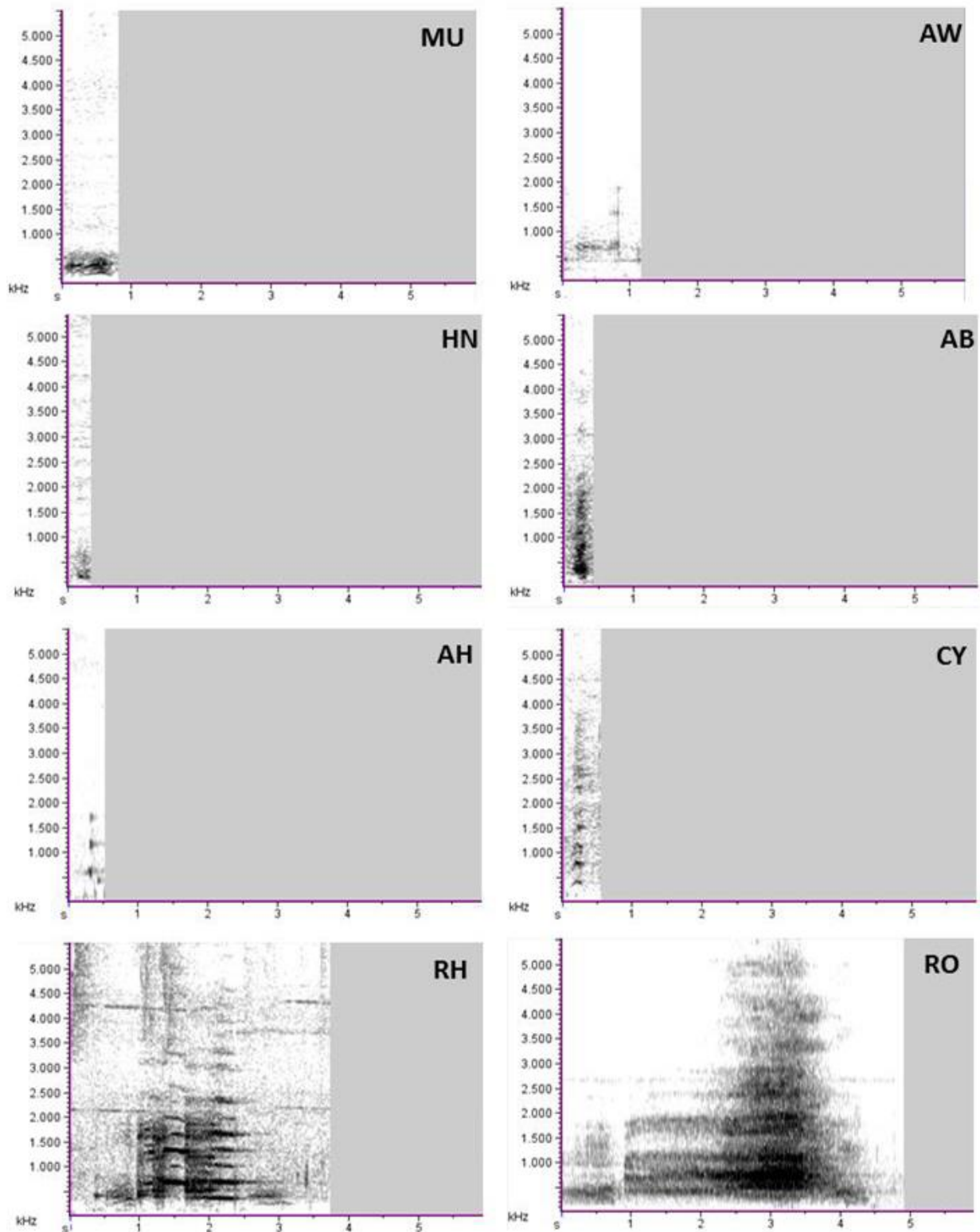


Figure1. Example of spectrograms for each call type identified (X axis: duration in second, Y axis: frequency in kHz).

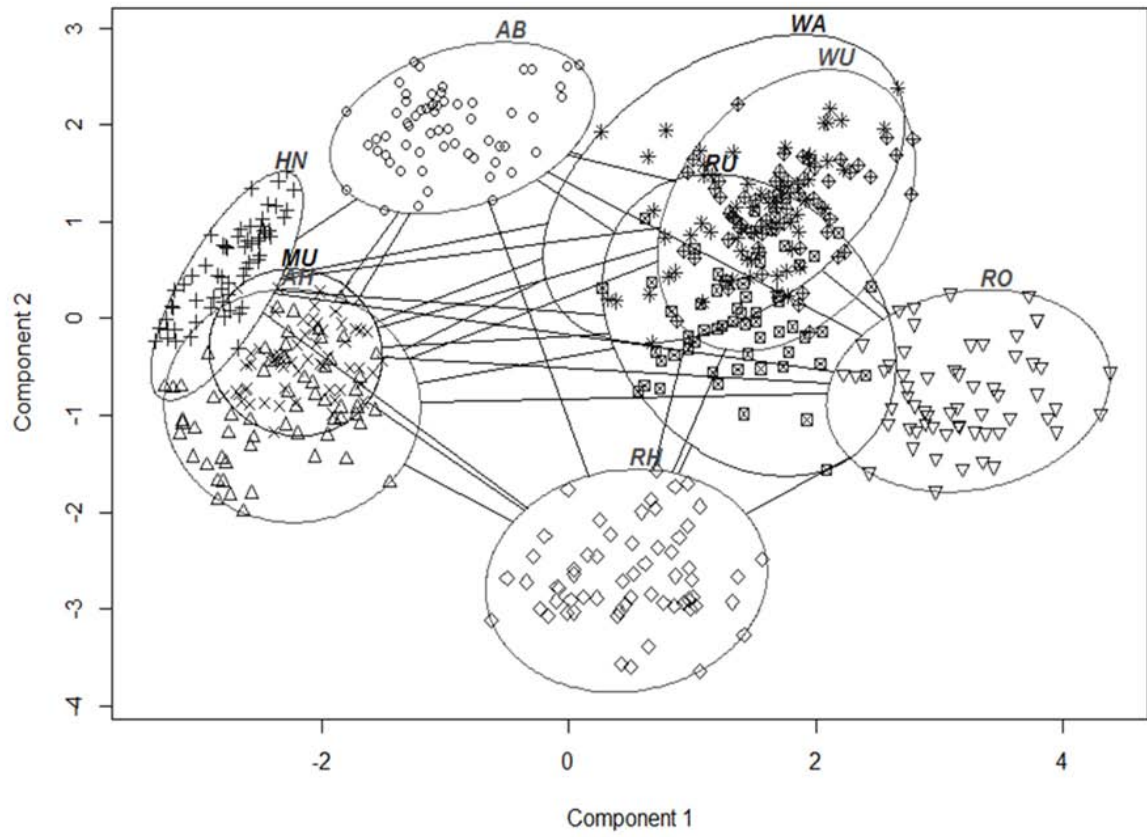


Figure 2. Clustering of the nine call types based on the DFA analysis.

CAPITULO 3.

Individual voice recognition and an auditory map of neighbours in free-ranging black howler monkeys (*Alouatta pigra*)

El artículo que comprende este capítulo ha sido aceptado en la revista *Behavioral Ecology and Sociobiology*.

Requisito en el Programa del Posgrado en Ciencias Biológicas.

El trabajo se presentó en las Conferencias de:

Coloquio de la Sociedad Francesa del Comportamiento Animal, Francia (2014).

Y al Coloquio de la Sociedad Francófona de Primatología, Francia (2014).



**Individual voice recognition and an auditory map of neighbours in free-ranging black
howler monkeys (*Alouatta pigra*)**

Margarita Briseño-Jaramillo¹, Alejandro Estrada², Alban Lemasson^{3,4}

¹Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Coyoacán, 04510. México City.

²Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Veracruz, México.

³Ethologie Animale et Humaine, U.M.R.6552-C.N.R.S, Université de Rennes 1, Station Biologique, 35380 Paimpont, France.

⁴Institut Universitaire de France, Maison des Universités, 103, boulevard Saint-Michel 75005 Paris, France.

e-mail: mar.briseno.jaramillo@gmail.com

Abstract: Recognizing individuals auditorily is of primal importance in maintaining socio-spatial cohesion among conspecifics within a social group as well as for regulating space use among neighbours, particularly for species dwelling in forests where visual communication is constrained. This study evaluates the capacity of black howler monkeys (*Alouatta pigra*) in the Palenque National Park, Mexico, to recognize the voices of individual neighbours, using a violation-of-expectation paradigm based on the spatial congruence of voices. First, we assessed intra- vs inter-individual acoustic variations by comparing the acoustic structures of the loud calls of six adult males from three different social groups. Although the acoustic structures of barks were more individually discriminative than those of roars, both loud call types presented significant individual variations. Second, playbacks of sequences composed of barks and roars were studied in order to assess the auditory recognition capacity of six neighbouring groups. Two test situations were presented to each study group: the spatial location of the speaker was either congruent (in the appropriate neighbouring territory) or incongruent (in a territory on the opposite side) with the voice broadcast. Monkeys reacted significantly more (e.g., faster approach, more vocal responses) in incongruent situations. Our data suggest that black howler monkeys display individual acoustic variations and are capable of recognizing the voices of non-group members. Our experimental paradigm is an easily replicable way to investigate inter-group voice recognition in animals and to test the extent of socio-spatial cognitive abilities.

Keywords: Individual acoustic signature, voice recognition, mental auditory map, playback, New World monkeys, *Alouatta pigra*

INTRODUCTION

The ability to recognize conspecifics individually is considered to have been a crucial step in the evolution of animal sociality (Trivers 1971). Recognizing others as distinct individuals allows an animal to identify and to remember those with whom it may have different competitive or cooperative relationships (Seyfarth and Cheney 2009), and this can be of interest even beyond the circle of its own social group, notably for territorial species (Gautier and Gautier 1978). This recognition can be based on visual, auditory or olfactory cues and seems widespread in the animal kingdom (Tibbetts and Dale 2007). However, vocal communication is more advantageous as it allows recognition even in unfavourable situations such as habitats with limited visibility or long-distance communication (Marler 1967). Nevertheless, evidencing individual auditory recognition requires three levels of demonstration: higher inter-individual than intra-individual acoustic variations, auditory discrimination of acoustic variations, and association between acoustic variations and individual identities.

Many studies have reported individual acoustic variations and assumed that these variations provide a basis for individual recognition (e.g., amphibians: Bee and Gerhardt 2002; birds: Lambrechts and Dhondt 1995; marine mammals: Janik 2000; Kremers et al. 2012; non-human primates: Lemasson and Hausberger 2011; Bouchet et al. 2013). Using playback experiments, some studies have confirmed the capacity to discriminate social classes of voices, i.e. familiar vs unfamiliar individuals or kin vs non-kin (e.g., birds: Hardouin et al. 2006; marine mammals: Tripovich et al. 2008; elephants: McComb et al. 2003; meerkats: Townsend et al. 2012; horses: Lemasson et al. 2009; otters: Lemasson et al. 2013; non-human primates: Waser 1977; Snowdon and Cleveland 1980; Gouzoules and Gouzoules 1990; Rendall et al. 1996; Cheney and Seyfarth 1999; Wich et al. 2002; Jordan et al. 2004; Lemasson et al. 2008; Herbinger et al. 2009).

Demonstrating that animals can match a given voice with a given individual identity can be done with violation-of-expectation paradigms. Those paradigms are based on stimulus

presentations that violate (or not) the natural pattern of a behaviour. It consists of testing whether individuals perceive this manipulation as relevant, thereby revealing information about the subject's mental representations of its environment. The expectation is that individuals should respond more strongly to unnatural patterns than to natural ones (Xitco et al. 2004; Sankey et al. 2011; Zuberbühler and Wittig 2011). At least two techniques of violation-of-expectation paradigm have been used so far to evaluate individual recognition. The first technique is based on cross-modal perception. For example, test horses could watch a silent herd member passing by and then disappear before hearing this horse's or another horse's (violation-of-expectation) voice (Proops et al. 2009). The second technique is based on spatial distribution of callers and relies on socio-spatial cognitive capacities of receivers. One experimental design showed that when hearing the same conspecific meerkat call from two different places, a physically impossible scenario, subjects responded more strongly than in the physically possible setup (Townsend et al. 2012). Another example, also based on spatial congruence, showed that resident male birds exaggerated their responses to the song of familiar individual neighbours played from an incongruent territory location (Beer 1970; Dhondt and Lambrechts 1992). However, to our knowledge, none of these techniques have been used to investigate socio-spatial cognitive capacities based on individual voice recognition of neighbours in free-ranging non-human primates.

Socio-spatial cognition has been studied in primates using mainly ecological approaches. For example, monkeys are able to choose appropriate travelling routes in their home range to reach areas with food available in a specific season or to reach specific sleeping sites (Byrne 2000; Janson and Byrne 2007; Lührs et al 2009). Here, cognitive maps are considered as mental representations of space guiding navigation in the environment (Di Fiore and Suarez 2007). Cognitive maps, based on visual and olfactory landmarks, are typically used by primates for foraging purposes or to avoid inter-group encounters (Garber et al. 2006; Boyer et al. 2006; Noser and Byrne 2007). Our study notably questions whether socio-spatial cognitive maps can be

based on auditory cues in primates. One study has recently shown that wild vervet monkeys possess socio-spatial cognitive abilities by comparing their reactions to plausible and implausible displacements of group members simulated by sound playbacks (Noë and Laporte 2014). Here, we want to extend the investigation to the inter-group level.

This study simultaneously tested the individual auditory recognition capacities of forest-dwelling black howler monkeys (*Alouatta pigra*), using a violation-of-expectation paradigm based on spatial congruence. This species is appropriate for several reasons. First, as many other forest-dwelling primates, males of this primate species produce very loud calls for long-distance (1 km sound propagation) inter-group communication (Oliveira and Ades 2002). Second, they react strongly, notably vocally, to prevent the intrusion of non-group-members (Kitchen 2004; da Cunha and Byrne 2006; Van Belle et al. 2008). Third, as the number of males in a group is limited (i.e. one to three: Van Belle and Estrada 2006; Di Fiore and Campbell 2007) memorization of neighbouring male individual voices should be easier (Bergman 2010). In a species such as the black howler monkey, individual auditory recognition of neighbours and the utilisation of mental auditory map to track their positions may facilitate systematic avoidance of conflicts with potential intruders (Kitchen 2004, 2006). This differential treatment of neighbours and strangers by a territory owner has been called the “dear enemy” effect (Fisher 1958). Playback studies have shown that howler monkeys respond differently when hearing one vs several male voices simultaneously, and that males seem to use loud calls to assess unfamiliar callers’ relative fighting ability (Kitchen 2004). However, no study has yet demonstrated any ability of howler monkeys to recognize individuals auditorily, a fortiori concerning non-group members. Surprisingly, compared to other primate species, howler monkeys have been considered as loud communicators with a limited opportunity to perceive individual acoustic variations because of the high rate of call overlap during inter-group howling encounters (Whitehead 1985). To our knowledge, no study has investigated the socio-spatial cognitive abilities of these animals, so the question of whether or not howler monkeys possess a mental

representation of the spatial distribution of their different neighbouring groups remains open.

Working with a population of black howler monkeys in the Palenque National Park, Mexico (Estrada et al. 2002), we first assessed the level of intra- vs inter-individual acoustic variations by comparing the acoustic structures of six adult males' loud calls from three different groups (two males per group). Then, we conducted playbacks of loud calls to test auditory recognition of the members of these three study groups, as well as the members of three neighbouring groups. Two test situations were presented to each study group: the spatial location of the speaker was either congruent (in the appropriate neighbouring territory) or incongruent (in a territory on the opposite side) with the individual voice broadcast. We predicted that if howler monkeys possess socio-spatial cognitive and auditory discrimination abilities, that males would respond more intensively to playbacks violating spatial location expectation (Zuberbühler and Wittig 2011). Each subject group was tested with the calls of two different adjacent neighbours, each time in both congruent and incongruent situations.

METHODS

Study site and subjects

The study was conducted in the Palenque National Park (PNP), Mexico (17° 28'N, 99° 03'W). Acoustic recordings and playback experiments were conducted with six habituated free-ranging black howler monkey groups (named MT: Motiepa, PK: Pakal, BA: Balam, Unites: UT, BO: Bolas and TO: Templo Olvidado). These monkey groups are part of a population consisting of approximately 20 groups of this species inhabiting the protected area and under observation since 2002 (Estrada et al. 2002; Van Belle et al. 2008 and 2012). Study groups were composed of 1-3 adult males, 1-3 adult females and 2-6 subadults, juveniles and infants (Table 1), and have adjacent home ranges (Van Belle et al. 2012).

Acoustic recordings

Between February and July 2012, three groups of black howler monkeys (MT, PK, and BA) were followed for 29 days each to collect acoustic recordings of the six adult males. A directional microphone (SONY ECM-672), a tie microphone (EUROPSONIC ECM 104) and a digital audio recorder (MARANTZ PMD670) were used to record calls (Sample rate 44.1 kHz, resolution 16 bit, WAV format). The first track was used to record monkey calls and the second track was used to comment on caller identities. From our *all occurrence* sample of the howling bouts emitted within the groups, we identified the calls of each male. All recordings were made at comparable distances (i.e. 20 to 30 meters) (the number of howling bouts recorded were: MT 19, PK 21 and BA 17). Howling bouts are long vocal sequences typically composed of roars and barks (Kitchen 2004), hereafter named RO and WA (using onomatopoeic descriptions) call types respectively. RO and WA are atonal calls, with WA being slightly lower pitched and much shorter (almost 10 times) than RO (Baldwin and Baldwin 1976; Whitehead 1995; Kitchen 2000).

Acoustic analysis

To estimate individual acoustic variations, we selected randomly a sample of 30 RO and 30 WA calls emitted by each of the six males (using only portions of the howling bouts when only one caller was involved). To limit pseudoreplication biases, we never took more than three calls from a given howling bout with selected calls always separated by at least 20 seconds. All calls were measured with AvisoftSAS Lab Pro software (Berlin, Germany). Spectrograms were drawn with the fast Fourier transformation (FFT) with a time window of 256 points. The resulting time and frequency resolutions were 2.9 ms and 172 Hz. We selected 11 representative acoustic parameters (see definitions in Table 2) that are commonly used for species with vocalizations similar to those of *A. pigra* (Kitchen2000; Ey et al. 2007): Highest frequency (High Freq, Hz),

Lowest frequency (Low Freq, Hz), 1st and 3rd quartile frequency (Q1freq and Q3freq, Hz), Aggregation of entropy (Aggr Entropy, Hz), Total power (Aver Power, Hz), 90% bandwidth (BW 90%, Hz), Total duration (s), Energy (dB), Peak of energy (dB), Frequency with the maximum energy (Max Freq, Hz).

First, we calculated for each of the above mentioned acoustic parameter, separately for each call type, the Potential for Individual identity Coding (PIC) following the equation: $PIC = CV_{inter} / \text{mean } CV_{intra}$, where CV_{inter} = between individual coefficient of variation, CV_{intra} = within-individual coefficient of variation, and $CV = \text{standard deviation}/\text{mean} * 100$. When a PIC value is superior to 1, the individual differences are considered high enough to encode identity (Levrero et al. 2009; Lemasson and Hausberger 2011). Second, we tested the level of acoustic discrimination of our six callers for the two call types WA and RO. For each acoustic parameter measured, the normality was confirmed with Shapiro tests ($p > 0.05$ in all cases). We also confirmed, by visually inspecting box plots, that the variances of our parameters were sufficiently homogeneous. We transformed these 11 variables into a set of non-correlated components using Principal Component Analyses (PCA). To determine the number of relevant components (PC) for each call type, we used the Kaiser-Guttman criterion (keep only PCs with eigenvalues > 1). We then ran a MANOVA analysis using these components. In order to assess the contribution of each acoustic parameter in the discrimination between individuals, Discriminant Function Analyses (DFA) were performed for each call type. To estimate the reliability of this discriminant analysis, a first DFA was performed on the entire data, and then a second and more conservative cross-validated DFA was done. For this second DFA, a subset of 20% of the calls (i.e. N=6/male) was randomly used for establishing the model. The remaining calls were then used to test the classification (as in Crockford and Boesh 2003; Levrero et al. 2009).

Auditory recognition

Experiments were designed to evaluate the six black howler monkey study groups' (MT, PK, BA, UT, BO, TO) auditory recognition capacities. The responses of one male only per group were recorded. When a group included more than one adult male (MT and PK), we focused on the central male (i.e. the male who stayed the longest in proximity with the females, MBJ pers. obs., *sensu* Van Belle et al. 2009).

Recording and selection of acoustic stimuli

The six study groups were followed during 57 ± 7.7 hours (SD) in February 2013 to obtain four recordings of howling bouts per male with good enough quality (i.e. limited background noise, single caller, short distance from microphone) to create acoustic stimuli. A single acoustic stimulus (i.e. bout of several calls units) was extracted from each howling bout using Avisoft SAS Lab Pro (Berlin, Germany). Each acoustic stimulus was used only once to avoid pseudoreplication. We decided to use natural vocal sequences to make stimuli as realistic as possible, since stimuli made by synthetic sequences are usually less efficient than natural sounds (Arnold et al. 2008). To facilitate future comparisons, all stimuli lasted 1min 57s \pm 0min 03s (SD) and contained both RO and WA calls (see example Fig. 1). Such howling bouts are plausible sequences (Altman 1959; Baldwin and Baldwin 1976). The sound pressure level of all acoustic stimuli was equalized at SPL = 78dBA (at 30m from the subject), in order to obtain a natural loudness (Raichel 2006).

The study groups (and their home ranges) have been under quasi-constant observation since 2002, being monitored either directly as focal groups or indirectly as neighbours of focal groups with frequent inter-group encounters (Estrada et al. 2002; Van Belle et al. 2008, 2012; MBJ pers. obs.: February-July 2012 and February 2013).

For comparative reasons, all playback trials were conducted in the morning and at a time when the individuals were quiet, resting or feeding. The focal group was followed for at least one hour to confirm that no neighbour was seen within 100 meters so that there would be no inter-group encounter, and that no howling bout was heard in the area.

Each focal group (A) was tested four times to simulate the presence of two different neighbours (B and C), known to present home ranges distant from one another on opposed sides of group A's home range. Each neighbour's voice was played in two spatial situations: congruent (B voice broadcast from the appropriate B territory, same scenario for C) versus incongruent (B voice broadcast from C territory and vice versa). Experiments order was semi-randomized (50% of the subjects heard the congruent conditions first; both congruent and incongruent tests were completed for B neighbours before starting the experiments with C neighbours). A total of 24 trials (6 focal groups x 2 conditions (coherent, incoherent) x 2 neighbours) were done. The 24 acoustic stimuli included comparable proportions of RO (coherent: 10.8 ± 1.2 , incoherent: 10.9 ± 1.5) and WA (coherent: 56.8 ± 7.1 , incoherent: 56.3 ± 7.8) calls. Tested neighbours were predetermined as follows: Focal group A (Neighbour B /Neighbour C) consisting of PK (UT/MT), BA (PK/BO), UT (PK/TO), BO (BA/MT), TO (BA/UT), MT (PK/BO).

Standardized criteria were used to position the loudspeaker (MIPRO 303, with integrated amplifier) for trials. A trial started only when focal group A was located in the appropriate (i.e. B or C) side of the home range. After we had located neighbour B precisely, and confirmed that it was at least 200 meters away, the loudspeaker was positioned by an assistant, in line with B's direction at 30 meters from the focal subject and 8 meters above ground (with the help of a pulley). It is important to note that the loudspeaker was systematically positioned where a

previous encounter (involving an inter-group exchange of visual and vocal signals) between A and B had been observed previously. Moreover, the loudspeaker was never positioned near a fruit tree known to elicit inter-group conflicts (pers. obs.). Then, either B's or C's voice was broadcast; and vice versa for neighbour C. Dense vegetation surrounding the speaker prevented visual detection by the monkeys. Nevertheless, we waited 20 min before starting a playback and we removed the speaker immediately afterwards. To limit habituation, we tested only two playbacks per week and only one per week for a given focal group.

Behavioural responses and analysis

Each male subject was observed for one hour following playback using focal animal sampling. Several behavioural variables, inspired from previous studies (see Table 3 for definitions and references), were recorded.

To assess what influence the coherence of the stimuli presented on individual reactions, and given the small size of the samples, a generalized linear mixed model (GLMM with Poisson distribution) test was performed for each behavioural variable recorded. Identities of focal and stimuli groups were considered as random factors to control for pseudo-replication effects. Due to multiple testing, a Bonferroni correction was applied lowering the significance level at 0.008.

RESULTS

Individual acoustic variations in bark (WA) and roar (RO) calls

We found acoustic variations of the WA and RO calls at both the intra- and the inter-individual levels (Table 4). While almost all acoustic parameters (21/22) presented Potential for Identity Coding scores (PIC) above the threshold 1, some acoustic parameters appeared more individually variable than others. WA call PIC scores were high ($\text{PIC} \geq 1.49$) for lowest

frequency, total power and total duration parameters. RO call PIC scores were high ($PIC \geq 1.49$) for frequency with the maximum intensity and 3rd quartile frequency. Variability levels of the two call types differed: WA (mean $PIC = 1.30$) appeared more individually discriminative than RO (mean $PIC = 1.15$).

Based on the Kaiser-Guttman criterion applied to a Principal Component Analysis (PCA), we identified respectively four relevant components for WA and RO call types (Table 5). These components explained respectively 73% and 63% of the total variability. MANOVA tests, performed with these components, confirmed that individuals can be significantly discriminated by their voice characteristics for both call types (WA: $F_{20,568} = 42.24$, $P < 0.001$, Wilk's $\lambda = 0.05$; RO: $F_{20,568} = 14.59$, $P < 0.001$, Wilk's $\lambda = 0.25$). Discriminant Function Analyses also confirmed that WA calls were more discriminative than RO calls in terms of individual identity (N=180 calls for each call type, N=30 calls x 6 males). The percentage of correct classification of our six callers was higher than expected by chance (calls had 16.7% chances to be randomly well classified), as 88% of the roar calls and 69% of the bark calls were correctly assigned to their emitters (Fig. 2). The cross-validated DFA, using 36 random calls (6 per male) per call type to build the model, confirmed the correct classification of WA (72%) and RO calls (56%) (Fig. 2). The acoustic parameters the best correlated with components 1 and 2 were respectively lowest frequency and 3rd quartile frequency for WA call type, and frequency with the maximum energy and 3rd quartile frequency for RO call type (Table 6).

Auditory recognition of neighbour: Behavioural responses to playback experiments

The six focal males reacted more strongly in the incongruent situations than in the congruent situations (Table 7). Incongruent situations were significantly associated with longer durations of vigilance from focal males, higher approach speeds, shorter approach latencies, higher durations of body and head orientations towards speaker and more vocal responses. No significant differences were found in the number of occurrences of the displays.

DISCUSSION

Our data indicate the existence of auditory identity recognition of non-group members by free-ranging black howler monkeys. First, we found significant individual variations in the acoustic structure of adult male loud calls. Second, using playback experiments, we evidenced the capacity of adult males to recognize the individual voices of their neighbours. This may suggest the use of a “mental auditory map” (as defined by Gunina 2011) by howler monkeys to control the social composition of the surrounding home ranges. It involves voice recognition and memorisation of neighbours’ spatial positions. Howler monkeys live in relatively large home ranges with dense vegetation constraining patrol behaviours. This socio-spatial cognitive skill may allow howler monkeys to keep track of neighbours more easily using their voices. The ability to auditorily keep track of travelling group members has been recently evidenced in vervets (Noë and Laporte 2014), but here we show that this socio-spatial ability goes beyond the level of the social group.

The six study adult males could be discriminated significantly by the temporal and frequency parameters of their voices. This contradicts previous findings that suggested that howler monkeys produced calls with little measurable individual variation (Whitehead 1985). This finding is not surprising as individually based acoustic variations have been found at all

levels of the primate phylogeny: apes (Marler and Hobbett 1975; Mitani et al. 1996), old world monkeys (Gouzoules and Gouzoules 1990; Steenbeek and Assink 1998; Ceugniet and Izumi 2004), new world monkeys (Chapman and Weary 1990; Boinski and Mitchell 1997; Jorgensen and French, 1998;) and lemurs (Zimmermann and Lerch 1993). However, Mitani (1985) failed to discriminate individual Müller's Bornean gibbons (*Hylobates muelleri*) by their voices and Teixidor and Byrne (1997) also failed to discriminate individual Geoffroy's spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) by their voices.

The degree of individuality of voices found here ($PIC_{WA} = 1.30$, $PIC_{RO} = 1.15$) was somehow lower than that typically found in other primates (Campbell's monkeys - $2.25 < PIC < 4.53$, Lemasson and Hausberger 2011; chimpanzees - $PIC = 1.49$, Levréro and Mathevon, 2012; red-capped mangabeys - $1.12 < PIC < 1.67$, Bouchet et al. 2012) and non-primate species (fur seals - $PIC = 1.68$, Charrier et al. 2003; horses - $PIC = 1.5$, Lemasson et al. 2009). There are several potential explanations for this. First, our six males belong to only three groups suggesting a potentially high level of intra-group relatedness (Van Belle et al. 2012). Genetic similarities can lead to morphological similarities in the vocal apparatus with a consequence on voice resemblance (Hauser 1992). Second, our analysis only focuses on the acoustic structure of isolated calls, but howler monkeys produce these calls in complex vocal sequences lasting on average 14min (Van Belle et al. 2013). The organization of a sequence could possibly be more individually informative as for Campbell's monkeys (rhythm of call succession - Lemasson et al. 2010), putty-nosed monkeys (combinatorial preferences of call types - Arnold et al. 2008) and agile gibbons (overall frequency modulation - Oyakawa et al. 2007). Third, loud calls of howler monkeys are atonal (noisy) sounds. Some reports show that sounds presenting a more predictable vocal fold vibration (i.e. whistles or sounds rich in harmonics) are more individually variable (Rendall et al. 1998; Owren and Rendall 2001; Lemasson and Hausberger 2004; Koda et al. 2013). However, individual distinctiveness can also be found in noisy calls, notably with regards to formant distributions (Rendall et al. 1998; Fischer 2004). Fourth, we would possibly have

found more variations by increasing the number of acoustic parameters measured, the number of calls measured as well as the number of individuals studied.

Interestingly, the two call types studied here were not equally variable. Barks (WA calls) presented more individual variations than roars (RO calls), and this is not due to a longer call duration leaving more space for individual variation as WA calls were much shorter than RO calls (Baldwin and Baldwin 1976). All call types in a species vocal repertoire are typically not equally variable. In baboons, distress screams are less variable than contact calls (Rendall et al 2009), and in chimpanzees pant hoots are more varied than pant grunts (Mitani et al 1996). In guenons and mangabeys, it was also found that contact calls are more individually varied than alarm or threat calls for example, suggesting that the affiliative social function of the call is a determining factor of the expected degree of variability (Lemasson and Hausberger 2011; Bouchet et al. 2012, 2013). For instance, when a predator has been spotted, the receiver needs to hide or flee no matter which group member sent the information. Decoding the emitter identity is far more important at the time of peaceful social encounters. This questions the relative social value of barks and roars in howler monkeys. According to this idea, whereas roars have been described as being associated with a limited number of contexts (mainly inter-group vocal interactions), barks are emitted in a large variety of more social contexts (e.g. inter-group vocal interaction, intra-group agonism, discomfort, group travelling) (*Alouatta palliata*, Chivers 1969; *Alouatta seniculus*, Sekulic 1982). However, we must acknowledge that the emission contexts of these call types in our study species are still unknown.

The demonstration that structural differences appear in the vocalizations of a given species does not indicate whether these differences are perceived and used by individuals in their daily life. Playback experiments were necessary for that. As predicted, our results show that our subjects reacted in a much stronger way when the same voice was played back from an inappropriate side, simulating a potentially dangerous intrusion, than when the voice was played back from a side congruent with the caller's territorial location. Amongst the responses to

incongruent conditions, we found some vocal responses that may be used to ward off potential intruders (Sekulic 1983; Kitchen 2004). Hence, black howler monkeys discriminate different individual voices. Given the fact that inter-group genetic variation among adults in these black howler monkey groups is relatively high (Van Belle et al. 2008, 2012), this discrimination is certainly the consequence of a social learning process of individual acoustic characteristics. Whereas most studies show the ability of non-human primates to discriminate kin from familiar non-kin individuals (Cheney and Seyfarth 1980; Rendall et al. 1996, 2000) or familiar (potentially related) from unfamiliar individuals (mangabeys, Waser 1977; chimpanzees, Herbinger et al. 2009), only a few studies have evidenced social learning of voice discrimination by non-human primates within groups (male-female recognition post-migration, Lemasson et al. 2008), and between groups (neighbouring conspecific groups: Cheney and Seyfarth 1982, and heterospecific groups: Candiotti et al. 2013).

In conclusion, our study shows that black howler monkeys present higher inter-individual than intra-individual acoustic variations, auditory discrimination of acoustic variations, and association between acoustic variations and individual identities. This study also suggests that black howler monkeys recognize the acoustic signatures of non-group members and may use a mental auditory map to track the positions of neighbouring groups. We must acknowledge that our study only involved six study groups and that discussing the extent of this species' mental map requires more experiments. While it is often stated that long distance vocal communication facilitates inter-group spacing and prevents aggressive encounters (Ydenberg et al. 1988), studies demonstrating the existence of such socio-spatial cognitive abilities associated to voice recognition skills remain rare. If applied comparatively to more captive and field settings, notably with species living in different social systems, this paradigm could enhance our understanding of the forces driving the coevolution of communicative and socio-spatial cognitive capacities in animals, as predicted by the "social brain" hypothesis (Dunbar 1998).

Acknowledgments We are very grateful to the Mexican government (CONANP) for authorization to carry out research at the Palenque National Park. Our research was supported by grants from CONACyT, Graduate Program in Biological Sciences (UNAM), CNRS (PICS program), ANR, IUF, and IDEA WILD. We are grateful to The Institute of Biology (UNAM) and Animal and Human Ethology Laboratory (University of Rennes 1) staff members for logistic support. We thank Eloise Chailleux, Cindy Maslarova and Oskar Persson for their assistance in the field. We are grateful to Dr. Sarie Van Belle for her helpful comments and for her assistance with the identification of monkeys. We are also grateful to Ernesto Estivill and to Veronique Biquand for their assistance in acoustic and statistic, and to Ann Cloarec and Anne-Marie Cervera for correcting our English. We would like to thank the anonymous reviewers for their helpful comments. This article is a partial requirement for the Doctoral degree in biological sciences at the national Autonomous University of Mexico (UNAM) by MBJ.

Ethical standards

Experiments comply with the current laws of Mexico.

Conflict of interest

The authors declare that they have no conflict of interest.

REFERENCES

- Altman SA (1959) Field observations on a howling monkey society. *J Mammal* 40:317–330
- Arnold K, Pohlner Y, Zuberbühler K (2008) A forest monkey's alarm call series to predator models. *Behav Ecol Sociobiol* 62:549–559
- Baldwin JD, Baldwin JI (1976) Vocalizations of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in Southwestern Panama. *Folia Primatol* 26:81–108
- Bee MA, Gerhardt HC (2002) Individual voice recognition in a territorial frog (*Rana catesbeiana*). *Proc R Soc Lond B* 269:1443–1448

- Beer CG (1970) Individual recognition of voice in the social behavior of birds. *Adv Stud Behav* 3:27-74
- Bergman TJ (2010) Experimental evidence for limited vocal recognition in a wild primate: implications for the social complexity hypothesis. *Proc R Soc Lond B* 277:3045-3053
- Boinski S, Mitchell CL (1997) Chuck vocalizations of wild female squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) contain information on caller identity and foraging activity. *Int J Primatol* 18: 975–993
- Bouchet H, Blois-Heulin C, Lemasson A (2013) Social complexity parallels vocal complexity: a comparison of three non-human primate species. *Front Psychol* 4:1664-1078
- Bouchet H, Blois-Heulin C, Pellier A-S, Zuberbühler K, Lemasson A (2012) Acoustic variability and individual distinctiveness in the vocal repertoire of red-apped mangabeys (*Cercocebus torquatus*). *J Comp Psychol* 126:45–56
- Boyer D, Ramos-Fernández G, Miramontes O, Mateos JL, Cocho G, Larralde H, Rojas F (2006) Scale-free foraging by primates emerges from their interaction with a complex environment. *Proc R Soc Lond B* 273:1743–1750
- Byrne RW (2000). How monkeys find their way: leadership, coordination, and cognitive maps of African baboons. In: Boinski S, Garber PA (eds) *On the Move: How and Why Animals Travel in Groups*, University of Chicago Press, Chicago, pp 491–518
- Candiotti A, Zuberbühler K, Lemasson A (2013) Voice discrimination in four primates. *Behav Process* 99:67–72
- Ceugniet M, Izumi A (2004) Vocal individual discrimination in Japanese monkeys. *Primates* 45:119–128
- Chapman CA, Weary DM (1990) Variability in spider monkeys' vocalizations may provide basis for individual recognition. *Am J Primatol* 22:279–284
- Charrier I, Mathevon N, Jouventin P (2003) Vocal signature recognition of mothers by fur seal pups. *Anim Behav* 65:543–550
- Cheney DL, Seyfarth RM (1980) Vocal recognition in free-ranging vervet monkeys. *Anim Behav* 28:362–367
- Cheney DL, Seyfarth RM (1982). Recognition of individuals within and between groups of free-ranging vervet monkeys. *Am Zool* 22 :519–529
- Cheney DL, Seyfarth RM (1999) Recognition of other individuals' social relationships by female baboons. *Anim Behav* 58:67–75
- Chivers DJ (1969) On the daily behaviour and spacing of howler monkey groups. *Folia Primatol* 10: 48-102

- Crockford C, Boesch C (2003) Context-specific calls in wild chimpanzees, *Pan troglodytes verus*: analysis of barks. *Anim Behav* 66:115–125
- da Cunha RGT, Byrne RW (2006) Roars of black howler monkeys (*Alouatta caraya*): evidence for a function in inter-group spacing. *Behaviour* 143:1169–1199
- da Cunha RGT, Jalles-Filho, E (2007) The roaring of southern brown howler monkeys (*Alouatta guariba clamitans*) as a mechanism of active defence of borders. *Folia Primatol* 78:259–271
- Dhondt AA, Lambrechts MM (1992) Individual voice recognition in birds. *Trends Ecol Evol* 7:178–179
- Di Fiore A, Campbell CJ. (2007). The atelines: variation in ecology, behavior, and social organization. In: Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Panger M, Bearder SK (eds) *Primates in perspective*. Oxford University Press, New York, pp 155–185
- Di Fiore A, Suarez SA (2007) Route-based travel and shared routes in sympatric spider and woolly monkeys: cognitive and evolutionary implications. *Anim Cogn* 10:317–329
- Dunbar RI (1998) The social brain hypothesis. *Evol Anthropol* 9:178–190
- Estrada A, Castellanos L, Ibarra A, García del Valle Y, Muñoz D, Rivera A (2002) Survey of the population of the black howler monkey, *Alouatta pigra*, at the Mayan site of Palenque, Chiapas, Mexico. *Primates* 44:51–58
- Ey E, Pfefferle D, Fischer J (2007) Do age-and sex-related variations reliably reflect body size in non-human primate vocalizations? A review. *Primates* 48:253–267
- Fischer JB (1954) Evolution and bird sociality. In: Huxley J, Hardy AC, Ford EB (eds) *Evolution as a Process*, Allen and Unwin, London, pp71–83
- Fischer J (2004) Emergence of individual recognition in young macaques. *Anim Behav* 67: 655–661
- Fitch WT (1997) Vocal tract length and formant frequency dispersion correlate with body size in rhesus macaques. *J Acoust Soc Am* 102:1213–1222
- Garber PA, Jelinek PE (2006) Travel patterns and spatial mapping in Nicaraguan mantled howler monkeys (*Alouatta palliata*). In: Rylands AB, Groves CP, Mittermeier RA, Cortés-Ortiz L, Hines JJ (eds) *New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates*. Springer, New York, pp 287–309
- Gautier-Hion A, Gautier JP (1978) Le singe de Brazza: une strategie originale. *Z Tierpsychol* 46:84–104
- Gouzoules H, Gouzoules S (1990). Matrilineal signatures in the recruitment screams of pigtail macaques, *Macaca nemestrina*. *Behaviour* 327–347
- Ghazanfar AA, Tureson HK, Maier JX, van Dinther R, Patterson R., Logothetis NK (2007).

- Vocal-tract resonances as indexical cues in rhesus monkeys. *Curr Biol* 17:425–430
- Gunina NA (2011) The role of auditory perception and mental mapping *Вестник ТГТУ ISSN* 0136-5835. *Transactions* 17:656-659
- Hardouin LA, Tabel P, Bretagnolle V (2006) Neighbour–stranger discrimination in the little owl, *Athene noctua*. *Anim Behav* 72:105–112
- Hausberger M, Richard J-P, Black JM, Quris R (1994) Quantitative analysis of individuality in barnacle goose loud calls. *Bioacoustics* 5:247–260
- Hauser MD (1992) Articulatory and social factors influence the acoustic structure of rhesus monkey vocalizations: a learned mode of production. *J Acoust Soc Am* 91:2175–2179
- Herbinger I, Papworth S, Boesch C, Zuberbühler K. (2009) Vocal, gestural and locomotor responses of wild chimpanzees to familiar and unfamiliar intruders: a playback study. *Anim Behav* 78:1389–1396
- Hopkins ME (2000) Spatial foraging patterns and ranging behavior of mantled howler monkeys (*Alouatta palliata*), Barro Colorado Island, Panama. Doctoral dissertation, University of California, Berkeley
- Janik VM (2000) Whistle matching in wild bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Science* 289:1355-1357
- Janson CH, Byrne R (2007) What wild primates know about resources: opening up the black box. *Anim Cogn* 10:357–367
- Jordan K, Weiss D, Hauser M, McMurray B (2004) Antiphonal responses to loud contact calls produced by *Saguinus oedipus*. *Int J Primatol* 25:465–475
- Jorgensen DD, French JA (1998) Individuality but not stability in marmoset long calls. *Ethology* 104:729–742
- Kitchen DM (2000) Aggression and assessment among social groups of Belizean black howler monkeys (*Alouatta pigra*). Doctoral dissertation, University of Minnesota
- Kitchen DM (2004) Alpha male black howler monkey responses to loud calls: effect of numeric odds, male companion behaviour and reproductive investment. *Anim Behav* 67:125–139
- Kitchen DM (2006) Experimental test of female black howler monkey (*Alouatta pigra*) responses to loud calls from potentially infanticidal males: effects of numeric odds, vulnerable offspring, and companion behavior. *Am J Phys Anthropol* 131:73–83
- Koda H, Lemasson A, Oyakawa C, Pamungkas J, Masataka N (2013) Possible role of mother-daughter vocal interactions on the development of species-specific song in gibbons. *PLoS ONE* 8:e71432
- Kremers D, Lemasson A, Almunia J, Wanker R (2012) Vocal sharing and individual acoustic

- distinctiveness within a group of captive orcas (*Orcinus orca*). *J Comp Psychol* 126:433-445
- Lambrechts MM, Dhondt AA (1995) Individual voice discrimination in birds. In: Power DM (ed) *Current Ornithology*, Vol. 12. Plenum Press, New York, pp 115–139
- Lemasson A, Boutin A, Boivin S, Blois-Heulin C, Hausberger M (2009) Horse (*Equus caballus*) whinnies: a source of social information. *Anim Cogn* 12:693–704
- Lemasson A, Hausberger M (2004) Patterns of vocal sharing and social dynamics in a captive group of Campbell's monkeys (*Cercopithecus campbelli campbelli*). *J Comp Psychol* 118:347
- Lemasson A, Hausberger M (2011) Acoustic variability and social significance of calls in female Campbell's monkeys (*Cercopithecus campbelli campbelli*). *J Acoust Soc Am* 129(5):3341-3352
- Lemasson A, Mikus MA, Blois-Heulin C, Lodé T (2013) Social partner discrimination based on sounds and scents in Asian small-clawed otters (*Aonyx cinereus*). *Naturwissenschaften* 100:1–5
- Lemasson A, Ouattara K, Bouchet H, Zuberbühler K (2010) Speed of call delivery is related to context and caller identity in Campbell's monkey males. *Naturwissenschaften* 97:1023–1027
- Lemasson A, Palombit RA, Jubin R (2008) Friendships between males and lactating females in a free-ranging group of olive baboons (*Papio hamadryas anubis*): evidence from playback experiments. *Behav Ecol Sociobiol* 62:1027–1035
- Levréro F, Durand L, Vignal C, Blanc A, Mathevon N (2009) Begging calls support offspring individual identity and recognition by zebra finch parents. *Comptes rendus biologies* 332: 579–589
- Levrero F, Mathevon N (2013) Vocal signature in wild infant chimpanzees. *Am J Primatol* 75:324–332
- Lühns ML, Dammhahn M, Kappeler PM, Fichtel C (2009) Spatial memory in the grey mouse lemur (*Microcebus murinus*). *Anim Cogn* 12:599–609
- Marler P (1967) Animal Communication Signals. *Science* 157:769–774
- Marler P, Hobbett L (1975) Individuality in a long-range vocalization of wild chimpanzees. *Z Tierpsychol* 38:97–109
- Marten K, Marler P (1977) Sound transmission and its significance for animal vocalization. *Behav Ecol Sociobiol* 2:271–290
- McComb K, Reby D, Baker L, Moss C, Sayialel S (2003) Long-distance communication of

- acoustic cues to social identity in African elephants. *Anim Behav* 65:317–329
- Mitani JC, Rodman PS (1979) Territoriality: the relation of ranging pattern and home range size to defendability, with an analysis of territoriality among primate species. *Behav Ecol Sociobiol* 5:241–251
- Mitani JC (1985) Responses of gibbons (*Hylobates muelleri*) to self, neighbor, and stranger song duets. *Int J Primatol* 6:193–200
- Mitani JC, Gros-Louis J, Macedonia JM (1996) Selection for acoustic individuality within the vocal repertoire of wild chimpanzees. *Int J Primatol* 17:569–583
- Noë R, Laporte M (2014). Socio-spatial cognition in vervet monkeys. *Anim Cogn* 17:597–607
- Noser R, Byrne RW (2007) Mental maps in chacma baboons (*Papio ursinus*): using inter-group encounters as a natural experiment. *Anim Cogn* 10:331–340
- Oliveira DAG (2002) Vocalizações de longo alcance de *Alouatta fusca clamitans* e *Alouatta belzebul belzebul*: estrutura e contextos. Doctoral dissertation, Universidade de São Paulo, São Paulo
- Oliveira DAG, Ades C (2002) Long-distance calls in Neotropical primates. *Anais Acad Brasil Ci* 76:393–398
- Owren MJ, Rendall D (2001) Sound on the rebound: bringing form and function back to the forefront in understanding non-human primate vocal signaling. *Evol Anthropol* 10:58–71
- Oyakawa C, Koda H, Sugiura H (2007) Acoustic features contributing to the individuality of wild agile gibbon (*Hylobates agilis agilis*) songs. *Am J Primatol* 69:777–790
- Proops L, McComb K, Reby D (2009) Cross-modal recognition in domestic horses (*Equus caballus*). *P Natl Acad Sci USA* 106: 947–951
- Raichel DR (2006). The science and applications of acoustics. Springer, Colorado
- Rendall D, Cheney DL, Seyfarth RM (2000) Proximate factors mediating ‘contact’ calls in adult female baboons and their infants. *J Comp Psychol* 114:36–46
- Rendall D, Notman H, Owren MJ (2009) Asymmetries in the individual distinctiveness and maternal recognition of infant contact calls and distress screams in baboons. *J Acoust Soc Am* 125:1792-1805
- Rendall D, Owren MJ, Rodman PS. (1998) The role of vocal tract filtering in identity cueing in rhesus monkey (*Macaca mulatta*) vocalizations. *J Acoust Soc Am* 103:602–614
- Rendall D, Rodman PS, Emond RE (1996) Vocal recognition of individuals and kin in free-ranging rhesus monkeys. *Anim Behav* 51:1007–1015
- Riede T, Zuberbühler, K (2003) Pulse register phonation in Diana monkey alarm calls. *J Acoust Soc Am* 113:2919–2926

- Roux JP, Jouventin P (1987) Behavioural cues to individual recognition in the Subantarctic fur seal, *Arctocephalus tropicalis*. In: Croxall JP, Gentry RL (eds) Status, biology, and ecology of fur seals. Proceedings of an international symposium, Cambridge, pp 95-103
- Sankey C, Henry S, André N, Richard-Yris MA, Hausberger M (2011) Do horses have a concept of person? PLoS ONE 6:e18331
- Sekulic R (1982) The function of howling in red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). Behaviour 81:39–54
- Sekulic R (1983) The effect of female call on male howling in red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). Int J Primatol 4: 291–305
- Seyfarth RM, Cheney DL (2009) Seeing who we hear and hearing who we see. P Natl Acad Sci USA 106:669–670
- Snowdon CT, Cleveland J (1980) Individual recognition of contact calls by pygmy marmosets. Anim Behav 28:717–727
- Steenbeek R, Assink P (1998) Individual differences in long-distance calls of male wild Thomas langurs (*Presbytis thomasi*). Folia Primatol 69:77–80
- Teixidor P, Byrne RW (1997). Can spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) discriminate vocalizations of familiar individuals and strangers?. Fol. Primatol 68:254–264
- Tibbetts EA, Dale J (2007) Individual recognition: it is good to be different. Trends Ecol Evol 22:529–537
- Townsend SW, Allen C, Manser MB (2012) A simple test of vocal individual recognition in wild meerkats. Biol Lett 8:179–182
- Treves A, Drescher A, Ingrisano N (2001) Vigilance and aggregation in black howler monkeys (*Alouatta pigra*). Behav Ecol Sociobiol 50:90–95
- Tripovich JS, Charrier I, Rogers TL, Canfield R, Arnould JP (2008) Acoustic features involved in the neighbour–stranger vocal recognition process in male Australian fur seals. Behav Process 79:74–80
- Trivers RL (1971) Evolution of reciprocal altruism. Q Rev Biol 46:35–57
- Van Belle S, Estrada A (2006) Demographic features of *Alouatta pigra* populations in extensive and fragmented forests. In: Estrada A, Garber AP, Mary Pavelka SMM, LeAndra Luecke (eds) New perspectives in the study of Mesoamerican primates, 4 edn. Springer, New York, pp 121–142
- Van Belle S, Estrada A, Garber PA (2013) Spatial and Diurnal Distribution of Loud Calling in Black Howlers (*Alouatta pigra*). Int J Primatol 34:1209–1224
- Van Belle S, Estrada A, Strier KB (2008) Social relationships among male *Alouatta pigra*. Int J

Primatol 29:1481–1498

- Van Belle S, Estrada A, Strier KB, Di Fiore A (2012) Genetic structure and kinship patterns in a population of black howler monkeys, *Alouatta pigra*, at Palenque National Park, Mexico. *Am J Primatol* 74:948–957
- Van Belle S, Estrada A, Ziegler TE, Strier KB (2009) Sexual behavior across ovarian cycles in wild black howler monkeys (*Alouatta pigra*): male mate guarding and female mate choice. *Am J Primatol* 71:153–164
- Waser PM (1977) Individual recognition, intragroup cohesion, and intergroup spacing: evidence from sound playback to forest monkeys. *Behaviour* 60:28–74
- Whitehead JM (1985) Long-distance vocalizations and spacing in mantled howling monkeys, *Alouatta palliata*. Doctoral dissertation, University of North Carolina at Chapel Hill
- Whitehead JM (1989) The effect of the location of a simulated intruder on responses to long-distance vocalizations of mantled howling monkeys, *Alouatta palliata*. *Behaviour* 108:73–103
- Whitehead J (1995) Vox Alouattinae: a preliminary survey of the acoustic characteristics of long-distance calls of howling monkeys. *Int J Primatol* 16:121–144
- Wich SA, Assink PR, Becher F, Sterck EHM (2002) Playbacks of loud calls to wild Thomas langurs (Primates; *Presbytis thomasi*): the effect of familiarity. *Behaviour* 139:79–88
- Xitco MJ, Gory JD, Kuczaj SA (2004) Dolphin pointing is linked to the attention behaviour of a receiver. *Anim Cogn* 7:231–238
- Ydenberg RC, Giraldeau LA, Falls JB (1988) Neighbours, strangers, and the asymmetric war of attrition. *Anim Behav* 36:343–347
- Zimmermann E, Lerch C (1993) The complex acoustic design of an advertisement call in male mouse lemurs (*Microcebus murinus*, Prosimii, Primates) and sources of its variation. *Ethology* 93:211–224
- Zuberbühler K, Wittig RM (2011) Field experiments with non-human primates: A tutorial. In: Setchell JM, Curtis DJ (eds) *Field and laboratory methods in primatology: A practical guide*, 2nd edn. Cambridge University Press, Cambridge, pp 207–224.

FIGURE

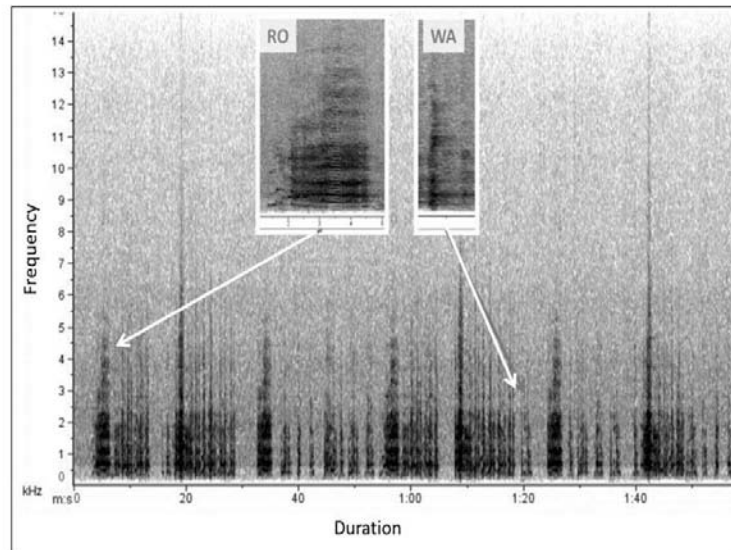


Fig. 1 Example of acoustic stimulus: 2 min – howling bout containing barks (WA) and roars (RO)

Playback experiments

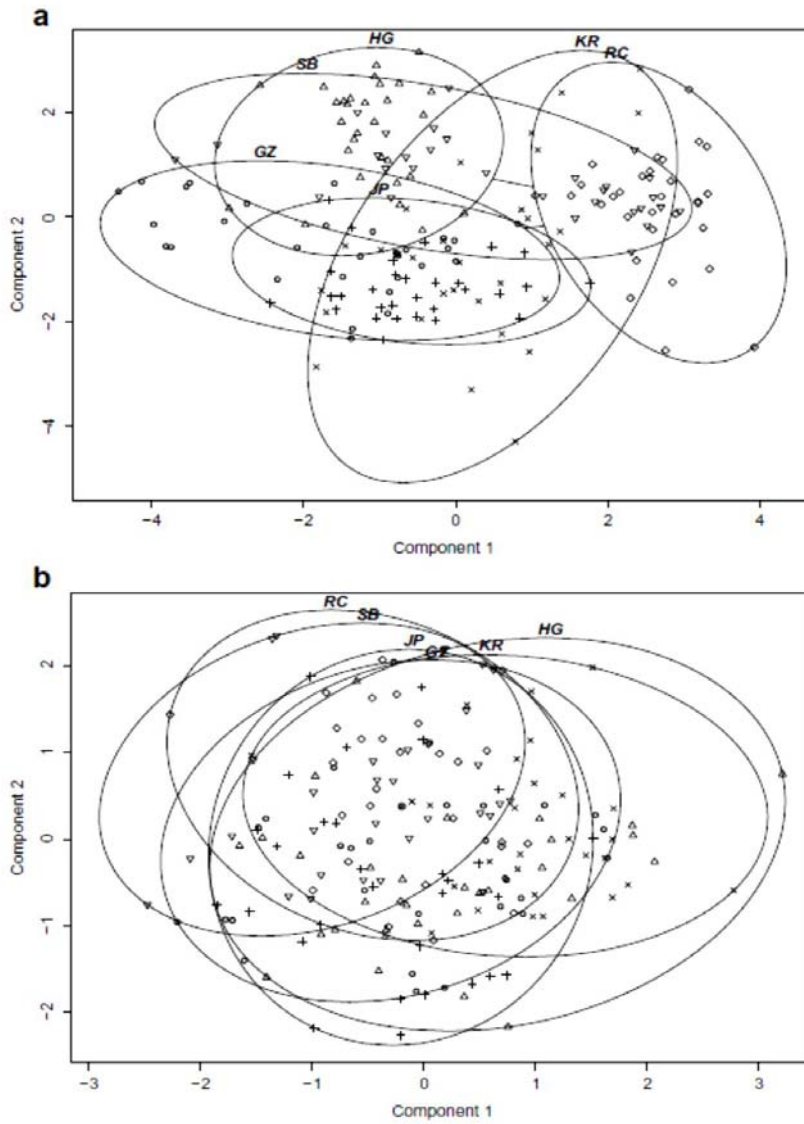


Fig. 2 Graphical representation of the result of the Discriminant Function Analyses: distribution of the six males (SB, RC, KR, GZ, HG, JP) on the two first components based on the 11 acoustic parameters measured for the WA (a) and RO (b) call types. The two first components explain respectively 73% (a) and 63% (b) of the variability

TABLES

Table 1 Composition of groups at the beginning of the study

Group	Adult males	Adult females	Subadult males /females	Juveniles/Infants
Motiepa (MT)	2	1	1 / 0	3 / 2
Pakal (PK)	2	3	0 / 1	3 / 3
Balam (BA)*	2	1	0 / 0	1 / 0
Unites (UT)	2	3	1 / 0	1 / 2
Bolas (BO)	1	3	1 / 0	2 / 0
Templo olvidado (TO)	1	2	1 / 0	1 / 0

*Only one male remained at the time of experiments

Table 2 Acoustic measurement definitions

	Definition
Lowest frequency (Low Freq, Hz)	The lower frequency bound of the call.
Highest frequency (High Freq, Hz)	The upper frequency bound of the call.
1st Quartile Frequency (Q1fre, Hz)	The frequency that divides the call into two frequency intervals containing respectively 25% and 75% of the energy distribution.
3rd Quartile Frequency (Q3fre, Hz)	The frequency that divides the call into two frequency intervals containing respectively 75% and 25% of the energy distribution.
Aggregation of entropy (Aggr Entropy, Hz)	The degree of disorder (i.e. noisiness) in the call.
Total power (Aver Power, Hz)	The averaged value of the spectrogram's power spectral density, i.e. the sum of the energy values of all time-frequency bins (i.e. pixels) divided by the number of bins in the spectrogram.
90% bandwidth (BW 90%, Hz)	Amplitude between the frequencies measured at 5 and 95% of the energy distribution.
Total Duration (s)	The temporal difference between the beginning and the end of the call.
Energy (dB)	The total energy in the call.
Peak of energy (dB)	Highest energy value measured in a bin of the call spectrogram.
Max Freq (Hz)	Frequency with the maximum energy.

Table 3 Behavioural responses

VIGILANCE: Stare directly in a particular direction with a tense body (generally quadruped) posture (Trevers et al 2001)

Vigilance duration Total time (s) spent adopting a vigilance posture (sum of all vigilance bout durations; a vigilance bout starts when the male adopts this characteristic posture and ends as soon as the posture changes; smallest bout duration = 4s)

SPEAKER APPROACH: Subject moves towards the speaker (Wich et al. 2002; Kitchen 2004)

Speaker approach latency Post-playback latency to start moving towards the speaker (s)

Speaker approach speed Total distance travelled towards the speaker (m)/Total approach duration (s) (distance calculated with a GPS Garmin 12 - Garmin International Inc)

DURATION ORIENTATION: Total duration (s) of orientation alignments (sum of all orientation bout durations; an orientation bout starts when the male adopts a position aligned with the speaker and ends as soon as the orientation changes; smallest bout duration = 1s)
Body and head alignment towards the speaker (Kitchen 2004)

VOCAL RESPONSE: Number of calls given in response (regardless of call types) (Kitchen 2006)

BEHAVIOURAL DISPLAYS: Number of body shaking and branch breaking

Table 4 Mean and standard deviation of the 11 acoustic parameters measured for each call type (RO, WA) and each male

WA call type											
Male ¹	Low Freq (Hz)	High Freq (Hz)	Q1freq (Hz)	Q3freq (Hz)	Aggr Entropy (Hz)	Aver Power (Hz)	BW 90% (Hz)	Total duration (s)	Energy (dB)	Max Freq (Hz)	Peak of energy (dB)
SB	223±23	3265±537	568±109	998±97	5±0.4	80±2	1365±94	0.35±0.03	112.62±3.10	606±133	99.93±2.291
RC	190±22	4010±902	562±64	1062±84	4±0.4	84±4	1405±102	0.34±0.04	115.59±3.34	677±131	102.647±4.292
KR	140±17	3592±526	509±83	965±119	4±0.3	89±3	1253±110	0.25±0.03	117.48±3.36	730±41	105.967±3.403
GZ	217±33	3220±799	459±70	999.2±103	4±0.5	86±3	1403±120	0.27±0.05	114.97±2.78	531±78	103.727±3.287
HG	174±15	4039±378	482±69	1230±66	5±0.3	88±2	1505±116	0.26±0.04	117.5±1.76	553±45	105.14±2.045
JP	185±15	3843±271	513±52	834±79	4±0.3	86±2	1246±89	0.26±0.03	115.53±2.53	550±93	104.86±2.726
PIC ²	1.663	1.101	1.145	1.366	1.142	1.556	1.315	1.494	1.164	1.347	1.215
InterCV ³	18.74	18.76	16.54	14.77	9.66	4.73	10.16	18.73	2.83	19.46	3.52

RO call type											
Male ¹	Low Freq (Hz)	High Freq (Hz)	Q1freq (Hz)	Q3freq (Hz)	Aggr Entropy (Hz)	Aver Power (Hz)	BW 90% (Hz)	Total duration (s)	Energy (dB)	Max Freq (Hz)	Peak of energy (dB)
SB	232±48	4534±752	630±31	970±36	4±0.4	87±3	1316±177	2.45±0.21	126.51±2.96	723.3±27.1	109.69±5.61
RC	221±34	4906±905	622±35	915±65	4±0.3	86±4	1337±157	2.06±0.4	127.01±3.62	644.1±45.6	106.61±3.48
KR	232±57	4937±911	625±36	1090±59	4±0.3	89±3	1430±112	2.11±0.44	129±3.25	652.2±27.8	106.45±4.25
GZ	265±50	4831±710	598±30	938±92	4±0.4	89±3	1317±158	1.78±0.4	128.75±3.52	635.1±41.9	109.96±3.17
HG	264±48	4771±549	601±28	942±98	4±0.4	89±3	1363±145	1.88±0.39	128.75±3.52	562.4±22	109.96±3.17
JP	233±51	4827±727	604±29	900±66	4±0.4	90±4	1279±170	1.66±0.36	129.44±4.43	584.6±37.7	109.92±3.27
PIC ²	1.055	0.973	1.07	1.611	1.027	1.074	1.036	1.189	1.041	1.833	1.093
InterCV ³	21.08	16.03	5.53	9.84	9.53	4.01	11.91	22.72	2.88	9.79	3.85

¹ Male subjects: JP and HG (MT's group). RC and SB (PK's group). GZ and KR (BA's group)

² PIC: Potential for identity coding score

³ CV: Interindividual coefficient of variation

Table 5 Contribution of the different acoustic parameters to the Principal Component Analysis

WA call type				
	PC1	PC2	PC3	PC4
Low Freq (Hz)	-0.34745	0.04531	0.07076	0.56237
High Freq (Hz)	0.21242	0.38054	-0.12236	0.29961
Q1freq (Hz)	-0.10375	0.26694	-0.59206	0.0856
Q3freq (Hz)	0.04643	0.51078	0.26068	-0.06819
Aggr Entropy (Hz)	-0.12581	0.44504	0.07712	-0.51334
Aver Power (Hz)	0.50297	0.03764	0.07637	0.0014
BW 90% (Hz)	-0.06299	0.47788	0.35583	0.10892
Total duration (s)	-0.33673	0.19109	-0.23984	0.3273
Energy (dB)	0.44384	0.19381	-0.10035	0.19727
Max Freq (Hz)	0.05853	0.12946	-0.59288	-0.30504
Peak of energy (dB)	0.48442	-0.0479	-0.06353	0.25986
Eigen values	3.341	2.004	1.66	1.004
RO call type				
	PC1	PC2	PC3	PC4
Low Freq (Hz)	0.2372	0.03971	-0.03606	0.03534
High Freq (Hz)	0.24859	0.12576	0.31617	0.64312
Q1freq (Hz)	-0.00027	0.41564	-0.20985	0.49386
Q3freq (Hz)	-0.00032	0.48863	0.30528	-0.22641
Aggr Entropy (Hz)	0.07501	0.37602	-0.08201	-0.45985
Aver Power (Hz)	0.55199	0.06443	-0.06243	-0.15184
BW 90% (Hz)	0.09623	0.35405	0.59141	-0.07253
Total duration (s)	-0.16709	0.29808	-0.42788	-0.0136
Energy (dB)	0.51264	0.04797	-0.18009	-0.15733
Max Freq (Hz)	-0.24617	0.45722	-0.30389	0.09447
Peak of energy (dB)	0.45939	-0.00107	-0.30536	0.12785
Eigen values	2.694	1.907	1.336	1.058

Table 6 Correlation coefficients of each acoustic parameter to the Discriminant Function Analysis

	WA call type		RO call type	
	DF1	DF2	DF1	DF2
Low Freq (Hz)	0.80666644	0.13194261	-0.19003248	0.04441547
High Freq (Hz)	-0.18298675	-0.19913704	-0.08983755	-0.1499141
Q1freq (Hz)	0.24694962	0.17739399	0.37928867	-0.10453456
Q3freq (Hz)	0.13280598	-0.92167517	0.3655161	-0.79688057
Aggr Entropy (Hz)	0.04112219	-0.39068126	0.2145452	0.19658725
Aver Power (Hz)	-0.75076444	-0.30078899	-0.25248974	-0.17019618
BW 90% (Hz)	0.32985206	-0.67988211	0.06760381	-0.36901336
Total duration (s)	0.73734199	0.06379027	0.60332774	0.0109659
Energy (dB)	-0.48888998	-0.2733213	-0.24848152	-0.20391108
Max Freq (Hz)	-0.21580674	0.08034252	0.94931598	0.14370203
Peak of energy (dB)	-0.58219636	-0.10887853	-0.14644183	0.33516329

Table 7 Differences in the behavioural reaction (mean± SD) to congruent and incongruent situations for the six focal males (see the definition of variables in the method section, s = seconds)

Behavioural responses		COHERENT	INCOHERENT	Results of GLMM tests*
VIGILANCE	Duration (s)	424.92 ± 260.00	942.08 ± 362.54	Z = 47.20, P < 0.0001
APPROACH TO SPEAKER	Latency (s)	153.92 ± 249.95	132.00 ± 105.79	Z = -30.77, P < 0.0001
	Speed (m/s)	0.07 ± 0.05	0.40 ± 0.29	Z = 6.1, P = 0.004
ORIENTATION	Duration (s)	526.33 ± 950.22	701.00 ± 1333.61	Z = 17.21, P < 0.0001
VOCAL RESPONSE (total number/ hour)		0.33 ± 0.78	84.50 ± 215.04	Z = 11.06, P < 0.0001
DISPLAY (total number/ hour)		0.50 ± 0.67	1.08 ± 0.79	Z = 1.56, P = 0.12

* Significance level after Bonferroni correction: $P < 0.008$

CAPITULO 4

Socially mediated overlapping in vocal interactions between free-ranging black howler monkeys.

El artículo que comprende este capítulo fue sometido a la revista “Animal Behaviour”



Socially mediated overlapping in vocal interactions between free-ranging black howler monkeys.

Briseño-Jaramillo, M.,^{1*} Berthet, M.,¹ Biquand, V.², Estrada A.,¹ Lemasson A.²

¹ Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Biología, Coyoacán, 04510. México City.

² Université de Rennes 1, Ethologie Animale et Humaine, U.M.R.6552-C.N.R.S, Station Biologique, 35380 Paimpont, France.

* **Corresponding author:** mar.briseno.jaramillo@gmail.com, tel +525531072054

The fact that turn-taking and overlapping avoidance in human conversation are universal features raises the question of their phylogenetic origin. Both synchronized turn-taking and simultaneous calling (overlapping) by animals, depending on the species, have been reported and seem to be two possible adaptive responses to the requirements of social life. Sometimes these two patterns of call coordination have been reported for a same species but the social factors mediating their respective usage remain poorly documented. We investigated potential factors guiding the usage as well as avoidance of overlapping during the collective howling bouts of six free-ranging groups of black howler monkeys (*Alouatta pigra*). A howling bout is a long-lasting (several minutes) vocal interaction combining different call types emitted by different callers. Far from being group choruses with anarchic temporal organizations, these vocal interactions present non-random patterns of call coordination. First, adult males avoid call overlap but most of adult females' calls superpose those of other group members, especially other females. Second, whereas some call types (notably affiliative calls) are typically emitted without overlap, roars (agonistic loud calls) overlap more frequently. Third, overlap is more frequent during inter-group competition. Our findings support the hypothesis that turn-taking and call overlap are two different (here sex-related) vocal alliance social strategies, at least for some nonhuman primates. More comparative investigations are now needed to explore further their evolutionary trajectories in this lineage.

Keywords: vocal interaction, social coordination, sex difference, New World monkeys.

Behavioural synchronization among individuals forms the social core of group-living species (Engel & Lamprecht, 1997) and vocal interactions are interesting examples. Human conversations in both modern and traditional cultures are universally based on the turn-taking rule, meaning that interlocutors typically alternate their utterances and avoid overlapping (Stivers et al., 2009). Turn-taking allows interlocutors to enhance mutual attention, comprehensibility and responsiveness (France et al., 2001). Overlap avoidance by humans is clearly socially mediated. First, children acquire this rule through social learning (Locke, 1995). Second, its frequency of occurrence varies with speakers' social status (Albert 1964; France et al. 2001). Third, when not respected, this is perceived as a serious lack of attention and politeness modifying the outcome of an interaction (Calame-Griaule 1967). The fact that this trait is found across human languages raises the question of its possible biological basis and phylogenetic origin. Hence, animals' temporal patterns of vocal interactions have attracted much attention (see Henry et al. 2015). Both coordinated overlapping and overlapping avoidance have been described depending on the animal species studied and play systematically a key role in social functioning. Coordinated overlapping presents various forms of temporal organizations. A group of individuals may call simultaneously, forming a chorus usually lasting several minutes with no very precise synchronization of acoustic structures (e.g. humpback whales – Au et al. 2000; bullfrogs – Bates et al. 2010; various bird species – Burt & Vehrencamp 2005; and bats – Kunz 1982; chimpanzees – Mitani & Brandt 1994). However, two individuals can also overlap their calls with very high levels of precision. For instance, paired male and female gibbons, as well as mothers and daughters, synchronize precisely sound unit components of their songs, producing complex duets, an ability acquired during development (Geissmann 2002; Koda et al. 2013). Also, two affiliated sperm whales adjust the timing of their “codas” (long series of clicks separated by several seconds of silence) superposing precisely each other's vocal utterances (Schulz et al. 2008).

However, animals' vocal exchanges alternating calls or songs (antiphony) are also widespread. Two individuals can vocalize one after the other, leaving a short silence gap lasting one or a few seconds between their calls thus preventing overlap. This turn-taking pattern has been described for example for primates (Campbell's monkeys – Lemasson et al. 2010; Japanese macaques – Sugiura 1993; mountain gorillas – Harcourt et al. 1993; squirrel monkeys – Masataka & Biben 1987; common marmosets – Takahashi et al. 2013) as well as non-primate mammals (naked mole-rats – Yosida et al. 2007; belugas – Morisaka et al. 2013; dolphins – Janik 2000; killer whales – Miller et al. 2004; elephants – Soltis et al. 2005; white winged vampire bats – Carter et al. 2008; and songbirds – Naguib & Mennill 2010). Inter-call delay can change according to call type and its social function (Yamaguchi et al. 2009), as well as to partner's identity (Biben et al. 1986) and distance (Sugiura 2007). This antiphonal ability is also acquired during development (Campbell's monkeys - Lemasson et al. 2011; common marmosets - Chow et al. 2015; European starlings –Henry et al. 2015). Moreover, the preferential targets of these interactions are socially determined, e.g. affiliates (squirrel monkeys - Masataka & Biben 1987; elephants - Soltis et al. 2005), elders (marmosets- Chen et al. 2009 ; Campbell monkeys - Lemasson et al. 2010; Japanese macaques - Lemasson et al. 2013), or higher-ranked conspecifics (naked mole-rats- Yosida & Okanoya 2009).

The selection pressures guiding the evolution of these two calling patterns and their social functions remain open questions. The evolutionary pathway proposed by some authors suggests that overlapping would be more ancestral, i.e. choruses leading to duets and duets to antiphony (Yoshida & Okanoya 2005). Other authors have shown that the two calling patterns can be produced by species from different phylogenetic levels, with individuals adapting their calling pattern to the context. For example, baboons emit within-group diurnal antiphonal vocal exchanges (Rendall et al. 2000) and choruses during group encounters notably at dawn (Kitchen et al. 2003). Similarly, bottlenose dolphins produce their whistles in an antiphonal way to

coordinate social activities (Janic, 2000) but also during pre-sleep choruses (Kremers et al. 2014). Some species of birds produce two categories of songs that allow both temporal singing styles (e.g. caciques – Thieltges et al. 2014; nightingales - Naguib et al. 2002). Dominant black capped chickadee males preferentially use overlapping during aggressive encounters (Baker et al. 2012). The sex of guenons callers is a determining factor: females exchange calls in an antiphonal way (Lemasson et al. 2010) whereas males either call alone or get involved in overlapped calling with other conspecific or heterospecific males (Gautier & Gautier 1977). These two calling patterns can be seen as different social strategies of synchronized vocal interactions and more comparative investigations are needed to understand their respective usage.

Howler monkeys' howling bouts are particular interesting from this point of view because their calling pattern is complex. Howling bouts are long-lasting (20.14 ± 8.17 s) vocal interactions composed of hundreds of calls (Kitchen, 2004). Because of their loud, long and communal pattern, howling bouts can appear at first as a sort of chorus with little to no temporal coordination. However, good reasons indicate that they are more rule-governed than expected and present a non-random organization. First, authors showed that communal participation is optional, the number of males and females who join a bout is context-dependent et al. 2004; Kitchen 2006). Second, howling bouts present a high degree of call overlap, but not systematically (da Cunha et al. 2015). Third, call type composition of howling bouts is variable (i.e. proportions of roars, grunts and barks vary, Briseño-Jaramillo et al. in prep. ; da Cunha et al. 2015) and levels of individual distinctiveness of call types also vary (Briseño-Jaramillo et al. 2015a). Fourth, turn-taking of visual displays by group members occurs during howling bouts (Briseño-Jaramillo 2015b). However, to date, the detailed social organization of these vocal interactions concerning overlapping or overlapping avoidance has not been described. Another interesting feature of howler monkeys is their sex differences. Howlers monkeys present strong

sexual dimorphism, males' hyoid apparatus is more developed than that of females, and consequently male voices are louder and deeper (Schön 1971). Males and females differ socially. Males defend their home range and regulate inter-group spacing (Sekulic 1982). Their call rates are higher both during and outside howling bouts (Briseño-Jaramillo et al., in prep; (da Cunha et al. 2015). Females, however, bond more strongly (Pope 2000). This questions the impact callers' sex has on the organization of howling bouts.

Here, we investigated in detail the organization of howling bouts of six free-ranging groups of black howler monkeys. We assessed the level of overlapping (*vs* overlapping avoidance) and the association of calling patterns with callers' social status notably their age and sex. Then we evaluated the social strategy role of overlapping by evaluating callers' call types, contexts and targets.

METHODS

Study sites and groups

Six free-ranging social groups of black howler monkeys (*Alouatta pigra*) were observed. Group compositions and sampling efforts are given in Table 1. All group members were known individually from previous studies and were well habituated to human presence (Van Belle et al. 2009, 2014; Briseño-Jaramillo et al. 2015a). Group members were identified by body size, genital pigmentation, permanent scars and botfly marks.

Table 1. Composition of the six study groups

Group name (code)	Group composition (adult males / adult females / subadults / offspring)	Number of contact hours (observation periods)	Number of vocal sequences sampled
PK	3/3/0/3	291h (Feb. - Apr. 2012, Fev. 2014)	35
MT	2/1//1/4	297h (Apr. - Jun. 2012, Fev. 2014)	22
BA	2/2/1/1	300h (Jun.-May. 2012, Fev. 2014)	29
MG	1/2/1/1	92h (Feb. - Mar. 2014)	7
CK	1/2/1/2	48h (Feb. - Mar. 2014)	9
QL	1/1/0/2	20h (Feb. 2014)	10

Four groups (BA, MT, PK, MG) lived in the Palenque National Park (PNP, 17°27'51" N, 99°01'30" W), a Mayan archaeological site. The park is a 1771 ha area including 597 ha of primary tropical rain forest (including a 100-200 ha of buried Mayan city ruins), 300 ha of regenerating forest and 874 ha of pasture land (Díaz Gallegos 1996). Estrada et al. (2002) reported the presence of 19 groups of howler monkeys in this National Park. The study groups have known adjacent home ranges and are all surrounded by neighbouring groups (Margarita Briseño-Jaramillo et al. 2015a; Van Belle 2012). The two other groups (CK, QL) live in fragment forest patches, 10.3 ± 8.4 km from PNP, including agricultural lands, urban areas with dispersed trees and secondary forest areas. These groups were not in visual contact with any other group. Our research complied with protocols of the Animal Care Committee of Universidad Nacional Autónoma de México and adhered to the legal requirements of Mexico. Protocols were approved

by Direccion General de Vida Silvestre (SEMARNAT), permit SGPA/DGVS/00692/08.

Acoustic recordings and observations

Three groups (PK, MT, BA) were followed by MBJ from 06:00 to 18h00 and the three other groups (MG, CK, QL) were followed by MB. For logistic reasons, QL and CK were followed from 05:30 to 9:00 and from 15:30 to 18:00. MG was followed from 06:00 to 17:00. A directional microphone (SONY ECM-672) and a tie microphone (EUROPSONIC ECM 104) connected to a digital audio recorder (MARANTZ PMD661) were used for the recordings (Sample rate 44.1 kHz, resolution 16 bit, WAV format). The first track was used to record monkeys' calls and the second track was used for comments on callers' identities and contexts. All recordings were made at comparable distances (i.e. 20 to 30 meters).

Individual contributions to howling bouts were collected using the *All-occurrence* sampling method. Howling bouts are long vocal sequences typically combining several call types emitted continuously by several group members (Briseño-Jaramillo et al. 2015; Kitchen, 2004). Each time a given howling bout started (usually once or twice a day), we commented on the identity of the caller of each call. We collected 112 howling bouts (see Table 1 for numbers for each group), lasting on average 11min 48s \pm 05min 49s. The context of emission was assessed by recording during all of each howling sequence (only for the four groups presenting adjacent home ranges): (a) the type of audience in the closest home range: absence or presence of a neighbouring group; (b) the position of the group on its home range: peripheral (sites where previous group encounters had been observed) or central (sites where no group encounters had been observed previously).

Data processing and analysis

Using Avisoft-SASLab Pro (Berlin, Germany) software, we drew spectrograms with Fast Fourier

transformation (FFT) and a time window of 256 points. For each call, during all a howling bout, we recorded (1) caller's identity, (2) call type, (3) overlapping (i.e. a subject's call overlaps another's call when it started before a partner's call had finished). Twelve black howler monkey call types (basically variations of roars, barks, soft calls and grunts) with stereotyped, easily distinguishable, acoustic structures have been identified (Baldwin & Baldwin 1976; Calegario-Marques & Bicca-Marques 1995; Briseño-Jaramillo et al. in prep.).

Before observations started, both observers (MB and MBJ) had to record simultaneously but independently a given howling bout (group QL, 5 min/529 calls) and to encode separately callers' identities and call types on a computer. This was used to confirm inter-rater agreement between the two observers (Cohen's kappa test: $k=0.64$).

We conducted the following analyses:

1) Influence of callers' age and sex on rates of vocal overlap: we compared, using Wilcoxon tests ran on data for the six study groups, the number of call utterances emitted with and without overlap by male and female adults, subadults and juveniles callers.

2) Influence of partners' sex on preferred targets of overlap: two Chi-square tests assessed callers' preference for targeting overlap in relation to callers' and receivers' sex: one for male "overlappers" (combining data for groups PK, BA and MT as they were the only groups that included at least two males) and one for female "overlappers" (combining groups PK, BA, CK and MY as they were the only groups that included at least two females). Expected values were weighted taking into account the sex-bias for the overall call rates of males (higher) and females in these groups.

3) Call type – bias in vocal overlap: we compared, using Wilcoxon tests ran on data for the six study groups, the numbers of utterances of each call type (pooled data for all callers) emitted with and without overlap. We divided call types into six acoustically and functionally coherent

categories (see Briseño-Jaramillo et al. in prep., for a detailed description of each call type): barks (WA: typical bark, WU: soft bark), roars (RO: typical roar), roar variants (RN: frequency modulated roar, RU: soft roar), agonistic soft calls (CY, AW, CU), affiliative soft calls (AB, AH, MU) and grunts.

4) Contextual variations of vocal overlap: two Fisher tests, ran on pooled data for the four PNP groups, evaluated level of utterance overlap in relation to the absence or the presence of a neighbouring group and location of calls (at the periphery or near the centre of their home range).

All statistical analyses were run with R-software and the significant threshold was set at 0.05.

RESULTS

1) Influence of callers' age and sex on rates of vocal overlap

Callers' age and sex influenced vocal behaviour, notably overlapping level, significantly during howling bouts (Table 2). Whereas adult males produced calls more frequently without overlapping another group member's call (80.4 +/- 11.7% of the occurrences without overlap, Wilcoxon test: $T=21$, $N=6$, $P=0.03$), adult females superposed their calls more frequently (95.5 +/- 9.4 % of the occurrences with overlap, Wilcoxon test: $T=21$, $N=6$, $P=0.03$). Our groups included too few immature subjects to run statistical comparisons. However, as adult females, most of their call utterances occurred while another subject was calling, regardless of caller's sex or age (i.e. subadult and juvenile) (92.8 +/- 5 % of the occurrences with overlap).

Table 2. Vocal overlapping by callers in relation to age and sex class, for the six study groups.

Each cell: percentage of overlapping calls (NA: not applicable) and, in brackets, total number of calls sampled (pooled data for all group members for each age and sex class).

			Study group					
	AGE	SEXE	BA	CK	MT	MY	PK	QL
Overlap	Adult	Female	98.2 (2770)	100 (611)	76.4 (1866)	100 (180)	99 (7672)	99.7 (363)
		Male	23.6 (13209)	20.1 (3148)	15.9 (12500)	10.1 (2777)	40.3 (20133)	7.4 (4779)
	Subadult	Female	NA	NA	NA	NA	96.2 (2038)	NA
		Male	100 (254)	NA	66.9 (269)	92.7 (109)	NA	NA
	Juvenile	Female	NA	NA	95 (120)	NA	NA	100 (11)
		Male	95.4 (348)	87.5 (24)	89.9 (138)	NA	NA	NA

2) Influence of partner's sex on targets of overlap

Taking into account the fact that males call generally more than females, our data revealed an influence of partner's sex only for female callers. Whereas males overlapped other males' and females' calls similarly (Chi-square test: $X^2_1 = 2.8$, $P = 0.1$), females overlapped other females' calls significantly more frequently than males' calls (Chi-square test: $X^2_1 = 6351.08$, $P < 0.001$) (Fig. 1).

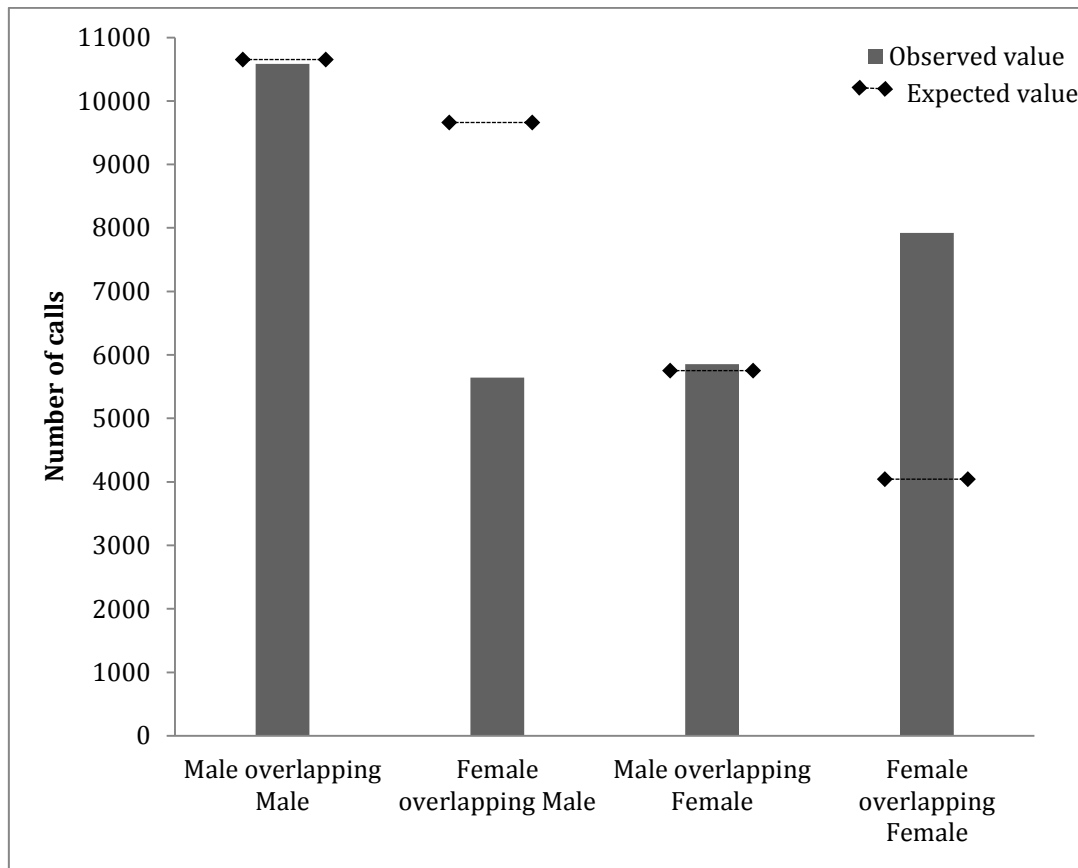


Figure 1. Call overlap in relation to caller's sex

3) Call type bias in vocal overlap

The contribution of calls to overlap occurrences differed non-randomly in relation to call type (Table 3). Roar variants (Wilcoxon test: $T=12$, $N=6$, $P=0.8$), agonistic soft calls ($T=15$, $N=6$, $P=0.06$) and grunts ($T=4$, $N=6$, $P=0.41$) were emitted as frequently with and as without overlap. However, barks (6.02 +/- 9.8% of the occurrences with overlap; $T=21$, $N=6$, $P=0.03$) and affiliative soft calls (1.56 +/- 1.63% of the occurrences with overlap; $T=21$, $N=6$, $P=0.03$) were emitted significantly more frequently without than with overlap. Conversely, roars were emitted more frequently with than without overlap (71.15 +/- 15.9% of the occurrences with overlap; $T=21$, $N=6$, $P=0.03$).

Table 3. Vocal overlapping in relation to call type, for the six study groups. Each cell: percentage

of call overlap and, in brackets, total number of calls sampled (data pooled for all group members).

	Study groups					
CALL TYPE	BA	CK	MT	MY	PK	QL
Barks	0.93 (7940)	26.06 (568)	1.3 (9473)	2.8 (143)	2.54 (9554)	2.48 (403)
Roar variants	73.98 (2790)	38.97 (1029)	59.87 (780)	31.5 (1089)	95.41 (5035)	19.29 (1291)
Roars	90.18 (5162)	64.55 (1151)	72.2 (4126)	59.98 (862)	89.09 (16246)	50.9 (941)
Agonistic soft calls	82.5 (40)	94.85 (97)	57.69 (26)	100 (16)	81.48 (81)	0 (0)
Affiliative soft calls	0.71 (141)	2.78 (827)	4.26 (258)	0.29 (688)	1.14 (527)	0.16 (1911)
Grunts	0.46 (875)	50 (2)	93.78 (498)	20 (5)	9.65 (404)	0 (6)

4) Contextual variations of vocal overlap

Calling context influenced overlapping during howling bouts. Overlapping increased when a neighbouring group was present (Fisher test: odds ratio = 0.009, $P < 0.001$) (Fig. 2a) and when the focal group called near the periphery of its home range (odds ratio = 10.4, $P < 0.001$) (Fig. 2b).

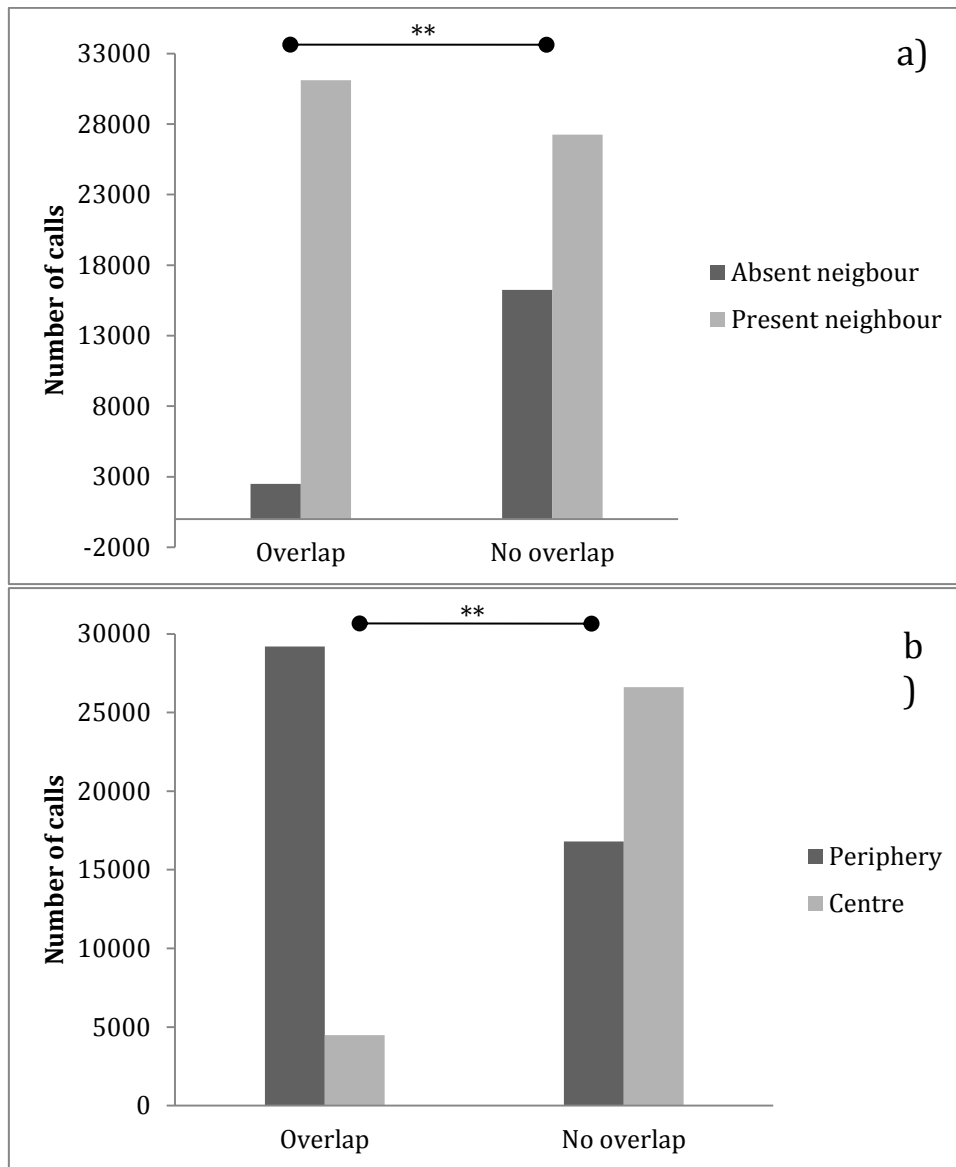


Figure 2. Vocal overlapping in relation to context. a: presence/absence of a neighbouring group and b: the position of the focal group in its home range (near the periphery or near the centre).

** $P < 0.001$ (Fisher tests).

DISCUSSION

Far from being group choruses with anarchic temporal organizations, black howler monkeys' howling bouts are vocal interactions presenting non-random patterns of call coordination. Both overlapping avoidance and overlapping were frequent, but males generally avoided overlapping whereas females and offspring did not. Hence, these calling patterns can be

seen as two strategies of vocal interaction and social synchronization: dominant adult males alternate their calls, while subordinate females' and immature subjects' calls overlap. Moreover, overlapping concerned roars (known to have an agonistic function: Baldwin & Baldwin 1976; Whitehead 1995) more frequently than other call types, and occurred more frequently during agonistic group encounters and boundary defence.

Overlap avoidance appeared to be a “between-males” way of interacting vocally. Males' call rates were higher than those of females and formed the core of a howling bout. Typically, the alpha male calls more frequently and sometimes alone, but when the situation becomes particularly tense, other male group members join the howling bout (Kitchen 2006). This pattern of vocal interaction may be the way males demonstrate to other group members and to neighbours their coalition as well as their dominant status (Kitchen 2000). Howler monkey males' joint actions during group defence are well documented (Bonanni et al. 2010; Garber & Kowalewski 2011). This coalition or “vocal alliance” aims to regulate inter-group spacing and to protect home range borders (Sekulic 1982; Kitchen 2000; Van Belle et al. 2014). Previous reports suggest that an important feature of this behaviour is to signal to potential opponents the callers' position as well as their individual identity. Playback experiments revealed that neighbouring males recognized other males' voices and allocated the appropriate home ranges to the corresponding callers (Briseño-Jaramillo et al. 2015). Alternating their voices may facilitate recognition. Thus authors demonstrated experimentally that neighbours discriminated the number of opponent males calling together and adjusted their behaviour according to the risk (Kitchen 2000). More research on overlap avoidance is needed to understand whether this is only one facet of vocal alliance or whether turn-taking also occurs. A previous report on visual display signalling during howling bouts supports this idea (Briseño-Jaramillo et al. 2015b).

Conversely, overlapping appeared to be a “between-females” way of interacting vocally. For many decades the vocal role played by adult howler monkey females has attracted almost no

attention. We now know that females can take part in howling bouts (Kitchen 2006), and are able to produce most of the supposedly male call types (Briseño-Jaramillo et al. in prep). However, females are definitely more discrete. First, they call much less frequently than males. In fact, females do not always join in males' howling displays (Kitchen 2006) and never howl without male accompaniment (Kitchen 2000). Experimental playback trials showed that females were able to assess their group's relative fighting ability and reserved their participation for when the outcome of a contest was the least predictable (Kitchen 2006). Second, female calls are much softer (Whitehead 1987). The fact that females overlap their calls almost exclusively with those of other females could be a way to overcome their acoustic limitation and to produce louder sounds. To our knowledge, no study has evaluated female auditory recognition and the role it could play during group encounters. Females are known for their cohesion (greater spatial proximities and less agonism within female groups than among males: (Van Belle et al. 2011; pers. obs.) and for their intolerance towards unfamiliar females (Pope 2000). This other form of "vocal alliance" could function to strengthen or to advertise female cohesion. Dominant males and subordinate females apparently join forces only when the situation is critical (Neville et al. 1988). The fact that overlapping is associated with strong agonism (agonistic call types and agonistic situations) supports the social function hypothesis of this vocal strategy. The fact that immature subjects, who have softer voices and subordinate positions, behave as do adult females supports this idea. For instance, female red-bellied titi monkeys joined males vocally during group encounters and this triggered higher call overlapping (Robinson 1979). More studies, notably playback experiments, are needed to evaluate how overlap (compared to non-overlap) impacts the behavioural response of a receiver in the caller's group or in a neighbouring group, and whether artificially overlapped male or female calls influence the response.

Our study confirms the idea that overlapping and overlapping avoidance should be

considered as two social strategies of vocal synchronization that could have evolved in parallel to serve different functions. More comparative work is now needed with notably other primate species to test how calling patterns co-evolved with social life and sex differences.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas of Mexico (CONANP) for the permission to work at Palenque National and the division of wildlife of the environmental agency of Mexico (Dirección General de Vida Silvestre (SEMARNAT-Mexico); permit code SGPA/DGVS/02684/10). Our research was supported by grants from CONACYT (220762), Graduate Program in Biological Sciences (UNAM), CNRS (PICS program), ANR, IUF, and IDEA WILD. We thank to The Institute of Biology (UNAM) and Animal and Human Ethology Laboratory (University of Rennes 1) staff members for administrative and logistical support. We thank assistants (Rogier Hitzen, Maggie May, Elizabeth Unger, Cindy Maslarova, Oskar Persson, Emily Wilson and Gala Enidh Castro Mejias) for support in the field. We thank Dr. Sarie Van Belle of the Institute of Biology of UNAM and the University of Texas-Austin for providing general contextual information on the black howler groups studied in Palenque National Park. We are also grateful to Ann Cloarec for improving the written English.

REFERENCES

- Albert, E. M. (1964). "Rhetoric," "Logic," and "Poetics" in Burundi: Culture Patterning of Speech Behavior. *American Anthropologist*, 66(6), 35–54.
- Au, W. W., Mobley, J., Burgess, W. C., Lammers, M. O., & Nachtigall, P. E. (2000). Seasonal and diurnal trends of chorusing humpback whales wintering in waters off western Maui. *Marine Mammal Science*, 16(3), 530–544.
- Baker, T. M., Wilson, D. R., & Mennill, D. J. (2012). Vocal signals predict attack during aggressive interactions in black-capped chickadees. *Animal Behaviour*, 84(4), 965–974.

- Baldwin, J. D., & Baldwin, J. I. (1976). Vocalizations of Howler Monkeys (*Alouatta palliata*) in Southwestern Panama. *Folia Primatologica*, 26(2), 81–108.
- Bates, M. E., Cropp, B. F., Gonchar, M., Knowles, J., Simmons, J. A., & Simmons, A. M. (2010). Spatial location influences vocal interactions in bullfrog choruses. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 127(4), 2664–2677.
- Biben, M., Symmes, D., & Masataka, N. (1986). Temporal and structural analysis of affiliative vocal exchanges in squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *Behaviour*, 98(1), 259–273.
- Briseño-Jaramillo, M., Estrada, A., & Lemasson, A. (2015a). Individual voice recognition and an auditory map of neighbours in free-ranging black howler monkeys (*Alouatta pigra*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 69(1), 13–25.
- Briseño-Jaramillo, M., Estrada, A., & Lemasson, A. (2015b). Behavioural innovation and cultural transmission of communication signal in black howler monkeys. *Scientific Reports*, 5-13400.
- Burt, J. M., & Vehrencamp, S. L. (2005). Dawn chorus as an interactive communication network. In P.K., McGregor (Ed.) *Animal Communication Networks* (pp.320–343), Cambridge University Press, New York.
- Calame-Griaule, G. (1967). Ethnologie et langage; la parole chez les Dogon. *Les Etudes Philosophiques*, 22(2):218-218.
- Calegario-Marques, C., & Bicca-Marques, J. C. (1995). Vocalizações de *Alouatta caraya* (Primates, Cebidae). *A Primatologia No Brasil*, 5, 129–140.
- Carter, G. G., Skowronski, M. D., Faure, P. A., & Fenton, B. (2008). Antiphonal calling allows individual discrimination in white-winged vampire bats. *Animal Behaviour*, 76(4), 1343–1355.
- 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.
- 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 of London B: Biological Sciences*, 282(1807), 20150069.
- da Cunha, R. G. T., de Oliveira, D. A. G., Holzmann, I., & Kitchen, D. M. (2015). Production of loud and quiet calls in howler monkeys. In *Howler Monkeys* (pp. 337–368). Springer.
- Díaz Gallegos, J. R. (1996). Estructura y composición florística de la vegetación del parque nacional zona arqueológica de Palenque, Chiapas, México (Doctoral dissertation), Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.
- Estrada, A., Castellanos, L., Garcia, Y., Franco, B., Muñoz, D., Ibarra, A., ... Jimenez, C. (2002). Survey of the black howler monkey, *Alouatta pigra*, population at the Mayan site of Palenque, Chiapas, Mexico. *Primates*, 43(1), 51–58.
- France, E. F., Anderson, A. H., & Gardner, M. (2001). The impact of status and audio conferencing technology on business meetings. *International Journal of Human-Computer Studies*, 54(6), 857–876.
- Gautier, J. P., & Gautier, A. (1977). Communication in old world monkeys. In T.A., Sebeok (Ed.) *How Animals Communicate*, (890–964). Indiana Univ. Press, Bloomington.
- Geissmann, T. (2002). Duet-splitting and the evolution of gibbon songs. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 77(01), 57–76.
- Harcourt, A. H., Stewart, K. J., & Hauser, M. (1993). Functions of wild gorilla 'close' calls. I. Repertoire, context, and interspecific comparison. *Behaviour*, 124(1), 89–122.
- Henry, L., Craig, A. J., 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, 1416.
- Janic, V. M. (2000). Whistle Matching in Wild Bottlenose Dolphins. *Science*, 289(5), 1355–1357.
- Kitchen, D. M. (2000). *Agression and assessment among social groups of belizean black howler monkeys* (Doctoral dissertation). University of Minnesota, Minneapolis.
- Kitchen, D. M. (2004). Alpha male black howler monkey responses to loud calls: effect of numeric odds, male companion behaviour and reproductive investment. *Animal Behaviour*, 67(1), 125–139.
- Kitchen, D. M. (2006). Experimental test of female black howler monkey (*Alouatta Pigra*) responses to loud calls from potentially infanticidal males: Effects of numeric odds, vulnerable

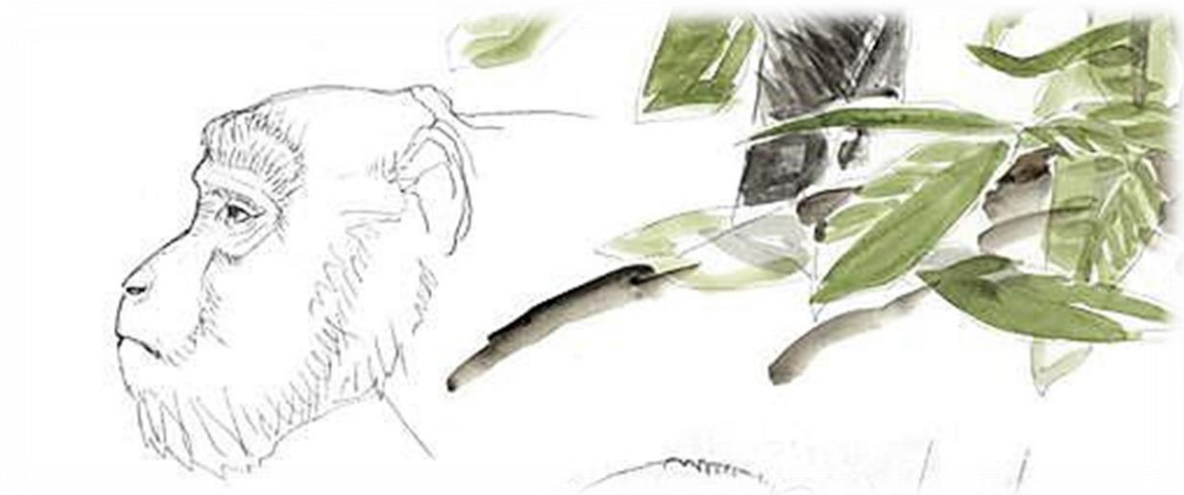
- offspring, and companion behavior. *American Journal of Physical Anthropology*, 131(1), 73–83.
- Kitchen, D. M., Horwich, R. H., & James, R. A. (2004). Subordinate male black howler monkey (*Alouatta pigra*) responses to loud calls: experimental evidence for the effects of intra-group male relationships and age. *Behaviour*, 141(6), 703–724.
- Kitchen, D. M., Seyfarth, R. M., Fischer, J., & Cheney, D. L. (2003). Loud calls as indicators of dominance in male baboons (*Papio cynocephalus ursinus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 53(6), 374–384.
- Koda, H., Lemasson, A., Oyakawa, C., Rizaldi, Pamungkas, J., & Masataka, N. (2013). Possible Role of Mother-Daughter Vocal Interactions on the Development of Species-Specific Song in Gibbons. *PLoS ONE*, 8(8), e71432.
- Kremers, D., Jaramillo, M. B., Böye, M., Lemasson, A., & Hausberger, M. (2014). Nocturnal Vocal Activity in Captive Bottlenose Dolphins (*Tursiops truncatus*): Could Dolphins have Presleep Choruses?. *Animal Behavior and Cognition*, 1(4), 464–469.
- Kunz, T. H. (1982). Roosting ecology of bats. In *Ecology of bats*, (pp. 1–55). Springer.
- Lemasson, A., Gandon, E., & Hausberger, M. (2010). Attention to elders' voice in non-human primates. *Biology Letters*, 6(3), 325–328.
- 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, 22.
- Lemasson, A., Guilloux, M., Barbu, S., Lacroix, A., Koda, H., & others. (2013). Age- and sex-dependent contact call usage in Japanese macaques. *Primates*, 54(3), 283–291.
- Locke, J. L. (1995). *The child's path to spoken language* (2nd ed.). Harvard University Press.
- Masataka, N., & Biben, M. (1987). Temporal rules regulating affiliative vocal exchanges of squirrel monkeys. *Behaviour*, 101(4), 311–319.
- Miller, P. J. O., Shapiro, A. D., Tyack, P. L., & Solow, A. R. (2004). Call-type matching in vocal exchanges of free-ranging resident killer whales, *Orcinus orca*. *Animal Behaviour*, 67(6), 1099–1107.
- Mitani, J. C., & Brandt, K. L. (1994). Social factors influence the acoustic variability in the long-distance calls of male chimpanzees. *Ethology*, 96(3), 233–252.
- Morisaka, T., Yoshida, Y., Akune, Y., Mishima, H., & Nishimoto, S. (2013). Exchange of “signature” calls in captive belugas (*Delphinapterus leucas*). *Journal of Ethology*, 31(2), 141–149.
- Naguib, M., & Mennill, D. J. (2010). The signal value of birdsong: empirical evidence suggests song overlapping is a signal. *Animal Behaviour*, 80(3), e11–e15.
- Naguib, M., Mundry, R., Hultsch, H., & Todt, D. (2002). Responses to playback of whistle songs and normal songs in male nightingales: effects of song category, whistle pitch, and distance. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 52(3), 216–223.
- Neville, M. K., Glander, K. E., Brata, F., & Rylands, A. B. (1988). The howling monkeys, genus *Alouatta*. In R. A., Mittermeier, A. B., Rylands, A. F., Coimbra-Filho, & G. A. B., da Fonseca (Eds.) *Ecology and Behavior of Neotropical Primates* (pp. 349 - 453). Washington, D.C.: World Wildlife Fund
- Pope, T. R. (2000). Reproductive success increases with degree of kinship in cooperative coalitions of female red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 48(4), 253–267.
- 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.
- Robinson, J. G. (1979). Vocal regulation of use of space by groups of titi monkeys *Callicebus moloch*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 5(1), 1–15.
- Schön, M. A. (1971). The anatomy of the resonating mechanism in howling monkeys. *Folia Primatologica*, 15(1-2), 117–132.
- Schulz, T. M., Whitehead, H., Gero, S., & Rendell, L. (2008). Overlapping and matching of codas in vocal interactions between sperm whales: insights into communication function. *Animal Behaviour*, 76(6), 1977–1988.
- Sekulic, R. (1982). The function of howling in red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). *Behaviour*, 8(1), 38–54.
- Soltis, J., Leong, K., & Savage, A. (2005). African elephant vocal communication I: antiphonal calling

- behaviour among affiliated females. *Animal Behaviour*, 70(3), 579–587.
- Stivers, T., Enfield, N. J., Brown, P., Englert, C., Hayashi, M., Heinemann, T., ... others. (2009). Universals and cultural variation in turn-taking in conversation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(26), 10587–10592.
- Sugiura, H. (1993). Temporal and acoustic correlates in vocal exchange of coo calls in Japanese macaques. *Behaviour*, 124(3), 207–225.
- Sugiura, H. (2007). Adjustment of temporal call usage during vocal exchange of coo calls in Japanese macaques. *Ethology*, 113(6), 528–533.
- 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.
- Thieltges, H., Henry, L., Biquand, V., & Deleporte, P. (2014). Short-Term Variations of Dialects in Short Songs of Two Species of Colonial Caciques (*Cacicus*). *Acta Acustica United with Acustica*, 100(4), 759–766.
- Van Belle, S., Estrada, A., Ziegler, T. E., & Strier, K. B. (2009). Social and hormonal mechanisms underlying male reproductive strategies in black howler monkeys (*Alouatta pigra*). *Hormones and Behavior*, 56(4), 355–363.
- Van Belle, S., Estrada, A., & Strier, K. B. (2011). Insights into social relationships among female black howler monkeys *Alouatta pigra* at Palenque National Park, Mexico. *Current Zoology*, 57(1), 1–7.
- Van Belle, S., Estrada, A., Strier, K. B., & Di Fiore, A. (2012). Genetic Structure and Kinship Patterns in a Population of Black Howler Monkeys, *Alouatta pigra*, at Palenque National Park, Mexico: Genetic Population Structure of Black Howlers. *American Journal of Primatology*, 74(10), 948–957.
- Van Belle, S., Garber, P. A., Estrada, A., & Di Fiore, A. (2014). Social and genetic factors mediating male participation in collective group defence in black howler monkeys. *Animal Behaviour*, 98, 7–17.
- Whitehead, J. M. (1987). Vocally mediated reciprocity between neighbouring groups of mantled howler monkeys, *Alouatta palliata palliata*. *Animal Behaviour*, 35, 1615–1627.
- Whitehead, J. M. (1995). Vox Alouattinae: a preliminary survey of the acoustic characteristics of long-distance calls of howling monkeys. *International Journal of Primatology*, 16(2), 121–144.
- Yamaguchi, C., Izumi, A., & Nakamura, K. (2009). Temporal rules in vocal exchanges of pheeas and trills in common marmosets (*Callithrix jacchus*). *American Journal of Primatology*, 71(7), 617–622.
- Yoshida, S., & Okanoya, K. (2005). Animal cognition evolution of turn-taking: a bio-cognitive perspective. *認知科学*, 12(3), 153–165.
- Yosida, S., Kobayasi, K. I., Ikebuchi, M., Ozaki, R., & Okanoya, K. (2007). Antiphonal Vocalization of a Subterranean Rodent, the Naked Mole-Rat (*Heterocephalus glaber*). *Ethology*, 113(7), 703–710.
- Yosida, S., & Okanoya, K. (2009). Naked Mole-Rat is Sensitive to Social Hierarchy Encoded in Antiphonal Vocalization. *Ethology*, 115(9), 823–831.

CAPITULO 5

Behavioural innovation and cultural transmission of communication signal in black howler monkeys

El artículo que comprende este capítulo ha sido aceptado para su publicación en la revista *Scientific Reports*



Behavioural innovation and cultural transmission of communication signal in black howler monkeys

Briseño-Jaramillo, M.,^{1*} Estrada A.,¹ Lemasson A.^{2,3}

¹ Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Biología, Coyoacán, 04510. México City.

² Université de Rennes 1, Ethologie Animale et Humaine, U.M.R. 6552 - C.N.R.S, Station Biologique, 35380 Paimpont, France.

³ Institut Universitaire de France, 103 boulevard Saint-Michel 75005 Paris, France.

* Corresponding author: mar.briseno.jaramillo@gmail.com, tel +525531072054

ABSTRACT

Social traditions based on communication signals are widespread in birds, cetaceans and humans, but surprisingly rare in nonhuman primates known for having genetically-determined vocal repertoires. This study presents the first description of a singular case of behaviour associated with calling (placing a hand in front of the mouth while vocalizing: HFM) in black howler monkeys. We showed, first, that HFM was found only in a subset of the groups observed, at the same geographical location, and was age- and sex-specific. There was an audience effect on HFM, with highest rates when a neighbouring group was visible. HFM was non-randomly combined with audio-visual signals and always performed while roaring. High HFM rates triggered more vocal responses from group members and male neighbours, and HFM signalers temporally synchronized their behaviour in a predictable way. Finally, the positioning of the hand systematically modified the call's auditory structure. Altogether these results support the idea that HFM is an innovated, culturally transmitted communication signal that may play a role in inter-group competition and intra-group cohesion. This study opens new lines of research about how nonhuman primates developed strategies to overcome their constraints in acoustic plasticity very early in the primate lineage.

Keywords: Cultural tradition, innovation, communication, New World monkeys

INTRODUCTION

Culture is a powerful tool for survival and an important aspect of human societies. Authors have claimed that carrying out comparative studies with animals may help understand culture's evolutionary roots¹. Investigations of intraspecific behavioural variability in animals show that a behavioural trait can be present in some populations or groups but absent in others; well-known

examples include milk-bottle opening by tits² and tool manufacturing by chimpanzees³. When behavioural differences between populations cannot be explained by habitat or genetic variations, they may represent socially-transmitted “traditions”⁴. Perry and his colleagues listed three criteria for traditions: 1) *intergroup variation*: the behaviour must be present in at least one social group and absent in at least one other group, 2) *expansion*: the number of performers must increase over time, and 3) *durability*: the behaviour must be long-lasting in the group’s repertoire⁵.

Culture and language in humans are inseparable evolutionally speaking⁶, and in nonhuman animals social traditions also play an important role in the evolution of communication, for example triggering dialectal changes in the vocalization patterns of birds⁷ and whales⁸. Given their phylogenetic proximity to humans, nonhuman primates are interesting models for comparative work. However, up to now studies have focused mainly on foraging techniques⁹, leaving traditions in communication signals by non-human primates less explored. One reason may be that non-human primates are known to be strongly constrained vocally. Vocal repertoires in those species are mostly genetically determined, and cases of social influences on acoustic plasticity are rare¹⁰. Nevertheless, a few cases of vocal communication traditions by apes (e.g., nest building calls in free-ranging orang-utans¹¹) and Old World monkeys (e.g., human alarm call in captive Campbell’s monkeys¹²) have been reported. More examples include visual communication traditions by apes (e.g. handclasp grooming by chimpanzees and beckoning gesture by bonobos^{13,14,15,16,17}) and Old World monkeys (“hand extension” by mandrills¹⁸). Some examples involve non-random innovated associations between auditory and visual signals in both apes (raspberry call and extended grunt associated with begging gesture in chimpanzees¹⁹) and Old World monkeys (ventro-ventral “rocking-embrace” signal always accompanied by lip smacking and sometimes by girney call in macaques²⁰).

We investigated the potential existence of tradition based on communication signals at a more basal level of the primate phylogeny, i.e., a New World monkey species. Our study subjects were

black howler monkeys (*Alouatta pigra*), well known for their long and loud call bouts, frequently accompanied by visual displays (such as aggressive body shakes)^{21,22}. Despite their evident communicative abilities²³, howler monkeys' communication signals have been considered relatively inflexible²⁴. However, recently we reported that black howler monkeys in Palenque National Park (southern Mexico) learn to recognize individual acoustic signatures²⁵. During that playback study, we observed that some individuals sometimes placed one hand in front of their mouths while vocalizing (named *Hand-Front-Mouth* [HFM], Figure 1).

As this HFM behaviour has not yet been reported for any howler monkey species, we here evaluate its value as a cultural behaviour and as a communication signal. In particular, (1) we documented the distribution of HFM behaviours in more or less geographically distant groups in Mexico, as well as among group members of various ages and sexes; (2) we estimated the contextual non-randomness of HFM production by studying its association with previously described communication signals (e.g., roar calls or body shakes, displays frequently used during inter-group competition^{21,26}) and by assessing a potential audience effect on HFM rates in the neighbouring home range; (3) we tested whether HFM triggered a particular vocal response from intra- and inter-group receivers of both sexes; (4) we assessed the level of social coordination and synchronization between HFM signalers within a group; and (5) we tested whether (and how) HFM modified the acoustic structure of the associated call.

METHODS

Study sites and groups

Observations focused on 19 groups and two isolated adult male black howler monkeys (*Alouatta pigra*) (see Table 1 for group characteristics and sampling efforts) in three different geographical areas:

1) Palenque National Park (PNP): here we observed eight free-ranging social groups with adjacent territories at Palenque National Park, Mexico. This 17.7 km² park includes 6.0 km² of primary tropical continuous rain forest where these groups live³⁹. These groups included 1 to 3 males, 1 to 3 females, and their offspring.

2) Palenque fragmented forest (PFF): here we studied seven free-ranging social groups, each one living in its own fragmented forest patch, 10.3 ± 8.4 km from PNP. These patches included agricultural lands, urban areas with dispersed trees, and dense secondary forest. These groups included 1 or 2 males, 1 to 3 females, and their offspring.

-3) Yucatan peninsula (YP): here we studied four social groups (composed of 1 male, 1 to 2 females and their offspring) and two isolated individuals in captivity (Xcaret Park), 760 km from Palenque in the Yucatan peninsula of Mexico. All adult subjects were wild-born on the Yucatan peninsula (they were caught in the same region after the destruction of their habitat by a hurricane and housed according to the original group composition). Three social groups were housed in 3 × 3 × 6 m cages and the individual monkeys in 3 × 2 × 3 m cages, enriched with perches for climbing (all of them had auditory contact with neighbours and all but one also had visual contact). The fourth group (YP4), visually and auditorily isolated, lived on an island (8 m diameter). Animals were fed twice a day (6 am and 6 pm with fruit and kibble). Water was available *ad libitum*.

Our research complied with protocols of the Animal Care Committee of Universidad Nacional Autonoma de Mexico and adhered to the legal requirements of Mexico. Protocols were approved by Direccion General de Vida Silvestre (SEMARNAT), permit SGPA/DGVS/00692/08.

Observations, acoustic recordings and statistical analyses

HFM distribution across groups and group members

To evaluate the distribution of HFM across groups and group members, we observed all subjects available, i.e. 19 social groups and two isolated individuals. HFM never occurred outside the long and loud howling sequences in any of the individuals observed. To assess its distribution, a single observer (MBJ) scored, for each of the 183 howling sequences observed (Table 1), the identity of the individuals who performed at least one HFM using the one/zero sampling method⁴⁰. This was used to calculate individual HFM contribution scores (number of sequences during which an individual displayed at least one HFM / number of vocal sequences including this individual*100).

Context of HFM signaling

The subsequent analyses (i.e. context of HFM signaling, receivers' vocal responses, acoustic changes associated with HFM) were done with the data from only three of the groups presenting HFM behaviours (i.e. PNP1, PNP2 and PFF2), because those groups could be observed in more detail and over longer periods with an acoustic recording apparatus. A howling sequence (defined by Kitchen⁴¹ as a long-lasting howling bout with concatenation of different call types, i.e., roars, barks, and grunts) is composed of different calls produced by different callers. Howling sequences occurred about once or twice a day per group with a within-sequence inter-call interval of 0.54 sec +/- 0.07 sec. HFM behaviours always occurred while a signaler was producing a call. Acoustic recordings were used to ensure the classification of call types associated with HFM. Calls were classified as barks, roars and grunts (for definitions see^{42,43}). The recording apparatus included a directional microphone (SONY ECM-672) and a tie microphone (EUROPSONIC ECM 104), connected to a digital audio recorder (MARANTZ PMD670) (Sample rate 44.1 kHz, resolution 16 bits, WAV format). The first track was used to

record monkey calls and the second track was used to record caller and HFM signaler identities during each howling event. All recordings were made at comparable distances from callers (20 to 30 m). For these three groups we scored the identity of each signaler and each caller during all the howling sequences, using the all-occurrence sampling method³¹.

The context of signaling by these three groups was evaluated by recording during each howling sequence:

- the type of audience in the neighbouring home range: absence of a neighbouring group, a neighbouring group in the distance (only audible), or a neighbouring group nearby (audible and visible);
- the position of the focus group on its home range when a howling sequence started: peripheral (site where previous group encounters were observed) or central (site where no group encounters had been observed previously);
- dispersion of group members: not dispersed or dispersed (when more than 50% of the group members were distributed over an area above 25 m²)⁴⁴;
- other behaviours: when at least one “body-shake” display, which is a discomfort and agonistic signal^{26,45}, occurred during a howling sequence.

Using a Binomial Generalized Linear Model, we tested the influence of howling context (neighbour absent, distant, or close), group position (central, peripheral), dispersion (dispersed or not) and identity on HFM rates (number of HFM behaviours per howling sequence / total sequence duration in minutes). A Fisher exact test was used to estimate statistically the contextual association between HFM signals and body shakes.

Receivers' vocal responses

For all sequences in PNP1, PNP2 and PFF2 groups, we calculated the rate (per minute) of HFM production, the number of calls emitted per male and per female within the focal group and in the neighbouring group at the time of encounters. Then, Spearman tests were done to explore the relationships between those measures. When no correlation was found, we also used Binomial tests to compare the number of calls emitted in sequences with high (above the median) vs low (below the median) HFM rates.

Social coordination between HFM signalers

First, to assess the level of social contagion among HFM signalers, based on data for all the groups (i.e. PNP1, PNP2) producing HFM signals and including two adult males, we compared, using a Wilcoxon test, the percentages of sequences in which one *versus* two signalers were observed. Second, based on data for the groups sampled using the all-occurrence regime, Spearman correlation tests compared the numbers of HFM signals per sequence produced by the two contributing males. This analysis (and the following) was done with PNP1 and PNP2, as PFF2 was a single male group. Third, we evaluated adaptation between synchronization of signalers' behaviour and a turn-taking pattern throughout a given sequence by comparing, using Chi-squared tests, the number of times a given male repeated his own HFM twice in a row with the number of times two males alternated HFM.

Acoustic changes associated with HFM

Spectrograms were generated using Raven bioacoustics software (v. 1.2, Cornell Bioacoustics Laboratory), with a Fast Fourier transformation (FFT) and a time window of 256 points. In order to estimate if HFM influenced the acoustic structure of the call produced, we measured the same eight representative acoustic parameters as in Briseño Jaramillo et al.²⁵ (see definitions in Table 2): Lowest frequency (Low Freq, Hz), Highest frequency (High Freq, Hz), 1st and 3rd quartile frequency (Q1freq and Q3freq, Hz), Aggregation of entropy (Aggr Entropy, Hz), 90% bandwidth (BW 90%, Hz), Total duration (s), and Energy (dB). We randomly selected a sample of 50 roar calls with HFM and 50 calls without HFM, produced by five males (N=10 calls per male for each category) from the three groups. We never selected more than three calls per sequence to limit pseudoreplication.

For each acoustic parameter measured, normality was confirmed with Shapiro tests ($p > 0.05$ in all cases). We also confirmed, by visually inspecting box plots, that the variances of our parameters were homogeneous. Then, we transformed the eight acoustic variables into a set of non-correlated components using Principal Component Analyses (PCA). To determine the number of relevant components (PC) for each call type, we used the Kaiser-Guttman criterion (keeping only PCs with eigenvalues > 1). We ran a MANOVA analysis using these components to assess the contribution of each acoustic parameter in the discrimination between calls. To estimate the reliability of this discrimination, a first Discriminant Function Analysis (DFA) was performed on the entire data set, and then a second more conservative cross-validated DFA was done. For this second DFA, a subset of 20% of the calls ($N = 10$ /calls per category) was randomly used for establishing the model. The remaining calls were then used to test the classification (as in Crockford & Boesh⁴⁶ and Briseño Jaramillo et al.²⁵).

RESULTS

Distribution of HFM across groups and group members

Observations focused on 19 groups and two solitary male black howler monkeys in three different geographic locations in Mexico (Table 1). However, only a subset of the groups, geographically close to each other, displayed HFM. Monkeys in six of the eight Palenque National Park groups (PNP) and in one of the seven groups living nearby in the Palenque fragmented forest (PFF) produced HFM behaviours, but none did so in the geographically distant Yucatan peninsula captive groups (YP) (Table 1). HFM production was age- and sex-specific; only adult and subadult males in these seven groups performed HFM behaviours. When HFM behaviours were observed in a group, all males of that group were systematically HFM signalers.

Despite the fact that our sampling effort varied greatly among groups, we found no correlation between number of howling sequences sampled and number of sequences including HFM signals (Spearman test, $N=21$, $r = 0.5561$, $P=0.07$). Therefore, our sampling effort did not affect the presence or absence of HFM in the study groups (i.e., it is unlikely that the absence of HFM behaviour in certain groups was due simply to insufficient sampling).

Context of HFM signaling

We calculated the individual rate per minute of HFM behaviours within howling sequences for three groups (PNP1 – $N=24$ sequences, PNP2 – $N=19$, and PFF2 – $N=10$), which we had the opportunity to observe over long periods with an acoustic recording apparatus (see the method section for details), (Table 3). Rates did not exceed one behaviour per minute: PNP1- M1: 0.51 ± 0.37 , M2: 0.42 ± 0.40 , M3: 0.11 ± 0.16 ; PNP2 - M1: 0.56 ± 0.50 , M2: 0.50 ± 0.43 , M3: 0.07 ± 0.19 ; PFF2 - M1: 0.97 ± 1.32 ; M1, 2 and 3 being different males per group). The average number of calls emitted per sequence (178 ± 120) was about 15 times higher than the average number of HFM produced per sequence (11.7 ± 10.7). Howling sequences are composed of different concatenated call types. Nevertheless, 100% of the HFM signals observed were produced at the same time as a roar call ($N=646/21170$), with no HFM performed during barks ($N=0/28151$), grunts ($N=0/1565$) or between calls (i.e. silence gaps).

HFM rates increased in the presence of other groups (i.e., showed an audience effect) in the neighbouring home range ($Z=39.25$, $P=0.037$), independently in the three studied groups ($Z=36.53$, $P=0.26$) (Figure 2). HFM rates were higher when another group was close by (i.e. auditory and visual contact, 20.3 ± 12.4 % of the contexts sampled per group) than when a group was farther away (only auditory contact, $P=0.04$) or when no other group was around (Post-hoc pairwise comparisons, applying Holm correction for multiple testing: $P=0.01$). There was no difference in HFM rates when neighbours were far away or absent ($P=0.21$).

Individuals produced more HFM behaviours when they were calling from peripheral positions (N=24; 1.45 ± 1.08) than when they were calling from central (N=26; 0.66 ± 0.82) positions in their home range ($Z= 42.77$, $P=0.005$), regardless of group identity ($Z=46.76$, $P=0.14$). The level of group dispersion also influenced HFM rates significantly ($Z= 36.2$, $P=0.04$, no group effect: $Z=39.2$, $P=0.6$); HFM rates were higher when group members were not dispersed (N=31; 1.22 ± 1.05 HFM /min) than when they were dispersed (N=19; 0.54 ± 0.51 HFM /min). Also, HFM occurrence was significantly associated with “body shake” displays during howling sequences (N=50; Fisher’s exact test: $P=0.0063$).

Receivers’ vocal responses

We found a sex-dependent influence of HFM during howling sequences on the vocal activity of group members and neighbours. HFM rates were positively correlated with the number of calls produced by neighbouring males in the corresponding sequence (N=19; Spearman test: $r=2.89$; $P<0.001$), but not by neighbouring females (N=19; $r= 1.6$; $P=0.13$). Hence, the more frequent HFM were in a sequence, the more calls were produced by neighbouring males. Within groups, no correlation was found with male (N=50; $r=0.22$; $P=0.12$) or female (N=50; $r=0.16$; $P=0.25$) calling rates. However, HFM rates were still related to their calling quantity, as sequences with high (i.e. above the median) HFM rates were associated with more male (N=50; Binomial test: $P<0.001$) and female ($P=0.02$) calls than sequences with low (below the median) HFM rates. Interestingly the influence of HFM on calling is supported by the fact that HFM were more frequent in the first half of the vocal sequences than in the second half (N=50; sign test $P=0.03$).

Social coordination between HFM signalers

First, a social contagion effect was found in the six groups, including two adult males

producing HFM behaviours. The number of sequences in which two males produced HFM together was significantly higher than the number of sequences in which only one male produced HFM (Wilcoxon matched-paired signed-rank test: $N=6$; $Z=2.301$, $P=0.028$).

Second, interacting individuals matched the number of HFM behaviours they performed in a given sequence. The numbers of HFM behaviours produced by the two signaling males in groups PNP1 and PNP2 (the only groups studied in detail with two adult males) were positively correlated (Spearman tests, PNP1: $N=24$, $r = 0.92$, $P<0.001$; PNP2: $N=19$, $r = 0.91$, $P<0.001$) (Figure 3).

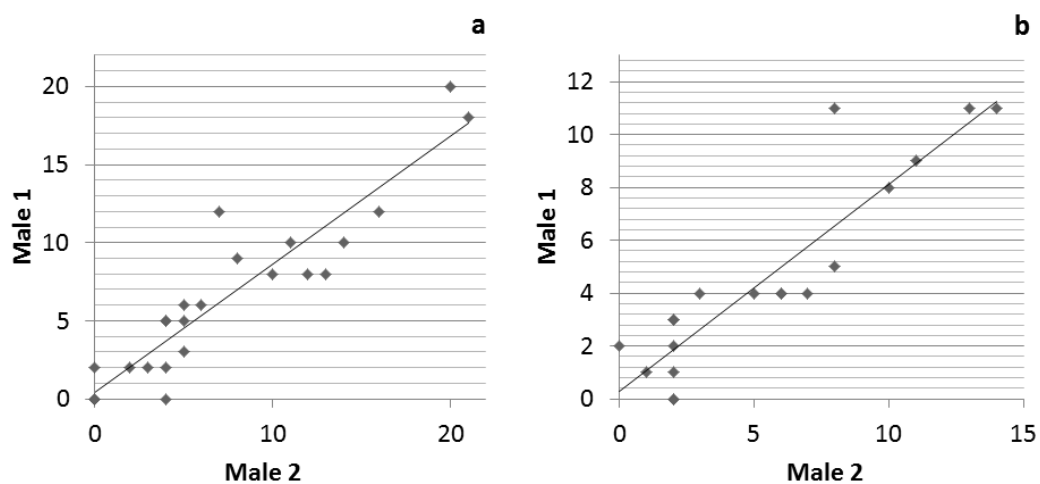


Figure 3. Matching of the numbers of HFM signals produced by two males when howling together ((a) PNP1 group, (b) PNP2 group).

Third, our data revealed a turn-taking pattern in HFM production. Male group members synchronized their productions by alternating HFM rather than repeating their own production (Chi-squared tests, PNP1: $N=24$, $X= 39.7$, $P<0.001$; PNP2: $N=19$, $Z= 9.9$, $P<0.001$, Figure 4).

Acoustic changes associated with HFM

Discriminant Function Analyses (DFA) showed that HFM predictably modified the acoustic structure of roar calls. The percentage of correct classification of the two categories (roar with

and without HFM) was much higher than expected by chance (i.e. 50%), as 89% of the calls were correctly assigned to their category. MANOVA test confirmed a significant difference between calls with and calls without HFM ($F_{20,57} = 14.59$, $P < 0.001$, Wilk's $\lambda = 0.04$). The cross-validated DFA, using random calls ($N = 20$ calls, 10 calls per category) to build the model, confirmed the correct classification (85%). The acoustic parameter that contributed the most to the classification (more than 3 times more than all other acoustic parameters) was the 3rd Quartile Frequency (roar with HFM = 750 ± 147 Hz; roar without HFM = 862 ± 98 Hz).

DISCUSSION

According to Perry and his colleagues' definition⁵, HFM behaviour by black howler monkeys qualifies as a tradition. First, HFM has never been reported in other New World primate species, was found only in a subset of the groups studied, and was age- and sex-specific, confirming that it is not widespread in this species. Second, our data suggest expansion and social transmission of HFM: (1) when HFM was observed in a group, all the adult and subadult male members performed this behaviour; (2) HFM was present only in groups geographically close to one another. Neighbouring groups in the Palenque population are genetically more dissimilar than more distant groups^{27, 28, 29}. This is important because it supports a cultural (non-genetically based) transmission. Third, HFM is durable: intermittent monitoring between 2011 and 2014 confirmed that this behaviour was present throughout this period. However, a longitudinal study with continuous observations is now needed to determine how the signal spreads among group members and groups.

Traditions usually concern subsistence activities, body care, or social behaviours, and they sometimes have no apparent utility or purpose, as found in chimpanzees³⁰. Here, we believe HFM to be a communication signal. First, HFM behaviours are involved in non-random combinations with other communication signals. HFM are associated only with roar calls and alternate with body-shake displays. Second, HFM are produced more frequently when group members are

spatially cohesive, supporting a social context of production. Third, HFM signalers coordinate their production of HFM by performing HFM synchronously and at similar rates when together. Fourth, individuals took turns while producing HFM behaviours. Turn-taking is one of the characteristic interaction patterns found in communication^{31,32}, typically playing a role in the maintenance of socio-spatial cohesion⁵. Fifth, HFM has an impact on the behaviours of receivers, which is an essential criterion of communication³³. It increased the vocal activity of receivers in a sex- and social-dependent way (i.e. male and female group members as well as male neighbours). Finally, an audience effect on HFM rates was found, as HFM are most frequent during inter-group encounters.

The social function of HFM signals remains an open question, deserving more detailed observations of what occurs in both emitters and receivers when a male is *vs* is not performing HFM. However, we believe that the HFM signal plays a role in both inter-group competition and intra-group cohesion. The former conclusion is drawn from its association with agonistic displays (body/branch shakes) and roar calls, which are known to play a key role during agonistic inter-group encounters^{21,34}. It is also drawn from the fact that HFM rates were correlated with male neighbour calling effort and audience effect at the border of the home range. The latter conclusion is drawn from the observed group spatial cohesiveness, the fact that male and female group members join the howling event more frequently, and the coordination between males from the same group associated with signaling.

How HFM signals should qualify is another still open question. Two plausible hypotheses can be formulated at this stage. One hypothesis is that HFM is only an auditory signal. Placing the hand in front of the mouth would thus be a postural innovation associated with calling. This is supported by the fact that HFM modifies the acoustic structure of the call produced. Interestingly, the main acoustic parameters affected tend to show that HFM makes the emitter's voice appear deeper. It is well known that lower-pitched calls travel farther and are associated with males of

larger body size³⁵. Again, this would support an inter-group competition function. Cases of nonhuman primates using behaviours to modify their voices are extremely rare. A study of orang-utans showed the ability of individuals to modify acoustic parameters during kiss-squeak using leaves as a tool or putting a hand to the mouth, which the authors suggested could convey (falsified) information to the predator about their body size³⁶. Another hypothesis is that HFM is a multimodal (audio-visual) innovated signal and that the arm position conveys extra information not conveyed by the call. While it seems obvious that the arm position of the emitter is visible both to group members and to close neighbours, we do not have access to data showing that receivers actually visually pay attention to the posture. Further experiments and observations are needed to sort these two hypotheses.

In conclusion, we showed here a rare case of tradition of a new behaviour associated with calling in nonhuman primates. The questions of whether this is an uni- (auditory) or multi-modal (audio-visual) signal, and how this behaviour appeared and spread, remain open, deserving further investigations. Our results suggest that HFM behaviour is more than simply a fashion without apparent function, but rather that it has some role in intra-group and inter-group communication. Interestingly, the fact that HFM behaviour was found in New World monkeys suggests that different strategies to compensate for non-human primates' limited acoustic plasticity may have emerged very early in that lineage^{37, 38}.

REFERENCES

1. Freeman, S. & Herron, J. C. *Evolutionary analysis*. 4th ed (ed. Pearson Education Upper Saddle River) Ch.3, 380-381(NJ Pearson Prentice Hall, 2004).
2. Sherry, D. F. & Galef Jr, B. G. Cultural transmission without imitation: milk bottle opening by birds. *Anim. Behav.* **32**, 937–938 (1984).
3. Vigliocco, G., Perniss, P. & Vinson, D. Language as a multimodal phenomenon: implications for language learning, processing and evolution. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* **369**, 20130292 DOI: 10.1098/rstb.2013.0292 (2014).

4. Laidre, M. E. Do captive mandrills invent new gestures? *Anim. Cogn.* **11**, 179–187 (2008).
5. Perry, S. *et al.* Social conventions in wild white-faced capuchin monkeys. *Curr. Anthropol.* **44**, 241–268 (2003).
6. Dediu, D. *et al.* Cultural evolution of language. in *Cultural evolution: Society, technology, language, and religion. Strüngmann Forum Reports, vol. 12* (ed. Richerson, P. & Christiansen, M.) 303–332 (MIT Press, 2013).
7. Adret-Hausberger, M. Temporal dynamics of dialects in the whistled songs of starlings. *Ethology* **71**, 140–152 (1986).
8. Garland, E. C. *et al.* Dynamic horizontal cultural transmission of humpback whale song at the ocean basin scale. *Curr. Biol.* **21**, 687–691 (2011).
9. Lefebvre, L., Reader, S. M. & Sol, D. Brains, innovations and evolution in birds and primates. *Brain. Behav. Evol.* **63**, 233–246 (2004).
10. Bouchet, H., Laporte, M., Candiotti, A. & Lemasson, A. Flexibilité vocale sous influences sociales chez les primates non-humains. *Rev. Primatol.* **5**, (2013).
11. Wich, S. A. *et al.* Call cultures in orang-utans? *PloS One* **7**, e36180 (2012).
12. Ouattara, K., Zuberbühler, K., N’goran, E. K., Gombert, J.-E. & Lemasson, A. The alarm call system of female Campbell’s monkeys. *Anim. Behav.* **78**, 35–44 (2009).
13. Nakamura, M. Grooming-hand-clasp in Mahale M group chimpanzees: implications for culture in social behaviours. *Behav. Divers. Chimpanzees Bonobos* (ed. Boesch, C., Hohmann, G. & Marchant, L.) Ch. 5, 71–83 (*Cambridge University Press*, 2002).
14. Genty, E. & Zuberbühler, K. Spatial reference in a bonobo gesture. *Curr. Biol.* **24**, 1601–1605 (2014).
15. Van Leeuwen, E. J., Cronin, K. A., Haun, D. B., Mundry, R. & Bodamer, M. D. Neighbouring chimpanzee communities show different preferences in social grooming behaviour. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **279**, 4362–4367 (2012).
16. Pika, S., Liebal, K., Call, J. & Tomasello, M. Gestural communication of apes. *Gesture* **5**, 41–56 (2005).
17. Genty, E., Breuer, T., Hobaiter, C. & Byrne, R. W. Gestural communication of the gorilla (*Gorilla gorilla*): repertoire, intentionality and possible origins. *Anim. Cogn.* **12**, 527–546 (2009).
18. Laidre, M. E. Meaningful gesture in monkeys? Investigating whether mandrills create social culture. *PloS One* **6**, e14610 (2011).
19. Hopkins, W. D., Taglialatela, J. P. & Leavens, D. A. Chimpanzees differentially produce

- novel vocalizations to capture the attention of a human. *Anim. Behav.* **73**, 281–286 (2007).
20. Shimooka, Y. & Nakagawa, N. Functions of an unreported ‘rocking-embrace’ gesture between female Japanese Macaques (*Macaca fuscata*) in Kinkazan Island, Japan. *Primates* **55**, 327–335 (2014).
 21. Baldwin, J. D. & Baldwin, J. I. Vocalizations of Howler Monkeys (*Alouatta palliata*) in Southwestern Panama. *Folia Primatol.* **26**, 81–108 (1976).
 22. Jones, C. A possible example of coercive mating in mantled howling monkeys (*Alouatta palliata*) related to sperm competition. *Neotrop Primat* **10**, 95–96 (2002).
 23. Jones, C. B. & Van Cantfort, T. E. A schema for multimodal communication applied to male mantler howler monkeys (*Alouatta palliata*). *Lab Primate Newsl.* **46**, 6–7 (2007).
 24. Whitehead JM. Long-distance vocalizations and spacing in mantled howling monkeys, *Alouatta palliata*. PhD thesis, University of North Carolina at Chapel Hill. (1985).
 25. Briseño-Jaramillo, M., Estrada, A. & Lemasson, A. Individual voice recognition and an auditory map of neighbours in free-ranging black howler monkeys (*Alouatta pigra*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **69**, 13–25 (2015).
 26. Maestriperi, D., Schino, G., Aureli, F. & Troisi, A. A modest proposal: displacement activities as an indicator of emotions in primates. *Anim. Behav.* **44**, 967–979 (1992).
 27. Van Belle, S., Estrada, A. & Strier, K. B. Social Relationships Among Male *Alouatta pigra*. *Int. J. Primatol.* **29**, 1481–1498 (2008).
 28. Van Belle, S., Estrada, A., Strier, K. B. & Di Fiore, A. Genetic Structure and Kinship Patterns in a Population of Black Howler Monkeys, *Alouatta pigra*, at Palenque National Park, Mexico: Genetic Population Structure of Black Howlers. *Am. J. Primatol.* **74**, 948–957 (2012).
 29. Van Belle, S., Garber, P. A., Estrada, A. & Di Fiore, A. Social and genetic factors mediating male participation in collective group defence in black howler monkeys. *Anim. Behav.* **98**, 7–17 (2014).
 30. Van Leeuwen, E. J., Cronin, K. A. & Haun, D. B. A group-specific arbitrary tradition in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Anim. Cogn.* **17**, 1421–1425 (2014).
 31. Lemasson, A., Gandon, E. & Hausberger, M. Attention to elders’ voice in non-human primates. *Biol. Lett.* **6**, 325–328 (2010).
 32. Lemasson, A. *et al.* Youngsters do not pay attention to conversational rules: is this so for nonhuman primates? *Sci. Rep.* **1**, 22–25 (2011).
 33. Smith, W. J. Message, meaning, and context in ethology. *Am. Nat.* **99**, 405–409 (1965).
 34. Oliveira, D. A. & Ades, C. Long-distance calls in Neotropical primates. *An. Acad. Bras.*

- Ciênc.* **76**, 393–398 (2004).
35. Lloyd, P. Pitch (F0) and formant profiles of human vowels and vowel-like baboon grunts: the role of vocalizer body size and voice-acoustic allometry. *Acoust. Soc. Amer.* **117**, 994–1005 (2005).
 36. Hardus, M. E., Lameira, A. R., Van Schaik, C. P. & Wich, S. A. Tool use in wild orangutans modifies sound production: a functionally deceptive innovation? *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **276**, 3689–3694 (2009).
 37. Lemasson, A., Ouattara, K. & Zuberbühler, K. in *The evolutionary emergence of language: evidence and inference*. (eds. Botha, R. & Everaert, M.) 181–203 (Oxford University Press, 2013).
 38. Vilain, A., Schwartz, J.-L., Abry, C. & Vauclair, J. *Primate Communication and Human Language: Vocalisation, gestures, imitation and deixis in humans and non-humans*. **1**, (John Benjamins Publishing, 2011).
 39. Díaz Gallegos, J. R. Estructura y composición florística de la vegetación del parque nacional zona arqueológica de Palenque, Chiapas, México. PhD thesis, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. (1996).
 40. Altmann, J. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*. **49**, 227–267 (1974).
 41. Kitchen, D. M. Alpha male black howler monkey responses to loud calls: effect of numeric odds, male companion behaviour and reproductive investment. *Anim. Behav.* **67**, 125–139 (2004).
 42. Calegario-Marques, C. & Bicca-Marques, J. C. Vocalizações de *Alouatta caraya* (Primates, Cebidae). *Primatol. No Braz.* **5**, 129–140 (1995).
 43. Kitchen, D. M. Aggression and assessment among social groups of belizean black howler monkeys. PhD thesis, University of Minnesota. (2000)
 44. Candiotti, A., Zuberbühler, K. & Lemasson, A. Convergence and divergence in Diana monkey vocalizations. *Biol. Lett.* **8**, 382–385 (2012).
 45. Remedios, R., Logothetis, N. K. & Kayser, C. Monkey drumming reveals common networks for perceiving vocal and nonvocal communication sounds. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **106**, 18010–18015 (2009).
 46. Crockford, C. & Boesch, C. Context-specific calls in wild chimpanzees, *Pan troglodytes* verus: analysis of barks. *Anim. Behav.* **66**, 115–125 (2003).

FIGURES

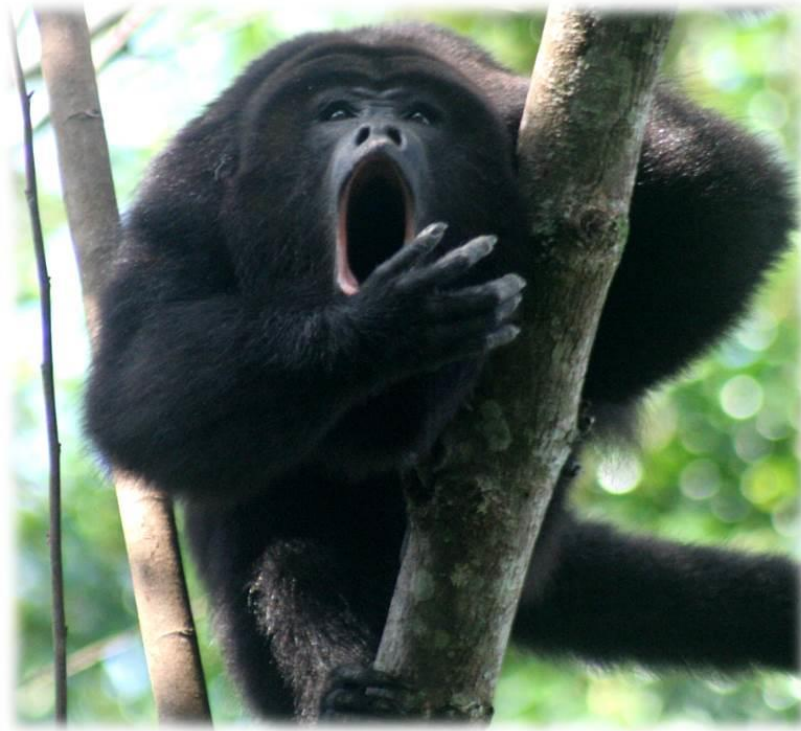


Figure 1. A black howler monkey placing his hand in front of his mouth while vocalizing. Photo: Eloise Chailleux.

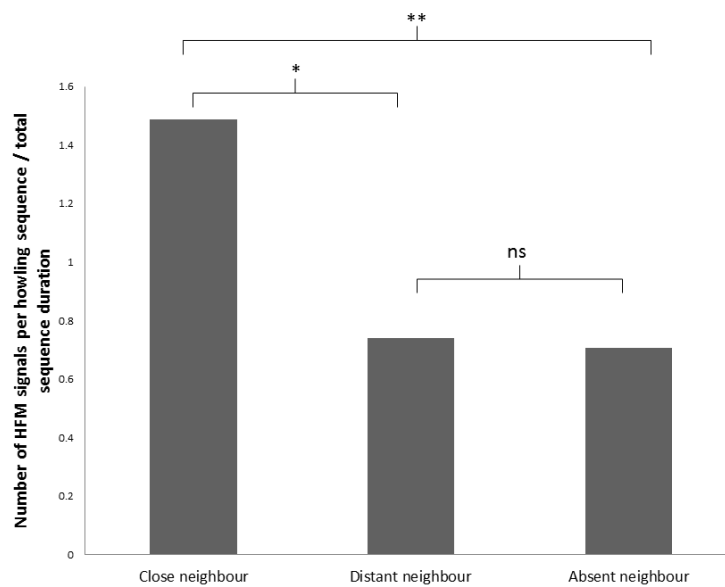


Figure 2. Audience effect on HFM rates, ** $P = 0.01$; * $P = 0.04$; ns $P > 0.05$.

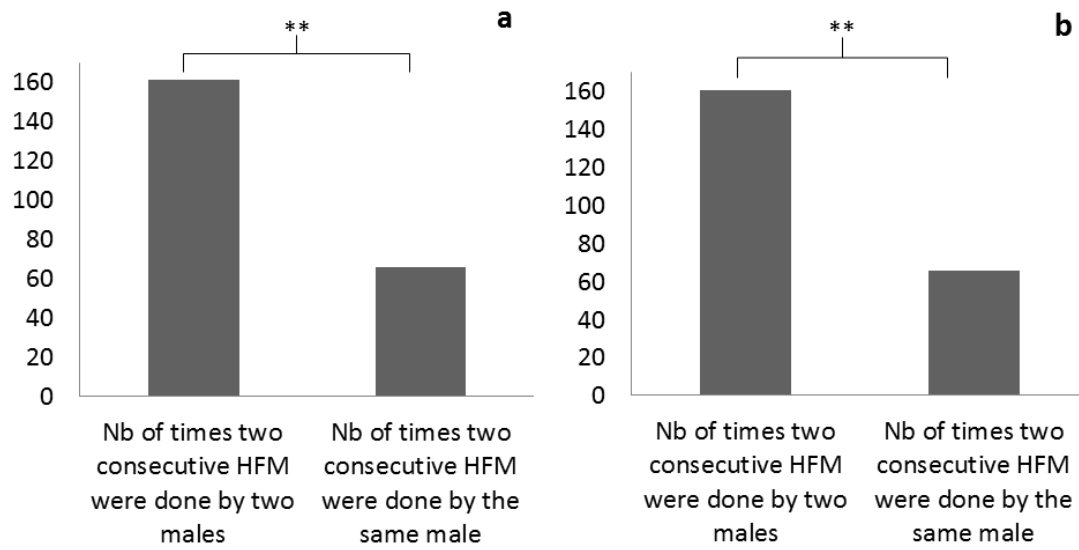


Figure 4. Turn-taking in HFM signaling ((a) PNP1 group, (b) PNP2 group), **P < 0.001.

TABLES

Table 1. Characteristics of the 21 groups of black howler monkeys studied in three geographical locations.

Geographical location	Study group and isolate individuals	Group composition (adult males/adult females/subadult males/subadult females/offspring)	Number of contact hours (observation periods)	Number of sampled sequences
Palenque National Park (PNP)	PNP1	3/3/0/1/3	291 h (Feb. - Apr. 2012, Feb. 2014)	24
	PNP2	2/1/1/0/4	297 h (Apr. - Jun. 2012, Feb. 2014)	19
	PNP3	2/2/1/0/1	300 h (Jun. - May. 2012, Feb. 2014)	29
	PNP4	1/2/0/1/1	92 h (Feb. - Mar. 2014)	7
	PNP5	2/2/1/0/1	55 h (Jun. 2012, Mar 2013, Feb. 2014)	5
	PNP6	2/3/1/1/1	57 h (Jun. 2012, Mar 2013, Feb. 2014)	7
	PNP7	2/3/1/1/3	60 h (Jun. 2012, Mar 2013, Feb. 2014)	6
	PNP8	2/3/0/0/4	4 h (Jun. 2012, Mar 2013, Feb. 2014)	5
Palenque fragmented forest (PFF)	PFF1	1/2/1/0/2	48 h (Feb. - Mar. 2014)	9
	PFF2	1/1/0/0/2	20 h (Feb. 2014)	10
	PFF3	2/2/1/1/3	25 h (Feb. - May 2014)	13
	PFF4	1/2/0/0/3	4 h (Mar. 2013, Feb. 2014)	4
	PFF5	2/2/0/1/1	4 h (Mar. 2013, Feb. 2014)	3
	PFF6	2/3/0/0/1	3 h (Mar. 2013, Feb. 2014)	3
	PFF7	2/2/0/0/4	2 h (Mar. 2013, Feb. 2014)	3
Yucatan peninsula (YP)	YP1	1/2/1/1/4	156 h (Nov. 2011, Aug. -Sep 2012)	6
	YP2	1/1/0/0/2	156 h (Nov. 2011, Aug. -Sep 2012)	7
	YP3	1/1/0/0/2	156 h (Nov. 2011, Aug. -Sep 2012)	6
	YP4	1/1/0/0/2	156 h (Nov. 2011, Aug. -Sep 2012)	5
	YP5	1/0/0/0/0	156 h (Nov. 2011, Aug. -Sep 2012)	6
	YP6	1/0/0/0/0	156 h (Nov. 2011, Aug. -Sep 2012)	6

Table 2. Acoustic measurement definitions.

	Definition
Lowest frequency (Low Freq, Hz)	The lower frequency bound of the call.
Highest frequency (High Freq, Hz)	The upper frequency bound of the call.
1st Quartile Frequency (Q1fre, Hz)	The frequency that divides the call into two frequency intervals containing respectively 25% and 75% of the energy distribution.
3rd Quartile Frequency (Q3fre, Hz)	The frequency that divides the call into two frequency intervals containing respectively 75% and 25% of the energy distribution.
Aggregation of entropy (Aggr Entropy, Hz)	The degree of disorder (i.e. noisiness) in the call.
90% bandwidth (BW 90%, Hz)	Amplitude between the frequencies measured at 5 and 95% of the energy distribution.
Total Duration (s)	The temporal difference between the beginning and the end of the call.
Energy (dB)	The total energy in the call.

Table 3. Individual contribution scores to HFM signaling.

Group name	Adult male			Subadult male	Adult female			Subadult female
	<i>M1</i>	<i>M2</i>	<i>M3</i>	<i>SM1</i>	<i>F1</i>	<i>F2</i>	<i>F3</i>	<i>SF1</i>
PNP1	87.5	79.2	29.2		0	0	0	0
PNP2	100	84.2		47.4	0			
PNP3	0	0		0	0	0		
PNP4	0				0	0		0
PNP5	80	80		60	0	0		
PNP6	85.7	71.4		57.1	0	0	0	0
PNP7	83.3	66.7		66.7	0	0	0	0
PNP8	60	40			0	0	0	
PFF1	0			0	0	0		
PFF2	40				0			
PFF3	0	0		0	0	0		0
PFF4	0				0	0		
PFF5	0	0			0	0		0
PFF6	0	0			0	0	0	
PFF7	0	0			0	0		
YP1	0			0	0	0		0
YP2	0				0			0
YP3	0				0			0
YP4	0				0		0	0
YP5	0							
YP6	0							

In each cell: number of sequences during which an individual displayed at least one HFM / number of sequences vocally emitted by this individual * 100

DISCUSION GENERAL



DISCUSION GENERAL

Si el lenguaje existe en una forma primitiva la encontramos el corazón de la vida social en el animal. Durante estos últimos años, los estudios confirman lo indisoluble de la vida social y la comunicación vocal en diversas especies de vertebrados (Snowdon y Hausberger 1997); (Snowdon 2009). Así mismo la teoría de la coevolución socio-vocal ha sido puesta en relieve a partir de los estudios diversos vinculando la vida social de las capacidades de producción (Blumstein y Armitage 1997), utilización (Dunbar 2003) y percepción (Cheney y Seyfarth 2005) vocal. Sin embargo, los estudios comparativos en los diferentes linajes para poner a prueba la hipótesis de coevolución socio-vocal siguen siendo raros. Este estudio pone en evidencia un grado inesperado de la complejidad en monos aulladores en cuanto a sus capacidades de producción, utilización, percepción vocal así como sus capacidades de innovación de señales comunicativas visuales-vocales.

Durante este trabajo de tesis se integra el estudio comparativo de la relación social y de la comunicación vocal, aportando elementos esenciales para la comprensión de la comunicación vocal de los primates, apoyando teorías actuales a cerca de la flexibilidad vocal (Snowdon et al. 1997). La originalidad de este trabajo se basa por un lado en la elección de la especie de estudio, su sistema de organización variable de harem con un macho central y tolerancia de 1-2 machos subordinados, similar a algunas especies donde se han demostrado capacidades de flexibilidad vocal (Lemasson et al. 2013). Es una especie que habita en selvas tropicales donde la visión es limitada y se favorece un sistema de comunicación vocal, por lo que han podido desarrollar de las más impresionantes vocalizaciones (a nivel de presión sonora) de primates del Neotrópico. Por otro lado, la originalidad de este trabajo se basa en la elección de la metodología de estudio, fácilmente replicable, reuniendo datos etológicos y bioacústicos y con dos fases de estudio una de observación y otra experimental la cual da más fuerza a nuestro estudio para corroborar nuestras hipótesis (Zuberbühler y Wittig 2011). En primer lugar, la obtención de datos acerca de la

estructura y composición social de la especie, llevando a cabo observaciones continuas (con la identificación individual de los miembros del grupo) bajo diferentes métodos de muestreo (*focal*, *toda ocurrencia*, *scan*) nos ayudó a recopilar informaciones socio-contextuales, en específico el método “toda ocurrencia” utilizado durante las secuencias vocales de largo alcance registrando en paralelo las emisiones vocales de los monos y mi voz dictando la identidad del emisor por cada nota, y lo referente al contexto inmediato. En segundo lugar, paralelamente a la obtención de datos del contexto social, llevar a cabo el registro acústico para su análisis posterior. La realización de mediciones acústicas para su análisis posterior a partir de análisis de función discriminante con y sin permutaciones (DFA y pDFA, entre otros), para evaluar las diferencias acústicas intra-interindividuales. Así como la estimación de la estructura de organización de los diferentes niveles del repertorio vocal (unidad vocal, secuencia vocal, a nivel individual y en conjunto) y más allá del nivel acústico, también gestual. Ambos factores indispensables para confirmar las capacidades plásticas en la comunicación vocal del mono aullador negro.

Durante este estudio tratamos de poner de relieve, en primer lugar, la influencia de los factores sociales en el grado de variabilidad inter e intra-individual, en términos de flexibilidad en la producción y utilización vocal (**capítulo 2**). Nuestros resultados indican que la producción y uso vocal varían dependiendo de la función social del individuo (estimados a partir de la edad y el sexo). Se determinó un repertorio vocal discreto como se presenta en la mayoría de las especies de primates forestales en concordancia con la hipótesis “vocal-hábitat”. Y con un tamaño de repertorio en concordancia a lo esperado en especies que habitan en grupos de este tamaño, apoyando la hipótesis “vocal-social”. Enseguida, probamos 1) la existencia de diferentes tipos de vocalizaciones determinadas a partir de su variación acústica, 2) la hipótesis de una relación entre el grado de variabilidad estructural y el contexto de emisión (tres categorías más o menos sociales), y 3) hipótesis de un vínculo entre el sistema social y sus capacidades comunicativas en términos de producción (tamaño del repertorio vocal, la variabilidad de la estructura acústica, la

variabilidad de la estructura organizativa) y la utilización vocal (variabilidad en el contexto de emisión y la actividad vocal). Así mismo, pudimos corroborar sus capacidades de la influencia de los factores sociales a nivel de la percepción (variabilidad individual y reconocimiento vocal) (**capítulo 3**). Los individuos no solo presentan vocalizaciones que se distinguen individualmente a partir de su estructura acústica, también son capaces de distinguirse a partir únicamente de la voz, y se sugiere la utilización de un “mapa mental auditivo”, por lo tanto, consideramos que sus capacidades perceptivas son flexibles y dependen de las dinámicas sociales. También evaluamos sus capacidades de flexibilidad en cuanto a la utilización en los patrones de emisión y tasas de emisión durante los intercambios vocales de largo alcance (secuencias vocales) (**capítulo 4**). Los monos aulladores son capaces de ajustar la utilización vocal a partir de su contexto social inmediato y respecto a su sexo, edad e influencias contextuales (por ejemplo, vecinos en proximidad, comportamiento afiliativo o agonístico). Se considera que la utilización de los dos patrones de organización y sincronización vocal presentes en una secuencia tiene que ver con dos estrategias sexo-específicas. Por último, este trabajo permitió poner en evidencia las capacidades del mono aullador negro a innovar una señal visual asociada con el comportamiento vocal y a transmitirla culturalmente, aquí se ponen a prueba sus capacidades de comunicación multimodal (**capítulo 5**), de flexibilidad en la utilización y modulación vocal, contribuyendo a la idea de la hipótesis “gestual vocal”.

La flexibilidad durante la producción y la utilización vocal en mono aullador negro.

(Cap. 2: Age- and sex-specific patterns of vocal behavior in free-ranging black howler monkeys (Alouatta pigra))

Este capítulo nos permitió poner en evidencia el vínculo entre el rol social y la producción vocal (**capítulo segundo**). Se encontró un repertorio vocal relativamente discreto, compuesto de 12 tipos de vocalizaciones (cuatro de ellos nunca antes descritos), los cuales son emitidas en proporciones variables dentro de dos patrones vocales: emisiones de vocalizaciones aisladas y secuencias de vocalizaciones. Así como en los diferentes contextos sociales, demostramos que los

tipos de vocalizaciones se pueden agrupar en categorías sociales positivas o negativas y que pueden estar ligadas al comportamiento intra o intergrupo. La tasa vocal fue mayor en machos que en hembras (adultos). Sin embargo, tres tipos de vocalizaciones fueron específicas a las hembras *versus* un tipo de vocalización exclusiva al macho. En resumen, nuestro estudio contribuye a un mejor conocimiento del repertorio vocal de especies de primates de América Central, pero también anima a ampliar el debate sobre las funciones de la comunicación vocal en monos aulladores fuera de la visión tradicional de la “dominación masculina” y la función de “protección” de las vocalizaciones de largo alcance. Así como la importancia de las vocalizaciones de corto alcance en las interacciones intra-grupo. Sin embargo más observaciones y experimentos de playback, en particular con más grupos, podrían ayudar a tener más conocimiento del contexto de emisión así como la función de las vocalizaciones.

- *Tamaño y variaciones del repertorio vocal.* Los estudios realizados sobre el repertorio vocal de los monos aulladores concluyeron que el nivel de variación (variaciones acústicas individuales) y el tamaño del repertorio (número de tipos de vocalizaciones) eran relativamente limitados. Por ejemplo, los autores clasificaron las vocalizaciones de largo alcance compuestas de dos tipos de vocalizaciones (rugidos, ladridos) y sus variantes (Baldwin y Baldwin 1976; James Mather Whitehead 1995). Nuestro estudio muestra una gran variabilidad en cuanto a la estructura acústica de las vocalizaciones de largo alcance, que están compuestas por tipos de vocalizaciones de corto y largo alcance. La mayoría de los estudios toma en cuenta una secuencia vocal como unidad y no han profundizado en la variabilidad al interior de una secuencia.

-- *Contexto de emisión de los tipos de vocalizaciones.* Los monos aulladores son conocidos sobre todo por sus secuencias vocales de largo alcance las cuales han despertado el interés de muchos científicos, pero a pesar de ello, la función de estas vocalizaciones sigue estando en debate. Asociándolas sobre todo con una función de regulación de espacio entre los grupos (Sekulic 1982b); (Cornick y Markowitz 2002), limitando su descripción como “unidad” (compuesta de

ladridos, rugidos y sus variantes), sin embargo en este trabajo se hace prueba de una serie de tipos de vocalizaciones también presentes. Por otro lado, debido la focalización (en la mayoría de los trabajos realizados) a las vocalizaciones de largo alcance, se ha dejado a un lado el resto del repertorio vocal, también compuesto por vocalizaciones de corto alcance. Posiblemente debido a la dificultad de registro. Además los estudios que describen dichas señales son sobre todo descriptivos y sin soporte espectro gráfico lo que complica su comparación y estudio.

Recientemente, (da Cunha et al. 2015) realizaron una revisión exhaustiva a cerca de los estudios realizados en el Género, en donde se destacan diferentes trabajos a cerca del comportamiento vocal del mono aullador. Los autores sintetizaron todos los tipos de vocalizaciones de corto alcance en las diferentes especies y cuestionaron su función dividiéndolas en tres categorías (vocalizaciones de contacto, alarma y de juveniles). Además se hace hincapié en la falta de espectrogramas en los diferentes estudios, lo cual dificulta su comparación. Durante nuestro estudio pudimos identificar seis tipos de vocalizaciones de corto alcance (MU, HN, AH, AW, AB y CY) la mayoría emitidas en los dos patrones de emisión (dentro y fuera de las secuencias). Dos de ellos (MU y HN) fueron involucrados en una actividad social afiliativa, se sugiere que son importantes en la cohesión del grupo. Por el contrario, el resto de las vocalizaciones de corto alcance encontradas durante las interacciones intergrupales (AW) o durante interacciones agonísticas (AH, AB, CY). La literatura apoya parcialmente nuestras investigaciones. En cuanto a la llamada MU, estudios previos realizados en *A. caraya* (llamado llamada "moo"). Los autores colocan en la categoría de "vocalización de contacto" (Byrne 2000); (Rogério Grassetto Teixeira da Cunha y Byrne 2009). HN fue descrito en *A. palliatta* durante el juego social (Carpenter 1934). El resto de las vocalizaciones cae en la categoría de "alarma" o situaciones de "estrés" (AH, AW, AB) y vocalizaciones de "imnadauros" o estrés (CY) descritas por da Cunha y colaboradores (2015). Durante nuestras investigaciones fue difícil comparar con los estudios previos, por falta del soporte visual o acústico. Por lo tanto, está claro que hay una necesidad fundamental para estudios detallados de repertorio en lo que respecta a las vocalizaciones de

corto alcance, lo cual es necesario para ir adelante con su función.

Durante nuestro trabajo se dio muestra de flexibilidad en la producción y utilización vocal.

- Primero que nada, se determinó un *repertorio vocal discreto*, en concordancia con la hipótesis “hábitat-vocal” de Marler (1975). Se sugiere que el carácter discreto de un repertorio vocal se puede determinar en cuanto al hábitat y la estructura social de la especie. Las especies que viven en hábitats con poca visibilidad, como las selvas densas, con rangos visuales limitadas y ambientes ruidosos, se cree que han evolucionado los sistemas de vocalizaciones discretas para que los mensajes sean menos propensos a ser mal interpretados. Por otra parte, las especies que viven en hábitats más abiertos, como los bordes de bosques o sabanas, son capaces de combinar la comunicación vocal con señales visuales y por lo tanto deberían evolucionar los tipos de vocalizaciones acústicamente graduadas. En términos de estructura social, Marler (1976) argumentó que las señales discretas tenían más probabilidades de evolucionar en especies que presentan un solo macho en el grupo, el cual desarrolla vocalizaciones de largo alcance sin ambigüedades (sin graduación) para defender su grupo. Repertorios vocales graduadas han sido asignados a babuinos y macacos (Green 1975; Rowell y Hinde 1962), especies cuyas estructuras sociales y hábitat corresponden a lo contrario en monos aulladores. Por ejemplo, los macacos son especies semi-terrestres, viven en grupos jerárquicos multimacho-multihembras grandes (10-80 individuos) (Stephenson 1975). Por otro lado, similar a los monos aulladores, las especies de monos que presentan repertorios discretos (monos Diana – Zuberbühler et al. 1997); monos masilla de nariz - Arnold y Zuberbühler 2006; monos azules - Papworth et al. 2008), son especies que viven en selvas densas con poca visibilidad con estructuras sociales tipo harem. En nuestro estudio, los únicos casos de gradación vocal, está presente en las vocalizaciones de alta intensidad, lo cual puede estar ligado a la dificultad de controlar su voz. En este caso, hay estudios que muestran que durante el clímax de la vocalización intensa hay pérdidas del control como fenómenos no lineales (Fitch et al. 2002).

- Por otro lado, respecto al *tamaño del repertorio*, se determinó un repertorio vocal compuesto de 12 tipos de vocalizaciones, lo cual está en concordancia con la hipótesis “social-vocal” de (McComb y Semple 2005). Su estudio presenta evidencia empírica de los análisis filogenéticamente controlados indicando que los aumentos evolutivos en el tamaño del repertorio vocal entre las especies de primates no humanos se asociaron con aumentos tanto en tamaño del grupo y el tiempo dedicado al acicalamiento (medida de grado de vinculación social). Los monos aulladores negros se encuentran en grupos de no más de 10 individuos. El tamaño de su repertorio es aproximadamente lo que se encontró en otra especie de mono aullador (*A. caraya* - 11 tipos de vocalizaciones), con grupos de tamaños similares (7 individuos - Calegare-Marques & Bicca-Marques 1995), pero es dos veces menos con respecto a otra especie del Género (*A. palliatta* - 22 tipos de vocalizaciones) que forman grupos de dos veces más grandes (12,6 individuos - Baldwin y Baldwin 1976).

- Además, en cuanto a la *variación en el repertorio*, de acuerdo con lo que se sabe sobre los primates que presentan dimorfismo sexual importante, existen vocalizaciones propias a hembras y machos. Estas diferencias se explican generalmente por diferencias morfológicas y fisiológicas. De hecho, algunos parámetros acústicos dependen de las propiedades físicas del aparato vocal (Riede et al. 2005), que a su vez se correlacionan con el tamaño y el peso del individuo (Fitch et al. 1995; Ey et al. 2007). Las vocalizaciones de largo alcance presentes en cercopitecos y mangabeys son específicas de los machos adultos porque los sacos vocales se desarrollan sobre todo en estos individuos (Gautier y Gautier 1977; Waser 1982). Sería interesante estudiar posteriormente a nivel ontogenia cual es el factor determinante que podrían causar estas diferencias. Si bien sabemos que los monos aulladores tienen un dimorfismo marcado que repercute en su comportamiento vocal y supone diferencias sexuales, aun no se sabe nada acerca del desarrollo ontogenético social y las influencias de este en las vocalizaciones de los jóvenes. Las interacciones entre individuos facilitan la socialización dentro del grupo y, por tanto, son

cruciales para el desarrollo del infante (Altmann 2001). Se ha documentado en monos aulladores de manto que los infantes hembras y machos tienen diferentes trayectorias de desarrollo sociales. Los infantes presentan interacciones sociales específicas con los adultos de acuerdo a su sexo. Se sugiere un dimorfismo sexual en el comportamiento social durante la infancia, que corresponde a la diferencia de comportamiento entre machos y hembras en los adultos (Clarke 1990). Por lo tanto no sería sorprendente que esto también repercuta en su comunicación vocal. Por ejemplo, las hembras son más sociales que los machos (Van Belle et al. 2011) a lo largo de todos los puntos de desarrollo, así como durante la edad adulta, el punto aquí es que en esta especie las hembras vocalizan menos que los machos, posiblemente debido a su cercanía física los mensajes son transmitidos de manera diferente, por ejemplo acicalamiento, gestos etc.

- Por otro lado, en cuanto a las *diferencias en el repertorio de machos y hembras*, contrariamente a lo que se podría pensar los machos y las hembras comparten $\frac{3}{4}$ de su repertorio, ambos emiten vocalizaciones de largo y corto alcance participando cada uno en ambos patrones de emisión (dentro y fuera de una secuencia vocal). Lo anterior es raro en especies de primates que viven en estructuras sociales tipo harem y muestra que la diferencia macho/hembra (sobre todo en cuanto a las tasas de emisión) es menos ligada a una restricción morfo-fisiológica subrayando la presencia de una flexibilidad de utilización vocal ligada al estatus social. Los monos aulladores, tienen una posición intermedia entre macacos y cercopitecos, asemejándose más de los mangabeys (Bouchet et al. 2010). En grupos presentando un solo macho, los machos y hembras adultos tienen repertorios vocales muy diferentes (Ouattara et al. 2009b; Bouchet et al. 2012). Por el contrario, en los grupos de más de un macho como los macacos, los machos y las hembras adultas presentan repertorios vocales muy similares (Hammerschmidt y Fischer 1998). En nuestro estudio se encontraron tres tipos de vocalizaciones específicas a las hembras. Por lo tanto se cuestiona sobre la función social de ambos sexos en el grupo. Sin embargo, en el estudio realizado en mangabeys, las hembras presentan mayores tasas de emisión vocal y se propone que

esto refleja los roles sociales de género dentro del grupo, "núcleo social" para la hembra del grupo, "protector de grupo" para el macho. Por lo tanto, los patrones de producción y uso de la voz en función del género podrían satisfacer las necesidades, relacionadas con la regulación de las relaciones sociales intragrupo. En monos aulladores encontramos bajas tasas de emisión por parte de las hembras. Ellas presentan menores distancias interindividuales que los machos, es posible que las hembras desarrollan otras señales comunicativas (visuales, olfativas y táctiles) para transferir información. Pero también podría deberse a las pocas interacciones sociales a lo largo del día en monos aulladores, ellos pasan el 80% de su tiempo descansando, debido a su dieta (Pavelka y Knopff 2004).

- Finalmente, otra prueba de flexibilidad está ligada a presencia de la mayoría de tipos de vocalizaciones presentes en los dos *patrones de emisión* (dentro y fuera de la secuencia), aunque con diferentes tasas de emisión por cada tipo de vocalización. Lo cual implica que el sistema es más complejo que solo una función ligada a la reproducción / competencia, la presencia de matices y sutilezas posibles podrían indicarnos una amplia gama de funcionalidad en la secuencia. Sería interesante observar más detalladamente los comportamientos de los interlocutores otros que vocales durante las secuencias vocales. Así como el análisis del orden, la sucesión y el ritmo dentro de la secuencia.

Nuestro trabajo podría ser uno de los primeros pasos para aclarar la posible función de las vocalizaciones de largo alcance en mono aullador, ya que el repertorio vocal nos permite profundizar el análisis a dos niveles acústicos: unidad y secuencia. En los diversos estudios solo se han explorado patrones de presencia vocal de acuerdo al contexto (por ejemplo presencia y ausencia de las vocalizaciones de largo alcance, presencia o ausencia de infantes, hembras). O bien se ha estudiado la estructura acústica por unidad vocal individual y su contexto de emisión. Yendo más profundo dentro de la secuencia se podría por ejemplo investigar el ensamblaje vocal al interior de las secuencias de largo alcance, como estas están ordenadas temporalmente para

comprender mejor la función de cada tipo de vocalización y cada sexo. Sería interesante analizar su capacidad de combinación de notas durante las secuencias vocales para evaluar una posible organización proto- sintáctica, como se ha observado en monos del Viejo Mundo (*Cercopithecus nictitans*-Arnold y Zuberbühler 2008; *Cercopithecus campbelli* – Ouattara et al. 2009a; Lemasson et al. 2010; *Hylobates pileatus* - Clarke et al. 2006). Estas especies varían sus secuencias vocales en su composición, tipo de vocalización, orden no aleatorio de sucesión y en su prosodia (ritmo) permitiendo al emisor codificar diferentes mensajes.

Codificación y decodificación de la identidad en monos aulladores –flexibilidad en la producción y percepción.

(Cap. 3: Individual voice recognition and an auditory map of neighbours in free-ranging black howler monkeys (Alouatta pigra))

Se pudo confirmar que la capacidad de percepción de *A. pigra* (**capítulo tercero**). Se demostraron variaciones acústicas inter-individuales de los seis monos machos en ambos tipos de vocalizaciones analizadas (ladridos y rugidos). Sin embargo estas variaciones fueron más importantes en los ladridos que en los rugidos. Respecto al análisis de reconocimiento vocal por medio de los playback, los monos reaccionaron significativamente más (por ejemplo, aproximación al altavoz más rápidamente así como más respuestas vocales) en situaciones incongruentes que en situaciones congruentes. Por lo tanto, en primer lugar pudimos poner a prueba la individualidad de las voces de los machos a través del análisis acústico, destacando un vínculo entre el grado de variabilidad del tipo de vocalización y su función social. En segundo lugar los individuos fueron capaces de reconocer las voces individuales (machos) de los vecinos, prerequisite para el reconocimiento individual. Utilizando el paradigma de la violación de expectativas basada en la congruencia espacial de las voces de los vecinos por medio de experimentos de *playback*, pudimos mejorar nuestra comprensión acerca de las capacidades cognitivas socio-espaciales.

De igual manera, durante este estudio se pudo destacar la flexibilidad en cuanto a la utilización y percepción vocal.

- Se demostró una mayor *variabilidad interindividual* en los machos adultos estudiados a partir de los parámetros temporales y de frecuencia analizados. Esto contradice los hallazgos previos que sugerían que los monos aulladores producen vocalizaciones con poca variación individual medible (Whitehead 1985). La codificación de la identidad se ha encontrado en todos los niveles de la filogenia de los primates: los simios (Mitani 1986), monos del viejo mundo (Gouzoules y Gouzoules 1990), los nuevos monos mundo (Boinski y Mitchell 1997) y lémures (Zimmermann y Lerch 1993). Con otros estudios que no encontraron la discriminación (gibones (Milani 1985); y mono araña - (Teixidor y Byrne 1997).

- Así mismo se demostró la variabilidad inter-tipo de vocalización en cuanto a la *codificación de identidad*. Los ladridos presentaron más variaciones individuales que los rugidos, y esto no se debe a la duración de la vocalización, asumiendo que entre más larga sea la vocalización más deja el tiempo para modular y codificar la identidad. Se sugiere que esta diferencia podría deberse a una influencia social sobre los diferentes tipos de vocalizaciones. En varias especies de primates, se ha encontrado este desequilibrio en la variabilidad entre los diferentes tipos de vocalizaciones. Por ejemplo, en los babuinos, se estudió el reconocimiento madre-infante, centrándose en dos tipos de vocalizaciones estructuralmente distintas producidas por los infantiles en contextos dos contextos: 1) cuando los infantiles vocalizan al separarse de la madre: “vocalizaciones de contacto” y 2) cuando los infantiles se ven atacados por un miembro de otro individuo: “vocalizaciones de alarma”. Se encontró una mayor estereotipia en los patrones acústicos en las vocalizaciones de contacto (Rendall et al. 2009). Otro ejemplo está presente en chimpancés, se estudió la variación en dos tipos de vocalizaciones, “pant-grunts” (vocalizaciones de corto alcance) y “pant-hoots” (vocalizaciones de largo alcance). Se determinó que los “pant-hoots” (vocalizaciones de contacto) son más estereotipados al nivel individual y variable

interindividual que los “pant-grunts” (Mitani et al. 1996). En cercopitecos y mangabeyes, también se encontró que las vocalizaciones de contacto son más variadas entre los individuos que a nivel individuo, contrariamente a las vocalizaciones de alarma o amenaza. Esto sugiere que la función social de afiliación de la vocalización es un factor determinante del grado esperado de variabilidad (Bouchet et al. 2012; Bouchet et al. 2013; Lemasson y Hausberger 2011). Por ejemplo, cuando un depredador se ha visto, el receptor tiene que esconderse o huir sin importar qué miembro del grupo envió la información. Descifrando la identidad del emisor es mucho más importante en el momento de los encuentros sociales pacíficos. Esto cuestiona el valor social relativo de los ladridos y los rugidos en monos aulladores. De acuerdo con esta idea, los ladridos serían utilizados en la codificación individual a nivel intragrupo. Mientras que el rugido se presenta sobre todo en contextos de competencia entre grupos (Capítulo 1).

- Nuestro estudio muestra un verdadero *reconocimiento vocal* que va más allá de la discriminación del reconocimiento familiar/no familiar. La mayoría de los estudios muestran la capacidad de los primates no humanos para discriminar individuos con parentesco de los individuos sin parentesco (Cheney y Seyfarth 1980; Rendall et al. 1996) o familiares (potencialmente relacionadas) de los individuos no familiares (mangabeyes - Waser 1977; chimpancés - Herbiner et al. 2009). Sólo pocos estudios han evidenciado la discriminación de voz por primates no humanos dentro de los grupos y al interior de ellos. A nivel intra-grupo, experimentos de playback demostraron que las vocalizaciones de socorro de las hembras en babuinos emitidas a los machos “amigos” de ellas fueron más motivados para proteger a las hembras y los infantes que son los machos de control (sin relaciones afiliativas con las hembras) (Lemasson et al. 2008). A nivel intergrupo y misma especie, experimentos de playback demuestran que los monos vervet asocian las vocalizaciones de los individuos particulares con grupos particulares (Cheney y Seyfarth 1982). Y finalmente, a nivel heteroespecífico. Se realizó un estudio en cercopitecos que sugiere que los primates pueden discriminar, no sólo entre las

voces familiares y no familiares de la misma especie, sino también entre las voces familiares y no familiares de otra especie que viven dentro de del mismo hábitat (Candiotti et al. 2013).

- Los estudios anteriores y el nuestro dejan ver que el *aprendizaje social* tiene un papel determinante en la utilización y percepción vocal. En nuestro caso, los monos aulladores estudiados presentan discriminación vocal individual y relación genética alta (en la población estudiada) (Van Belle et al. 2012), esta discriminación es probablemente consecuencia de un proceso de aprendizaje social individual de las características acústicas. Sería interesante extender estas investigaciones en las hembras, por un lado, evaluar sus características acústicas para saber si existe la codificación de la identidad y la percepción.

- Nuestro estudio confirma la hipótesis del “cerebro social” propuesto por (Dunbar 1998). Nuestro estudio implica procesos de aprendizaje individuales (memorización de las voces) y la asociación de una voz específica a una localización geográfica específica (Rendall et al. 1996) por lo tanto capacidades cognitivas complejas. Lo anterior en concordancia con sus requerimientos de la especie, los monos aulladores habitan en relativamente grandes y estables ámbitos hogareños (Estrada et al. 2004b; Van Belle y Estrada 2006), por lo anterior, para regular sus relaciones inter-grupo podría ser necesario memorizar las voces de sus vecinos (por ejemplo para evitar individuos potencialmente infanticidas). Podría ser interesante saber si los individuos son capaces de memorizar las voces aprendidas a largo o mediano término. Mediante experimentos de playback y paradigmas experimentales complejos se podría ir más profundo a este sujeto. Por ejemplo, se podrían emitir vocalizaciones de los individuos del grupo o bien de los vecinos que ya no están presentes en el grupo para saber su reacción e indagar las capacidades de memorización bajo las influencias de la dinámica social de la especie. Se pudo poner en evidencia que los individuos pueden identificar a sus vecinos por medio de la voz únicamente, sería interesante conocer si también existe una influencia en la respuesta dependiendo de la identidad del grupo que vocaliza. La capacidad de identificación individual podría permitir a un

individuo decidir vocalizar o evitar a los grupos específicos, por ejemplo si se trata de grupos con mayores posibilidades de ganar un encuentro vocal (Chapman y Lefebvre 1990). En monos aulladores negros se ha demostrado la capacidad de evaluar el número de sus opositores (grupos vecinos) y de acuerdo a ello los individuos adaptan sus participaciones vocales o de comportamiento. Sería interesante saber si los individuos responden de manera diferente a la voz de un macho perteneciente a un grupo con un mayor número de individuos (por lo tanto menor posibilidad de ganar un encuentro) que a una voz de un macho proveniente de un grupo con mayor probabilidad de ganar. O bien, probar si los monos aulladores pueden identificar si dos machos vecinos pertenecen a dos grupos diferentes o al mismo grupo

Flexibilidad en la utilización durante las interacciones vocales.

(Cap. 4: Socially mediated overlapping in vocal interactions between free-ranging black howler monkeys).

Durante este capítulo se pudo poner en evidencia la flexibilidad en cuanto a la capacidad de ajuste vocal inmediato dependiendo del contexto social durante los intercambios vocales (**capítulo cuarto**). En primer lugar, se encontró que mientras que los machos adultos evitan superposición vocal (y cuando superponen sus notas no se encontró ninguna preferencia ligada al sexo), las hembras adultas producen gran parte de sus vocalizaciones en superposición con otros miembros del grupo, especialmente otras hembras. En segundo lugar, mientras que algunos tipos de vocalizaciones (en particular, las de afiliación) suelen ser emitidos sin solapamiento, los rugidos (comúnmente durante contextos agonistas) son más a menudo superpuestos. Por último, la superposición es más frecuente durante la competencia inter-grupo (en presencia de grupos vecinos y en la periferia del ámbito hogareño). Por lo tanto, las secuencias vocales de largo alcance lejos de ser un intercambio vocal desorganizado, presentan patrones no aleatorios de participación individual con una organización temporal definida, por lo tanto flexibles. El mono aullador negro ha adaptado sus estrategias de interacción vocal para responder a las demandas

sociales. Se presentaron los dos patrones de organización y sincronización vocal: superposición y no superposición de vocalizaciones. Así mismo, la superposición está ligada a un tipo de vocalización específico (los rugidos), lo cual soporta su función social y como vimos antes está ligado a la identidad y a las interacciones inter-grupales. Por un lado las hembras superponen más sus vocalizaciones que los machos, además prefieren superponerlas más con otras hembras, este patrón podría ayudar a aumentar la cohesión intra-intergrupo por parte de las hembras. Por otro lado el macho con menos superposición vocal conforma el núcleo de la secuencia vocal, además de no presentar preferencias de superposición cuando esto ocurre. Se ha determinado que cuando las tasas de superposición tienen un efecto de audiencia intra e intergrupo. Estas estrategias podrían funcionar como dos estrategias sociales sexo-específicas. Por lo que se defiende nuevamente el factor determinante del estatus social del sexo en monos aulladores negros. Este trabajo contribuye al debate sobre la existencia de un control de emisión y una flexibilidad de utilización vocal.

Durante este capítulo se demostró la flexibilidad del mono aullador en cuanto a sus *capacidades de ajuste y coordinación vocal inmediata* durante las secuencias vocales.

- Primero, lejos de ser un coro desorganizado, las participaciones individuales siguen un *patrón específico*. Se da muestra de la flexibilidad presentan los dos patrones no aleatorios de participación individual con una organización temporal definida. En otras especies de primates que presentan coros (donde participan más de 2 individuo) como los monos aulladores, aun no se ha determinado un patrón específico en la organización temporal. Por ejemplo en los coros de chimpancés se ha encontrado una convergencia vocal (a nivel acústico estructural) de los pares de machos que presentan relaciones afiliativas fuertes, sin embargo no se conoce un patrón global de sincronización en el coro (Mitani y Brandt 1994b). En la literatura se encuentra sobre todo una coordinación precisa dentro de los dúos (Geissmann 2002a; Muller y Anzenberger 2002; Schulz et al. 2008), con la presencia de superposición y no superposición dentro del mismo canto, sin

embargo en nuestro caso en particular, la mayoría de las veces las secuencias vocales participan más de dos individuos. Lo cual deja suponer la existencia de flexibilidad en la utilización vocal inmediata, ajustando y coordinando sus vocalizaciones de acuerdo al contexto social inmediato.

- Segundo, la *superposición está ligada a un tipo de vocalización específico*: el rugido. Ese tipo de vocalización parece estar relacionado con un contexto inter-grupo y además con la codificación de la identidad individual. En este caso, se sugiere que este tipo de vocalización visto que está relacionado con la competencia intergrupo, por lo que es posible que los individuos al superponer sus vocalizaciones durante la emisión de los rugidos, el nivel de presión sonora se eleve y puede servir para desalentar a los grupos vecinos. Lo anterior da muestra una vez más del control vocal y la flexibilidad en la utilización vocal en monos aulladores.

- Tercero, los *patrones de sincronización y coordinación vocal* parecen ser opuestos entre machos y hembras.

El “evitar” la superposición parece ser una forma de interacción "entre-machos". Sus tasas de vocalización son mucho más altas que las de las hembras, por lo que la emisión de los machos conforma el núcleo de una secuencia vocal. A pesar de que el macho central vocaliza más frecuentemente dentro de una secuencia, y puede hacerlo solo, en la mayoría de los casos, otros machos del grupo se unen (Kitchen 2004). Este patrón puede ser el camino en el que los machos demuestran a otros miembros del grupo y a los vecinos de su coalición, así como el estado dominante (Kitchen 2000; da Cunha et al. 2015). Acciones conjuntas entre los machos durante la defensa del grupo se conocen también en otras especies de monos aulladores (Garber y Kowalewski 2011). Este comportamiento de coalición o "alianza vocal" podría tener por objetivo regular el espaciamiento entre los grupos y proteger las fronteras del ámbito hogareño (Kitchen 2000; Sekulic 1982b; Van Belle et al. 2014); Además, se ha señalado que los machos con alianzas más fuertes participan más veces en conjunto (Kitchen 2000). Así mismo, en el capítulo segundo de la tesis pudimos determinar que los monos aulladores son capaces de identificar los

vecinos por medio de la voz y atribuir una posición adecuada a su ámbito hogareño. En línea con esto, también se ha demostrado experimentalmente que los vecinos pueden discriminar el número de individuos que participan en el grupo vecino y ajustar su comportamiento de acuerdo al riesgo (Kitchen 2004). Más trabajos se necesitan ahora para ver si evitar superposición es sólo una faceta de esta alianza vocal.

Por el contrario, la superposición parece ser una forma de interacción "entre-hembras". A pesar de la subestimación del papel de la hembra en las participaciones vocales de los monos aulladores y los pocos estudios realizados sobre ellas, se sabe que también participan durante las secuencias vocales (Baldwin y Baldwin 1976; Kitchen, 2006), y como vimos en el capítulo primero de este trabajo, también son capaces de producir la mayoría de los tipos de vocalizaciones. Sin embargo, las hembras son definitivamente más "discretas". En primer lugar, por sus bajas tasas de emisión vocal en comparación con los machos (cap. 1) y porque su participación durante las secuencias vocales es facultativa (Kitchen, 2006) como se reporta en varias especies del Género (*A. guariba*: 31% - Chiarello 1995; *A. caraya* y *A. guariba*: 29% - Holzmann et al. 2012); *A. palliata*: 18% - Whitehead 1989; *A. pigra*: 47% - Kitchen 2006). Además, un trabajo reporta la emisión sin el macho (Oliveira 2002). Experimentos de playback mostraron que las hembras son capaces de evaluar la capacidad de lucha respecto de su grupo y se reservan su participación para situaciones críticas (Kitchen 2006). Debido a la intensidad menos importante de las emisiones de las hembras con respecto al macho (Whitehead 1987), es posible que las hembras vocalicen superponiendo sus vocalizaciones preferentemente con otras hembras. Esto podría ser una manera de superar su limitación acústica y producir un sonido más fuerte. Las hembras son conocidas por su fuerte cohesión intragrupo (menos proximidades espaciales y menos interacciones agonistas que los machos) (Van Belle et al. 2008, 2011) y por su intolerancia a hembras desconocidas (Pope 2000). Esta otra forma de "alianza vocal" podría también servir para reforzar su cohesión. Los machos dominantes y hembras subordinadas al parecer unen sus fuerzas cuando la situación es crítica

(Neville et al. 1988). El hecho de que la superposición se asocia con caracteres de comunicación agonistas como (el tipo de vocalización y contexto agonista) apoya la función social de esta estrategia vocal. Otro factor que determina el valor social de la alianza durante situaciones agonistas es que los individuos inmaduros (que presentan igualmente vocalizaciones menos intensas y posiciones jerárquicas subordinadas) participen de la misma manera que las hembras adultas también van en línea con esta idea. Sería interesante un estudio ontogénico para saber cómo machos y hembras juveniles alcanzan esta coordinación. Robinson (1979b) también evidenció que las hembras de monos titi de vientre rojo se unieron vocalmente a los machos durante los encuentros grupales y que esto desencadenó mayor superposición en sus vocalizaciones. Sugerimos más estudios, especialmente experimentales, para probar cómo la superposición (en comparación con la no superposición) afecta a la respuesta de comportamiento de un receptor intra e intergrupo, y si la respuesta es diferente cuando macho o hembra solapan sus vocalizaciones.

¿Los monos aulladores utilizan la comunicación multimodal?

(Cap. 5: Behavioural innovation and cultural transmission of communication signal in black howler monkeys)

Por último, durante este capítulo, pudimos presenciar la existencia la flexibilidad comunicativa a través de una señal visual-vocal (HFM), nunca antes descrita en la literatura (**capítulo cuarto**). Nuestros resultados demuestran que HFM se encuentra solamente en un subconjunto de los grupos de monos observados. El comportamiento se presentó únicamente en algunos de los grupos que comparten la misma ubicación geográfica, y es exclusivo a machos. Se observó un efecto de la audiencia frente al comportamiento de HFM. Las tasas de HFM fueron más altas cuando un grupo vecino era visible. HFM no se produjo al azar, las señales se combinaron con señales audiovisuales y siempre durante los rugidos. Las altas tasas de HFM desencadenan más respuestas vocales de los miembros del grupo y vecinos (machos). Los individuos que producen HFM sincronizan temporalmente su comportamiento de una manera

predecible. Finalmente, HFM modifica estructura acústica de la vocalización. Por lo tanto, determinamos que HFM es un comportamiento innovado por los machos durante las secuencias de largo alcance, el cual es producido siempre durante la emisión de los rugidos. Lo que indica una vez más una función social del tipo de vocalización. Se sugiere que es transmitido culturalmente, ya que solo una parte de los grupos estudiados lo presentan y cuando el rasgo está presente en el grupo, todos los machos lo comparten. Además, las producciones de este comportamiento son alternadas por los miembros del grupo (presencia de turn-taking), por lo que se supone es un comportamiento de carácter comunicativo. Debido al contexto en el cual es producido, y al efecto de audiencia encontrado, se estima que pueden desempeñar un papel en la competencia inter-grupo y la cohesión dentro del grupo. Por último, este comportamiento modifica la estructura acústica del rugido, por lo que podría tratarse de una estrategia para superar sus limitaciones de plasticidad acústica. Es el primer trabajo en monos del Neotrópico en el que se demuestra una modificación voluntaria de las características acústicas, carácter encontrado en pocos primates no humanos (Hardus et al. 2009).

Esta investigación da muestra de la *flexibilidad multimodal comunicativa en señales audiovisuales*

- Primero, este estudio contribuye a la hipótesis de la *coevolución “gestual-vocal”* (Slocombe et al. 2011). Esta hipótesis sugiere una evolución de un sistema gestual vocal dinámico en primates la cual implica ambas innovaciones vocales y gestuales que desencadenan la aparición de señales multimodales novedosas, las cuales pueden cambiar o amplificar el mensaje enviado, dando prueba de flexibilidad y control voluntario. Sin embargo, las evidencias a este propósito aún son muy limitada y se refieren a innovaciones vocales-gestuales en primates del Viejo Mundo (sobre todo en cautiverio) (chimpancés – Hopkins et al. 2007; mandriles - Laidre 2008). Este trabajo propone que HFM es un gesto comunicativo. (Call y Tomasello 2007) definen el gesto comunicativo basado en varios criterios que se puede aplicar a HFM. Un gesto

comunicativo, a diferencia de una acción, es 1) motor ineficaz y se produce en presencia de una audiencia. HFM es claramente motor ineficaz y se emite preferentemente en la presencia de los vecinos visibles y en el borde del ámbito hogareño. La composición, la cantidad y la calidad de la audiencia influyen en el comportamiento vocal de los monos aulladores. 2) es persistente (se repite)(Call y Tomasello 2007), en este estudio los machos repitieron la señal HFM cada 2 minutos aproximadamente durante la secuencia vocal, lo cual apoya un mecanismo de persistencia. 3) es adaptable al estado de atención de la audiencia. La validación de este último criterio requeriría investigación detallada ya que en nuestro estudio fue difícil obtener esta información por el denso follaje de la selva. Pero a pesar de que no se cuenta con datos precisos por ejemplo de una modificación del comportamiento inmediato después de la producción de un HFM por parte de la audiencia, se pudo observar un incremento en las tasas vocales intra-intergrupo con la presencia global de la señal, lo que sugiere afectar a los individuos que observan. Sugerimos que estudios suplementarios podrían reforzar nuestra teoría.

- En segundo lugar, se sugiere que esta señal está asociada con la *comunicación inter e intra grupal*. Por un lado, HFM podría funcionar en la competencia intergrupala. Debido a que está asociada con otras señales comunicativas agonistas, ocurriendo en casi la totalidad de los casos durante un tipo de vocalización específica (a su vez asociada con la codificación de identidad y la comunicación intergrupo), también está en asociación con otras señales de comunicación multimodales como romper ramas y sacudir el cuerpo (Baldwin y Baldwin 1976), y finalmente producida con más frecuencia en presencia de grupos vecinos y en las fronteras del ámbito hogareño. Por otro lado, esta señal podría apoyar la cohesión del grupo ya que se producen con mayor frecuencia cuando los miembros del grupo están espacialmente cerca. Además aumenta las tasas de emisión vocal en hembras y machos del grupo, lo que sugiere un apoyo de su parte durante las situaciones agonistas.

Sin embargo, son este estudio merece más observaciones de lo que sucede en los individuos

observadores, cuando un macho realiza esta señal y cuando no lo hace (por ejemplo intercambios de miradas y la formación de coaliciones después de la señal), tal vez por medio de una cámara de video, ya que la velocidad de las interacciones son de unos pocos segundos y es fácil perder información.

- En tercer lugar, los *machos señalizadores coordinan su producción*. Por un lado haciendo coincidir el número de señales durante una secuencia vocal (más HFM producida por un macho desencadena más HFM del otro macho). Por otro lado se coordinan de forma sincrónica a menara de “turn-taking”, el cual es un patrón de interacción característica en comunicación vocal (Lemasson et al. 2010; Chow et al. 2015).

- Finalmente, HFM *modifica la estructura acústica* de la vocalización en la cual se produce. Curiosamente, los principales parámetros acústicos afectados tienden a mostrar que HFM hace la voz del emisor aparece más profunda (con bajas frecuencias). Es bien conocido que las vocalizaciones de tono más bajo viajar más lejos y se asocian con machos de mayor tamaño (Lloyd 2005). De nuevo, esto apoyaría una función de la competencia inter-grupo. Los casos de los primates no humanos que se ha demostrado una modificación intencional de su conducta para modificar su voz han sido demostrados raramente. Un estudio de orangutanes mostró la capacidad de los individuos para modificar los parámetros acústicos durante el “kiss-squeak” utilizando hojas como una herramienta o poniendo una mano a la boca, lo que los autores sugieren podría transmitir información (“falsa”) para el depredador sobre su tamaño. Otra hipótesis es que HFM es una señal (audiovisual) innovada multimodal y que la posición de la mano transmite información extra no transmitida por la vocalización (únicamente). Aunque parece obvio que la posición la mano del emisor es visible tanto a los miembros del grupo como para los vecinos, no tenemos acceso a los datos que muestran que los receptores realmente pongan atención a la postura. Se necesitan más experimentos y observaciones para aclarar esta pregunta. Sería interesante realizar experimentos de playback para saber si los individuos

modifican su comportamiento al escuchar ruidos con y sin HFM. Sin embargo con este trabajo ofrecemos las primeras pruebas sobre el desarrollo de la comunicación y el papel que tienen los factores sociales sobre ella. Por un lado en la utilización vocal flexible y con un control en la producción vocal, así como la asociación de señales comunicativas otras que las vocales para sobrepasar sus restricciones comunicativas. Esta estrategia de comunicación puede tener una variedad de funciones, incluyendo la amplificación y la modulación del significado de la señal, la cual presenta una ventaja para limitar los riesgos de confusión en el mensaje que es enviado y ofrece una mayor complejidad en el mensaje que se envía (Hopkins et al. 2007). Nuestro estudio es uno de los primeros a presentar pruebas de la innovación gestual-vocal en una especie de mono del Nuevo Mundo en estado silvestre.

El carácter multimodal comunicativo ya ha sido demostrado antes en monos aulladores.

Estableciendo que los monos aulladores son un modelo ideal para el estudio de señales multimodales. Durante las vocalizaciones de largo alcance, los monos aulladores presentan una serie de posturas típicas, por ejemplo pilo erección y posición cuadrúpeda (Baldwin y Baldwin 1976; Kitchen 2004). Otros tipos de comunicación multimodal han sido explorados. En el estudio realizado por (Jones y Van Cantfort 2007) se evaluaron cuatro tipos de señalización multimodal: (1) audio-visual (2) olfato-visual, (3) olfato-visual-táctil y (4) táctil - gustatoria. Las señales olfativas y táctiles no se observaron en combinación con las señales auditiva. En consistencia con las expectativas para una especie del Neotrópico arbórea, las señales audiovisuales fueron el tipo de comunicación multimodal más frecuentemente observadas. Este estudio sugiere que las señales unimodales se pueden combinar y recombinan para formar señales complejas, multimodales. Los machos subordinados fueron más propensos que los machos dominantes para emitir señales audiovisuales. Se sugiere que estos individuos deben incrementar el esfuerzo reproductivo para aumentar sus capacidades para obtener una copula. Además se evaluaron las respuestas de las hembras, las cuales prefieren los machos de alto rango. Respecto a los hallazgos

sobre el resto de las señales multimodales parecen ser empleadas con menos frecuencia.

En relación con este trabajo y con nuestras investigaciones apoyamos la idea que los monos aulladores son un modelo sólido para la investigación de señales complejas en Primates neotrópicales, sobre todo en lo que respecta a las señales audio-visuales.

Conclusión

Este estudio da muestra de las capacidades de flexibilidad en la comunicación del mono aullador a nivel producción, utilización y percepción así como sus capacidades de comunicación multimodal. Si observamos de manera global la comunicación vocal del mono aullador negro podemos darnos cuenta está fuertemente influenciada socialmente. La especie ha adaptado su comportamiento vocal en base a sus demandas sociales. Desde el punto de vista evolutivo, esta especie presenta convergencias con otras especies de primates. El mono aullador es una especie forestal (desarrolló un repertorio vocal discreto), con una composición social tipo harem con ámbitos hogareños determinados (macho emite vocalizaciones de largo alcance que codifican la identidad), con dimorfismo sexual (presentando dimorfismo vocal), con grupos sociales compuestos de entre 2-10 individuos (desarrollando un tamaño de repertorio correspondiente a la talla de su grupo), presenta un vínculo entre su repertorio vocal y su sistema social. Por otro lado, esta especie también presenta una singularidad con respecto a otras especies de primates en diversos puntos de su comunicación vocal. Su repertorio no es ni sexo específico ni totalmente compartido entre machos y hembras, las mayoría de los individuos del grupo pueden producir la mayoría de las vocalizaciones del repertorio pero a diferentes tasas de emisión, existe un vínculo entre su estatus social y su utilización vocal pero con un patrón original a diferentes niveles: los machos producen sistemáticamente más vocalizaciones que las hembras (en cualquier contexto y en los diferentes tipos de vocalizaciones) y cada sexo presenta su propio patrón de coordinación vocal durante las interacciones. Por último, se presenta la innovación de una señal que refuerza el

mensaje vocal y lo modifica (estrategia casi única demostrada hasta la fecha en primates), dando lugar a la multimodalidad y contribuyendo a la hipótesis de la coevolución “gestual-vocal”. Por lo tanto desde el punto de vista evolutivo, como podemos observar, hay elementos que demuestran una universalidad de algunos caracteres de la comunicación de primates (porque se demuestran en simios y monos del Viejo y Nuevo Mundo) que permiten contribuir a la búsqueda de precursores del lenguaje. Sin embargo, también encontramos caracteres únicos a esta especie y aquí la pregunta es ¿qué factores han dado lugar a esta divergencia? Es entonces que nos dirigimos a una respuesta del orden “vida social”.

Perspectivas

Si bien este trabajo nos aporta respuestas a nuestras diferentes preguntas acerca de cómo las influencias sociales juegan un papel determinante en la flexibilidad vocal en monos aulladores en los diferentes niveles (producción, utilización y percepción), también resalta varias preguntas que merecen estudios complementarios. Aquí proponemos algunos estudios posteriores en continuación con este trabajo de tesis:

- En lo que respecta a la flexibilidad en la producción y utilización vocal:

1) Sugerimos un análisis acústico del repertorio vocal incluyendo vocalizaciones de las hembras (con medidas acústicas y análisis de función discriminante entre otros).

2) Proponemos evaluar las influencias del factor social durante el desarrollo ontogenético entre machos y hembras. Hembras y machos presentan patrones sociales específicos desde la infancia, las hembras son más sociales que los machos, su cercanía física entre ellas podría también influenciar el desarrollo de otras formas de comunicación (táctil, olfativa, visual).

3) Sería interesante evaluar la posibilidad de proto-sintaxis, estudiando los patrones de organización secuencial (ritmo, tipos y orden de las notas), esto podría ayudarnos a tener más

conocimiento acerca de la función de las vocalizaciones de largo alcance. Si se encontraran patrones no aleatorios el paso siguiente sería realizar experimentos de playback alterando las secuencias naturales para evaluar la respuesta de los oyentes, esto podría confirmar la pertenencia de los resultados.

- En lo que respecta a la Flexibilidad en la utilización y la percepción vocal:

1) Sugerimos, realizar un análisis acústico de las vocalizaciones de las hembras para evaluar sus posibles capacidades de codificación individual (presencia de firmas vocales), sin descartar la idea de encontrar este patrón en vocalizaciones de corto alcance. Si se encuentra una discriminación interindividual vocal, el paso siguiente sería verificarlo experimentalmente.

2) Proponemos evaluar el valor social de los tipos de vocalizaciones. Durante nuestro estudio encontramos tipos más o menos sociales, sería interesante modificar artificialmente una secuencia variando la proporción de estos tipos para ver la reacción de los individuos.

3) Proponemos evaluar el aprendizaje social estudiando las capacidades cognitivas y de memorización mediante paradigmas experimentales complejos (por ejemplo “cross-modal perception” o paradigma de la violación de expectativas).

- En lo que respecta a la Flexibilidad de utilización durante las interacciones vocales:

1) Ahora sabemos que los monos aulladores utilizan estrategias de coordinación y ajuste vocal sexo-específico durante las secuencias vocales, el paso siguiente sería evaluar experimentalmente si los individuos reaccionan de la misma forma ante una secuencia vocal con o sin superposición vocal.

2) Sería interesante evaluar la posibilidad de reglas de conversación durante las secuencias vocales. Ahora sabemos que utilizan el “turn-taking”, sin embargo se desconoce la existencia de patrones de convergencia/divergencia, acomodación vocal o ajuste vocal (de tipo, número de

notas o ambos). Si lo anterior se comprueba, el paso siguiente sería evaluarlo de manera experimental emitiendo señales artificialmente modificadas que respeten o no, las reglas de organización conversacionales observando la respuesta de los individuos.

- En lo que respecta a la flexibilidad de comunicación multimodal:

Sugerimos que son necesarias observaciones más detalladas sobre la respuesta inmediata de la audiencia después de la emisión vocal con y sin HFM (por ejemplo utilizando una cámara de video), para confirmar la idea que se trata de un gesto comunicativo y no solamente una señal auditiva y que esta afecta el comportamiento inmediato de los observadores. Lo anterior podría ser confirmado por medio de experimentos de playback igualmente.

- De manera general, sugerimos que nuestras hipótesis y nuestros descubrimientos podrían ser más sólidos ampliando el tamaño de muestra de grupos de monos aulladores negros con composiciones variables (presencia de uno a varios machos, hembras e inmaduros). Así mismo sería interesante ampliarlo a otras especies del Neotrópico.

LITERATURA CITADA

- Altmann, Jeanne. 2001. *Baboon mothers and infants*. The University of Chicago Press, Cambridge.
- Altmann, Stuart A. 1959. "Field observations on a howling monkey society." *Journal of mammalogy* 40 (3): 317–30.
- Arbib, Michael A., Katja Liebal, y Simone Pika. 2008. "Primate vocalization, gesture, and the evolution of human language." *Current Anthropology* 49 (6): 1053–76.
- Arnedo, Luisa F., Francisco D.C. Mendes, y Karen B. Strier. 2009. "Sex differences in vocal patterns in the northern muriqui (*Brachyteles hypoxanthus*)." *American Journal of Primatology* 72 (2): 122–28.
- Arnold, Kate, y Klaus Zuberbühler. 2006. "The alarm-calling system of adult male putty-nosed monkeys, *Cercopithecus nictitans martini*." *Animal behaviour* 72 (3): 643–53.
- . 2008. "Meaningful call combinations in a non-human primate." *Current Biology* 18 (5): 202–203.
- Baldwin, J.D., y J.I. Baldwin. 1976. "Vocalizations of Howler Monkeys (*Alouatta palliata*) in Southwestern Panama." *Folia Primatologica* 26: 81–108.
- Bezerra, Bruna Martins, y Antonio Souto. 2008. "Structure and usage of the vocal repertoire of *Callithrix jacchus*." *International Journal of Primatology* 29 (3): 671–701.
- Biben, Maxeen, David Symmes, y Nobuo Masataka. 1986. "Temporal and structural analysis of affiliative vocal exchanges in squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*)." *Behaviour* 98 (1): 259–73.
- Blumstein, Daniel T., y Kenneth B. Armitage. 1997. "Does sociality drive the evolution of communicative complexity? A comparative test with ground-dwelling sciurid alarm calls." *The American Naturalist* 150 (2): 179–200.
- Boesch, Christophe, y Hedwige Boesch. 1989. "Hunting behavior of wild chimpanzees in the Tai National Park." *American journal of physical anthropology* 78 (4): 547–73.
- Boinski, Sue, y Carol L. Mitchell. 1997. "Chuck vocalizations of wild female squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) contain information on caller identity and foraging activity." *International Journal of Primatology* 18 (6): 975–93.
- Bonnie, Kristin E., y Frans BM de Waal. 2006. "Affiliation promotes the transmission of a social custom: handclasp grooming among captive chimpanzees." *Primates* 47 (1): 27–34.
- Botha, Rudolf, y Martin Everaert. 2013. *The evolutionary emergence of language: evidence and inference*. Oxford University Press.
- Bouchet, Hélène, Catherine Blois-Heulin, y Alban Lemasson. 2012. "Age- and sex-specific patterns of vocal behavior in De Brazza's monkeys (*Cercopithecus neglectus*)." *American Journal of Primatology* 74 (1): 12–28.
- . 2013. "Social complexity parallels vocal complexity: a comparison of three non-human primate species." *Frontiers in Psychology* 4. doi:10.3389/fpsyg.2013.00390.
- Bouchet, Hélène, Marion Laporte, Agnès Candiotti, y Alban Lemasson. 2013. "Flexibilité vocale sous influences sociales chez les primates non-humains." *Revue de primatologie*, núm. 5.
- Bouchet, Hélène, Anne-Sophie Pellier, Catherine Blois-Heulin, y Alban Lemasson. 2010. "Sex differences in the vocal repertoire of adult red-capped mangabeys (*Cercocebus torquatus*): a multi-level acoustic analysis." *American Journal of Primatology* 72 (4): 360–75.
- Braza, Francisco, Fernando Álvarez, y Tomás Azcárate. 1981. "Behaviour of the red howler monkey (*Alouatta seniculus*) in the llanos of Venezuela." *Primates* 22 (4): 459–73.
- Briefer, Elodie F., y Alan G. McElligott. 2012. "Social effects on vocal ontogeny in an ungulate, the goat, *Capra hircus*." *Animal Behaviour* 83 (4): 991–1000.
- Buesching, C. D., M. Heistermann, J. K. Hodges, y Elke Zimmermann. 1998. "Multimodal oestrus advertisement in a small nocturnal prosimian, *Microcebus murinus*." *Folia Primatologica* 69 (1): 295–308.
- Byrne, R. W. 2000. "How monkeys find their way: leadership, coordination, and cognitive maps of African baboons." *On the move: how and why animals travel in groups*. University of Chicago Press, Chicago, 491–518.
- Caine, Nancy G., Rebecca L. Addington, y Tammy L. Windfelder. 1995. "Factors affecting the rates of food calls given by red-bellied tamarins." *Animal behaviour* 50 (1): 53–60.

- Calegario-Marques, Claudia, y Julio César Bicca-Marques. 1995. "Vocalizações de *Alouatta caraya* (Primates, Cebidae)." *A Primatologica*, 5: 129–40.
- Call, Josep Ed, y Michael Ed Tomasello. 2007. *The gestural communication of apes and monkeys*. Taylor & Francis Group/Lawrence Erlbaum Associates, pp. 197–220.
- Candiotti, Agnès, Klaus Zuberbühler, y Alban Lemasson. 2013. "Voice discrimination in four primates." *Behavioural Processes* 99: 67–72.
- Candiotti, A., K. Zuberbühler, y A. Lemasson. 2012. "Convergence and divergence in Diana monkey vocalizations." *Biology Letters* 8 (3): 382–85.
- Carpenter, Clarence Ray. 1934. "A field study of the behavior and social relations of howling monkeys." *Comparative psychology monographs*.
- Catchpole, Clive K., y Peter JB Slater. 2003. *Bird song: biological themes and variations*. Cambridge university press.
- Chapman, Colin A., y Louis Lefebvre. 1990. "Manipulating foraging group size: spider monkey food calls at fruiting trees." *Animal Behaviour* 39 (5): 891–96.
- Cheney, D. L., y R. M. Seyfarth. 1990. *How monkeys see the world: Inside the mind of another specie*. Chicago, IL: Chicago University Press.
- Cheney, Dorothy L., y Robert M. Seyfarth. 1980. "Vocal recognition in free-ranging vervet monkeys." *Animal Behaviour* 28 (2): 362–67.
- . 1982. "Recognition of Individuals Within and Between Groups of Free-Ranging Vervet Monkeys." *American Zoologist* 22 (3): 519–29.
- . 1985. "Social and non-social knowledge in vervet monkeys." *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 308 (1135): 187–201.
- . 2005. "Constraints and preadaptations in the earliest stages of language evolution." *The Linguistic Review* 22 (2-4): 135–59.
- Chen, H.-C., G. Kaplan, y L.J. Rogers. 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): 165–70.
- Chiarello, Adriano Garcia. 1995. "Role of loud calls in brown howlers, *Alouatta fusca*." *American Journal of Primatology* 36 (3): 213–22.
- Chomsky, Noam. 1981. "Knowledge of language: Its elements and origins." *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 295 (1077): 223–34.
- Chow, Cecilia P., Jude F. Mitchell, y Cory T. Miller. 2015. "Vocal turn-taking in a non-human primate is learned during ontogeny." *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 282 (1807): 20150069.
- Clark, Adam P. 1993. "Rank differences in the production of vocalizations by wild chimpanzees as a function of social context." *American Journal of Primatology* 31 (3): 159–79.
- Clarke, Esther, Ulrich H. Reichard, y Klaus Zuberbühler. 2006. "The syntax and meaning of wild gibbon songs." *PLoS One* 1 (1): e73.
- Clarke, Margaret R. 1983. "Brief report: infant-killing and infant disappearance following male takeovers in a group of free-ranging howling monkeys (*Alouatta palliata*) in Costa Rica." *American Journal of Primatology* 5 (3): 241–47.
- . 1990. "Behavioral development and socialization of infants in a free-ranging group of howling monkeys (*Alouatta palliata*)." *Folia Primatologica* 54 (1-2): 1–15.
- Cooper, Brenton G., y Franz Goller. 2004. "Multimodal signals: enhancement and constraint of song motor patterns by visual display." *Science* 303 (5657): 544–46.
- Corballis, Michael C. 2003. *From hand to mouth: The origins of language*. Princeton University Press.
- Cornick, Leslie A., y Hal Markowitz. 2002. "Diurnal vocal patterns of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) at Lamanai, Belize." *Journal of mammalogy* 83 (1): 159–66.
- Crockford, Catherine, Ilka Herbinger, Linda Vigilant, y Christophe Boesch. 2004. "Wild Chimpanzees Produce Group-Specific Calls: a Case for Vocal Learning?" *Ethology* 110 (3): 221–43.
- Crockford, Catherine, Roman M. Wittig, Roger Mundry, y Klaus Zuberbühler. 2012. "Wild chimpanzees inform ignorant group members of danger." *Current Biology* 22 (2): 142–46.
- da Cunha, Rogério Grassetto Teixeira, y Euphly Jalles-Filho. 2007. "The Roaring of Southern Brown Howler Monkeys; (*Alouatta guariba clamitans*); as a Mechanism of Active Defence of Borders." *Folia Primatologica* 78 (4): 259–71.

- Da Cunha, Rogerio Grassetto Teixeira, y Richard W. Byrne. 2006. "Roars of black howler monkeys (*Alouatta caraya*): evidence for a function in inter-group spacing." *Behaviour* 143 (10): 1169–1200.
- da Cunha, Rogério Grassetto Teixeira, y Richard W. Byrne. 2009. "The use of vocal communication in keeping the spatial cohesion of groups: intentionality and specific functions." En *South American Primates*, 341–63. Springer.
- da Cunha, Rogério Grassetto Teixeira, Dilmar Alberto Gonçalves de Oliveira, Ingrid Holzmann, y Dawn M. Kitchen. 2015. "Production of loud and quiet calls in howler monkeys." En *Howler Monkeys*, 337–68. Springer.
- de la Torre, Stella, y Charles T Snowdon. 2002. "Environmental correlates of vocal communication of wild pygmy marmosets, *Cebuella pygmaea*." *Animal Behaviour* 63 (5): 847–56.
- . 2009. "Dialects in pygmy marmosets? Population variation in call structure." *American Journal of Primatology* 71 (4): 333–42.
- De Waal, Frans BM. 2009. *Tree of origin: What primate behavior can tell us about human social evolution*. Harvard University Press.
- Di Bitetti, M. 2005. "Food-associated calls and audience effects in tufted capuchin monkeys." *Animal Behaviour* 69 (4): 911–19.
- Di Fiore, Anthony, y Christina J. Campbell. 2007. "The atelines: variation in ecology, behavior, and social organization." *Primates in perspective*, 155–85.
- Dittus, Wolfgang PJ. 1984. "Toque macaque food calls: semantic communication concerning food distribution in the environment." *Animal behaviour* 32 (2): 470–77.
- Drubbel, Vercauteren, y Jean-Pierre Gautier. 1993. "On the Occurrence of Nocturnal and Diurnal Loud Calls, Differing in Structure and Duration, in Red Howlers monkeys; (*Alouatta seniculus*); of French Guyana." *Folia Primatologica* 60 (4): 195–209.
- Dubreuil, Colin James. 2014. "Sex Differences in the Use of Whinny Vocalizations in Spider Monkeys (*Ateles geoffroyi*)." *Primates* 85 (1): 1–10.
- Dunbar, Robin IM. 1998. "The social brain hypothesis." *brain* 9 (10): 178–90.
- . 2003. "The origin and subsequent evolution of language." *Studies in the evolution of language*, 3: 219–34.
- Egnor, S.E. Roian, y Marc D. Hauser. 2004. "A paradox in the evolution of primate vocal learning." *Trends in Neurosciences* 27 (11): 649–54. doi:10.1016/j.tins.2004.08.009.
- Elowson, A. Margaret, Charles T. Snowdon, y Carol J. Sweet. 1992. "Ontogeny of trill and J-call vocalizations in the pygmy marmoset, *Cebuella pygmaea*." *Animal Behaviour* 43 (5): 703–15.
- Estrada, Alejandro, Lucía Castellanos, Yasmina García, Berenice Franco, David Muñoz, Ana Ibarra, Andromeda Rivera, Eugenio Fuentes, y Carlos Jimenez. 2002. "Survey of the black howler monkey, *Alouatta pigra*, population at the Mayan site of Palenque, Chiapas, Mexico." *Primates* 43 (1): 51–58.
- Estrada, Alejandro, Leandra Luecke, Sarie Van Belle, Emilio Barrueta, y Marleny Rosales Meda. 2004. "Survey of black howler (*Alouatta pigra*) and spider (*Ateles geoffroyi*) monkeys in the Mayan sites of Calakmul and Yaxchilan, Mexico and Tikal, Guatemala." *Primates* 45 (1): 33–39.
- Ey, E., D. Pfefferle, y J. Fischer. 2007. "Do age- and sex-related variations reliably reflect body size in non-human primate vocalizations? A review." *Primates* 48 (4): 253–67.
- Fabre-Thorpe, Michèle, Ghislaine Richard, y Simon J. Thorpe. 1998. "Rapid categorization of natural images by rhesus monkeys." *Neuroreport* 9 (2): 303–8.
- Fedurek, Pawel, Anne M. Schel, y Katie E. Slocombe. 2013. "The acoustic structure of chimpanzee pant-hooting facilitates chorusing." *Behavioral Ecology and Sociobiology* 67 (11): 1781–89.
- Fichtel, Claudia, Kurt Hammerschmidt, y U. W. E. Jurgens. 2001. "On the vocal expression of emotion. A multi-parametric analysis of different states of aversion in the squirrel monkey." *Behaviour* 138 (1): 97–116.
- Fischer, Julia, Dawn M. Kitchen, Robert M. Seyfarth, y Dorothy L. Cheney. 2004. "Baboon loud calls advertise male quality: acoustic features and their relation to rank, age, and exhaustion." *Behavioral Ecology and Sociobiology* 56 (2): 140–48.
- Fischer, Julia, Markus Metz, Dorothy L. Cheney, y Robert M. Seyfarth. 2001. "Baboon responses to graded bark variants." *Animal Behaviour* 61 (5): 925–31.
- Fitch, W. 2000. "The evolution of speech: a comparative review." *Trends in cognitive sciences* 4 (7): 1–6.

- 258–67.
- Fitch, W., y Marc D. Hauser. 1995. "Vocal production in nonhuman primates: acoustics, physiology, and functional constraints on 'honest' advertisement". *American Journal of Primatology* 37 (3): 191–219.
- Fitch, W., Tecumseh, Jürgen Neubauer, y Hanspeter Herzog. 2002. "Calls out of chaos: the adaptive significance of nonlinear phenomena in mammalian vocal production." *Animal Behaviour* 63 (3): 407–18.
- Ford, John KB, y H. Dean Fisher. 1983. "Group-specific dialects of killer whales (*Orcinus orca*) in British Columbia." En *Communication and behavior of whales*, 76:129–61. Westview Press Boulder, CO.
- Galdikas, Biruté MF. 1983. "The orangutan long call and snag crashing at Tanjung Puting Reserve." *Primates* 24 (3): 371–84.
- Galef, Bennett G., y Kevin N. Laland. 2005. "Social learning in animals: empirical studies and theoretical models." *Bioscience* 55 (6): 489–99.
- Garber, Paul A., y Martin K. Kowalewski. 2011. "Collective action and male affiliation in howler monkeys (*Alouatta caraya*)." En *Origins of altruism and cooperation*, 145–65. Springer.
- Gautier, Jean-Pierre. 1978. "Repertoire sonore de *Cercopithecus cephus*." *Zeitschrift für Tierpsychologie* 46 (2): 113–69.
- Gautier, J. P., y A. Gautier. 1977. "Communication in old world monkeys." *How animals communicate*, 890–964.
- Geissmann, Thomas. 1999. "Duet songs of the siamang, *Hylobates syndactylus*: II. Testing the pair-bonding hypothesis during a partner exchange." *Behaviour* 136 (8): 1005–39.
- . 2002a. "Duet-splitting and the evolution of gibbon songs." *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 77 (01): 57–76.
- . 2002b. "Taxonomy and evolution of gibbons." *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 11 (1): 28–31.
- Genty, Emilie, Zanna Clay, Catherine Hobaiter, y Klaus Zuberbühler. 2014. "Multi-modal use of a socially directed call in bonobos." *PloS one* 9 (1): e84738.
- Ghazanfar, Asif A., Duncan Smith-Rohrberg, Alex A. Pollen, y Marc D. Hauser. 2002a. "Temporal cues in the antiphonal long-calling behaviour of cottontop tamarins." *Animal Behaviour* 64 (3): 427–38.
- . 2002b. "Temporal cues in the antiphonal long-calling behaviour of cottontop tamarins." *Animal Behaviour* 64 (3): 427–38.
- Gouzoules, Harold, y Sarah Gouzoules. 1989. "Design features and developmental modification of pigtail macaque, *Macaca nemestrina*, agonistic screams." *Animal Behaviour* 37: 383–401.
- . 1990. "Matrilineal signatures in the recruitment screams of pigtail macaques, *Macaca nemestrina*." *Behaviour* 115 (3): 327–47.
- . 2000. "Agonistic screams differ among four species of macaques: the significance of motivation-structural rules." *Animal Behaviour* 59 (3): 501–12.
- Green, S. 1975. "Communication by a graded vocal system in Japanese monkeys." *Primate behavior* 4: 1–102.
- Green, Steven, y Peter Marler. 1979. "The analysis of animal communication." En *Social behavior and communication*, 73–158.
- Hafen, T., H. Neveu, Yl Rumpler, I. Wilden, y E. Zimmermann. 1998. "Acoustically dimorphic advertisement calls separate morphologically and genetically homogenous populations of the grey mouse lemur (*Microcebus murinus*)." *Folia Primatologica* 69 (Suppl. 1): 342–56.
- Hage, Steffen R., y Andreas Nieder. 2013. "Single neurons in monkey prefrontal cortex encode volitional initiation of vocalizations." *Nature Communications* 4 (2409).
- Hammerschmidt, Kurt, y Julia Fischer. 1998. "The vocal repertoire of Barbary macaques: a quantitative analysis of a graded signal system." *Ethology* 104 (3): 203–16.
- . 2008. "Constraints in primate vocal production." En *The evolution of communicative creativity: from fixed signals to contextual flexibility*, editado por Ulrike Griebel y Kimbrough D. Oller, MIT Press, 93–119. Cambridge, MA.
- Harcourt, A. H., K. J. Stewart, y M. Hauser. 1993. "Functions of wild gorilla 'close' calls. I. Repertoire, context, and interspecific comparison." *Behaviour* 124 (1): 89–122.

- Hardus, M. E., A. R. Lameira, C. P. Van Schaik, y S. A. Wich. 2009. "Tool use in wild orang-utans modifies sound production: a functionally deceptive innovation?" *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276 (1673): 3689–94.
- Hauser, Marc D. 1993. "The evolution of nonhuman primate vocalizations: effects of phylogeny, body weight, and social context." *American Naturalist*, 528–42.
- . 2000. "A primate dictionary? Decoding the function and meaning of another species' vocalizations." *Cognitive Science* 24 (3): 445–75.
- Hauser, Marc D., y Peter Marler. 1993. "Food-associated calls in rhesus macaques (*Macaca mulatta*): I. Socioecological factors." *Behavioral Ecology* 4 (3): 194–205.
- Herbinger, Ilka, Sarah Papworth, Christophe Boesch, y Klaus Zuberbühler. 2009. "Vocal, gestural and locomotor responses of wild chimpanzees to familiar and unfamiliar intruders: a playback study." *Animal Behaviour* 78 (6): 1389–96.
- Herzog, Michael, y Sigrid Hopf. 1984. "Behavioral responses to species-specific warning calls in infant squirrel monkeys reared in social isolation." *American Journal of Primatology* 7 (2): 99–106.
- Hodun, Alexandra, Charles T. Snowdon, y Pekka Soini. 1981. "Subspecific Variation in the Long Calls of the Tamarin, *Saguinus fuscicollis*." *Zeitschrift für Tierpsychologie* 57 (2): 97–110.
- Hohmann, G. 1991. "Comparative analyses of age-and sex-specific patterns of vocal behaviour in four species of old world monkeys." *Folia Primatologica* 56 (3): 133–56.
- Holzmann, Ingrid, Ilaria Agostini, y Mario Bitetti. 2012. "Roaring Behavior of Two Syntopic Howler Species (*Alouatta caraya* and *A. guariba clamitans*): Evidence Supports the Mate Defense Hypothesis." *International Journal of Primatology* 33 (2): 338–55.
- Hoogland, John L. 1983. "Nepotism and alarm calling in the black-tailed prairie dog (*Cynomys ludovicianus*)." *Animal Behaviour* 31 (2): 472–79.
- Hopkins, William D., Jared P. Taglialatela, y David A. Leavens. 2007. "Chimpanzees Differentially Produce Novel Vocalizations to Capture the Attention of a Human." *Animal Behaviour* 73 (2): 281–86.
- Horwich, Robert H., y Kris Gebhard. 1983. "Roaring rhythms in black howler monkeys (*Alouatta pigra*) of Belize." *Primates* 24 (2): 290–96.
- Hostetter, Autumn B., Monica Cantero, y William D. Hopkins. 2001. "Differential use of vocal and gestural communication by chimpanzees (*Pan troglodytes*) in response to the attentional status of a human (*Homo sapiens*)." *Journal of Comparative Psychology* 115 (4): 337.
- Janik, Vincent M., y Peter JB Slater. 1997. "Vocal learning in mammals." *Advances in the Study of Behaviour* 26: 59–100.
- Jones, Clara B. 1980. "The functions of status in the mantled howler monkey, *Alouatta palliata* Gray: intraspecific competition for group membership in a folivorous neotropical primate." *Primates* 21 (3): 389–405.
- Jones, Clara B., y Thomas E. Van Cantfort. 2007. "A schema for multimodal communication applied to male mantler howler monkeys (*Alouatta palliata*)." *Lab Primate Newsletter* 46: 6–7.
- Joyce, Stella M., y Charles T. Snowdon. 2007. "Developmental changes in food transfers in cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*)." *American Journal of Primatology* 69 (9): 955–65.
- Jürgens, Uwe. 1995. "Neuronal control of vocal production in non-human and human primates." En *Current topics in primate vocal communication*, 199–206. Springer.
- Kitchen, Dawn M. 2000. "Agression and assessment among social groups of belizean black howler monkeys." PhD Dissertation. Minneapolis: University of Minnesota.
- . 2004. "Alpha male black howler monkey responses to loud calls: effect of numeric odds, male companion behaviour and reproductive investment." *Animal Behaviour* 67 (1): 125–39.
- Kitchen, Dawn M. 2006. "Experimental test of female black howler monkey (*Alouatta Pigra*) responses to loud calls from potentially infanticidal males: Effects of numeric odds, vulnerable offspring, and companion behavior." *American Journal of Physical Anthropology* 131 (1): 73–83.
- Kitchen, Dawn M., Rogério Grassetto Teixeira da Cunha, Ingrid Holzmann, y Dilmar Alberto Gonçalves de Oliveira. 2015. "Function of loud calls in howler monkeys." En *Howler Monkeys*, 369–99. Springer.
- Kitchen, Dawn M., Robert M. Seyfarth, Julia Fischer, y Dorothy L. Cheney. 2003. "Loud calls as

- indicators of dominance in male baboons (*Papio cynocephalus ursinus*).” *Behavioral ecology and sociobiology* 53 (6): 374–84.
- Koda, Hiroki. 2004. “Flexibility and context-sensitivity during the vocal exchange of coo calls in wild Japanese macaques (*Macaca fuscata yakui*).” *Behaviour* 141 (10): 1279–96.
- Koda, Hiroki, Alban Lemasson, Chisako Oyakawa, Rizaldi, Joko Pamungkas, y Nobuo Masataka. 2013. “Possible Role of Mother-Daughter Vocal Interactions on the Development of Species-Specific Song in Gibbons.” Editado por Cédric Sueur. *PLoS ONE* 8 (8): e71432.
- Laidre, Mark E. 2008. “Do captive mandrills invent new gestures?” *Animal cognition* 11 (2): 179–87.
- Langmore, Naomi E. 2002. “Vocal duetting: definitions, discoveries and directions.” *Trends in Ecology & Evolution* 17 (10): 451–52.
- Laporte, Marion NC, y Klaus Zuberbühler. 2010. “Vocal greeting behaviour in wild chimpanzee females.” *Animal Behaviour* 80 (3): 467–73.
- Leavens, David A., Jamie L. Russell, y William D. Hopkins. 2010. “Multimodal Communication by Captive Chimpanzees (*Pan Troglodytes*).” *Animal Cognition* 13 (1): 33–40.
- Lemasson, A., E. Gandon, y M. Hausberger. 2010. “Attention to elders’ voice in non-human primates.” *Biology Letters* 6 (3): 325–28.
- Lemasson, A., J.-P. Gautier, y M. Hausberger. 2005. “A brief note on the effects of the removal of individuals on social behaviour in a captive group of campbell’s monkeys (*Cercopithecuscampbelli*): a case study.” *Applied Animal Behaviour Science* 91 (3): 289–96.
- Lemasson, A., y M. Hausberger. 2011. “Acoustic variability and social significance of calls in female Campbell’s monkeys (*Cercopithecus campbelli campbelli*).” *The Journal of the Acoustical Society of America* 129: 3341.
- Lemasson, Alban. 2011. “What can forest guenons «tell» us about the origin of language.” *Primate communication and human language*, 39–70.
- Lemasson, Alban, Enora Gandon, y Martine Hausberger. 2010. “Attention to elders’ voice in non-human primates.” *Biology letters* 6 (3): 325–28.
- Lemasson, Alban, y Martine Hausberger. 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.
- Lemasson, Alban, Karim Ouattara, Hélène Bouchet, y Klaus Zuberbühler. 2010. “Speed of call delivery is related to context and caller identity in Campbell’s monkey males.” *Naturwissenschaften* 97 (11): 1023–27.
- Lemasson, Alban, Karim Ouattara, Eric J. Petit, y Klaus Zuberbühler. 2011. “Social learning of vocal structure in a nonhuman primate?” *BMC Evolutionary Biology* 11 (1): 362.
- Lemasson, Alban, Karim Ouattara, y Klaus Zuberbühler. 2013. “Exploring the gaps between primate calls and human language.” En *The evolutionary emergence of language: evidence and inference* ., editado por R. Botha y M. Everaert, Utrecht: Oxford University Press, 181–203.
- Lemasson, Alban, Kevin Remeuf, Arnaud Rossard, y Elke Zimmermann. 2012. “Cross-taxa similarities in affect-induced changes of vocal behavior and voice in arboreal monkeys.” *PloS one* 7 (9): 45106–45106.
- Lemasson, A., R. A. Palombit, y R. Jubin. 2008. “Friendships between males and lactating females in a free-ranging group of olive baboons (*Papio hamadryas anubis*): evidence from playback experiments.” *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62 (6): 1027–35.
- Levréro, F., G. Carrete-Vega, A. Herbert, I. Lawabi, A. Courtiol, E. Willaume, P. M. Kappeler, y M. J. E. Charpentier. 2015. “Social shaping of voices does not impair phenotype matching of kinship in mandrills.” *Nature communications* 6.
- Lieberman, Philip. 1973. “On the evolution of language: A unified view.” *Cognition* 2 (1): 59–94.
- . 1993. *Uniquely human: The evolution of speech, thought, and selfless behavior*. Harvard University Press.
- Lloyd, Peter. 2005. “Pitch (F0) and formant profiles of human vowels and vowel-like baboon grunts: the role of vocalizer body size and voice-acoustic allometry.” *The Journal of the Acoustical Society of America* 117, 944.
- Lowenthal, Francis, y Laurent Lefebvre. 2013. *Language and recursion*. Springer Science & Business Media.

- Macedonia, Joseph M. 1986. "Individuality in a contact call of the ringtailed lemur (*Lemur catta*)." *American Journal of Primatology* 11 (2): 163–79.
- Marler, Peter. 1967. "Animal Communication Signals We are beginning to understand how the structure of animal signals relates to the function they serve." *Science* 157 (3790): 769–74.
- Marler, Peter, y Richard Tenaza. 1977. "Signaling behavior of apes with special reference to vocalization." *How animals communicate* 2: 965–1033.
- Marshall, Joe T., y Elsie R. Marshall. 1976. "Gibbons and their territorial songs." *Science* 193 (4249): 235–37.
- Masataka, Nobuo, y Maxeen Biben. 1987. "Temporal rules regulating affiliative vocal exchanges of squirrel monkeys." *Behaviour* 101 (4): 311–19.
- Masataka, Nobuo, y David Symmes. 1986. "Effect of separation distance on isolation call structure in squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*)." *American Journal of Primatology* 10 (3): 271–78.
- McComb, Karen, y Stuart Semple. 2005. "Coevolution of vocal communication and sociality in primates." *Biology Letters* 1 (4): 381–85.
- McCowan, Brenda, y John D. Newman. 2000. "The role of learning in chuck call recognition by squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*)." *Behaviour* 137 (3): 279–300.
- Meguerditchian, Adrien, y Jaques Vauclair. 2010. "Investigation of gestural vs vocal origins of language in nonhuman primates: distinguishing comprehension and production of signals." *Smith A., Schouwstra M., de Boer, Smith K.(a cura di), The Evolution of Language, World Scientific, Singapore*, 453–54.
- Mendes S. L. 1985. "Uso do espaço, padrões de divisões diárias e organização social de *Alouatta fusca*. (Primates, Cebidae) em Caratinga-MG." Rio de Janeiro, Brazil: University of Brasilia.
- Miklósi, Ádám, József Topal, y V. Csányi. 2004. "Comparative social cognition: what can dogs teach us?" *Animal Behaviour* 67 (6): 995–1004.
- Milani, John C. 1985. "Responses of gibbons (*Hylobates muelleri*) to self, neighbor, and stranger song duets." *International Journal of Primatology* 6 (2): 193–200.
- Mitani, John C., y Kari L. Brandt. 1994. "Social factors influence the acoustic variability in the long-distance calls of male chimpanzees." *Ethology* 96 (3): 233–52.
- Mitani, John C., y Julie Gros-Louis. 1998. "Chorusing and call convergence in chimpanzees: tests of three hypotheses." *Behaviour*, 1041–64.
- Mitani, John C., Julie Gros-Louis, y Joseph M. Macedonia. 1996. "Selection for acoustic individuality within the vocal repertoire of wild chimpanzees." *International Journal of Primatology* 17 (4): 569–83.
- Mitani, John C., y Toshisada Nishida. 1993. "Contexts and social correlates of long-distance calling by male chimpanzees." *Animal Behaviour* 45 (4): 735–46.
- Mitani, John C., y Jennifer Stuht. 1998. "The evolution of nonhuman primate loud calls: acoustic adaptation for long-distance transmission." *Primates* 39 (2): 171–82.
- Mitani, Masazumi. 1986. "Voiceprint identification and its application to sociological studies of wild Japanese monkeys (*Macaca fuscata yakui*)." *Primates* 27 (4): 397–412.
- Muller, A. E., y Gustl Anzenberger. 2002. "Duetting in the titi monkey *Callicebus cupreus*: structure, pair specificity and development of duets." *Folia Primatologica* 73 (2): 104–15.
- Neville, Melvia K., K. E. Glander, Francisco Brata, y Anthony B. Rylands. 1988. "The howling monkeys, genus *Alouatta*." *Ecology and behavior of neotropical primates*.
- Nietsch, Alexandra. 1999. "Duet vocalizations among different populations of Sulawesi tarsiers." *International Journal of Primatology* 20 (4): 567–83.
- Norcross, J. L., y John D. Newman. 1993. "Context and gender-specific differences in the acoustic structure of common marmoset (*Callithrix jacchus*) phee calls." *American Journal of Primatology* 30 (1): 37–54.
- Oates, John F., y Thomas F. Trocco. 1983. "Taxonomy and phylogeny of black-and-white colobus monkeys." *Folia Primatologica* 40 (1-2): 83–113.
- Oliveira, Dilmar Alberto Gonçalves de. 2002. "Vocalizações de longo alcance de *Alouatta fusca clamitans* e *Alouatta belzebul belzebul*: estrutura e contextos." Universidade de São Paulo. Instituto de Psicologia.
- Ouattara, Karim, Alban Lemasson, y Klaus Zuberbühler. 2009a. "Campbell's monkeys concatenate

- vocalizations into context-specific call sequences." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106 (51): 22026–31.
- . 2009b. "Campbell's monkeys use affixation to alter call meaning." *PloS one* 4 (11): e7808.
- Ouattara, Karim, Klaus Zuberbühler, Eliezer K. N'goran, Jean-Emile Gombert, y Alban Lemasson. 2009. "The alarm call system of female Campbell's monkeys." *Animal Behaviour* 78 (1): 35–44.
- Owren, Michael J., Jacquelyn A. Dieter, Robert M. Seyfarth, y Dorothy L. Cheney. 1992. "Food'calls produced by adult female rhesus (*Macaca mulatta*) and Japanese (*M. fuscata*) macaques, their normally-raised offspring, and offspring cross-fostered between species". *Behaviour* 120 (3): 218–31.
- Owren, Michael J., y Drew Rendall. 2001. "Sound on the rebound: bringing form and function back to the forefront in understanding nonhuman primate vocal signaling." *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 10 (2): 58–71.
- Palagi, E., L. Dapporto, y S. Borgognini Tarli. 2005. "The neglected scent: on the marking function of urine in Lemur catta." *Behavioral Ecology and Sociobiology* 58 (5): 437–45.
- Papworth, Sarah, Anne-Sophie Böse, Jessica Barker, Anne Marijke Schel, y Klaus Zuberbühler. 2008. "Male blue monkeys alarm call in response to danger experienced by others." *Biology Letters* 4 (5): 472–75.
- Partan, Sarah R. 2002. "Single and multichannel signal composition: facial expressions and vocalizations of rhesus macaques (*Macaca mulatta*)." *Behaviour* 139 (8): 993–1028.
- . 2013. "Ten unanswered questions in multimodal communication." *Behavioral ecology and sociobiology* 67 (9): 1523–39.
- Pavelka, Mary SM, y Kyle Houston Knopff. 2004. "Diet and activity in black howler monkeys (*Alouatta pigra*) in southern Belize: does degree of frugivory influence activity level?" *Primates* 45 (2): 105–11.
- Pfefferle, Dana, Katrin Brauch, Michael Heistermann, J. Keith Hodges, y Julia Fischer. 2008. "Female Barbary macaque (*Macaca sylvanus*) copulation calls do not reveal the fertile phase but influence mating outcome." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275 (1634): 571–78.
- Pollick, Amy S., y Frans BM De Waal. 2007. "Ape gestures and language evolution." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104 (19): 8184–89.
- Pope, Theresa R. 2000. "Reproductive success increases with degree of kinship in cooperative coalitions of female red howler monkeys (*Alouatta seniculus*)." *Behavioral Ecology and Sociobiology* 48 (4): 253–67.
- Ramos-Fernández, Gabriel. 2005. "Vocal Communication in a Fission-Fusion Society: Do Spider Monkeys Stay in Touch With Close Associates?" *International Journal of Primatology* 26 (5): 1077–92.
- Reader, Simon M., y Kevin N. Laland. 2003. *Animal innovation*. Oxford University Press Oxford.
- Rendall, Drew. 2003. "Acoustic correlates of caller identity and affect intensity in the vowel-like grunt vocalizations of baboons." *The Journal of the Acoustical Society of America* 113 (6): 3390–3402.
- Rendall, Drew, Hugh Notman, y Michael J. Owren. 2009. "Asymmetries in the Individual Distinctiveness and Maternal Recognition of Infant Contact Calls and Distress Screams in Baboons." *The Journal of the Acoustical Society of America* 125 (3): 1792.
- Rendall, Drew, Peter S. Rodman, y Roger E. Emond. 1996. "Vocal recognition of individuals and kin in free-ranging rhesus monkeys." *Animal Behaviour* 51 (5): 1007–15.
- Riede, Tobias, Ellen Bronson, Haralambos Hatzikirou, y Klaus Zuberbühler. 2005. "Vocal Production Mechanisms in a Non-Human Primate: Morphological Data and a Model." *Journal of Human Evolution* 48 (1): 85–96.
- Robinson, John G. 1979a. "An Analysis of the Organization of Vocal Communication in the Titi Monkey *Callicebus moloch*." *Zeitschrift für Tierpsychologie* 49 (4): 381–405.
- . 1979b. "Vocal regulation of use of space by groups of titi monkeys *Callicebus moloch*." *Behavioral Ecology and Sociobiology* 5 (1): 1–15.
- Rondal, Jean-Adolphe. 2000. *Le langage: de l'animal aux origines du langage humain*. Vol. 231. Editions Mardaga.

- Roush, Rebecca S., y Charles T. Snowdon. 1994. "Ontogeny of food-associated calls in cotton-top tamarins." *Animal Behaviour* 47 (2): 263–73.
- . 1999. "The effects of social status on food-associated calling behaviour in captive cotton-top tamarins." *Animal Behaviour* 58 (6): 1299–1305.
- . 2000. "Quality, Quantity, Distribution and Audience Effects on Food Calling in Cotton-Top Tamarins." *Ethology* 106 (8): 673–90.
- . 2001. "Food transfer and development of feeding behavior and food-associated vocalizations in cotton-top tamarins." *Ethology* 107 (5): 415–29.
- Rowe, Candy. 1999. "Receiver psychology and the evolution of multicomponent signals." *Animal Behaviour* 58 (5): 921–31.
- Rowell, Thelma E., y R. A. Hinde. 1962. "Vocal communication by the rhesus monkeys (*Macaca mulatta*)." En *Proceedings of the Zoological Society of London*, 138:279–94. Wiley Online Library.
- Rylands, Anthony B., y Russell A. Mittermeier. 2009. "The diversity of the New World primates (Platyrrhini): an annotated taxonomy." En *South American primates*, 23–54. Springer.
- Schön, M. A. 1971. "The anatomy of the resonating mechanism in howling monkeys." *Folia Primatologica* 15 (1-2): 117–32.
- Schrader, Lars, y Dietmar Todt. 1993. "Contact call parameters covary with social context in common marmosets *Callithrix jacchus*." *Animal Behaviour* 46 (5): 1026–28.
- Schulz, Tyler M., Hal Whitehead, Shane Gero, y Luke Rendell. 2008. "Overlapping and matching of codas in vocal interactions between sperm whales: insights into communication function." *Animal Behaviour* 76 (6): 1977–88.
- Sekulic, Ranka. 1982a. "Daily and seasonal patterns of roaring and spacing in four red howler *Alouatta seniculus* troops." *Folia Primatologica* 39 (1-2): 22–48.
- . 1982b. "The function of howling in red howler monkeys (*Alouatta seniculus*)." *Behaviour*, 38–54.
- . 1983. "The effect of female call on male howling in red howler monkeys (*Alouatta seniculus*)." *International journal of primatology* 4 (3): 291–305.
- Sekulic, Ranka, y David J. Chivers. 1986a. "The significance of call duration in howler monkeys." *International Journal of Primatology* 7 (2): 183–90.
- . 1986b. "The significance of call duration in howler monkeys." *International journal of primatology* 7 (2): 183–90.
- Seyfarth, Robert M., y Dorothy L. Cheney. 1986. "Vocal development in vervet monkeys." *Animal Behaviour* 34 (6): 1640–58.
- . 1997. "Some general features on vocal development in nonhuman primates." En *Social influences on vocal development*, Cambridge University Press, 249–73. Cambridge: Snowdon, C.T., & Hausberger, M.
- . 2010. "Production, usage, and comprehension in animal vocalizations." *Brain and language* 115 (1): 92–100.
- Seyfarth, Robert M., Dorothy L. Cheney, y Peter Marler. 1980. "Monkey responses to three different alarm calls: evidence of predator classification and semantic communication." *Science* 210 (4471): 801–3.
- Shettleworth, Sara J. 1993. "Varieties of learning and memory in animals." *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes* 19 (1): 5.
- Shimooka, Yukiko, y Naofumi Nakagawa. 2014. "Functions of an unreported 'rocking-embrace' gesture between female Japanese Macaques (*Macaca fuscata*) in Kinkazan Island, Japan". *Primates* 55 (2): 327–35.
- Sidnell, Jack. 2001. "Conversational turn-taking in a Caribbean English Creole." *Journal of Pragmatics* 33 (8): 1263–90.
- Simões, Cristiano S., Paulo VR Vianney, Marco Marcondes De Moura, Marco AM Freire, Luiz E. Mello, Koichi Sameshima, John F. Araújo, Miguel AL Nicolelis, Claudio V. Mello, y Sidarta Ribeiro. 2010. "Activation of frontal neocortical areas by vocal production in marmosets." *Frontiers in integrative neuroscience* 4.
- Slocombe, Katie E., Tanja Kaller, Laurel Turman, Simon W. Townsend, Sarah Papworth, Paul Squibbs, y Klaus Zuberbühler. 2010. "Production of food-associated calls in wild male

- chimpanzees is dependent on the composition of the audience." *Behavioral Ecology and Sociobiology* 64 (12): 1959–66.
- Slocombe, Katie E., Bridget M. Waller, y Katja Liebal. 2011. "The Language Void: The Need for Multimodality in Primate Communication Research." *Animal Behaviour* 81 (5): 919–24.
- Slocombe, Katie E., y Klaus Zuberbühler. 2005. "Functionally referential communication in a chimpanzee." *Current Biology* 15 (19): 1779–84.
- . 2007. "Chimpanzees modify recruitment screams as a function of audience composition." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104 (43): 17228–33.
- Smith, W. John. 1965. "Message, meaning, and context in ethology." *American Naturalist*, 405–9.
- Snowdon, Charles T. 2001. "From primate communication to human language." *Tree of Origin. What primate behavior can tell us about human social evolution*, 193–227.
- . 2009. "Chapter 7 Plasticity of Communication in Nonhuman Primates." En *Advances in the Study of Behavior*, 40:239–76.
- Snowdon, Charles T., y Jayne Cleveland. 1980. "Individual recognition of contact calls by pygmy marmosets." *Animal Behaviour* 28 (3): 717–27.
- Snowdon, Charles T., y A. Margaret Elowson. 1999. "Pygmy Marmosets Modify Call Structure When Paired." *Ethology* 105 (10): 893–908.
- Snowdon, Charles T., A. Margaret Elowson, y Rebecca S. Roush. 1997. "Social influences on vocal development in New World primates." En *Social Influences on Vocal Development*, editado por Charles T. Snowdon y Martine Hausberger, 234–48. Cambridge: Cambridge University Press.
- Snowdon, Charles T., y Martine Hausberger. 1997. *Social influences on vocal development*. Cambridge University Press.
- Snowdon, Charles T., y Alexandra Hodun. 1981. "Acoustic adaptation in pygmy marmoset contact calls: Locational cues vary with distances between conspecifics." *Behavioral Ecology and Sociobiology* 9 (4): 295–300.
- Spillmann, Brigitte, Lynda P. Dunkel, Maria A. Van Noordwijk, Rahmalia NA Amda, Adriano R. Lameira, Serge A. Wich, y Carel P. Van Schaik. 2010. "Acoustic Properties of Long Calls Given by Flanged Male Orang-Utans (*Pongo pygmaeus wurmbii*) Reflect Both Individual Identity and Context." *Ethology* 116 (5): 385–95.
- Stephenson, Gordon R. 1975. "Social structure of mating activity in Japanese macaques." En *Proceedings from the Symposia of the Fifth Congress of the International Primatological Society*, Japan Science Press, Tokyo, 63–115.
- Stivers, Tanya, Nicholas J. Enfield, Penelope Brown, Christina Englert, Makoto Hayashi, Trine Heinemann, Gertie Hoymann, et al. 2009. "Universals and cultural variation in turn-taking in conversation." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106 (26): 10587–92.
- Suddendorf, Thomas, y Andrew Whiten. 2001. "Mental evolution and development: Evidence for secondary representation in children, great apes, and other animals." *Psychological bulletin* 127 (5): 629.
- Sugiura, Hideki. 1993. "Temporal and acoustic correlates in vocal exchange of coo calls in Japanese macaques." *Behaviour* 124 (3): 207–25.
- . 1998. "Matching of acoustic features during the vocal exchange of coo calls by Japanese macaques." *Animal Behaviour* 55 (3): 673–87.
- . 2007. "Adjustment of temporal call usage during vocal exchange of coo calls in Japanese macaques." *Ethology* 113 (6): 528–33.
- Sugiura, Hideki, y Nobuo Masataka. 1995. "Temporal and acoustic flexibility in vocal exchanges of coo calls in Japanese macaques (*Macaca fuscata*)." En *Current topics in primate vocal communication*, 121–40. Springer.
- Symmes, David, y Maxeen Biben. 1988. "Conversational vocal exchanges in squirrel monkeys." En *Primate vocal communication*, 123–32. Springer.
- Takahashi, Daniel Y., Darshana Z. Narayanan, y Asif A. Ghazanfar. 2013. "Coupled Oscillator Dynamics of Vocal Turn-Taking in Monkeys." *Current Biology* 23 (21): 2162–68.
- Talmage-Riggs, G., P. Winter, D. Ploog, y W. Mayer. 1972. "Effect of Deafening on the Vocal Behavior of the Squirrel Monkey (*Saimiri sciureus*); *Folia Primatologica* 17 (5-6): 404–20.
- Teixidor, P., y R. W. Byrne. 1997. "Can spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) discriminate vocalizations

- of familiar individuals and strangers?" *Folia Primatologica* 68 (3-5): 254–64.
- Tyack, Peter L. 2008. "Convergence of calls as animals form social bonds, active compensation for noisy communication channels, and the evolution of vocal learning in mammals." *Journal of Comparative Psychology* 122 (3): 319.
- Uetz, George W., y J. Andrew Roberts. 2002. "Multisensory cues and multimodal communication in spiders: insights from video/audio playback studies." *Brain, Behavior and Evolution* 59 (4): 222–30.
- Van Belle, Sarie, y Alejandro Estrada. 2006. "Demographic features of *Alouatta pigra* populations in extensive and fragmented forests." En *New perspectives in the study of Mesoamerican primates*, 121–42.
- Van Belle, Sarie, Alejandro Estrada, y Anthony Di Fiore. 2014. "Kin-biased spatial associations and social interactions in male and female black howler monkeys (*Alouatta pigra*)." *Behaviour* 151 (14): 2029–57.
- Van Belle, Sarie, Alejandro Estrada, y Paul A. Garber. 2013. "Spatial and Diurnal Distribution of Loud Calling in Black Howlers (*Alouatta pigra*)." *International Journal of Primatology* 34 (6): 1209–24.
- Van Belle, Sarie, Alejandro Estrada, y Karen B. Strier. 2008. "Social Relationships Among Male *Alouatta pigra*." *International Journal of Primatology* 29 (6): 1481–98.
- . 2011. "Insights into social relationships among female black howler monkeys *Alouatta pigra* at Palenque National Park, Mexico." *Current Zoology* 57 (1).
- Van Belle, Sarie, Alejandro Estrada, Karen B. Strier, y Anthony Di Fiore. 2012. "Genetic Structure and Kinship Patterns in a Population of Black Howler Monkeys, *Alouatta pigra*, at Palenque National Park, Mexico: Genetic Population Structure of Black Howlers." *American Journal of Primatology* 74 (10): 948–57.
- Van Belle, Sarie, Paul A. Garber, Alejandro Estrada, y Anthony Di Fiore. 2014. "Social and genetic factors mediating male participation in collective group defence in black howler monkeys." *Animal Behaviour* 98: 7–17.
- Wang, Elan, y Katharine Milton. 2003. "Intragroup social relationships of male *Alouatta palliata* on Barro Colorado Island, Republic of Panama." *International Journal of Primatology* 24 (6): 1227–43.
- Waser, Peter M. 1977. "Individual recognition, intragroup cohesion and intergroup spacing: evidence from sound playback to forest monkeys." *Behaviour* 60 (1): 28–74.
- . 1982. "The evolution of male loud calls among mangabeys and baboons." *Primate communication*, 117–43.
- Whitehead, James M. 1987. "Vocally mediated reciprocity between neighbouring groups of mantled howler monkeys, *Alouatta palliata palliata*." *Animal Behaviour* 35: 1615–27.
- . 1989. "The effect of the location of a simulated intruder on responses to long-distance vocalizations of mantled howling monkeys, *Alouatta palliata palliata*." *Behaviour* 108: 73–103.
- Whitehead, James Mather. 1995. "Vox Alouattinae: a preliminary survey of the acoustic characteristics of long-distance calls of howling monkeys." *International Journal of Primatology* 16 (2): 121–44.
- Whitehead JM. 1985. "Long-distance vocalizations and spacing in mantled howling monkeys, *Alouatta palliata*." *Doctoral dissertation*.
- Wich, Serge A., Michael Krützen, Adriano R. Lameira, Alexander Nater, Natasha Arora, Meredith L. Bastian, Ellen Meulman, et al. 2012. "Call cultures in orang-utans?" *PloS one* 7 (5): e36180.
- Wich, Serge A., Karyl B. Swartz, Madeleine E. Hardus, Adriano R. Lameira, Erin Stromberg, y Robert W. Shumaker. 2009. "A case of spontaneous acquisition of a human sound by an orangutan." *Primates* 50 (1): 56–64.
- Wickler, Wolfgang, y Uta Seibt. 1982. "Song splitting in the evolution of dueting." *Zeitschrift für Tierpsychologie* 59 (2): 127–40.
- Wiley, R. HAVEN, y DOUGLAS G. Richards. 1982. "Adaptations for acoustic communication in birds: sound transmission and signal detection." *Acoustic communication in birds* 1: 131–81.
- Yamaguchi, Chieko, Akihiro Izumi, y Katsuki Nakamura. 2009. "Temporal rules in vocal exchanges of phees and trills in common marmosets (*Callithrix jacchus*)." *American journal of primatology*

- 71 (7): 617–22.
- Zahed, S.R., S.L. Prudom, C.T. Snowdon, y T.E. Ziegler. 2008. "Male parenting and response to infant stimuli in the common marmoset (*Callithrix jacchus*)." *American Journal of Primatology* 70 (1): 84–92.
- Zimmermann, Elke. 1995. "Loud calls in nocturnal prosimians: structure, evolution and ontogeny." En *Current topics in primate vocal communication*, 47–72. Springer.
- . 2010. ".3-Vocal expression of emotion in a nocturnal prosimian primate group, mouse lemurs." *Handbook of Behavioral Neuroscience* 19: 215–25.
- Zuberbühler, Klaus, Ronald Noë, y Robert M. Seyfarth. 1997. "Diana monkey long-distance calls: messages for conspecifics and predators." *Animal Behaviour* 53 (3): 589–604.
- Zuberbühler, Klaus, Karim Ouattara, Anderson Bitty, Alban Lemasson, y Ronald Noë. 2009. *The primate roots of human language*. Amsterdam: John Benjamins.
- Zuberbühler, K., y Roman M. Wittig. 2011. "Field experiments with non-human primates: a tutorial." En *Field and laboratory methods in primatology: a practical guide*, 207–24. Cambridge University.