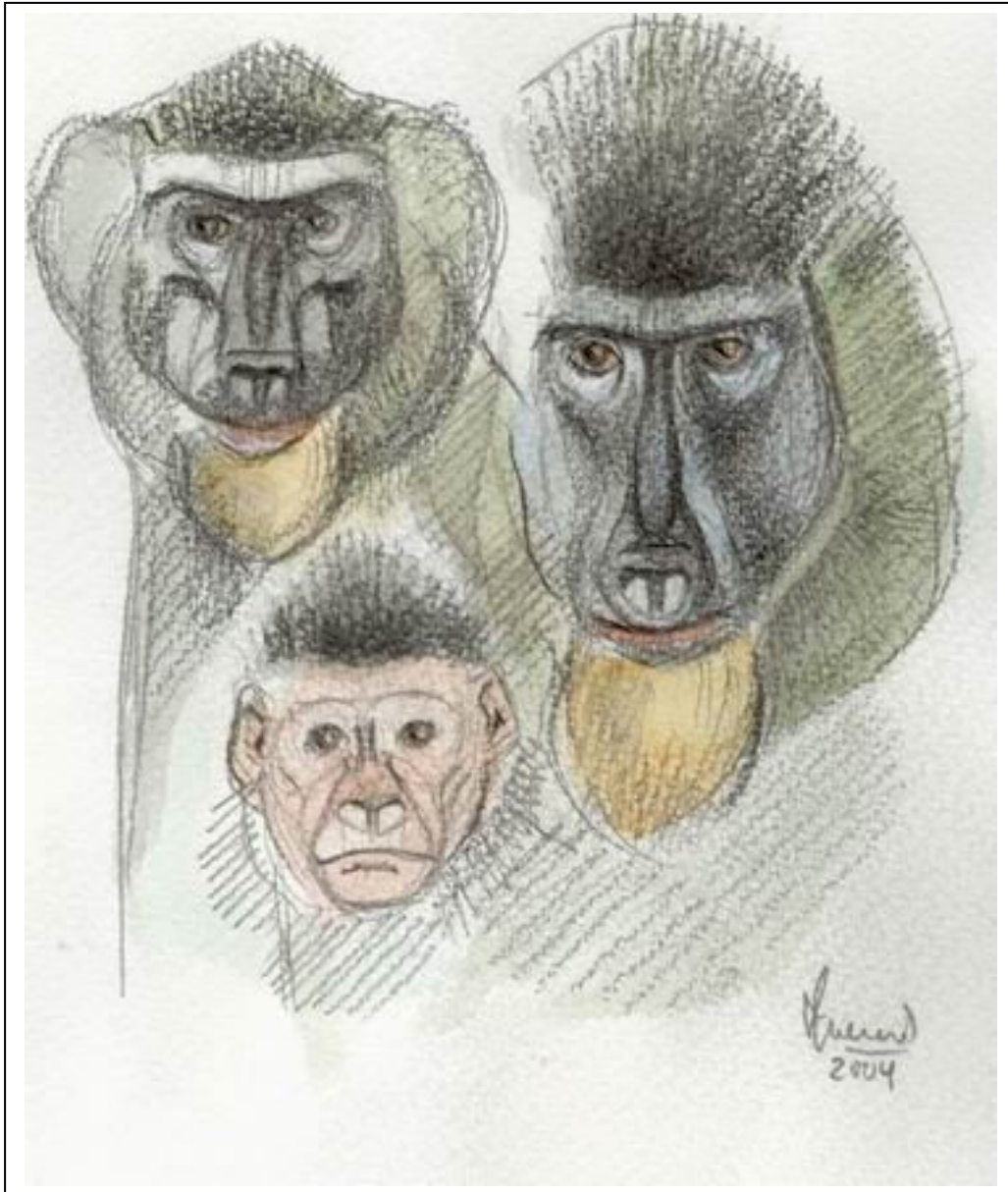


COMUNICACIÓ VOCAL EN DRILS (*Mandrillus leucophaeus*) CAPTIUS

Mireia de Martín Marty

Tesi presentada per a l'obtenció del grau de Doctor (Juny 2004)



Dibuix: Dr. J. Sabater Pi

Codirigida pel Dr. J. Sabater Pi i el Dr. C. Riba
Departament de Psiquiatria i Psicobiologia Clínica
Facultat de Psicologia. Universitat de Barcelona

6 DISCUSSIÓ

Tot i que no és l'objectiu de la tesi estudiar tot el sistema comunicatiu dels drils, sí que m'agrada fer un esment dels aspectes que m'han semblat més interessants a destacar en altres àmbits comunicatius, que no només el vocal. A partir del punt 6.2, ja faré una àmplia discussió de la comunicació vocal dels drils captius i el compararé amb d'altres espècies de primats.

6.1 LA COMUNICACIÓ DELS DRILS CAPTIUS

Els drils utilitzen una àmplia varietat de canals comunicatius:

- Òptic o visual: són aquells senyals associats amb coloracions o exhibicions de patrons estereotipats. En els drils mascles, destacaria la coloració blava i rosa de la regió anal, que guia el grup per la densa selva. Tots els infants d'aquest estudi, en especial (tant a Stuttgart com a Hnv-2), se senten molt atrets quan veuen el mascle en locomoció i acostumen a vocalitzar quan veuen la coloració en moviment. Altres senyals que destacariem són una franja vermella que tenen els mascles adults al llavi inferior, una taca blanca rere les orelles (que només es veu des d'un plànol posterior) o la coloració rogenca de la zona pèlvica (tant en mascles com en femelles). En determinades situacions (quan canvia el mascle reproductor en un grup o s'observa més estrès de l'habitual) tota la coloració del mascle es torna més viva. Un altre senyal d'aquest tipus seria la coloració més viva de les femelles en *oestrus*. Quan la femella està ovulant i és el moment òptim de còpula, la coloració de les callositats isquials és molt més accentuada i la pell és tesa i brillant, la qual cosa crida molt l'atenció dels mascles, no només adults, sinó també dels subadults i juvenils, que vocalitzen en veure-les passar. La piloerecció comuna en molts mamífers, també es dona en drils. La *fat apereance* (aparença obesa) descrita pels mascles dominants de dril i mandril té a veure amb els pèls d'aquests, que són molt flonjos i esponerosos, sobretot la part de la crinera (similar a un lleó). Després de situacions agonístiques, els mascles acostumen a espolsar-se remarcant aquest aspecte comunicatiu. Dues femelles d'aquest estudi feien aquest tipus de *display* (exhibició) d'una manera molt accentuada: la Kapi a Barcelona davant d'Inga (la femella adulta de rang inferior) i l'Elaine a Stuttgart, quan rivalitzava amb la Bubi (la femella adulta del grup). Ambdues es passejaven per la instal·lació amb tots els pèls totalment eriçats.
- Auditori o acústic: a banda del repertori vocal dels drils, sembla interessant fer un esment dels *displays* sonors que fan els mascles (sacsejar cadenes o branques, cops d'ullals, llençar objectes o aigua...) i també de l'aprenentatge i ús lúdic que en fan els juvenils i infants (per exemple, quan juguen amb branques; en cas que facin massa soroll el mascle corre a veure què passa). Em sembla interessant explicar que Gorbi (el mascle adult de Stuttgart), que sempre feia servir un bidó gros per als seus *displays* sonors, quan tenia l'oportunitat hi posava troncs a dins, potser per augmentar-ne el soroll. Cada cop que el Julian (mascle juvenil del grup) li treia el tronc de dins, Gorbi li feia pautes agressives i el tornava a posar a dins. El mascle de Barcelona (Congo) també utilitzava els cops de dent com a *display* sonor, colpejant els seus ullals en un tronc de la instal·lació. També em sembla significatiu, que els mascles vocalitzin en sentir un soroll estrident (la mànega a molta pressió, el pas d'una ambulància o camió, en sentir un cop al bidó). Fa pensar que els mascles utilitzen els *displays* sonors com a senyal de dominància, per reafirmar-se com a mascles alfa, i això explicaria el fet que sempre responguin als

sorolls forts. Aquest tipus de senyals són acústics, però també visuals i reforcen altres accions en l'espaiament de grups. També ens resulta curiós explicar que només en la femella dominant de Barcelona (Cabinda) s'han observat *displays* sonors en context agressiu contra altres drils del grup. Quan hi havia algun conflicte amb alguna de les seves dues filles, en alguns casos sacsejava algun objecte de la instal·lació davant de l'individu agredit (normalment el mascle subadult, N'boa). La seva filla de més edat (Kapi), també en feia quan tenia conflictes amb drils de rang inferior. En canvi, la femella adulta de Stuttgart (Bubi), en alguna ocasió, els havia efectuat, però mai envers cap individu del grup, sinó que feia exhibicions quan hi havia molta aglomeració de visitants davant de la instal·lació. La femella dominant de Hnv-2, els feia quan veia la seva imatge reflectida a l'aigua.

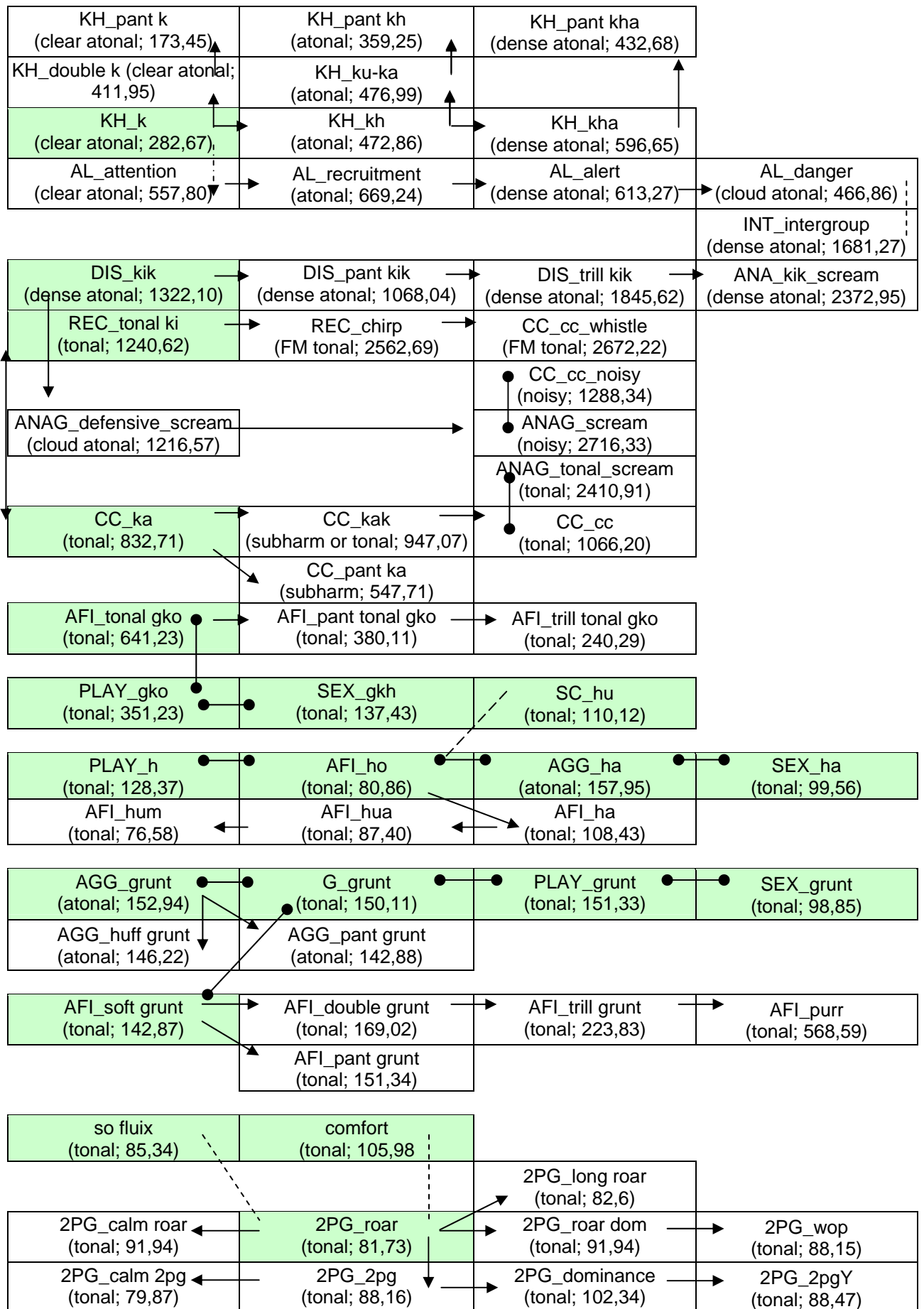
- Canal químic o olfatiu: els mascles adults de drils marquen refregant la barbata o les glàndules de l'estèrnum o anals en algun objecte de l'entorn (*scent-marking*). Seguidament, s'explora amb cura l'àrea marcada, fet que provoca la mateixa exploració en d'altres individus del grup. Per exemple, el mascle de Barcelona (Congo) acostuma a refregar les glàndules anals després d'un *display* sonor de cops d'ullal, mentre que el sistema preferit de marcatge tant en el mascle de Hnv-2 (Sumbo) com en el d'Stuttgart (Gorbi) era refregar les glàndules de l'estèrnum. Quan apareixia algun objecte nou a la instal·lació, derivat de l'enriquiment i que feia una olor especial com botes de pell o menjars exòtics per a ells, també efectuaven conductes de marcatge. En comptades ocasions, també es va observar la femella dominant de Barcelona (Cabinda) efectuant un marcatge amb la barbata o l'estèrnum. La femella adulta d'Stuttgart (Bubi) utilitzava marques d'orina després que el mascle dominant hagués fet un *scent-marking*. Algun cop també s'ha observat els juvenils efectuant algun marcatge, però en poques ocasions (Julian, Kapi, Elaine a Hnv-1). En cap de les altres femelles adultes observades es va registrar mai una conducta de marcatge químic.
- Tàctil: els intercanvis tàctils són particularment nombrosos en els primats, ja sigui de manera activa (*grooming*) o bé passiva (amuntegament en dormir). Aquests intercanvis ens expliquen la regulació social, ja que si un individu accepta el contacte amb un congènere mentre que amb un altre el rebutja, aquestes conductes constituïran la clau en l'organització social i de la distribució espacial dels seus membres (Gautier & Gautier, 1977). És evident que els drils també utilitzen aquest tipus de comunicació. Normalment, en els drils d'aquest estudi, una femella adulta de rang inferior reacciona amb pautes d'evitació quan una altra femella dominant s'hi acosta i la vol tocar, a ella o a la seva cria (tot i que les conductes visuals de la femella dominant siguin amistoses). Resulta curiós destacar que la femella subadulta de Barcelona (Kapi, criada per humans i reintroduïda al grup d'origen) evitava qualsevol conducta tàctil. A poc a poc, va anar aprenent a acceptar el contacte amb els altres drils, però la seva manera de sol·licitar *grooming* era anòmla, per citar un exemple. Tampoc no li agradava que cap altre dril se li amuntegués per dormir, tot i que amb el decurs dels anys ho va aprendre a tolerar de mica en mica. Normalment, les mares dormen amb les cries més joves, però alguna d'elles mostra tolerància perquè alguna altre femella (filla seva) dormi amb proximitat amb ells, tot i que no amb contacte, mentre que els juvenils acostumen a dormir plegats. Els mascles, sempre se'ls ha observat dormint sols.

6.2 EL REPERTORI VOCAL DELS DRILS EN CAPTIVITAT

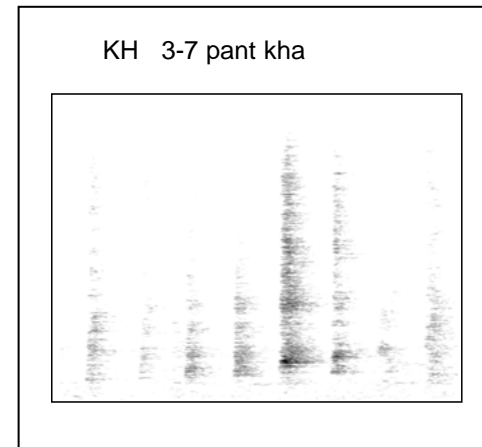
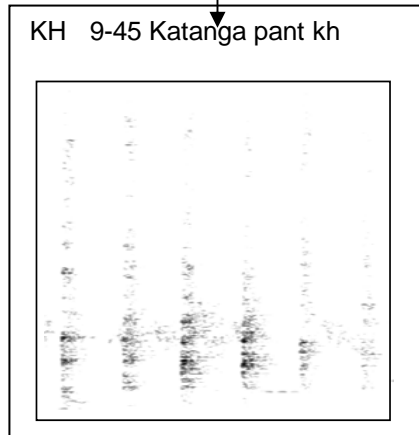
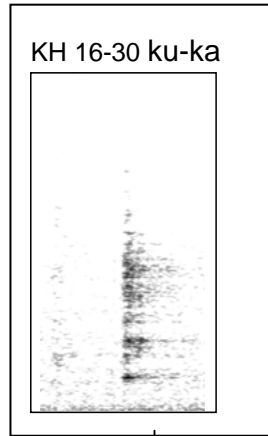
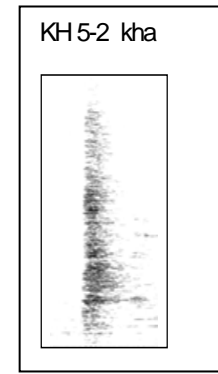
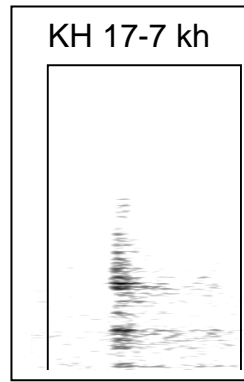
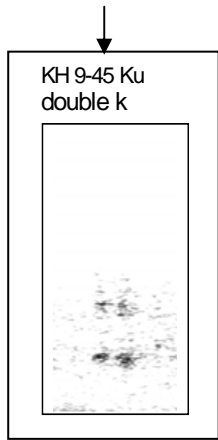
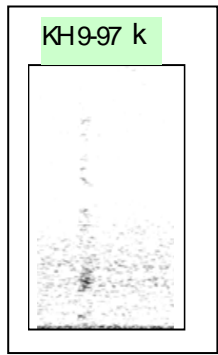
El repertori dels drils consisteix en 63 vocalitzacions o patrons vocals diferents, repartits en 19 **subtipus** (16 tipus):

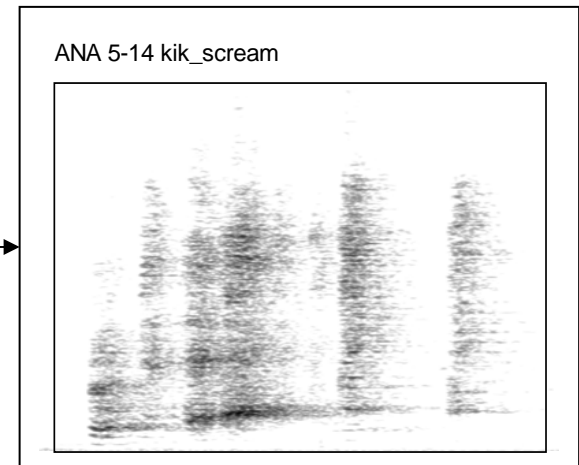
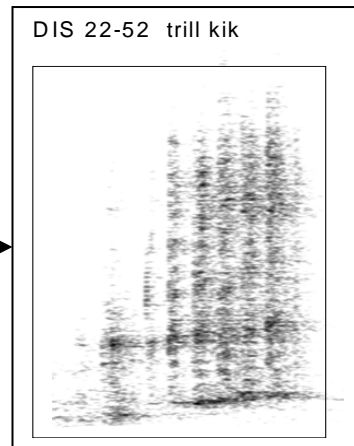
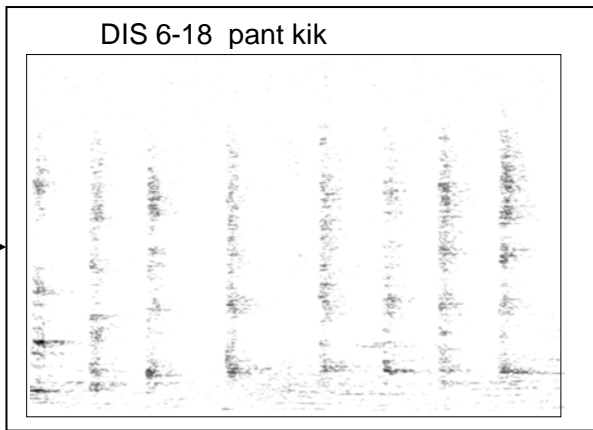
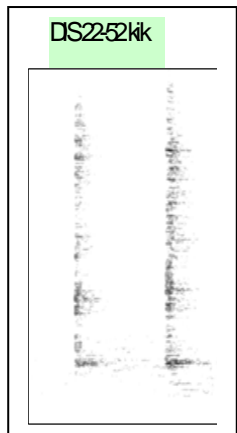
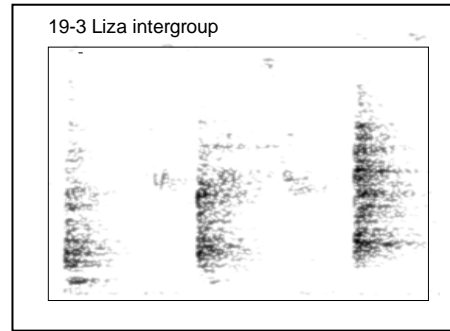
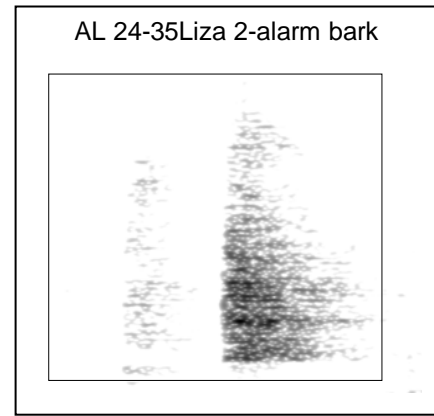
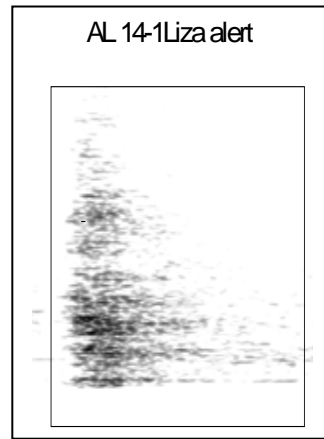
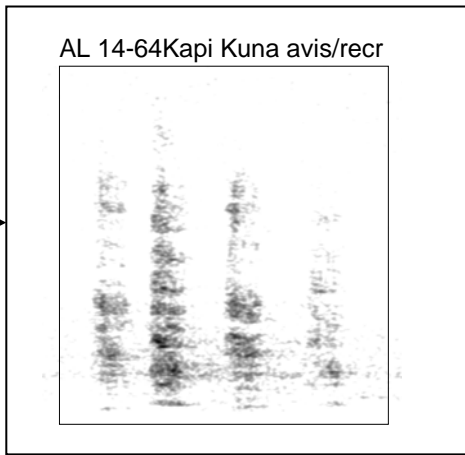
2PG (2;4+5):	ROAR roar calm roar roar dom wop long roar	AFFILIATIVE ALPHA MALE ha ho hua hum
	2PG 2pg calm 2pg dominance 2pgY	TONAL GKO gko pant tonal gko trill tonal gko
CROWING (6):	cc cc_noisy cc_whistle ka kak pant ka	RECLAIM (2): tonal ki Chirp
ALARM (4):	atenció avis/reclutament alerta perill	PLAYFUL (3): k (=k KH) Kh (=kh KH) Gko h grunt (~soft_grunt, més curt)
GRUNT (1):	grunt	SEX (3): gkh sex grunt sex ha
KH (8):	k kh kha double k ku-ka pant k pant kh pant kha	INTERGROUP (1): intergroup
AFFILIATIVE: (3; 5+4+3)	AFFILIATIVE GRUNT soft grunt double grunt trill grunt pant grunt purr	AGGRESSIVE (4): huff grunt aggressive grunt pant grunt ha
		ANAGONISTIC (4): scream tonal_scream defensive_scream kik_scream
		DISCOMFORT (3): kik pant_kik trill_kik
		SCENT MARKING (1): hu
		COMFORT (1)
		SOFT SOUND (1)

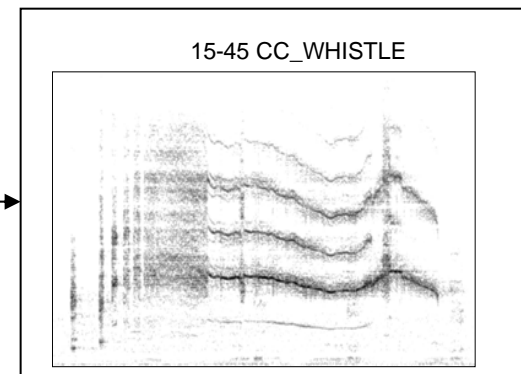
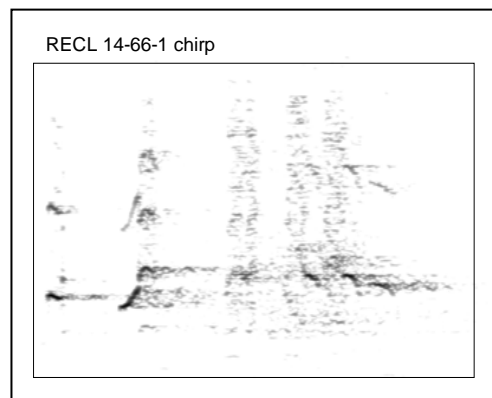
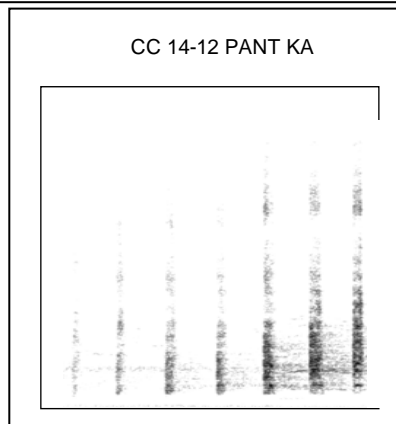
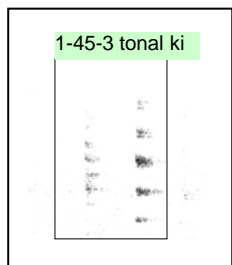
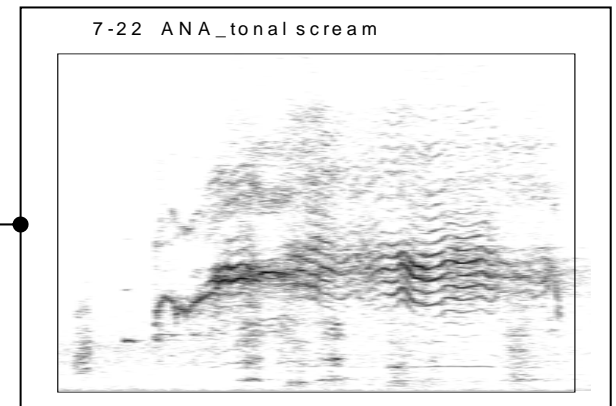
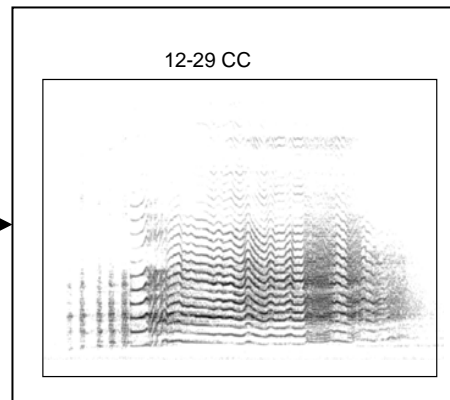
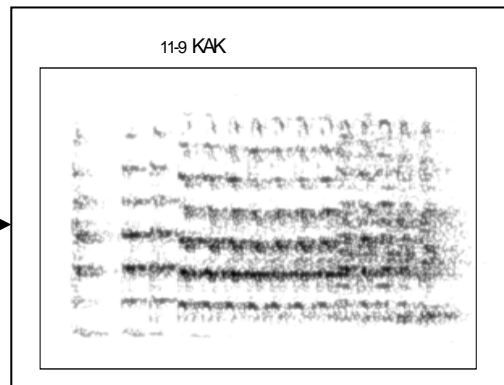
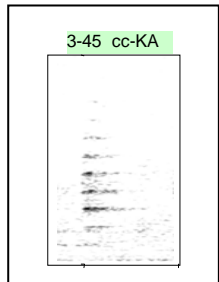
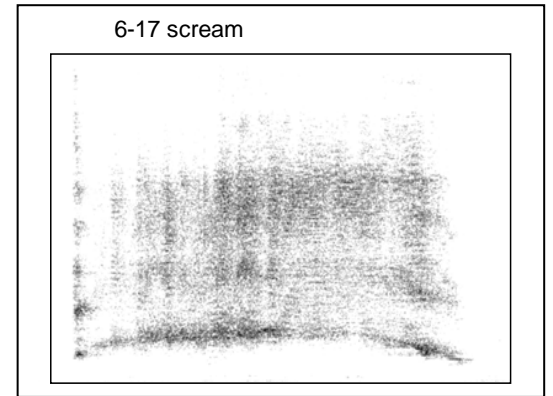
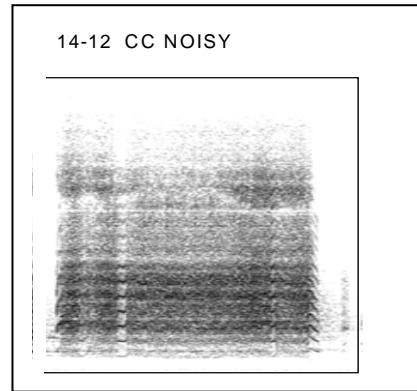
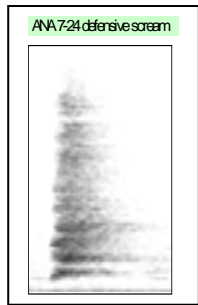
A la taula i figures següents, s'expressa la interpretació de com evolucionen les crides en el sistema comunicatiu vocal dels drils captius. En verd, les que considero que són les crides des de les quals es desenvolupen o evolucionen altres crides o patrons vocals. El sentit de les fletxes ens guia el pas d'una crida a la seva evolució cap a una altra crida o cap a un patró vocal. Les ratlles discontinües ens fan pensar en un cert tipus de relació d'una crida cap a una altra, tot i que la seva relació no és tan evident com quan es marca amb fletxes. Les barres bidireccionals (↔) marquen la relació entre dues crides diferents, però amb trets acústics similars, tot i que en contextos d'emissió totalment diferents. Entre parèntesis apareix la F0 *average* de cada crida i el patró acústic que s'observa en la representació espectral. En el nom de les crides apareix en majúscula el tipus al qual pertany cada crida o patró vocal, i la crida/patró.

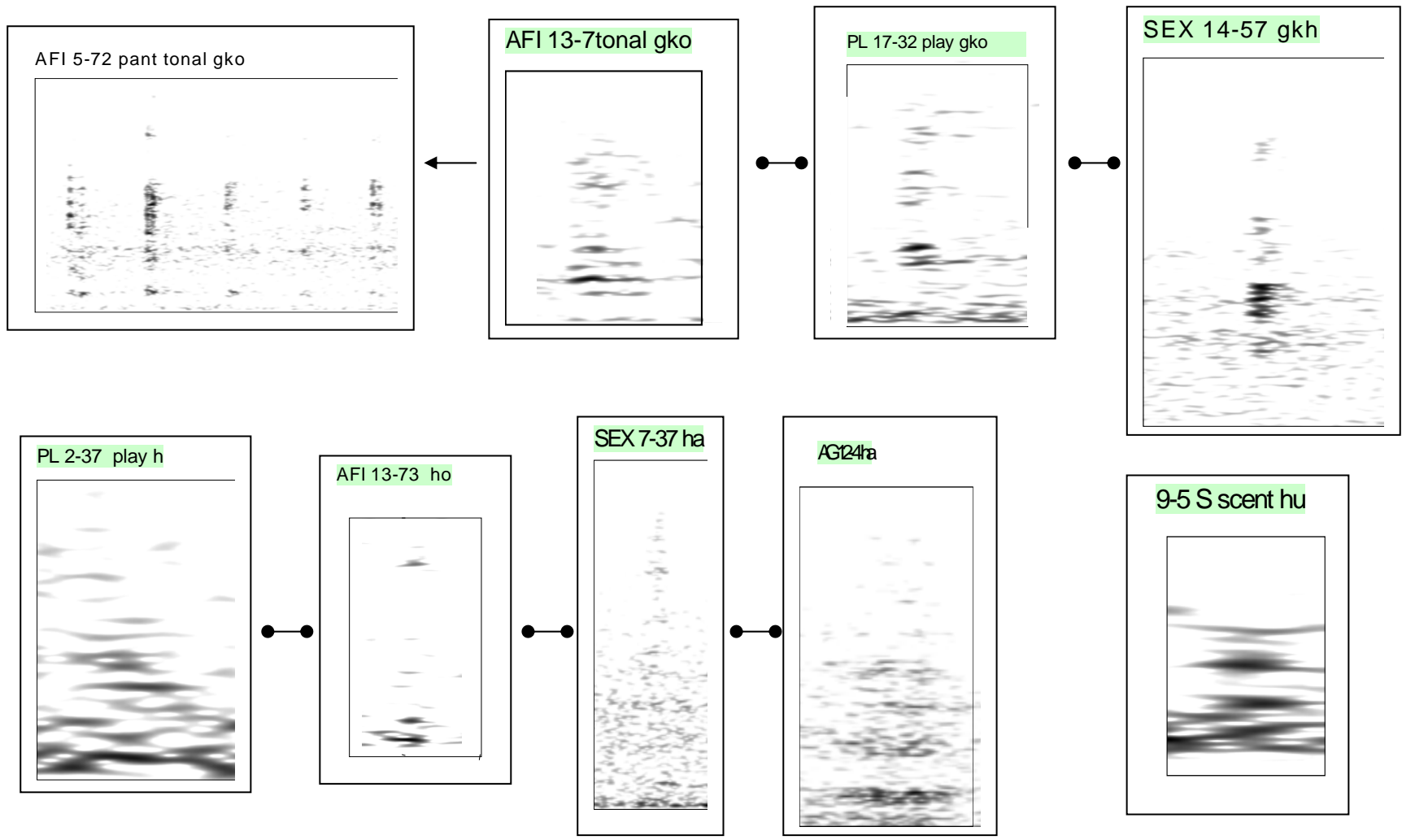


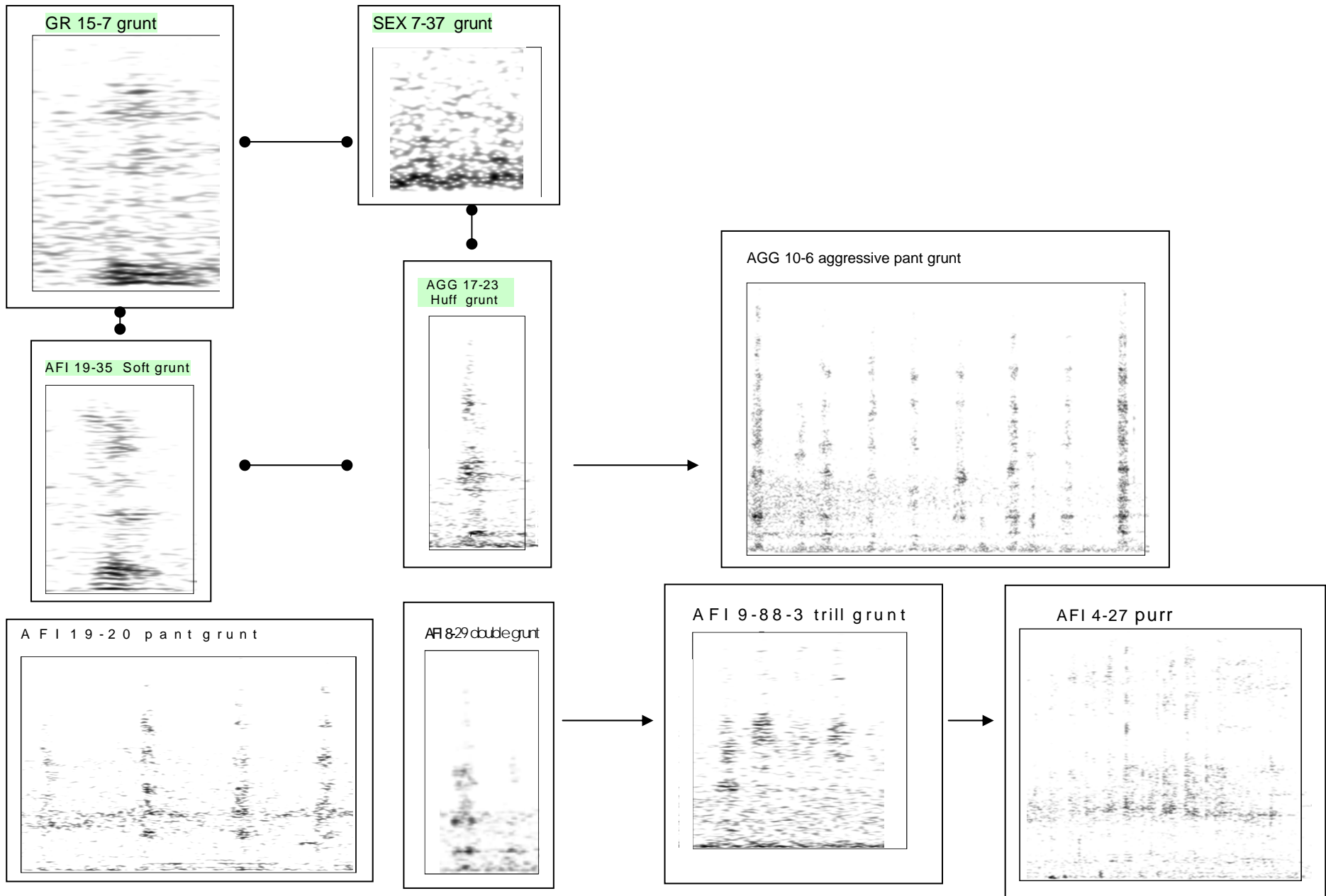
A les pàgines següents es mostren diferents espectrogrames que il·lustren aquestes relacions de manera gràfica.



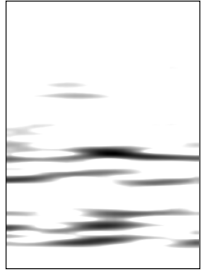








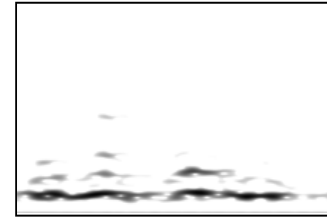
20-17 soft sound



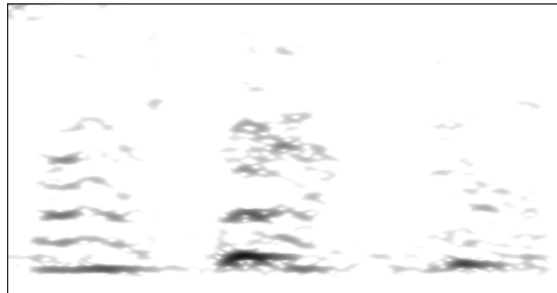
18-18 S confort



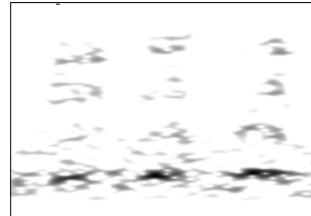
6-23 Sumbo hua-hum



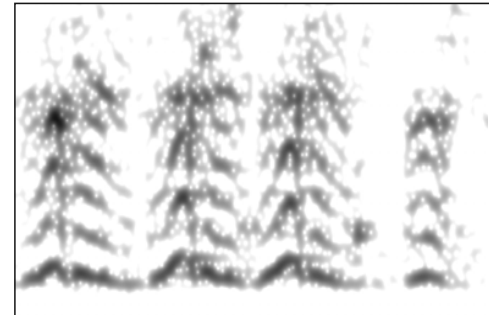
Sumbo Long roar - 2pg -- roar



19-94 C roar --2 units 2pg



18-18S 3 units 2pg dominance + roar



Dins el repertori vocal dels drils interpreto que hi ha set grans formes d'emissió: K, KIK, KA, GKO, GRUNT, H i ROAR.

- Dins de la forma K, la vocalització KH_k serà la vocalització des de la qual s'evoluciona bé cap a la forma KH_kh i, d'aquí, a la KH_kha (amb els corresponents patrons dobles o *pant*), bé cap a les crides d'alarma (AL_attention → AL_recruitment → AL_alert → AL_danger).
- De la vocalització DIS_kik, s'evoluciona cap al DIS_pant kik o cap al DIS_trill kik, i d'aquesta cap al ANA_kik scream. És probable que l'ANAG_defensive scream, que evoluciona cap a ANAG_scream, derivi d'aquest grup vocal. El CC_noisy té una estructura acústica similar.
- De la forma KA, que contràriament a les formes anteriors que eren atonals o *noisy* ara són tonals amb harmònics, podríem trobar l'origen en dues vocalitzacions: el REC_tonal ki i el CC_ka. Tot i que ambdues tenen una estructura espectrogràfica similar, la primera s'emet a un to molt més alt que la segona. Tanmateix, en l'ontogènia l'ús resulta diferencial (tal i com s'explica en un punt més avançat de la discussió); de fet, l'origen conductual que ens situa en el tonal ki és dins del context maternofillial i l'emeten els infants per reclamar l'atenció de les mares. Del REC_tonal ki es passa cap al REC_chirp i d'aquí cap al CC_whistle (ambdues tenen la freqüència modulada i semblen xiulets d'ocell). En canvi, el cc_ka ens porta bé cap al CC_pant ka o cap al CC_kak, d'aquí al CC_cc amb uns trets acústics molt similars a l'ANAG_tonal scream.
- A continuació, trobem els també tonals GKO. Són unitats que s'emeten a to més baix que les anteriors i que trobem en tres contextos diferents: l'AFI_tonal gko (que deriva cap al patró AFI_pant tonal gko o cap al AFI_trill tonal gko), el PLAY_gko (en context lúdic) o la vocalització sexual SEX_gkh, que fan els mascles en empènyer.
- Dins la manera d'emetre H, trobem cinc contextos diferents amb llurs corresponents vocalitzacions: agressiu, lúdic, sexual, afiliatiu i de marcatge (exclusiva del mascle adult). On trobem més varietat és al context afiliatiu, tot i que cal recordar que, en aquest estudi, les vocalitzacions d'aquest tipus són emeses exclusivament pel mascle adult. De la vocalització AFI_ho es podria passar la ha, hua i hum. De tota manera, no m'atreveixo a dir amb exactitud quina porta a quina.
- Dins dels grunts, trobem cinc vocalitzacions inicials amb contextos diferents: G_grunt, AGG_grunt, SEX_grunt, i PL_grunt. Del AG_grunt es passa al AG_huff grunt o al AGG_pant grunt. Del AFI_soft grunt es pot derivar cap al AFI_pant grunt o cap al AFI_double grunt, AFI_trill grunt fins el AFI_purr. Aquestes tres últimes vocalitzacions no les he sentides emetre mai per cap adult (mascle o femella).
- Finalment, trobem la forma ROAR, que és exclusiva dels mascles adults i presenta gran varietat de vocalitzacions. Del ROAR es derivarien el *long*, *calm*, *dominance* i *wop roars* i la subfamília 2PG que es compon de dues unitats en comptes d'una. Del 2PG_2pg en deriven el *calm*, la impressionant *dominance* i el 2pg amb *yawing display* al final. Cal esmentar que els tipus SO FLUIX i COMFORT, les hem associat amb aquesta forma d'emetre en ser tonals i de to baix d'emissió.

6.3 PECULIARITATS FÍSQUES O ACÚSTIQUES EN ELS DIFERENTS TIPUS

A la majoria de repertoris descrits, es defineixen els tipus d'acord a uns contextos conductuals a *grosso modo*, sense analitzar en profunditat si es reproduïen els patrons iteratius o si hi ha diferències significatives en les vocalitzacions similars, per bé que siguin emeses en contextos diferents. Per exemple,

Hohmann (1989) atorga un repertori que consisteix en 25 patrons bàsics als *Macaca radiata*, o Range i Fisher (2004), en definir el repertori dels *Cercocebus torquatus atys*, diferencien 19 vocalitzacions en funció del context o del tipus d'emissió (per exemple, *grunts*). Al present estudi m'ha semblat interessant diferenciar les crides similars segons el context (per bé que similars per a la nostra oïda humana) per tal de provar si estadísticament hi havia diferències, i així ha estat (*grunts*, sons tipus h, tipus gko). A la literatura, trobem exemples d'anàlisi minuciosos que han diferenciat crides similars en contextos diferents, com els *barks* dels ximpanzés (Crockford i Boesch, 2003) o en petits canvis en el patró temporal de la F0 són discriminants per als macacs en la crida *coo* (May *et al.*, 1988).

Basant-nos en les mesures de la F0, els tipus més aguts són per ordre de més aguts a més greus: ANAGONISTIC, INTERGROUP, RECLAIM, DISCOMFORT, CROWING, ALARM, KH, PLAYFUL, AFFILIATIVE, GRUNT, AGGRESSIVE, SCENT, SEX, 2PG, SO FLUIX i COMFORT. Com veurem més endavant de la discussió, aquest ordre que apareix en el sistema vocal dels drils coincideix amb altres repertoris descrits en primats. L'alçada de la freqüència dins d'un repertori manté estreta correlació amb el context o missatge que es vol emetre. Es podria pensar que és un universal en la comunicació.

Les crides amb les unitats més llargues són en aquest ordre: CROWING, ANAGONISTIC, 2PG, DISCOMFORT, COMFORT, INTERGROUP, SO FLUIX, ALARM, AFFILIATIVE, RECLAIM, PLAYFUL, SCENT, GRUNT, AGGRESSIVE, KH i SEX. Podríem interpretar que com més llarga és la unitat més temps dones per al reconeixement de qui emet i/o també per assegurar-te que es rep el missatge que vols donar. De tota manera, hem vist que en molts i diferents tipus utilitzen la reiteració de les unitats, ja sigui amb el mateix interval intersil·làbic (*pant*) o sense un interval fix. De fet, ja trobem algunes unitats que sempre s'emeten amb dues unitats, com el *double k*, *ku-ka*, *alarm bark* de perill o el *double grunt*. El mode iteratiu del *pant* el trobem en contextos tan dispars com són el context afiliatiu, KH, AGGRESSIVE, DISCOMFORT o CROWING. El mateix 2PG es va repetint amb un ritme regular i la mateixa vocalització de perill (*alarm bark*) és un patró estereotipat que consta de dues unitats que s'encavalquen, les quals es van repetint amb diferent periodicitat en funció del grau de perill. Interpreto que la reiteració en la forma *pant* o amb un interval regular és un pas més en la intenció de transmissió d'un missatge en front de la repetició d'unitats sense un ritme regular.

Pel que fa a l'estructura acústica que es reflecteix als espectrogrames, els tipus característics del mascle adult 2PG, SO FLUIX, SCENT, COMFORT, o CROWING (excepte CC_noisy), RECLAIM, AFFILIATIVE, SEX, PLAYFUL i GRUNT són tonals; mentre que les vocalitzacions corresponents amb als tipus KH, AGGRESSIVE, ALARM, ANAGONISTIC, INTERGROUP, DISCOMFORT, juntament amb la vocalització CC_noisy són totes atonals o *noisy*. He observat que com més intens, desesperat o amb més càrrega emocional implícita conté el missatge que es vol transmetre, aquest té un dibuix espectrogràfic *dense*, *cloud* o *noisy*, mentre que com menys intens o sense tanta càrrega emocional, aquest és *clear atonal* o *atonal*. Citarem alguns exemples:

- El CC_noisy s'emet en el moment en què s'obriran les portes i el grup compacte es traslladarà per trobar una font alimentària, després d'una llarga espera, o al costat d'un individu com a culminació després que hi ha hagut molts intercanvis vocals.
- Si ens fixem en el *continuum* de les crides d'alarma de més cap a menys perill, la crida es torna cada cop menys densa espectrogràficament parlant.

- Al tipus KH que emeten els infants quan el receptor és el mascle, com més a prop tenen el mascle, amb més intensitat s'emeten i el dibuix espectrogràfic ens mostra que les bandes de freqüència es tornen més denses.

Aquestes peculiaritats de l'estructura acústica no són exclusives del repertori dels drils, com discutirem més endavant. Coincidim plenament amb Harcourt *et al.* (1993), en el fet que els mascles adults són els que tenen el repertori més tonal, mentre que els individus de menys edat, el tenen menys tonal.

6.4 COMPARACIÓ DE LA COMUNICACIÓ VOCAL DELS DRILS CAPTIUS AMB ALTRES ESPÈCIES DE PRIMATS

En aquest punt de la discussió compararem primerament el poc que hi ha escrit en la literatura científica sobre comunicació vocal en el gènere *Mandrillus* i, a continuació, farem una comparativa més àmplia (pel que a espècies es refereix) en funció dels contextos d'emissió.

6.4.1 COMPARACIÓ DEL REPERTORI DELS DRILS CAPTIUS AMB ALTRES ESTUDIS DEL GÈNERE *MANDRILLUS*

Tan el *roar* com el 2pg descrit en la literatura es corresponen amb el que hem trobat al present estudi. Hi he desglossat les unitats segons el context d'emissió i els trets acústics diferencials fins a trobar quatre vocalitzacions del tipus 2PG i cinc del tipus ROAR. Penso, però, que contràriament al que afirmen els autors, el 2pg deriva del *roar*.

El tipus *Crowing call* descrit en drils als estudis de Struhsaker (1969) i Gartlan (1970) i en mandrils (Sabater Pi, 1972; Jouventin, 1975; Kudo, 1987) es correspon amb el tipus CROWING del present estudi dels drils captius. Hi he distingit fins a sis crides dins d'aquest tipus, amb patrons d'emissió i trets acústics propis. No estic d'acord amb el fet que només s'emeten si no hi ha contacte visual amb la resta del grup com afirmen en l'estudi de Kudo (1987). En captivitat els drils també emeten vocalitzacions del tipus CROWING amb el grup compacte. Quan algun dril està obligat per la intervenció dels humans a romandre separat, emet de forma contínua el CC_noisy, que interpreto que és la crida que els drils emeten en context d'isolament.

El *Yak* (Kudo, 1987) es correspon amb el tipus KH del nostre estudi, que he desenvolupat àmpliament fins a trobar-ne vuit patrons diferents. Estic d'acord que s'emet en situacions d'alta excitació (Kudo and Mitani, 1985), però no en el fet que l'emissió vingui acompanyada per l'evitació de la proximitat del mascle. Ans al contrari, quan les cries busquen la proximitat amb el mascle l'emeten, entre d'altres contextos.

El *grunt* descrit en mandrils (Kudo, 1987) es correspon amb l'*aggressive grunt* que hem trobat. Però a diferència del que relaten referent al fet que el gènere *Mandrillus* a diferència del *Papio* no utilitza els *grunts* en algun context diferent a l'agressiu, he trobat una àmplia varietat de contextos on apareixen els *grunt*.

El *Growl* (Kudo, 1987), *Two phase huffing grunt* (Gartlan, 1970) i el *mbé-mbé* (Jouventin, 1972) es podrien correspondre amb el *huff grunt* en context agressiu descrit al present estudi, però potser també amb el *recruitment* del tipus d'alarma. Pels talls de freqüència que ens donen i el context d'emissió descrits, penso que és més aviat el *recruitment*. Tot i així, el mascle mai no emet en aquest tipus vocal, mentre que

si ho fa en el tipus *huff grunt*. De tota manera, com que de vegades ambdues vocalitzacions es poden donar dins d'una seqüència, penso que els autors relaten les dues vocalitzacions que proposo com a corresponents.

El tipus *Alarm bark* descrit en drils i mandrils es correspon amb la vocalització de perill que he trobat. El context és el mateix i la descripció també, tot i que la segona unitat s'emet a una freqüència més elevada que no la primera.

Suposo que el *K-sound* descrit en mandrils (Kudo, 1987) es correspon amb el *kik* del tipus DISCOMFORT del present estudi, però el que relaten és massa vague.

La vocalització *Squeal* descrita per a drils (Gartlan, 1970) i mandrils es correspon amb alguna vocalització del tipus ANAGONISTIC (dedueixo que podria correspondre's amb el *defensive scream* o *kik scream*, pel fet que se'ns digui que dura una mica més de 0,25 s). No estic d'acord amb el fet que totes les classes d'edat i sexe l'emetin, ja que als mascles adults no els he sentit mai emetre dins d'aquest tipus.

Suposo que el *Girney* (rondineig) descrit en mandrils es deu correspondre amb el *purr* que al present estudi fan les cries després d'algun episodi de DISCOMFORT. Tot i així, no n'estic segura, ja que mai no l'he sentit en femelles adultes i el context d'emissió em fa dubtar.

No considero, a diferència del que ens descriu Kudo, que el *Grind* sigui una vocalització. Considero que és una mena de comunicació acústica (com ho pugui ser el *lipsmaking* en context de *grooming*), però mai una vocalització.

6.4.2 SENYALS D'ALARMA EN D'ALTRES ESPÈCIES DE PRIMATS

Les crides d'alarma han estat descrites en moltes espècies, però només en unes poques s'han determinat diferents crides per a diferents tipus de predadors (Struhsaker, 1967; Cheney & Seyfarth, 1990; Macedonia, 1993). Les diferents espècies terrestres com els *Lemur catta* o els *Cercopithecus aethiops* requereixen diferents tàctiques de fugida que s'ajustin a les diferents classes de predadors (Gonzoules and Gonzoules, 1995).

Els *Cercopithecus aethiops* fan servir tres tipus diferents d'alarma que designen tres tipus diferents de predadors i una forma diferent de resposta adaptativa de fugida. Les respostes a la crida d'alarma no depenen del fet que hagin vist el predador. A diferència d'altres mamífers que tenen una crida igual en detectar qualsevol predador i que implicarà fugida, és més adaptatiu per a la supervivència diferenciar pel tipus de crida el tipus de predador, cosa que facilitarà en els altres membres del grup la millor referència per amagar-se (matolls, arbre...).

Els *Cercopithecus diana* (Zuberbühler, 2000) poden ser caçats de dues maneres diferents: "*pursuit*" o persecució a què els sotmeten ximpanzés i caçadors humans tot i haver estat detectats; i "*surprise*" o atac sorpresa de lleopards o àligues coronades que depenen de l'element imprevist. Es tracta d'atacs no anticipats. La reacció al primer tipus és dirigir-se de manera silenciosa i cautelosa cap a les branques més altes de la massa forestal. Per contra, quan senten l'alarma de "caçador sorpresa", responen amb una cacofonia de la crida d'alarma de baixa intensitat. Els predadors, en sentir el cor d'alarma, abandonen l'àrea. En canvi, els caçadors humans reporten que, si senten la crida de baixa intensitat, és més fàcil caçar-los, però difícilment els detecten si romanen en silenci.

Quan els mascles senten el segon tipus d'alarma, diferencien una crida en funció de si és un lleopard o si és una àliga. Les femelles, llavors, emeten un cor de crides diferents a la del mascle, però molt similars en els dos casos de predador. És difícil explicar el perquè d'aquest fet sense assumir que les femelles tenen algun tipus de mecanisme per tal de:

1. Deducir informació sobre la presència de diferents predadors des de diferents estímuls auditius.
2. Reconèixer que dues crides diferents (so del lleopard o del mascle) indiquen la presència del mateix predador.
3. Traduir la informació que els donen en la seva versió, amb les seves pròpies diferències acústiques.

Segurament a la ment de la femella de diana, hi ha alguna mena de representació de lleopard o àliga que els serveix per intervenir entre el que escolten i el que emeten.

En la majoria de primats, però, les crides d'alarma matisen el grau de perill o risc, com els *Macaca sylvanus* (Fisher i Hammerschmidt, 2001) o els papions (Fisher *et al.*, 2001). La qualitat de la crida, la intensitat, el número i durada de cada seqüència varien d'acord a la intensitat de l'estimulació. Als drils, hi hauria diferents crides d'alarma que matisarien el perill (atenció→ alerta→ alarma→ alarma severa). Partiríem de dues unitats: el *kh* per a fixar l'atenció, i el *ka* en context d'alarma (on s'observa una matisació amb final tonal). En funció de les síl·labes que integrin la crida o la durada de la sèrie, tindriem un resultat que indicaria el grau d'alarma i hi hauria una conducta de fugida o no. Normalment, els emissors de les crides d'alarma són les femelles, subadults o juvenils, i els infantils amb menys freqüència, però quan emet una crida d'alarma el mascle (que és bisil·làbica: *alarm bark*) sempre provoca la fugida en els altres membres del grup. Els contextos detonants en captivitat serien: ratolins movent-se entre les plantes, un elefant passejant-se pel davant de la instal·lació, la presència de globus aerostàtics, gavines sobrevolant la instal·lació, el pas a través del túnel a Barcelona, la presència del veterinari o la visió de salabres que portarien els cuidadors. En general, es podria considerar que aquestes crides influeixen l'atenció del grup i fa que dirigeixin la mirada cap al punt precís on senyala qui dona l'avís. Els drils expressen un cert grau d'excitació que correlaciona amb el grau de pertorbació.

És curiós destacar que l'*alarm bark* dels drils, que es constitueix per dues síl·labes, s'assemblaria al *alarm wa-hoo* dels *Papio cynocephalus ursinus* (Fisher *et al.*, 2002), *double alarm* dels talapoins (Gautier, 1975), a la vocalització bisil·làbica d'alarma dels *Theropithecus gelada* (von Spivack, 1971, citat a Gautier i Gautier, 1977) o a la que emeten els mascles de *Cercocebus torquatus atys* (Range i Fisher, 2004). Trobem, doncs, trets característics comuns en d'altres espècies per assenyalar una situació de perill per al grup social. Waser (1982), en comparar les crides de mangabeis i papions, els quals viuen en diferents tipus d'hàbitat, conclou que, tot i que en certes vocalitzacions hi ha trets acústics que han estat condicionats pel tipus d'hàbitat, en d'altres vocalitzacions troba trets acústics homòlegs, que s'emeten en similars circumstàncies socials. De fet, Zuberbühler (2001) va més enllà en les seves investigacions en concloure que els *Cercopithecus diana* no només desenvolupen diferents crides en funció dels predadors, sinó que reconeixen les crides d'alarma dels *Cercopithecus campbelli*, les de les gallines de Guinea (*Numida meleagris*) i diferents *screams* dels ximpanzés.

6.4.3 VOCALITZACIONS ESPECIALITZADES EN LA TRANSMISSIÓ A LLARGA DISTÀNCIA (*LOUD OR LONG DISTANCE CALLS*)

Les *loud, long distance calls* pertanyen a les vocalitzacions de primats més distintives. Viatgen a llargues distàncies; tenen un patró vocal específic d'espècie altament estereotipat; normalment es combinen amb trets reproductius i bioquímics per identificar les espècies entre grups monomòrfics, per aclarir l'estatus en espècies polimòrfiques o per desenvolupar inferències en la filogènia (Zimmermann, 1995).

Les crides dels primats que habiten a la selva densa han evolucionat afavorint uns trets acústics distintius que han propiciat la transmissió del so a través de la selva densa (Brown *et al.*, 1995). Aquest seria el cas de les crides que defensen un territori (cant dels gibons) o les que espaien els diferents grups (*woop-gobble* dels mangabeis, Waser, 1977; crides tipus 1, Gautier and Gautier, 1977; 2PG en drils i mandrils). Tenen una funció intragrupal de cohesió i reunió. Després d'un disturbí, en emetre's, faciliten la localització interindividual. Tanmateix, fetes al matí i a la tarda, tenen la funció d'orientar el moviment (o s'inicia o s'atura). Però, alhora, mantenen la distància intergrup. Per exemple, en mangabeis, quan els individus del grup senten el *woop-gobble* emès pel mascle del seu grup s'apropen, mentre que, si senten la mateixa vocalització d'un altre mascle, se'n separen (Waser, 1977).

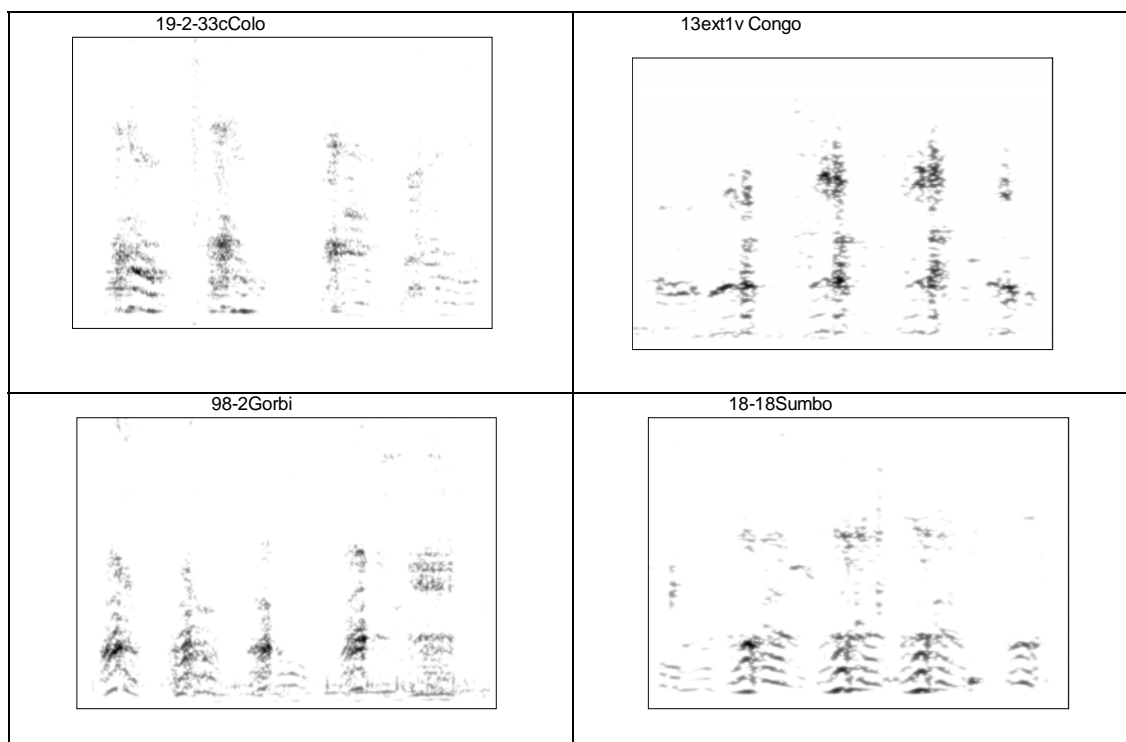
Les *loud calls* són sons amb baixa freqüència, que viatgen més lluny que els d'alta freqüència a igual amplitud (Wiley i Richards 1978, citat a Seyfarth, 1987) i la major atenuació del so es produeix a la franja del migdia (Waser i Waser, 1977). Molts primats utilitzen aquestes vocalitzacions a primera hora del matí (gibons) o a última hora de la tarda, quan han trobat el lloc on passaran la nit (drils, Gartlan 1970). Totes s'emeten en sèries i tenen un aspecte tonal amb harmònics.

L'estricta especificitat en l'estructura i/o seqüència de les *loud calls*, sobretot en espècies simpàtriques i/o que viuen en associació poliespecífica, ens fa pensar que aquests patrons conductuals asseguruen la individualització dels grups socials i l'isolament d'espècies en reproducció. També s'ha vist que aquestes crides depenen de mecanismes hormonals i impliquen una correlació més o menys directa amb la reproducció.

A la natura, trobem diversos contextos d'emissió: en resposta a crides similars de mascles veïns, al final d'un encontre amb un altre grup (quan la calma es restaura), seguides de crides d'alarma dels congèneres, després de diversos successos estridents i que trenquen la coherència grupal tal com la caiguda d'un arbre, un tro, el trencament d'una branca, el so d'un rifle... Els drils en captivitat tenen contextos similars: al final d'un episodi de disturbí intragrupal, quan senten sorolls estridents (els sons de la mànega, el pas d'una ambulància o d'un vehicle sorollós per davant de la instal·lació), en resposta a cadenes en el grup. Ells sempre són els últims a emetre.

Segons Marler i Mitani (1977), si les crides de llarga distància ajuden a mantenir l'organització espacial dels grups, basades en relacions socials establertes entre els individus, serà més eficient si es poden identificar els individus en vocalitzar. En gibons (amb cants amb trets distintius en el seu cant) i ximpanzés s'ha vist que hi ha reconeixement individual (els *pant-hoots* són específics en cada mascle; Crockford *et al.*, 2004). Owren i Rendall (2001) pensen que les crides tonals, riques en harmònics, transmeten pistes sobre la identitat del qui emet en haver-hi aspectes distintius del filtratge del tracte vocal. Els estudis de Weiss i Hauser (2002) ho confirmen.

Els mascles de drils tenen una manera d'emetre, ja sigui modificant l'emissió amb els filtres del tracte vocal (Hauser, 1992), o per la diferent mida i constitució (que els faria variar els mecanismes de producció laringia), que els ajuda a distingir-se fàcilment. Per exemple, Colo acostumava a emetre de forma aspirada a l'inici dels 2pg; Congo emet amb la veu més rovellada que els altres, sobretot cap al final; Sumbo, molt profunda.



Em sembla interessant destacar recents investigacions de Kitchen *et al.* (2003), que atorguen al *wahoo* dels *Papio cynocephalus ursinus* un missatge implícit de dominància entre la rivalitat que dels mascles. Els mascles dominants emeten més vocalitzacions d'aquest tipus i les cadenes són més llargues.

Les crides CROWING han estat definides en tots els estudis de camp dels investigadors com a crides que se senten a llarga distància. Al grup de Barcelona i al de Hannover s'observen diferències en els trets acústics que apareixen en les crides CROWING, definits per l'estil d'emissió de la femella dominant. Mentre que a Hnv-2 les crides acostumen a ser tonals amb harmònics, al Zoo de Barcelona tenen subharmònics. A més, hem comprovat que aquest estil d'emetre s'aprèn, ja que un individu que va arribar al grup quan tenia 13 mesos, va adaptar les seves vocalitzacions a la nova manera d'emetre. A Hnv-2, on el grup havia canviat de femella dominant des del primer estudi que hi vaig fer, les femelles subordinades van emetre amb el nou estil de la femella dominant. A Hnv-1, la femella dominant imposava un estil menys net (la veu sortia pel tracte vocal amb més impediments – la veu sonava més rovellada). Sembla raonable pensar que cada grup tindria un estil en la forma d'emetre les seves vocalitzacions de llarga distància, atès que en la densa selva és molt més fàcil mantenir el contacte amb el grup emetent tots d'una forma que caracteritzi el grup. En ximpanzés (Crockford *et al.*, 2004), s'ha demostrat que els *pant-hoots* són específics de la comunitat, que hi ha un aprenentatge d'aquestes vocalitzacions i que aquest aprenentatge comporta una diferenciació envers els grups veïns. És bastant probable que el mateix succeeixi tant en el tipus 2PG com en el CROWING, ambdós tipus de crida específics des d'un punt de vista individual i de la comunitat.

Un altre exemple d'especificitat però en aquest cas segons la matrilinea que emet, el trobem en la vocalització *coo* dels *Macaca mulatta* (Hauser, 1992; Rendall *et al.*, 1996), vocalització amb unes peculiaritats acústiques que permet el reconeixement de l'individu i de la matrilinea a la qual pertany.

Hohmann (1991) postula que en grups socials compostos per clans de femelles (*Macaca silenus*) aquesta crida compliria dues funcions: mantenir la cohesió del clan i allunyar clans diferents. Aquesta podria ser una possible explicació aplicables als drils.

A Hnv-2 hi havia dos grups de drils: el descrit per a l'estudi al mateix edifici, i en dues instal·lacions més enllà, hi havia la mare (Sue) de les femelles del grup d'estudi juntament amb altres dues femelles no emparentades. Tant al matí com a la tarda, abans que el grup es traslladés els intercanvis entre la femella dominant del grup social (Liza) amb la seva mare eren freqüents. Durant molta estona, sobretot a la tarda, ambdues femelles s'asseien al vidre que permetia el contacte visual entre les dues o també mentre feien altres activitats intercanviaven *crowing* calls. En canvi, les altres femelles no intercanviaven aquest tipus de crides.

6.4.4 VOCALITZACIONS INTRAGRUPALS

Són aquelles vocalitzacions que es donen en intercanvis socials relaxats (*allogrooming*, mentre mengen, situacions de descans o lúdiques). A la literatura, es corresponen amb les anomenades *close calls*. Waser and Waser (1977) afirmen que les vocalitzacions que no es produeixen en intercanvis intergrupals tenen uns trets acústics que no n'afavoreixen la transmissió per la selva densa. Són crides de curt abast.

Els *Cercopithecus aethiops* usen els *grunts* en diferents situacions socials i cadascun evoca diferents respostes. S'han descrit quatre contextos comunicatius:

1. Quan es troba un company dominant
2. Quan es troba un company subdominant
3. Quan es troba un company que es mou cap a una àrea oberta
4. Cap a d'altres *C. aethiops* que no són del grup

Aquests *grunts* tindrien la funció de modular l'espai intergrupals i la cohesió de grup. Per la seva resposta, tot i que per a l'oïda humana són el mateix, sembla que cada tipus de *grunt* transmet una informació específica i diferent que depèn més de les propietats acústiques de cada crida que no del context. Es podria dir que aquests *grunts* funcionen d'una manera anàloga a com funciona una paraula humana; cada vocalització conté informació sobre un referent extern. Quan un company en sent un, està informat de tot una sèrie de detalls de la conducta social que l'envolta. Es pot concloure que les propietats funcionals del seu sistema de comunicació estan basades en una autèntica representació (Cheney and Seyfarth, 1982).

També s'ha observat en *Macaca fuscata* (Green, 1975; Hauser i Marler, 1993; Owren i Casalle, 1994) que la vocalització *coo* s'emet en diferents contextos socials en funció d'on se situa el màxim pic en la F0. Aquestes discriminacions acústiques subtils, que fan pensar en paral·lelismes rudimentaris funcionals i fisiològics amb la paraula humana, no són únics dels macacs o *C. aethiops*. També en talapoins (Gautier 1974) o *Cebuella pygmaea* (Eisenberg 1976; Snowdon and Hodun, 1981, citat a Seyfarth 1987) trobem aquestes discriminacions acústiques, així com en drils, com s'ha vist, per exemple, en les vocalitzacions del 2PG o el cas del *grunt* comparat amb el *soft grunt* en context apaivagador i afiliatiu, el *sex grunt* o *play grunt*.

Segons Cheney *et al* (1995), els tranquils i tonals *grunts* que van emetent les femelles de *Papio cynocephalus ursinus*, tenen la funció d'apaivagar les femelles de rang inferior i d'aquesta manera facilitar amigables interaccions socials amb elles.

Els investigadors conclouen en 4 punts en l'estudi de les interaccions amigables femella-femella:

- a) Quan una femella dominant s'apropa a una altra més subordinada, en un 23% dels casos hi ha una aproximació amb *grunt*.
- b) Les dominants tenen menys tendència a suplantar una subordinada i a tenir interaccions afiliatives quan s'aproximen amb un *grunt* que no si ho fan de manera silenciosa.
- c) Els *grunts* reconcilien oponents després d'episodis agressius (retornant la tolerància interindividual a nivells basals, nivells preagressió).
- d) Les dominants tenen tendència a fer *grunts* si les subordinades tenen una cria. Això ens suggereix que aquests *grunts* promouen interaccions amb aquells individus que són més desitjables per a elles.

Cheney i Seyfarth (1997) demostren que els *Papio cynocephalus ursinus* discriminen perfectament sobre qui emet el *grunt* i sobre quina mena de *grunt* estan emetent, i atorguen un paper molt important a l'emissió de *reconciliatory grunt* després d'un conflicte.

Coincideixo plenament amb aquests autors pel que fa a l'ús dels *grunts* en la relació entre les femelles de drils. Com ja hem vist anteriorment, l'ús dels *grunts* (femelles dominants) i *soft grunts* faciliten les interaccions afiliatives, reforcen la intenció amistosa de la femella de dril que s'aproxima vocalitzant o faciliten la reconciliació després d'algun conflicte. Sempre que una femella alfa s'ha aproximat a alguna mare dril subordinada amb alguna cria, ho ha fet vocalitzant i acompanyant-se de conductes visuals molt clares sobre la intenció amistosa. Semblaria que el fet de vocalitzar reforci la intenció.

Segons Palombit *et al* (1999), en les relacions entre mascles i femelles, els mascles feien *grunts* en les seves aproximacions en un 11'6% dels casos; els mascles acostumaven a proferir més *grunts* quan s'aproximaven a femelles lactants, seguit de femelles en cicle i rarament quan era una femella embarassada; i, els mascles de rang superior tenien més tendència a proferir *grunts* que no els subordinats en aproximar-se a una femella en estat reproductiu. Només en aproximar-se a una femella amiga en *oestrus* els subordinats tendien a emetre més *grunts* que els dominants.

Conclouen que les diferències entre les relacions mascles/femelles i femelles/femelles pel que fa a la facilitació de conductes afiliatives o de proximitat mitjançant els *grunts* podrien ser explicades pel fet que entre les femelles el rang és més estable que no entre les mascles i l'aprenentatge comporta més temps.

L'escenari global que hi ha a la base en la resposta espacial de les femelles de *Papio ursinus* (quedar-se *versus* marxar) davant de l'aproximació d'un mascle, sembla estar influenciat en part per la conducta vocal només en alguns casos (nous mascles immigrants), però, generalment, aquesta resposta està basada àmpliament en factors novocals (rang del mascle i la seva relació social). A la inversa, la resposta social de les femelles davant de l'aproximació d'un mascle, està influenciada pels *grunts* proferits pels mascles. Els resultats indiquen que aquesta calmada vocalització intergrupala no té una simple funció unitària, sinó que fa de mitjancera de manera variable en les interaccions socials del primats nohumans en el context de condicions específiques i dinàmiques.

Als drils del present estudi, els mascles mai no emeten *grunts*. Quan un mascle s'aproxima a algun altre dril i hi detecta un cert grau de desconfiança, emet alguna de les vocalitzacions del subtipus *affiliative*

alpha male, acompanyada d'una pauta visual amistosa molt clara. Cas que el que s'aproximi vocalitzant sigui un altre dril, el mascle dominant pot respondre amb algun *roar* o 2pg del tipus 2PG.

6.4.5 VOCALITZACIONS DINS EL CONTEXT SEXUAL

En moltes espècies de primat, la conducta de còpula s'acompanya d'una àmplia varietat de vocalitzacions (*grunts, chatters, screams*), que es pot observar en ambdós sexes. Sembla que les crides en context sexual es donen cap al final de les còpules. S'observen, però diferències en funció de qui copula. Sembla que els mascles adults vocalitzarien sons de baixa freqüència en copular, mentre que si són juvenils o subadults no emetrien cap so. El mateix s'observa en les femelles, que emetrien algun tipus de so menys complex o intens si copulen amb mascles no adults, a diferència de si copulen amb un mascle adult (Hrdy and Whitten, 1987).

Range i Fisher (2004), en *Cercocebus torquatus atys*, reporten que les femelles emeten crides en context sexual de fins a 10s i repartides en frases de 51 unitats. Els mascles fan algun *grunt* després d'ejacular.

També en *Theropithecus gelada* (Moos-Heilen i Sossinka, 1990) o en *Papio cynocephalus cynocephalus*, s'ha observat que les femelles (a banda de mostres visuals), anuncien el seu estat òptim per ser copulades mitjançant una vocalització (Semple *et al.*, 2002).

Todt *et al.* (1995) ens descriuen que en *Macaca mulatta* la femella adulta vocalitza just abans de marxar, després que el mascle hagi ejaculat. La femella vocalitza mirant directament als ulls del mascle i immediatament marxa. El mascle vocalitza al final de la fase d'empenta i en ejacular. En drils, tal i com he explicat, trobaríem els mateixos patrons que en *Macaca mulatta*. Mai no he observat que una femella de dril anunciï el seu estat òptim per a la còpula ni que vocalitzi en llargues frases.

6.4.6 CRIDES ANAGONÍSTIQUES

Gouzoules, Gouzoules i Marler (1984), en *Macaca mulatta*, demostren que en crides anagonístiques hi ha un reconeixement de la crida per les seves propietats acústiques, més que no una associació a la conducta que acompanya l'individu que l'emet o al seu nivell d'excitació (*arousal*). Els juvenils poden emetre fins a 5 possibles *screams* quan són atacats per un altre, indicant quines característiques quant a rang té l'agressor i quina severitat d'atac està rebent. El *noisy scream* es dona quan hi ha una interacció amb contacte físic amb un individu de rang superior; l'*arched scream*, quan l'emet un individu de rang inferior, però sense observar-se contacte físic; el *tonal* i *pulsed*, es dona en rebre agressions entre individus de rangs similars; i l'*undulated scream* l'emeten individus de rang superior quan no hi ha contacte físic amb l'agressor.

En *Macaca mulatta* van observar que si l'individu a reclutar a qui s'adreçava la crida estava dins del seu camp visual, s'alternaven les mirades entre l'individu a reclutar i agressor, indicant un cert grau de comprensió de la funció de la crida.

Segons Todt *et al.* (1995), "crying is an intra-group display that indicates psychophysical discomfort and may comprise two messages, a need for support and an announcement of disagreement". Pels trets acústics que acompanyen un *scream* és improbable l'intercanvi vocal, ja que són desagradables. En els drils hem observat que sempre que hi ha un crit de disconformitat, s'atura l'acció que s'estigués desenvolupant (joc massa violent...).

Per a Gonzoules & Gonzoules (1995), els *agonistic screams* juguen un paper destacat per sol·licitar suport d'aliats en el grup, a banda de reflectir un estat emocional. Si el reclutament d'ajuda mitjançant la vocalització es produeix, és perquè hi ha un reconeixement vocal de qui crida i la informació que transmet dóna idea de l'estat emocional en què es troba. Però s'ha observat, també en *Macaca mulatta*, que aquests crits transmeten informació sobre referents externs, facilitant dades precises sobre el succés agonístic (si hi ha contacte o no i sobre el rang de l'oponent). Aquests *screams* tindrien la funció de preservar el rang de dominància matrilineal. Sembla que el sexe de qui crida influeix la intensitat de resposta i en determinats *screams (arched)*, si l'emissor és una femella jove, la resposta és més forta que no si crida un mascle. Això es podria explicar pels *life history patterns*. Generalment, els mascles adolescents emigren del grup natal, mentre que les femelles es queden al grup i són membres dependents en la seva matrilinea per a la preservació del rang.

En mangabeis (Gonzoules & Gonzoules, 2000), s'ha observat que en un 96% dels casos, els *screams* eren vocalitzacions atonals *broadband* (similars als *noisy screams* dels rhesus); l'altre 4 % podien tenir bandes denses, components tonals de FM o harmònics. Això demostraria que també poden desenvolupar diferents *screams*. Hipòtesi: l'ocurrència infreqüent d'ajuda agonística, la manca d'una marcada influència del parentiu matrilineal en la conducta (en contrast amb els macacs, el *grooming* i altres conductes no correlacionen amb el parentiu d'aquesta espècie), i l'aparent menys severa naturalesa de les agressions (mossegades a la cua) que resulten de l'ambient social dels mangabeis no haurien afavorit l'aparició dels *screams* representacionals. En un estudi recent, Range i Fisher (2004) han vist que si hi ha una agressió amb contacte físic, l'*scream* és *noisy* i si no hi ha contacte físic, és tonal.

Hem observat diferents tipus d'*screams* en drils i també diferent resposta a l'*scream* segons qui sigui el dril emissor. Només els drils dominants responen als *screams* de drils dominants. Quan Kasimir o Ogoni (*early juvenile* i infantil de rang inferior respectivament) cridaven ningú no els ajudava, ni tan sols la seva mare quan hi havia un enfrontament amb un dril de rang superior en la jerarquia; en canvi si era N'boa (infantil de rang superior), Hanna (la seva mare i femella dominant), ràpidament intervenia. El mateix s'esdevenia quan les filles de la femella dominant (de rang superior) de Barcelona cridaven. Així, també destacaríem que quan la femella juvenil de rang inferior de Barcelona (Iladhy) cridava, qualsevol dril adult dominant la socorria. Podria estar relacionat amb els *life history patterns* de què parlava abans, ja que els mascles emigrarien i les femelles romandrien al grup natal. Així mateix, he comprovat que, com en els mangabeis, si hi ha contacte físic la representació espectrogràfica és *noisy*, mentre que si s'acusa algú d'haver rebut una agressió sense contacte físic, és tonal (*undulated*). Algun cop hem observat que en cridar un individu subadult (N'boa) emetent un *undulated tonal scream*, un individu juvenil el va socórrer emetent *defensive screams*, tot i ser el mascle adult del grup l'agressor.

6.4.7 CRIDES D'ISOLAMENT

En papions, quan una femella queda separada del seu grup o ha perdut la seva cria, emet els *contact barks*. La resposta a aquesta crida vindria condicionada pel grau de relació que hi hagués entre l'emissor i el receptor (Cheney *et al.*, 1996). Sembla, però, que les mares no contesten les seves cries quan les senten emetre els *contact bark* (Rendall *et al.*, 2000).

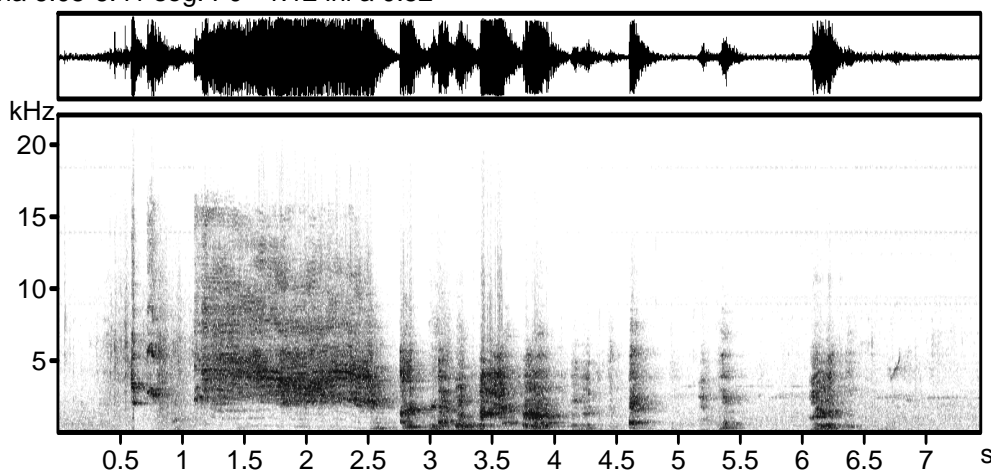
Els drils, quan han estat forçats a la separació del grup, emeten la vocalització CC. Generalment, el grup respon o bé amb alguna crida del tipus CROWING o bé amb el 2PG, els mascles adults. Tant a Hnv-1 com a Stuttgart, el CC es donava amb un patró estereotipat de tres unitats seguides, sense massa modulació de la F0 i amb algun element *noisy*, tot i ser una crida tonal, rica en harmònics.

6.4.8 VOCALITZACIONS INTERGRUPALS

Segons Cheney (1987), encontres amb d'altres grups, les femelles vervet de rang superior són les més actives i més agressives participants i les que produeixen més *wrrs*. Podríem apuntar que el mateix podria succeir amb els drils. La crida que feia la Hanna a Hannover contra el Balombe (a les observacions de Hnv-1), seria una crida defensiva/agressiva (intergrupal) i era ella, com a femella dominant, l'única que l'emetia com a resposta d'un *scream* d'algun juvenil. A les observacions de Hnv-2, Liza, la femella dominant del grup, era l'única a qui vam sentir emetre aquest tipus de vocalitzacions.

Exemple d'una seqüència d'agressió intragrupal a Hnv-1:

10t27.wav Elaine crida per demanar suport a Hanna contra el dril que habita en la instal·lació adjacent. Intergroup call (Elaine) –Scream (Elaine)- Defensive scream
 Intergroup call (Elaine) 0.56-0.88 seg. F0 = 2.07 ini a 2.76 final
 Scream (Elaine) 1.07-2.65 seg. F0 = 2.41 ini i fi 5.51 max
 Defensive scream de Hanna + Elaine 2.75-3.36 seg. F0 = H 0.43 E 1.29
 Defensive scream d'Elaine 3.39-4.29 seg. F0 = 0.60 (max 4'13)-0.60-0.43 (3 unit)
 Huff grunt Julian 4.60-4.88 seg. F0 = 2.5
 Huff grunt Hanna 5.1-5.23 seg. F0 = 2.5
 Julian 5.32-5.48 seg. F0 = 0.69
 Hanna 6.05-6.41 seg. F0 = 1.12 ini a 0.52



6.4.9 CRIDES DE MENJAR O DE CONTACTE?

El tipus de crides analitzades fins ara, senyals d'alarma, crides de reclutament i vocalitzacions intergrupals tenen una funció per a la supervivència del grup o individual o per mantenir la cohesió grupal i en aquest sentit són beneficioses per al grup o per als integrants. El problema de les crides de menjar és que aquestes tenen un component competitiu, ja que el fet d'avisar els congèneres del descobriment d'una font alimentària pressuposa el decreixement individual de la ingesta.

Ditus (1984, 1988) va ser el primer d'estudiar-les amb *Macaca sinica* a l'hàbitat natural. Va observar que, en trobar una font alimentària abundant i d'alta qualitat, els descobridors emetien crides que feien que el grup aparegués a l'indret ràpidament. La freqüència d'emissió no es corresponia amb el fet que tinguessin més o menys gana, cosa que sí afirmen d'altres autors com Elowson *et al* (1991) amb *Saguinus oedipus*. La

interpretació refencial (causa, motiu, origen) en els macacs era dubtosa, ja que els individus cridaven així que veien en aparèixer la resta del grup, els que arribaven responien als emissors en retrobar-se i, de vegades, emetien aquests tipus de crida en contextos no alimentaris (per exemple, quan entra una escletxa de sol entre els núvols un dia molt tapat). Dittus refusa una interpretació de l'*arousal*, atès que al matí quan els macacs tenen més gana no la fan. Una possible interpretació és que els animals emeten aquestes vocalitzacions reflectint un nivell d'excitació general. Personalment penso que una possible interpretació sigui que és crida de cohesió de grup emesa davant d'estímuls plaents.

Segons Seyfarth i Cheney (1997), mentre un grup progressa a la recerca de menjar es van sentint crides de contacte per tal de mantenir la cohesió en iniciar, canviar el sentit de la marxa i mirar d'evitar que els individus del grup s'extraviïn. En algunes espècies, s'ha vist que aquestes crides servien com a senyals de reclutament que atraïen els altres per tal d'obtenir aliment (Kudo, 1987). Hi ha dubtes de si aquestes crides alerten els altres per obtenir aliments o si serveixen per mantenir el contacte amb i entre els membres separats del grup. Cap estudi no ha estat capaç de demostrar que d'una manera deliberada i clarament intencional els primats comparteixin informació sobre la localització d'una font d'aliment.

Hauser i Marler (1993) descobreixen cinc crides usades en context alimentari pels *Macaca mulatta*, especialment quan troben menjar rar o escàs i molt abellidor. Les femelles vocalitzen més freqüentment que els mascles en aquests contextos. Hauser i Marler (1993), però, observen que els *rhesus*, de vegades, no profereixen les crides en trobar un menjar molt preferit, amb la qual cosa demostra un cert control voluntari sobre la crida o, potser, manifesten una certa estratègia d'engany amb el propòsit d'acumular-ne més. Si aquests individus que estan en possessió de menjar que prèviament no l'han anunciat són descoberts, reben agressions. La hipòtesi seria que aquestes crides anuncien la possessió de menjar.

Seyfarth i Cheney (1997) exposen que, en *Macaca fuscata*, s'ha vist que les mares no informen les cries de l'ubicació d'aliments amagats a la instal·lació, quan aquestes en desconeixen el lloc, tot i que les mares han presenciat com els cuidadors amagaven el menjar. Conclouen que les mares fallen en atribuir que les seves cries no comparteixen el mateix que elles. Gouzoules *et al* (1995) observen que és freqüent en poblacions captives de macacs que aquests vocalitzin en veure els cuidadors aproximar-se amb menjar, encara que tots els individus del grup vegin que s'acosten i que aquest fet sigui visible per a tots. També responen a les vocalitzacions d'altres macacs i a l'arribada d'altres membres, especialment als mascles dominants.

Aquests mateixos contextos són aplicables als drils captius, en referència al tipus CROWING i KH. Tant a Barcelona com a Hannover, els drils vocalitzen en veure el cuidador de lluny (portar menjar o no), quan senten el soroll de les galledes (estri on normalment les cuidadors transporten el menjar) i també en sentir senyals acústics que els indicarien que ben aviat el grup serà mogut per tal d'aprovisionar-los (el soroll de la porta, de la maquinària que obre les portes). En els casos en què criden anticipant-se al menjar, poden ser traslladats o no. Així doncs, el context immediat és l'aprovisionament del menjar i s'anuncia mitjançant les crides de tipus CROWING. En funció del que pretenguin transmetre farien servir una o altra vocalització dins del tipus (si és un reclam cap al cuidador el CC_whistle, si és la cohesió de grup el cc o el kak, si és un nivell d'*arousal* molt elevat el CC_noisy). Un cop estan menjant, canvien el tipus per usar crides del tipus KH (els individus no adults). Els drils van fent cadenes de KH, durant una bona estona, que puntualment poden culminar amb alguna crida del tipus CROWING. Amb el tipus KH interpreto que volen senyalar el lloc que

estan ocupant. En cas que algun dril dominant no estigui d'acord amb el lloc o font alimentària que l'altre dril li està marcant, els desplacen.

Si el grup de drils ha estat separat abans o durant l'aprovisionament, es van emetent crides del tipus CROWING, fins que el grup es retroba. Llavors, les cadenes de KH són molt més llargues, cosa que també succeeix si, en ser traslladats, a banda del menjar troben nous elements d'enriquiment conductual.

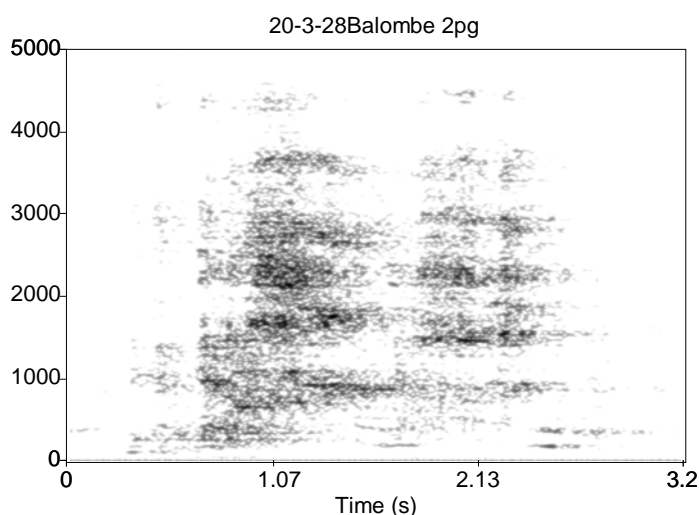
Els mascles adults de dril, en aquests contextos, són els últims a vocalitzar en les cadenes i es mostren més actius si hi ha un trasllat. En cas que les instal·lacions siguin múltiples, en canviar d'instal·lació el mascle adult, la seva entrada provoca crides del tipus KH, que anuncien la posició del qui emet.

Segons Gouzoules i Gouzoules (1995), pel fet que les vocalitzacions associades amb el menjar es donin en altres contextos, aquestes crides, més que representar el menjar, són una manifestació d'eufòria, plaer o excitació. Però és un fet que, en vocalitzar, notifiquen als altres la localització d'una font alimentària.

6.5 BREUS APUNTS SOBRE L'ONTOGÈNIA DELS DRILS CAPTIUS

Tot i no ser un objectiu de la tesi, m'agradaria fer unes breus ressenyes sobre el que he observat en l'ontogènia de la comunicació vocal en drils captius.

Hi ha certs tipus com el 2PG, els de confort, *scnt*, so fluix o el subtipus *Affilative alpha male* o la vocalització *gkh* que emeten en empènyer al final de la còpula, que són exclusives del mascle adult, la qual cosa vol dir que calen uns determinats nivells hormonals per poder ser emeses. Queden, doncs, subjectes a nivells de maduració hormonal. Per exemple, el mascle subadult de Hnv-1 (Balombe, de 6 anys d'edat) començava a emetre els 2PG, però encara no en dominava l'emissió. Si ens fixàvem amb el seu aspecte, encara no havia desenvolupat la crinera o la *fat appereance* típica dels mascles adults de dril, tot just li començaven a sortir els impressionants ullals exclusius dels mascles i la seva coloració posterior no s'havia desenvolupat, tot i que la coloració rogenca de la zona pèlvica es començava a destacar. Gosaria afirmar que començava a desenvolupar els canvis hormonals juntament amb la pràctica del 2PG.



El tipus INTERGROUP, com hem vist és exclusiu de la femella adulta dominant, però no crec que, a diferència del cas anterior, sigui degut a nivells de maduració, sinó més aviat al rol que ha de desenvolupar la femella dominant en el seu grup social com a femella alfa.

Les vocalitzacions que acompanyen la conducta sexual han estat exclusives de l'etapa adulta i subadulta. És evident que l'interès sexual té a veure amb la maduració. Els mascles adults són els que hem sentit més freqüentment en aquest estudi.

Els tipus DISCOMFORT i RECLAIM, que bàsicament es donen en contextos maternofilials, tendeixen a desaparèixer a mesura que el dril va madurant. Les de tipus RECLAIM són majoritàriament emeses en l'etapa infantil i molt escasses en la juvenil (de fet, només les femelles juvenils les emeten, mai els mascles). En la DISCOMFORT, coincideixen en ser majoritàriament emeses en l'etapa infantil, menys escasses en la juvenil i molt rares en l'etapa subadulta – només la femella subadulta de Barcelona en va emetre.

Al tipus ANAGONISTIC també s'observa un gradual decreixement en l'ús d'aquestes crides a mesura que el dril va creixent. De fet, els emissors majoritaris són els drils en l'etapa infantil, en un menor percentatge els juvenils, encara amb menys freqüència els subadults i molt rarament les femelles adultes. Mai no he sentit cap mascle adult emetre una crida d'aquest tipus. Aquest progressiu decreixement en l'emissió d'aquestes crides es deu correspondre amb el fet que, a mesura que el dril creix, aprèn a defugir les situacions de risc social. Hi ha un progressiu aprenentatge de les normes que regeixen en el grup i un aprenentatge de les pautes que expressen els seus congèneres, la qual cosa ajuda a preveure les reaccions i ajuda a evitar greus conflictes.

Justament, pels raonaments que acabem d'exposar, no resulta gens estrany constatar que no apareguin vocalitzacions agressives en l'etapa infantil. En la juvenil ja les han après a emetre dins un context adequat, però és sobretot en l'etapa subadulta i adulta que apareixen en un major percentatge.

El tipus KH és el més usat en l'etapa infantil, tot i que els juvenils també l'utilitzen freqüentment, els subadults en un percentatge inferior, mentre que les femelles adultes molt infreqüentment. Segurament, les femelles adultes substitueixen els KH pels GRUNT. Podria ser que el KH sigui un pas previ per emetre les crides CROWING.

Les vocalitzacions emeses en context lúdic són les preferides en l'etapa juvenil, tot i que també s'observen en l'etapa infantil i subadulta. Els individus adults, tot i que també se'ls ha observat jugant - en un percentatge baix- acostumen a accentuar molt les conductes que indiquen el joc (per exemple la cara de joc), però cas que vocalitzin, no ens ha quedat enregistrat. És probable que acompanyin el joc amb alguna vocalització de molt baixa intensitat (tipus *h*).

Els *grunts* també es van incrementant gradualment a mesura que el dril es va desenvolupant. Són rars en la fase infantil i, progressivament, se n'incrementa la freqüència fins que arribem a les femelles adultes, que són les que més els emeten – aquest tipus no l'emeten els drils mascles en la fase adulta, contràriament al que s'observa en papions.

Les vocalitzacions d'alarma les emeten totes les classes d'edat, majoritàriament els individus subadults – segurament és el seu rol social (Gartlan, 1970). Rarament, les han efectuat els mascles, però quan ho fan és per anunciar un nivell de perill molt elevat. A banda dels contextos explicats anteriorment, tant a Barcelona en estudis anteriors com a Stuttgart, els mascles han vocalitzat el *2-alarm bark* (màxim perill), quan en el procés d'alguna introducció d'individus nous al grup, aquest individu nou s'ha separat voluntàriament del grup. En sentir la crida d'alarma, aquest individu s'ha reunit amb el grup.

Les vocalitzacions dins del context afiliatiu són majoritàriament emeses pels juvenils (que són els que tenen el repertori dins d'aquest tipus més ampli), seguits pels subadults, les femelles adultes i en un

percentatge igual els mascles adults (amb repertori propi dins d'aquest tipus) i els infantils. Els infantils fan servir les crides afiliatives en context maternofiliat principalment. En l'edat juvenil, ja comencen a dominar les estratègies socials i és per això que les desenvolupen àmpliament en aquesta etapa – o potser com a estratègia més efectiva que no les conductes no vocals, si acompanyen la conducta amb vocalitzacions, la intenció queda expressada més clarament. En l'etapa subadulta, la freqüència va disminuint progressivament (tot i que el repertori continua sent ampli), fins a l'etapa adulta (les femelles adultes només utilitzen el *soft grunt*). Són normalment els individus de rang inferior dins d'aquestes etapes del desenvolupament els que les utilitzen més, com a ajuda en les pautes d'aproximació cap a un dril de rang superior o com estratègia de reconciliació. Els mascles les utilitzen com a èmfasi del missatge no vocal que donen.

El tipus CROWING és emès per totes les classes d'edat excepte els mascles adults. En la fase infantil és usat relativament poc, mentre que en la fase juvenil hi ha l'explosió d'aquest recurs vocal, segurament a causa del descobriment de la seva funció comunicativa. Semblaria que en l'etapa infantil es van emetent per imitació o en contextos d'alta excitació, fins al total control de la fase adulta. Les femelles adultes de rang superior emeten gairebé exclusivament el tipus cc i el pant ka.

