



UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO
CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E NATURAIS
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

KEILA CRISTINA ZACHÉ

Estado motivacional e estrutura dos chamados de contato de capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) cativas

VITÓRIA

2015

KEILA CRISTINA ZACHÉ

Estado motivacional e estrutura dos chamados de contato de capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) cativas

Monografia apresentada ao Departamento de Ciências Biológicas do Centro de Ciências Humanas e Naturais da Universidade Federal do Espírito Santo como requisito parcial para a obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof.^a Dra. Rosana Suemi Tokumaru

VITÓRIA

2015

KEILA CRISTINA ZACHÉ

Estado motivacional e estrutura dos chamados de contato de capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) cativas

Monografia apresentada ao Departamento de Ciências Biológicas do Centro de Ciências Humanas e Naturais da Universidade Federal do Espírito Santo como requisito parcial para a obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas.

Aprovada em 04 de dezembro de 2015.

COMISSÃO EXAMINADORA

Prof.^a Dra. Rosana Suemi Tokumaru
Universidade Federal do Espírito Santo
Orientador

Prof. Dr. Albert David Ditchfield
Universidade Federal do Espírito Santo

Me. Márcio Henrique Almeida
Universidade Federal do Espírito Santo

SUMÁRIO

| | |
|-------------------------|----|
| Agradecimentos..... | 5 |
| Resumo | 6 |
| Introdução | 7 |
| Material e Métodos..... | 12 |
| Resultados | 17 |
| Discussão | 20 |
| Conclusões | 25 |
| Referências | 27 |

Agradecimentos

Agradeço a todas as pessoas que conseguem entender o real sentido da frase, “enquanto uns já, outros ainda não”. O tempo é uma escala cronológica criada não para nos aprisionar, e sim para marcar eventos importantes nas nossas vidas. O futuro é daqui a um segundo.

Resumo

As capivaras mantêm interações complexas mediadas por vocalizações, dentre elas os estalidos. Os chamados do tipo estalidos são observados acompanhando uma gama de comportamentos e apresentam variações. As variações encontradas nas frases de estalidos podem estar relacionadas à mudança no estado motivacional dos animais. Foram analisadas 4666 frases de estalidos emitidas por 13 indivíduos mantidos em grupos ou em isolamento no Laboratório de Etologia Aplicada - LABET (UESC, BA). Analisou-se a estrutura das frases de estalidos em relação a três contextos: 1) ao tipo de manutenção dos animais, isolados ou em grupo; 2) comportamento não vocal, alimentando-se, deslocando-se e parado; e 3) comportamento vocal, vocalizando sozinho ou em conjunto com outros animais. Os parâmetros acústicos analisados nas frases de estalido foram: frequência máxima, frequência dominante, tamanho e duração das frases. A estrutura das frases de estalido variou em função dos três contextos analisados. Capivaras mantidas em grupo e indivíduos em deslocamento emitiram frases mais curtas, com menor número de notas, com menor frequência máxima e maior frequência dominante do que animais isolados e indivíduos parados. Animais vocalizando em conjunto emitiram frases mais curtas e com menor número de notas que indivíduos vocalizando sozinho. Animais mantidos sozinhos parados ou deslocando-se emitiram frases mais curtas, com menor número de notas e com frequência máxima menor que animais alimentando-se. Concluiu-se que, a variação na estrutura acústica das frases de estalidos relaciona-se às mudanças motivacionais dos indivíduos emissores e as funções comunicativas dos chamados nos diferentes contextos. A variabilidade motivacional e as funções comunicativas parecem ter sido afetadas principalmente pela presença ou ausência de outros indivíduos.

1. Introdução

Capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) são consideradas o maior roedor caviomorfo vivente (Ojasti 1973; Azcarate 1980; Schaller & Crawshaw 1981; Alho & Rondon 1987; Herrera & Macdonald, 1989). As interações mediadas pelas vocalizações sugerem que a comunicação da espécie é um mecanismo importante para regular embates sociais e alertar membros do grupo sobre o risco predatório ou isolamento de indivíduos (Barros et al. 2011). São animais que vivem em uma elaborada estrutura social, baseada em relações interindividuais. O grupo social é bastante coeso e não tolera indivíduos de outros grupos (Yáber & Herrera 1994; Nogueira et al. 1999).

Vivendo em uma sociedade organizada em harém (Ojasti 1973), as capivaras, apresentam um sistema de acasalamento do tipo poligínico e promíscuo (Herrera 1986). Formam grupos familiares constituídos por machos, fêmeas, subadultos e filhotes de ambos os sexos (Ojasti 1973), nos quais um macho mantém a hierarquia de dominância sobre as fêmeas e sobre os demais machos (Ojasti 1973).

Capivaras são seres altamente sociais e são atribuídos aos indivíduos do grupo diferentes papéis (Azcarate 1978). O acesso à reprodução é um benefício do macho dominante (Ojasti 1973; Azcarate 1978), as fêmeas adotam o cuidado aloparental com os filhotes (Azcarate 1980; Nogueira et al. 2000) e os machos subordinados geralmente têm o papel de vigilante do grupo (Yaber & Herrera 1994), latindo em resposta a um possível perigo (Lord 1994). Devido à diversidade das interações sociais entre os indivíduos, os canais de comunicação revelam-se importantes para a espécie (Ojasti 1973).

A comunicação é uma estratégia que os seres vivos encontraram para trocar informações entre si, sobre o ambiente e sobre si mesmos. Para realizar as trocas de informações os animais utilizam-se de diferentes tipos de canais de comunicação, como, sinais químicos, visuais, olfativos, táteis e auditivos. Bradbury & Vehrencamp (1998) definem que o processo de comunicação envolve no mínimo dois indivíduos, o emissor e o receptor. O emissor produz o

sinal que contém a informação e a transmite através do ambiente. O receptor detecta a informação enviada pelo emissor e a utiliza para ajudá-lo a tomar uma decisão sobre como deveria responder ao chamado. A forma como o receptor irá responder afetará a aptidão do emissor, bem como a sua própria.

Uma maior complexibilidade comunicativa é exigida de indivíduos que vivem em grupos socialmente mais complexos (Freeberg et al. 2012). Segundo a “hipótese de complexidade social” (Freeberg et al. 2012), sociedades que se organizam de forma complexa exigem também uma maior complexidade dos sistemas de comunicação, a fim de regular as interações e relações entre os membros do grupo. A complexidade dos sistemas sociais está correlacionada com o número de indivíduos que se relacionam, à frequência com que ocorrem as interações, ao papel social dos indivíduos e à variedade dos tipos de interações. Espera-se que em sistemas complexos de comunicação ocorra uma estruturação dos elementos acústicos, com papel funcional e uma quantidade elevada de informação (Freeberg et al. 2012).

O repertório acústico de capivaras foi descrito por Barros et al. (2011). As vocalizações das capivaras abrangem pelo menos sete tipos de chamados vocais e um não vocal, emitidos durante interações agonísticas e afiliativas. As emissões vocais são divididas em 4 chamados harmônicos: assobio, choro, choro modulado e grito, três emissões vocais não harmônicas: latido, estalido e có e uma emissão não vocal, a batida de dente. Chamados como o assobio, choro e choro modulado são emitidos normalmente em situação onde os indivíduos encontram-se isolados, esses chamados de isolamento foram registrado sendo emitidos por capivaras de todas as faixas etárias. Latidos foram registrados durante situações de alerta, acompanhados pela elevação da cabeça e orelhas (posição de alerta) e pela pilo-ereção, emitidos apenas por adultos e subadultos. Gritos foram registrados apenas durante situações de manipulação, como procedimentos médicos, emitidos por animais de todas as faixas etárias. O chamado có e a batida de dente foram registrados durante interações agonísticas entre os indivíduos, capivaras de todas as faixas etárias foram registradas emitindo essas vocalizações (Barros et al. 2011).

A vocalização do tipo estalido é considerada uma vocalização comum, pois é emitida por animais de todas as faixas etárias, adultos, subadultos e filhotes, e em uma diversidade de contextos (Barros et al. 2011). A emissão do estalido foi registrada durante o processo de agregação dos indivíduos, deslocamento dos animais em grupos, em situações de forrageio e nos processos agonísticos como disputa de alimento entre adultos. Os estalidos também foram associados a outros tipos de emissões sonoras, como choro, durante contextos agonísticos (Barros et al. 2011).

O estalido é uma vocalização emitida em sequências de notas. Nota é uma unidade sonora única, a faixa de frequência de cada nota varia de 56.58 a 1536.01 Hz, com frequência dominante média igual à 716.39 Hz. Notas sequenciais formam as frases dos estalidos. Frequentemente as frases de estalidos são formadas por duas até dez notas que se repetem em curtos intervalos de tempo, de 0.05s em média (ver Figura 1; Barros et al. 2011).

Os estalidos são vocalizações consideradas como chamados de contato (Barros et al. 2011). Capivaras foram avistadas emitindo estalidos durante a noite enquanto forrageavam (Azcarate 1980; Lord 1991). Esses animais tendem a forragear no período noturno em áreas abertas com grande pressão de caça (Ojasti 1973), o que poderia levar a inferir que os estalidos emitidos durante essa atividade poderiam ter a função de manter o grupo coeso (Barros et al. 2011). O que sustentaria igualmente essa hipótese seria a ausência de *tapetum lucidum* (Montiani-Ferreira et al. 2008) nos olhos das capivaras. O *tapetum lucidum* é uma membrana presente nos olhos de muitos animais de hábitos noturnos (Walls 1942) presumindo-se que em capivaras o contato auditivo pode se sobressair ao contato visual.

Chamados de contatos vêm sendo estudados amplamente, principalmente entre mamíferos e aves. Sugere-se que os chamados de contato sejam utilizados como estratégia de coordenação dos movimentos dos animais e promoção da coesão entre os indivíduos dos grupos sociais (Pola & Snowdon 1975, Bradbury & Vehrencamp 1998; Rendall et al. 1999; Marler

2004; Kondo & Watanabe 2009; Nogueira et al. 2012). Rendall & Owren (2002) propõem que os chamados de contato podem ter ainda a função de anunciar a identidade do indivíduo.

Nogueira et al. (2012) realizaram um experimento com playbacks da vocalização dos estalidos de capivaras, com o intuito de testar a função desses chamados. Verificaram que ocorreu resposta à emissão dos chamados por todas as capivaras presentes no recinto. Os autores inferiram que os estalidos são chamados de contato que atraem a atenção de outros indivíduos e podem levar a respostas de aproximação.

Lacerda et al. (2014) verificaram que os estalidos de capivaras se apresentam individualmente distintos, e podem desempenhar um papel no reconhecimento individual entre os animais dentro dos grupos sociais e por isso podem ser considerados uma assinatura vocal desses animais. A estrutura dos estalidos também varia de acordo com grupo no qual estão inseridos os indivíduos, grupos sociais distintos apresentam diferentes estruturas vocais (Barros et al. 2011). Os autores inferiram, portanto, que os animais de um grupo podem utilizar os estalidos para reconhecimento social.

Os sinais emitidos pelos animais podem conter informações a respeito do status social, estado motivacional e também identidade dos emissores, podendo modificar conforme os contextos comportamentais e situações ambientais (Morton 1977; August & Anderson 1987; Bradbury & Vehrencamp 1998; Rendall & Owren 2002; Lemasson & Hausberger 2011). Morton (1977) propôs, em um estudo no qual revisou trabalhos realizados com vocalizações de aves e mamíferos, que animais em contextos hostis ou agressivos, geralmente emitem sinais ruidosos e de baixa frequência, enquanto que em um cenário mais amistoso ou de apaziguamento produzem sinais puros e de alta frequência. Esta hipótese é referida por Morton (1977) como a "regra de estrutura-motivação (motivation-structural rules)".

Em capivaras, ainda não há nenhum estudo, segundo a literatura consultada, que relate se o estado motivacional dos indivíduos poderia influenciar a estrutura das vocalizações desses animais. Estudo com outros animais demonstram a influência do estado motivacional nos sinais

emitidos (algumas espécies de aves e mamíferos: Morton 1977, August & Anderson 1987); 36 espécies de primatas não-humanos (Hauser 1993); 22 espécies de Sciuridae (Blumstein & Armitage 1997); 42 espécies de primatas não humanos (McComb & Semple 2005); lobo guará (*Chrysocyon brachyurus*, Rocha 2011); ariranhas (*Pteronura brasiliensis*, Leuchtenberger et al. 2014); Morcego (*Murina leucogaster*, Lin et al. 2015)) Vários autores justificam a mudança nos sinais emitidos utilizando o princípio da regra de estrutura-motivação referido por Morton (1977).

Monticelli et al. (2004) descreveram o efeito do estado motivacional nos chamados de filhotes de cobaia, um roedor da família dos caviomorfos, mesma família das capivaras. Os autores demonstraram que a estrutura acústica dos chamados de isolamento emitidas pelos filhotes se modifica em função da duração do período de isolamento, os chamados tornam-se mais curtos e espaçados, com maior frequência média e menor número de harmônicos. Os autores inferem que as mudanças na estrutura podem estar relacionadas à modificação da função dos assobios com o aumento no período de isolamento. Imediatamente após o isolamento pode ser vantajoso emitir mais notas com menor frequência média, já que outros indivíduos do grupo podem estar próximos e serem alertados por estes chamados. Com o passar do tempo o grupo pode se afastar e sinais menos conspícuos, com menor duração, porém maior frequência média, podem indicar um compromisso entre atrair congêneres e evitar predadores.

Devido a ausência de estudos como o citado acima em capivaras, nosso objetivo é averiguar uma possível influência motivacional nos sinais emitidos por estes animais. O estalido foi escolhido como o tipo de chamado para ser investigado, pois é uma vocalização que já foi bastante estudada em capivaras, por ser considerada uma vocalização comum e, além disso, um chamado de contato. O estudo da influencia motivacional na estrutura dos estalidos emitidos pelas capivaras pode contribuir para a expansão da compreensão da evolução e da ontogenia da comunicação vocal desta espécie.

2. Materiais e métodos

2.1. Animais e manutenção

O estudo foi realizado a partir de vocalizações previamente coletadas de 13 indivíduos cativos de capivara (Lacerda et al. 2014), 10 fêmeas e 3 machos. Desses 13 animais, 10 estavam distribuídos em 3 grupos distintos e 3 encontravam-se isolados. Os animais foram mantidos no cativeiro do Laboratório de Etologia Aplicada - LABET (14°47'39,8''S, 39°10'27,7''O) da Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, Bahia, Brasil.

Os animais mantidos em grupos foram alojados em piquetes independentes medindo cerca de 940 m², sendo a área circundada por uma malha de arame com 1,5 m de altura. Dentro dos piquetes havia árvores de tamanhos variados com espaços de sombra natural, além de cochos com água (0,6 m comprimento x 0,3 m largura) e tanques de água para banho. Já os animais isolados eram mantidos em baias de 12 m², com uma pequena banheira (0,6 m comprimento x 0,5 m largura x 0,5 de profundidade), cochos de água (0,3 m de comprimento x largura 0,3 m) e de alimentação (0,3 m comprimento x 0,3 m de largura). Os animais em grupos foram individualmente identificados através de cortes de pêlos de diferentes formas.

2.2. Procedimento

Os dados utilizados neste estudo foram coletados durante três períodos não consecutivos: julho de 2009, fevereiro e julho de 2010. As vocalizações foram registradas com o auxílio de um gravador digital (Marantz PMD670; D&M Holdings Inc, Mahwah, NJ) acoplado a um microfone unidirecional (Sennheiser K6/ ME67; Sennheiser Communications A / S, Solrod Strand, Dinamarca). As gravações foram feitas por meio de um único canal (formato mono), com uma frequência de amostragem de 48 kHz, gerando arquivos WAV, sendo esses transferidos para um PC Compac (Inspiron 1225, a Dell Inc., Brasil) para armazenamento e análise. Além disso, foi utilizada uma câmera filmadora digital (Sony DCR-HC30; Tóquio, Japão) no auxílio da identificação dos animais e dos comportamentos exibidos durante as emissões vocais.

As gravações aconteceram entre 7:00 da manhã e 17:00 da tarde. As vocalizações foram registradas mantendo um distanciamento de 1-2 m, aproximadamente, das capivaras. Assim que o animal começava a emitir vocalizações o gravador digital era ligado manualmente, permanecendo assim até que o animal finalizasse a emissão de sinais ou se afastasse do pesquisador, impossibilitando a identificação do indivíduo. Para a observação dos comportamentos foi utilizado o método “Animal Focal” (Altmann 1974), de maneira que foi possível a identificação dos animais e dos comportamentos exibidos através da análise dos vídeos gravados.

2.3. Parâmetros acústicos

A terminologia adotada neste trabalho para descrever e identificar as vocalizações foram nota e frase, terminologia essa usada por Feng et al. 2009; Tokumaru et al. 2004; Monticelli 2005. Nota é uma unidade sonora única, sem intervalo. Já um conjunto de notas com intervalos entre si foi chamado de frase. Utilizamos como unidade de análise as frases de estalido (Figura 1).

Os parâmetros acústicos espectrais analisados em cada frase foram: número de notas, duração das frases (segundos), frequência máxima (Hz) e frequência dominante (Hz). O número de notas foi medido manualmente, e os outros parâmetros, após a seleção manual dos trechos a serem analisados, foram gerados automaticamente pelo programa de análise sonográfica (Raven, 1.4).

A análise sonográfica foi realizada utilizando-se o programa Raven Pro versão 1.4 (Bioacoustics Research Program, Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA), com as seguintes configurações espectrográficas: *window type*: Hamming; *window size*: 512 samples; *3 dB filter bandwidth*: 122Hz; *time grid overlap*: 55%; *time grid hop size*: 230 samples; *frequency grid DFT size*: 512 samples; *frequency grid spacing*: 93.8 Hz; função *smooth spectrogram* habilitada. Informações complementares sobre medidas dos parâmetros

espectrográficos encontram-se no manual do usuário do software Raven Pro 1.4 (www.birds.cornell.edu/raven).

A unidade acústica selecionada para análise, as frases de estalidos, foram identificadas, analisadas e medidas a partir do espectrograma gerado pelo programa de análise acústica (Raven, 1.4).

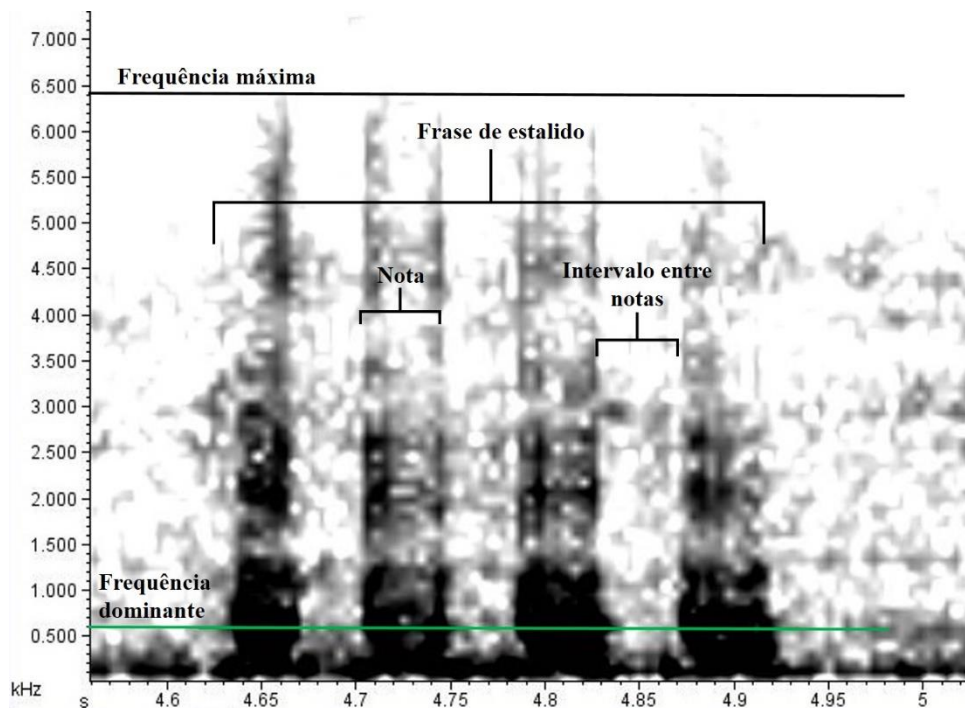


Figura 1. Exemplo de espectrograma gerado pelo programa Raven Pro 1.4, exibindo uma frase de estalido com 4 notas. Espectrograma apresenta a frequência, em Hz (eixo y) e a duração, em segundos (eixo x) da frase.

2.4. Parâmetros comportamentais

A partir das análises dos vídeos foi possível categorizar os contextos nos quais os estalidos seriam analisados. Os contextos foram os seguintes:

(A) Tipo de manutenção: comparamos as frases de estalidos dos animais mantidos em isolamento à dos animais mantidos em grupos.

(B) Comportamento não vocal do emissor: classificamos o comportamento dos animais que emitiam a vocalização em três categorias: parado, deslocando-se e alimentando-se. Comparamos as vocalizações dos animais entre as categorias comportamentais.

(C) Comportamento vocal do emissor: Para os animais mantidos em grupo comparamos os estalidos emitidos por emissores que vocalizavam sozinhos e os estalidos emitidos por emissores que vocalizavam junto com outros animais. A distinção entre as vocalizações dos diferentes emissores foi feita a partir das filmagens. Nestas, a pesquisadora que fez os registros anunciava o nome dos animais que haviam emitido vocalizações, além do animal focal. Esta comparação ocorreu independentemente do comportamento não vocal que o emissor estava exibindo no momento da vocalização.

2.5. Análise dos dados

Para a execução das análises estatísticas utilizamos o programa SPSS (versão 18). Nós testamos o efeito das variáveis independentes (*tipo de manutenção, comportamento não vocal e comportamento vocal*) sobre as variáveis dependentes (*número de notas, duração das frases, frequência máxima e frequência dominante*) utilizando análises de variância multivariadas (GLM), seguidas de análises post-hoc quando as variáveis independentes apresentavam mais de um nível. Para atender à exigência de normalidade dos dados, aplicamos a técnica de normalização em duas etapas proposta por Templeton (2011).

Realizamos as análises em duas etapas. Na etapa 1 testamos o efeito da variável tipo de manutenção sobre os parâmetros acústicos das frases de estalidos. Na etapa 2 avaliamos o efeito da variável comportamento do emissor sobre os parâmetros das frases de estalidos emitidas em cada tipo de manutenção ao qual os indivíduos estavam submetidos. Para os animais mantidos em grupo, avaliamos ainda o efeito da variável comportamento vocal (vocalizar sozinho ou em conjunto) sobre os parâmetros acústicos das frases de estalidos (Tabela 01).

Tabela 01. Sequências de análises de variância multivariada realizadas, variáveis e amostras utilizadas em cada análise.

| Etapa | Variáveis independentes | Amostra | Variáveis dependentes |
|-------|---------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------|
| 1 | Tipo de manutenção (Animais isolados x animais em grupos) | Animais isolados e animais em grupos em conjunto | Frequência máxima |
| | Comportamento não vocal (Parado x Deslocamento x Alimentação) | Animais isolados e animais em grupos separadamente | Frequência dominante Duração das frases Número de notas das frases |
| 2 | Comportamento vocal (Vocalizando sozinho x em conjunto) | Animais em grupos | |

Devido à variação no número de frases de estalido emitidas em cada contexto (tipos de manutenção, comportamento não vocal e comportamento vocal) realizamos um sorteio (SPSS versão 18) das frases a serem utilizadas em cada análise (Tabela 02). O sorteio foi feito com a finalidade de manter um número semelhante de frases de acordo com cada nível da variável analisada.

Tabela 02. Quantidade de frases de estalidos emitidas em cada contexto e quantidade de frases sorteadas de cada contexto para as análises comparativas.

| Variáveis Independente | Número de frases emitidas | | Número de frases utilizadas | |
|------------------------|---------------------------|------------------|-----------------------------|------------------|
| | Animais em Grupos | Animais Isolados | Animais em Grupos | Animais Isolados |
| Tipo de manutenção | 2604 | 2109 | 2576 | 2090 |
| Alimentação | 3 | 115 | - | 115 |
| Deslocamento | 1975 | 417 | 618 | 113 |
| Parado | 626 | 1577 | 618 | 114 |
| Vocalizando grupo | 293 | - | 291 | - |
| Vocalizando sozinho | 2311 | - | 288 | - |

3. Resultados

Foram analisadas 4666 frases de estalido de 13 capivaras, de um total de 4713 frases. Foram registrados números semelhantes de frases de estalido para os animais mantidos sozinhos e em grupo. Considerando-se o contexto do comportamento não vocal, os animais mantidos em grupo emitiram a maior parte (75,8%) das frases de estalido quando estavam deslocando-se, enquanto os animais mantidos sozinhos emitiram a maior parte (74,8%) dos estalidos quando estavam parados (Tabela 02). Considerando o contexto do comportamento vocal, os animais mantidos em grupo emitiram a maior parte das frases quando estavam vocalizando sozinhos (88,7%). As frases analisadas apresentaram médias de 5 unidades de estalido, 0,40s de duração, 4628,18 Hz para frequência máxima e 798,46 Hz para frequência dominante.

3.1. Efeito do tipo de manutenção sobre o estalido

O tipo de manutenção teve efeito significativo sobre o estalido ($F=385,1$, $p<0,0001$). Todos os parâmetros acústicos diferiram significativamente entre os tipos de manutenção (duração $F=105,6$, frequência máxima $F=853,7$, frequência dominante $F=65,6$, número de notas $F=52,7$, $p<0,0001$ para todas as comparações). Os animais em grupo apresentaram frases de estalido mais curtas, com menor número de notas, menor frequência máxima e maior frequência dominante (Tabela 03). A partir deste resultado optou-se por analisar o efeito do comportamento do emissor sobre as frases de estalido separadamente para os animais em cada tipo de manutenção.

Tabela 03. Médias e desvio padrão dos parâmetros acústicos medidos nas frases de estalidos dos animais mantidos isolados e em grupos.

| Manutenção | Duração das frases (s) | | Frequência máxima (Hz) | | Frequência dominante (Hz) | | Número de pulsos | |
|------------|------------------------|---------------|------------------------|---------------|---------------------------|---------------|------------------|---------------|
| | Média | Desvio Padrão | Média | Desvio Padrão | Média | Desvio Padrão | Média | Desvio Padrão |
| Isolados | 0,44 | 0,23 | 6038,51 | 3386,65 | 779,35 | 652,56 | 5,60 | 2,75 |
| Grupo | 0,37 | 0,18 | 3482,29 | 2716,03 | 813,98 | 537,42 | 4,97 | 2,24 |

3.2. Efeito do comportamento não vocal do emissor sobre o estalido

3.2.1. Animais Isolados

Para os animais mantidos isolados houve efeito do comportamento não vocal do emissor (deslocando-se x parado x alimentando-se), sobre o estalido emitido ($F=7,2$, $p<0,0001$). Três dos quatro parâmetros acústicos variaram significativamente (duração $F=8,9$, $p<0,0001$, frequência máxima $F=5,8$, $p=0,003$ e número de notas $F=17,9$, $p<0,0001$). Os testes post hoc mostraram que as frases de estalidos foram significativamente mais longas, com maior número de notas e com maior frequência máxima quando os animais estavam parados ou se deslocando do que quando estavam se alimentando (Bonferroni, $p<0,005$, Tabela 04). Não houve diferença significativa entre as frases de estalido emitidas por animais parados e se deslocando.

3.2.2. Animais em grupo

Para os animais mantidos em grupos houve efeito do comportamento não vocal do emissor (deslocando-se x parado) sobre o estalido emitido ($F=17,7$, $p<0,0001$). Os estalidos emitidos durante o comportamento de alimentação não foram analisados devido à baixa ocorrência. Todos os parâmetros acústicos variaram significativamente (duração $F=14,3$, $p<0,0001$, frequência máxima $F=4,3$, $p=0,04$, frequência dominante $F=22,9$, $p<0,0001$ e número de notas $F=3,9$, $p<0,05$). Quando os animais estavam parados, as frases de estalido foram mais curtas, apresentaram maior frequência máxima, menor frequência dominante e menor número de notas do que quando estavam deslocando-se (Tabela 04).

Tabela 04. Média e desvio padrão dos parâmetros acústicos do estalido de capivaras em diferentes comportamentos, de acordo com o tipo de manutenção.

| Manutenção | Comportamento | Duração das frases (s) | | Frequência máxima (Hz) | | Frequência dominante (Hz) | | Número de pulsos | |
|------------|---------------|------------------------|---------------|------------------------|---------------|---------------------------|---------------|------------------|---------------|
| | | Média | Desvio Padrão | Média | Desvio Padrão | Média | Desvio Padrão | Média | Desvio Padrão |
| Isolado | Deslocando | 0,41 | 0,24 | 5890,59 | 3794,63 | 892,68 | 992,18 | 5,47 | 2,83 |
| | Parado | 0,44 | 0,22 | 6144,08 | 3325,31 | 744,3 | 721,63 | 5,49 | 2,5 |
| | Alimentação | 0,33 | 0,14 | 4779,1 | 3227,33 | 631,81 | 399,7 | 3,9 | 1,72 |
| Grupo | Deslocando | 0,39 | 0,18 | 3504,53 | 2686,84 | 856,3 | 585,59 | 5,12 | 2,28 |
| | Parado | 0,35 | 0,16 | 3884,58 | 3086,87 | 730,35 | 450,1 | 4,9 | 2,25 |

3.3. Efeito do comportamento vocal do emissor sobre o estalido

Esta análise foi possível apenas para os animais mantidos em grupo. Houve efeito de vocalizar em conjunto ou sozinho sobre as frases de estalido emitidas ($F=13,5$, $p<0,0001$). No entanto, apenas a duração ($F=7,6$, $p=0,006$) e o número de notas ($F=21,8$, $p<0,0001$) diferiram significativamente entre as condições. As frases emitidas em conjunto foram mais curtas e com número menor de notas que as emitidas quando vocalizando sozinhos (Tabela 5).

Tabela 05. Média e desvio padrão dos parâmetros acústicos dos estalidos emitidos pelas capivaras mantidas em grupo quando vocalizando sozinhas ou em conjunto.

| Vocalização | Duração das frases (s) | | Frequência máxima (Hz) | | Frequência dominante (Hz) | | Número de pulsos | |
|-------------|------------------------|---------------|------------------------|---------------|---------------------------|---------------|------------------|---------------|
| | Média | Desvio Padrão | Média | Desvio Padrão | Média | Desvio Padrão | Média | Desvio Padrão |
| Sozinho | 0,37 | 0,17 | 3352,50 | 2575,97 | 774,48 | 445,41 | 5,02 | 2,15 |
| Conjunto | 0,34 | 0,16 | 2887,15 | 1970,66 | 836,34 | 465,02 | 4,27 | 1,88 |

4. Discussão

Partimos do pressuposto de que a estrutura dos chamados de contato de capivaras, os estalidos, apresentariam variação de acordo com o contexto no qual os animais estavam inseridos. Nossos resultados mostraram que houve variação na estrutura acústica dos estalidos de acordo com os três contextos avaliados: tipo de manutenção, comportamento não vocal e comportamento vocal. Esta é a primeira demonstração deste fenômeno nas vocalizações de estalido das capivaras, considerando a literatura consultada.

4.1. Tipo de manutenção - Animais isolados e em grupos

Os animais em grupo apresentaram frases de estalido mais curtas, com menor número de notas, menor frequência máxima e maior frequência dominante, quando comparados aos resultados dos animais mantidos isolados. Essas mudanças deixam a frase de estalido com um menor tamanho, mais aguda e com menor faixa de frequência.

De acordo com as regras de estrutura-motivação de Morton (1977) as vocalizações mais agudas são apresentadas por animais em situação de afiliação ou medo, enquanto vocalizações mais graves são apresentadas por animais com motivação mais agressiva ou em contextos agonísticos. Poderíamos hipotetizar que os animais mantidos em grupos estão motivados de forma afiliativa e, portanto, apresentam vocalizações com frequência dominante mais alta. Além disso, os animais mantidos em grupo estão em contato auditivo próximo e podem economizar energia emitindo vocalizações mais curtas e com menor número de notas, pois não existe necessidade de emitir frases longas devido à proximidade.

Uma explicação alternativa para a menor duração e tamanho das frases poderia ser que os animais em grupo emitem frases mais curtas e com menos notas porque estão interagindo com os outros indivíduos, ou seja, devem vocalizar, mas devem também ouvir as vocalizações dos outros indivíduos. Há demonstrações de que primatas e aves apresentam alternância entre os comportamentos de emissão e de audição quando vocalizando em grupo e que esta alternância indica troca de informação semelhante a que ocorre durante a conversação humana (Lemasson et

al., 2011, Henry et al., 2015). Outro resultado que pode reforçar esta hipótese foi o número de frases emitidos quando os animais em grupo vocalizavam sozinhos ou em conjunto. A maior parte dos estalidos foi emitido pelos animais vocalizando sozinhos, indicando que quando vocalizam em conjunto pode haver concorrência entre o comportamento de ouvir e de vocalizar.

Os resultados das análises de vocalizações de estorninhos europeu mostraram que os animais em interação vocal utilizam cantos descontínuos, enquanto os animais que estão cortejando utilizam cantos mais contínuos. Não encontramos trabalhos que tenham comparado a duração dos chamados de animais em interação vocal à duração dos mesmos chamado emitidos solitariamente. Também não encontramos trabalhos que tenham comparado a estrutura de vocalizações de animais sociais mantidos em grupo ou isolados. Não temos, portanto, base comparativa para nossos resultados. Desta forma, são necessários mais dados comparativos para avaliar a validade das hipóteses aqui delineadas.

4.2. Comportamento não vocal

A comparação entre as variáveis acústicas das frases de estalidos entre os comportamentos parado, deslocando-se e alimentando-se foi possível apenas para os animais mantidos isolados, nos animais mantidos em grupo as variáveis acústicas dos estalidos foram comparadas apenas entre os comportamentos parado e deslocando-se. Para os animais mantidos isolados os estalidos emitidos quando as capivaras estavam se alimentando foram mais curtos, com um menor número de notas e frequência máxima menor. Não houve alteração significativa na frequência dominante.

A ausência de modificação da frequência dominante pode implicar na manutenção da percepção da altura (eixo grave-agudo) do som (Weiss & Hauser, 2002) o que, de acordo com as regras de estrutura-motivação de Morton (1977), pode indicar ausência de mudança motivacional. Desta forma, possivelmente, os estalidos emitidos durante a alimentação não apresentaram mudança qualitativa para os possíveis ouvintes em relação aos estalidos emitidos pelos animais parados ou em deslocamento. A diminuição da duração e do tamanho das frases de

estalido durante o período de alimentação pode indicar que há concorrência entre o comportamento de vocalizar e de alimentar-se. Portanto, os animais emitem vocalizações mais curtas e menores durante a alimentação. A ausência de diferença das variáveis acústicas nos estalidos dos animais isolados quando esses se encontravam parados ou se deslocando contrasta com a presença de diferenças significativas nas variáveis acústicas dos estalidos dos animais em grupo quando esses se encontravam em deslocamento ou parados.

Nos animais em grupo as frases de estalidos emitidas quando em deslocamento foram mais longas, com maior número de notas, com menor frequência máxima e maior frequência dominante do que quando os animais se encontravam parados. Estas diferenças podem ter relação com a função comunicativa do estalido em cada contexto de manutenção. Para os animais mantidos em grupo, quando em deslocamento os animais podem perder o contato visual ocasionalmente. O aumento da frequência dominante do estalido pode servir para manter os outros indivíduos alertas quanto à proximidade do emissor, apesar da ausência de contato visual.

Um possível mecanismo regulador da modulação do estalido pode ser a mudança motivacional dos indivíduos quando passam do comportamento estacionário em grupo para o deslocamento em grupo. Podemos supor que o deslocamento aumente a motivação para manter contato entre os animais em relação ao comportamento estacionário, já que aquele implica na perda ocasional de contato visual entre os animais e no aumento das distâncias interindividuais.

A mudança motivacional poderia implicar na mudança estrutural como proposto pelas regras de estrutura-motivação de Morton (1977). O aumento na motivação para buscar e manter contato poderia levar a emissão de estalidos mais agudos, mais longos e maiores como forma de atrair e ou manter a atenção dos outros indivíduos.

Sabe-se que os chamados de alta frequência são usados por diferentes espécies para atrair a atenção de coespecíficos em situação de separação. Em uma espécie de sagui (*Cebuella pygmaea*) os indivíduos são capazes de discriminar 3 tipos de chamados de contato, que são usados de acordo com a distância entre um indivíduo e outro. Quanto maior a distância entre os

indivíduos mais localizável, com maior modulação e maiores frequências, se tornam os sinais emitidos (Snowdon & Hodun, 1981). Modificações nos chamados de contato de macacos japoneses também foram encontradas em função da distância entre o emissor e os outros animais do grupo (Sugiura, 2007). A medida em que a distância entre o emissor e o receptor aumenta, os chamados se tornam mais longos e com frequências mais altas. Estas modificações estruturais foram semelhantes as encontradas nas frases de estalidos emitidos por capivaras mantidas em grupo quando estavam paradas e quando em deslocamento. Sugiura (2007) referiu-se as regras de estrutura-motivação de Morton (1977) sugerindo que quanto maior a motivação para entrar em contato com membros do grupo, maior teria sido o uso de frequências mais altas. Chamados muito altos podem estar relacionados a indivíduos perdidos e são emitidos com intuito de recuperar o contato com os outros indivíduos do grupo (Digweed et al. 2007).

Esta hipótese explica também a ausência de diferença entre os estalidos dos animais mantidos isolados parados e deslocando-se. Os animais mantidos isolados podem apresentar ausência de variação motivacional quando passam do comportamento estacionário para o deslocamento, já que não apresentam proximidade com outros animais. Desta forma, não apresentariam alterações na estrutura dos estalidos.

A manutenção da coesão do grupo de capivaras pode ser facilitada através da emissão dos chamados de contato. Capivaras poderiam presumir a distância entre um indivíduo e outro por meio da interpretação dos sinais emitidos, o que auxiliaria o retorno dos animais afastados do grupo (Nogueira et al. 2012). Capivaras paradas, provavelmente em contato visual com os outros animais, não se sentem motivados a buscar proximidade e apresentam vocalizações mais graves e curtas. Porém quando em deslocamento esses animais tendem a emitir frases de estalidos mais longas e com uma maior frequência dominante, provavelmente aumentando as chances de serem ouvidas pelo restante do grupo. As variações das frases de estalido de acordo com os comportamentos parado ou em deslocamento parece ser motivada pela mesma razão do que as apresentadas para as duas espécies de primatas (Snowdon & Hodun, 1981; Sugiura 2007) e uma

espécie de roedor caviomorfos (Monticelli et al. 2004), ou seja, indivíduos buscando a manutenção ou restabelecimento do contato com os coespecíficos.

4.3. Comportamento vocal.

Vocalizar sozinho ou em conjunto com outros animais teve efeito significativo apenas sobre os parâmetros acústicos tamanho e duração das frases de estalido. Quando as capivaras vocalizavam em conjunto, as frases de estalido se apresentaram mais curtas e com um menor número de notas do que as frases dos animais que vocalizavam sozinho. Valores de frequência máxima e dominante não variaram significativamente.

A ausência de significância nas frequências pode indicar que não houve diferença motivacional relevante entre os animais nesses contextos. A semelhança na motivação dos animais nesses contextos pode dever-se ao fato de ambos os contextos abrangerem animais em grupo. Por outro lado, a diminuição da duração e do tamanho das frases de estalido quando os animais vocalizavam em grupo em relação à quando vocalizam sozinho, pode indicar que há concorrência entre os comportamentos de vocalizar e ouvir a emissão dos chamados dos outros indivíduos do grupo quando vocalizam em conjunto. Ou seja, a diminuição da duração e tamanho da frase pode estar relacionada ao efeito “conversa” (Lemasson et al., 2011, Henry et al., 2015). Também como já discutido anteriormente, esta hipótese é reforçada pela repetição destes resultados, frases de estalido mais curtas e menores, quando comparamos os animais mantidos em grupo em relação aos animais mantidos isolados. Desta forma, um efeito do grupo (manter em grupo ou vocalizar em grupo) pode ser a diminuição das frases de forma a manter a interação vocal entre os indivíduos.

5. Conclusão

Concluimos que a variação na estrutura acústica das frases de estalidos nos diferentes contextos comportamentais abordados nesse trabalho relaciona-se às mudanças motivacionais e as funções comunicativas. A variabilidade motivacional e as funções comunicativas parecem ter sido afetadas principalmente pela presença ou ausência de outros indivíduos.

As frases de estalidos dos indivíduos mantidos em grupo diferiram das frases dos indivíduos mantidos isolados, segundo o tipo de manutenção. Nos animais em grupo, as frases de estalidos dos animais parados diferenciaram-se das frases de estalido dos animais em deslocamento. Capivaras em grupo vocalizando sozinhas ou em conjunto também apresentaram variações acústicas nas frases de estalido. Essas variações dos parâmetros acústicos analisadas nas frases de estalido provavelmente estão associadas com o estado motivacional dos indivíduos emissores e com a função comunicativa dos chamados de contato.

Nos indivíduos mantidos isolados as frases de estalidos dos animais parados ou deslocando-se diferiram dos estalidos dos indivíduos alimentando-se, mas em parâmetros que não estão necessariamente associados à motivação, de acordo com as regras de estrutura motivação de Morton (1977). Essas variações podem estar relacionadas aos custos energéticos da emissão ou a concorrência entre as emissões vocais e outros comportamentos e não à uma variação motivacional ou na função comunicativa específica das frases dos estalidos.

Há duas abordagens importantes no processo da comunicação animal, como ocorre o processo de transferência de informação e como funciona o processo de expressão de emoção ou de motivação durante a emissão, ou recepção dos sinais (Freeberg et al. 2012). Vários pesquisadores ao longo do tempo buscam compreender como e porque os sinais são emitidos, as influências dos contextos, do estado motivacional e dos fatores ambientais nas emissões e nas recepções dos sinais. (Morton 1977; August & Anderson 1987; Hauser 1993; Rendall et al. 2009; Freeberg et al. 2012; Wheeler & Fischer 2012; Scarantino & Clay 2015)

Os resultados aqui obtidos dão suporte a proposta de Barros et al. (2011) de que os estalidos são vocalizações de contato, já que o tipo de manutenção e as categorias comportamentais dos animais em grupo, sofreram alterações na estrutura primariamente em função de alterações no contexto social com a presença ou ausência de indivíduos. As hipóteses aqui levantadas podem ser analisadas a partir de outros parâmetros, por exemplo, fisiológicos. A demonstração de alterações fisiológicas relacionadas às alterações nos contextos sociais e nos estalidos forneceriam mais suporte as hipóteses aqui levantadas.

Referências

- Alho, C. J. R. & Rondon, N. L. 1987. Habitats, population densities and social structure of capybaras (*Hydrochaeris hydrochaeris*, RODENTIA) in the Pantanal, Brazil. *Rev. Bras. Zool.* **4**, 139-149.
- Altmann, J. 1974. Observational study of behaviour: Sampling methods. *Behaviour* **49**, 223-265.
- August, P. V., & Anderson, J. G. 1987. Mammal sounds and motivation-structural rules: a test of the hypothesis. *Journal of Mammalogy* **68**, 1-9.
- Azcarate, T. 1980. Sociobiología y manejo del capibara (*Hydrochoerus hydrochaeris*). Doñana. *Acta Vertebrata* **7**, 1-228.
- Azcarate, T. 1978. Sociobiología del Chigüire (*Hydrochoerus hydrochaeris*). Tese de Doutorado, Universidad Complutense, Madrid, 154.
- Barros, K. S., Tokumaru, R. S., Pedroza, J. P., & Nogueira, S. S. 2011. Vocal repertoire of captive capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*): structure, context and function. *Ethology* **117**, 83-94.
- Blumstein, D. T., & Armitage, K. B. 1997. Does sociality drive the evolution of communicative complexity? A comparative test with ground-dwelling sciurid alarm calls. *The American Naturalist* **150**, 179-200.
- Bradbury, J. W & Vehrencamp, S. L. 1998. *Principles of Animal Communication*. Sinauer Associates, Canada Sunderland MA.
- Digweed, S. M., Fedigan, L. M., & Rendall, D. 2007. Who cares who calls? Selective responses to the lost calls of socially dominant group members in the white-faced capuchin (*Cebus Capucinus*). *American Journal of Primatology* **69**, 829-835.
- 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**.

- Herrera, E. A. 1986. The behavioural ecology of capybara, *Hydrochoerus hydrochaeris*. Tese de Doutorado, University of Oxford, Oxford, United Kingdom, 227.
- Herrera, E. A., & Macdonald, D. W. 1989. Resource utilization and territoriality in group-living capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*). *The Journal of Animal Ecology* **58**, 667-679.
- Hauser, M.D. 1993. The evolution of nonhuman primate vocalizations- effects of phylogeny, body weight, and social context. *American Naturalist* **142**, 528–542.
- Freeberg, T. M., Dunbar, R. I., & Ord, T. J. 2012. Social complexity as a proximate and ultimate factor in communicative complexity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **367**, 1785-1801.
- Feng, A. S., Riede, T., Arch, V. S., Yu, Z., Xu, Z. M., Yu, X. J., & Shen, J. X. 2009. Diversity of the Vocal Signals of Concave-Eared Torrent Frogs (*Odorrana tormota*): Evidence for Individual Signatures. *Ethology* **115**, 1015-1028.
- Kondo, N., & Watanabe, S. 2009. Contact calls: information and social function. *Japanese Psychological Research* **51**, 197-208.
- Lacerda, P. O., Tokumaru, R. S., & da Cunha Nogueira, S. S. 2014. Vocal signature in capybara, *Hydrochoerus hydrochaeris*. *acta ethologica* **17**, 77-81.
- 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.
- Leuchtenberger, C., Sousa-Lima, R., Duplaix, N., Magnusson, W. E., & Mourão, G. 2014. Vocal repertoire of the social giant otter. *The Journal of the Acoustical Society of America* **136**, 2861-2875.
- Lin, H. J., Kanwal, J. S., Jiang, T. L., Liu, Y., & Feng, J. 2015. Social and vocal behavior in adult greater tube-nosed bats (*Murina leucogaster*). *Zoology* **118**, 192-202.
- Lord, R. D. 1991. Twenty-four-hour activity and coprophagy by capybaras (*Hydrochaeris hydrochaeris*). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* **26**, 113-120.

- Lord, R. D. 1994. A descriptive account of capybara behaviour. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* **29**, 11-22.
- Marler, P. 2004. Bird calls: their potential for behavioral neurobiology. *Annals of the New York Academy of Sciences* **1016**, 31-44.
- McComb, K., & Semple, S. 2005. Coevolution of vocal communication and sociality in primates. *Biology Letters* **1**, 381-385.
- Montiani-Ferreira, F., Truppel, J., Tramontin, M. H., Vilani, R. G. D. & Lange, R. R. 2008. The capybara eye: Clinical tests, anatomic and biometric features. *Veterinary ophthalmology* **11**, 386-394.
- Monticelli, P. F., Tokumaru, R. S., & Ades, C. 2004. Isolation induced changes in guinea pig *Cavia porcellus* pup distress whistles. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **76**, 368-372.
- Monticelli, P. F. 2005. Comportamento e comunicação acústica em cobaias e preás, Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo (USP). Instituto de Psicologia.
- Morton, E. S. 1977: On the occurrence and significance of motivation-structural rules in some bird and mammal sounds. *American Naturalist* **111**, 855-868.
- Nogueira, S. S., Nogueira-Filho, S. L. G., Carvalho, A., Dias, C. T. S. & Otta, E. 1999. Determination of the causes of infanticide in capybara (*Hydrochaeris Hydrochaeris*) groups in captivity. *Applied Animal Behaviour Science* **6**, 351-357.
- Nogueira, S. D. C., Otta, E., Dias, C. D. S., & Nogueira-Filho, S. L. G. 2000. Alloparental behavior in the capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*). *Revista de Etologia* **2**, 17-22.
- Nogueira, S. S., Pedroza, J. P., Nogueira-Filho, S. L., & Tokumaru, R. S. 2012. The function of click call emission in capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*). *Ethology* **118**, 1001-1009.
- Ojasti, J. 1973. Estudio biológico del chigüire o capibara. Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuarias, Caracas, República de Venezuela.

- Pola, Y. V., & Snowdon, C. T. 1975. The vocalizations of pygmy marmosets (*Cebuella pygmaea*). *Animal Behaviour* **23**, 826-842.
- Rendall, D., Seyfarth, R. M., Cheney, D. L., & Owren, M. J. 1999. The meaning and function of grunt variants in baboons. *Animal Behaviour* **57**, 583-592.
- Rendall, D., & Owren, M. J. 2002. *Animal vocal communication: Say what? The cognitive animal*. Cambridge, MA, The MIT Press, 307-313.
- Rendall, D., Owren, M. J., & Ryan, M. J. 2009. What do animal signals mean? *Animal Behaviour* **78**, 233-240.
- Rocha, V. S. 2011. Aspectos do comportamento acústico do lobo-guará *chrysocyon brachyurus* (Illiger 1815). Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte – MG.
- Scarantino, A., & Clay, Z. 2015. Contextually variable signals can be functionally referential. *Animal Behaviour* **100**, e1-e8.
- Schaller, G. B., & Crawshaw, P. G. 1981. Social organization in a capybara population. *Säugetierkundliche Mitteilungen* **29**, 3-16.
- Snowdon, C. T., & Hodun, A. 1981. Acoustic adaptations in pygmy marmoset contact calls: Locational cues vary with distances between conspecifics. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **9**, 295–300.
- Sugiura, H. 2007. Effects of proximity and behavioural context on acoustic variation in the coo calls of Japanese macaques. *American Journal of Primatology* **69**, 1412–1424.
- Templeton, G. F. 2011. A Two-Step Approach for Transforming Continuous Variables to Normal: Implications and Recommendations for IS Research. *Communications of the Association for Information Systems* **28**, 4. Available at: <http://aisel.aisnet.org/cais/vol28/iss1/4>
- Tokumar, R. S., Ades, C. & Monticelli, P. F. 2004. Individual differences in infant guinea pig pups isolation whistles. *Bioacoustics* **14**, 197-208.

- Walls, G.L. 1942: The vertebrate eye and its adaptive radiation. Cranbook Institute of Science. Bloomfield Hills.
- Wheeler, B. C., & Fischer, J. 2012. Functionally referential signals: a promising paradigm whose time has passed. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* **21**, 195-205.
- Weiss, D. J., & Hauser, M. D. 2002. Perception of harmonics in the combination long call of cottontop tamarins, *Saguinus oedipus*. *Animal Behaviour* **64**, 415-426
- Yáber, M. C. & Herrera, E. A. 1994. Vigilante, group size and social status in Capybaras. *Animal Behaviour* **48**, 1301-1307.