



UNIVERSIDADE FEDERAL DA BAHIA - UFBA

Programa de Pós-Graduação em Ecologia: Teoria, Aplicação e Valores

Mestrado em Ecologia: Teoria, Aplicação e Valores

CLARA RESENDE PIRES

**COMPLEXIDADE ACÚSTICA NA COMUNICAÇÃO ANIMAL
E SUA INFLUÊNCIA NA ECOLOGIA DOS CETÁCEOS**

Salvador, dezembro de 2021

CLARA RESENDE PIRES

**COMPLEXIDADE ACÚSTICA NA COMUNICAÇÃO ANIMAL
E SUA INFLUÊNCIA NA ECOLOGIA DOS CETÁCEOS**

Dissertação apresentada ao Programa
de Pós-Graduação em Ecologia:
Teoria, Aplicação e Valores, como parte dos
requisitos exigidos para obtenção
do título de Mestre em
Ecologia: Teoria, Aplicação e Valores.

Orientador: Prof. Dr. Marcos Roberto Rossi Santos

Co-orientador: Prof. Dr. Jeffrey Edward Podos

Salvador, dezembro de 2021

Dedico este trabalho à minha mãe e ao meu pai.

Agradecimentos

À Universidade Federal da Bahia e ao Instituto de Biologia pela infraestrutura que permitiu o desenvolvimento da minha pesquisa.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo apoio financeiro.

Ao meu orientador Prof. Marcos Rossi pelos 6 anos de mentoria, compreensão das dificuldades dos seus orientados, interesse em discutir a minha pesquisa, além do incentivo à minha independência como pesquisadora e apoio aos meus direcionamentos.

Ao meu co-orientador Prof. Jeffrey Podos pela disponibilidade e interesse em minha pesquisa, com contribuições importantes para o desenvolvimento e prosseguimento do trabalho.

Ao Prof. Hilton Japyassú por gentilmente aceitar participar da banca de acompanhamento e por contribuir com a minha pesquisa. Meu agradecimento também por me aceitar como “inquilina” do seu laboratório e pela ótima receptividade!

Aos Prof. Bruno Vilela, Prof. Pavel Dodonov, Prof. Vitor Rios e Prof. Lucas Forti por estarem sempre abertos a discutir, auxiliar e dar sugestões em nossas pesquisas.

Aos meus colegas e amigos de laboratório Amanda Ceruti, Dafne Paulina, Isabelle Luz, Rafaela Lampa, Danilo Sabino, Rafael Paulino, Esaú Marlon e Cássio Rachid por todos os bate-papos científicos e não-científicos, pelas maravilhosas companhias, e por tornarem as idas ao refeitório verdadeiras resenhas!

Ao meu colega e amigo Daniel Gonçalves por todos os socorros atendidos quando o “R” me atormentava o juízo.

Aos colegas e amigos de mestrado por tornarem o dia-a-dia mais leve e divertido.

Às minhas amigas Amanda Ceruti, Cristiane Figueiredo e Ruanna Chaves pelo compartilhamento das lamentações e vitórias tanto acadêmicas quanto da vida.

À Gilberto (Índio) por todo o carinho e companheirismo.

À minha mãe, meu pai e meu irmão por sempre apoiarem as minhas empreitadas.

Sou e sempre serei grata!

Resumo

A teoria da comunicação animal afirma que os sinais biológicos são expressões da seleção natural, sendo a sobrevivência e o sucesso na reprodução as principais forças motrizes. A comunicação acústica é uma das mais utilizadas, principalmente devido a eficiência de sua transmissão no meio. Dentre as hipóteses que permeiam a comunicação pelo som, a de adaptação acústica postula que o ambiente é um importante fator de modificação dos sinais acústicos, resultantes da interação entre indivíduos e habitat. Já a hipótese da sociabilidade na comunicação postula que com o aumento da complexidade social, os animais apresentarão maior complexidade em suas sinalizações. No entanto, pouco se sabe como ocorrem as relações envolvidas na comunicação acústica com a sociabilidade. Os animais que possuem o som como principal sentido utilizam uma ampla variedade de sinais em todas suas atividades vitais, principalmente em comportamentos sociais, sendo que a ligação entre sociabilidade e diversidade acústica pode estar relacionada com a evolução dos sons tonais. Assim, o objetivo geral do estudo foi analisar as relações envolvidas na comunicação acústica, avaliando os efeitos diretos e indiretos da complexidade social sobre a complexidade acústica, mediados pelos sinais tonais, usando os cetáceos como modelo para testes. Foi aplicada a técnica estatística de Modelagem de Equações Estruturais (MEE), utilizando-se as variáveis de tamanho de grupo, tipo de sociedade e número de filhotes para medir a complexidade social; as variáveis de tonalidade (dB), amplitude (dB) da frequência fundamental, frequência máxima (Hz), frequência mínima (Hz) e duração (s) para descrever os sinais tonais; e as variáveis de número de pontos de inflexão e número de notas para medir a complexidade acústica. De acordo com os resultados do MEE, as variáveis descritoras dos sons tonais mediaram todos os efeitos das variáveis de complexidade social. Os efeitos significativos de maior magnitude foram provenientes, principalmente, de tamanho de grupo e número de filhotes. O MEE mostrou que o número de notas teve a maior parte de sua variação ($R^2 = 0.94$) explicada, recebendo efeitos de maior magnitude dos coeficientes de caminho de tamanho de grupo e número de filhotes. Já o número de pontos de inflexão teve o menor coeficiente de determinação ($R^2 = 0.35$), a qual não recebeu efeito direto significativo de nenhuma das variáveis de complexidade social, recebendo influência apenas das variáveis descritoras dos sinais tonais. O presente estudo forneceu uma maior compreensão sobre a natureza da comunicação animal, com os sinais de comunicação dos cetáceos apresentando funções para as interações que predominam em suas sociedades, com uma nítida relação entre as estruturas sociais e a diversidade acústica dos sinais tonais vistos nos mais diferentes grupos deste táxon, demonstrando uma possível estrutura de modelagem a ser aplicada aos sistemas comunicativos.

Palavras-chave: Complexidade acústica; Complexidade social; Sinais tonais; Comunicação animal; Cetáceos; Mysticetos; Odontocetos.

Abstract

Biological signals in animal communication are subjected to evolutionary pressures and often can affect the survivorship and reproduction of senders and receivers. The communication via sound production is spread among animals and it has been considered an efficient way to change information. Both the environment and the social context are important forces regulating the properties of acoustic signals. The hypothesis of sociability in communication postulates that with increasing social complexity, animals will present greater complexity in their signals. However, little is known about how the relationships involved in acoustic communication with sociability occur. Animals which have sound as their main sense use a wide variety of signals in all their vital activities, especially in social behaviors, and the link between sociability and acoustic diversity may be related to the evolution of tonal sounds. Thus, the overall objective of the study was to analyze the relationships involved in acoustic communication by evaluating the direct and indirect effects of social complexity on acoustic complexity, mediated by tonal signals, using cetaceans as a model for testing. The statistical technique of Structural Equation Modeling (SEM) was applied, using the variables of group size, group type, and number of calves to measure social complexity; the variables of tonality (dB), amplitude (dB) of the fundamental frequency, maximum frequency (Hz), minimum frequency (Hz), and duration (s) to describe the tonal signals; and the variables of number of inflection points and number of notes to measure acoustic complexity. According to the SEM results, the variables describing the tonal sounds mediated all the effects of the social complexity variables. The significant effects of greatest magnitude came from, mainly, group size and number of calves. The SEM showed that the number of notes had most of its variance ($R^2 = 0.94$) explained, receiving effects of greater magnitude from the group size and number of calves. The number of inflection points, on the other hand, had the lowest coefficient of determination ($R^2 = 0.35$), which received no significant direct effect from any of the social complexity variables, receiving influence only from the tonal signal descriptor variables. The present study provided a greater understanding of the nature of animal communication, with the communication signals of cetaceans presenting functions for the interactions that predominate in their societies, with a clear relationship between social structures and tonal signals acoustic diversity seen in the most different groups of this taxon, demonstrating a possible modeling framework to be applied to communicative systems.

Keywords: Acoustic complexity; Social complexity; Tonal signals; Animal communication; Cetaceans; Mysticeti; Odontoceti.

Sumário

Introdução.....	8
Objetivos.....	11
Material e métodos	12
Resultados.....	19
Discussão.....	26
Conclusões.....	31
Referências	32
Material suplementar	39

Introdução

Níveis de complexidade podem ser mensurados com base em informações sobre variabilidade ou tipos de partes constituintes, número de conexões ou tipos de conexões entre as partes ou número de camadas de significado incorporado (Freeberg et al., 2012; Pollard e Blumstein, 2012).

Em geral, é esperado que os animais que vivem em grupos com maior complexidade social exibam maior complexidade em seus sistemas de sinalização, tanto no contexto de desenvolvimento do sinal, quanto na pressão da seleção social em direção ao aumento da diversidade de sinais entre grupos, populações e espécies (Freeberg et al., 2012; Krams et al., 2012).

Comparar a natureza da diferença entre o tamanho do repertório e diversidade dos sinais entre espécies e grupos que diferem em aspectos de sua sociabilidade pode auxiliar a descobrir o papel dos respectivos fatores sociais na explicação da variação observada entre os seus sistemas comunicativos (Peckre et al., 2019).

Um dos princípios centrais da teoria da comunicação afirma que os sinais biológicos são expressões da seleção natural (Farina, 2014). Para melhorar a eficácia de um sinal, é importante reduzir a perda de energia por um lado e, por outro, otimizar as informações contidas no sinal, pois a produção de sinais biológicos é sempre energeticamente cara, sendo obtida uma troca entre complexidade, confiabilidade e eficiência (Farina, 2014).

A transmissão do sinal através do meio representa mais um passo evolutivo na teoria da comunicação, constituindo-se como um caráter central na organização de todas as sociedades (Neco et al., 2018; Rubenstein e Alcock, 2019). Assim, a complexidade dos sinais que podemos observar é o resultado de uma troca entre o máximo possível de informações que podem ser transmitidas e todas as restrições ambientais e biológicas que limitam essa eficiência (Rubenstein e Alcock, 2019).

A comunicação ocorre entre animais na defesa de territórios e recursos, na busca por alimentos e parceiros, na fuga de predadores e também na identificação social. Assim, exigindo tipos especializados de respostas dirigidas a outros indivíduos por meio de sinais (Barnard, 2004; Tomecek, 2009), onde um indivíduo, no caso o emissor, envia informações para outro indivíduo, o receptor, por meio destes sinais (Searcy e Nowicki,

2005). A sobrevivência e o sucesso na reprodução das espécies representam as principais forças motrizes da comunicação animal (Rubenstein e Alcock, 2019).

Na comunicação animal, a transmissão de sinais é entendida como um benefício quando a mesma aumenta a aptidão do indivíduo no sentido da representação dos seus genes para as gerações subsequentes (Searcy e Nowicki, 2005). Essa transmissão de sinais ocorre por diversos canais sensoriais, como visual, elétrico, químico, tátil e acústico (Tomecek, 2009).

A comunicação acústica é uma das formas mais comuns de interação social no reino animal (Tomecek, 2009). Isso é devido a sua elevada eficiência de transmissão, uma vez que se propaga rapidamente em todas as direções e pode ser efetiva mesmo na ausência de luz (Tomecek, 2009). Ainda, o som é amplamente utilizado pelos animais aquáticos, devido a melhor propagação no meio líquido quando comparado ao ambiente terrestre (Au e Hastings, 2008).

A estrutura e a complexidade de sinais acústicos resultam da pressão evolutiva sobre eles (Farina, 2014). Nos processos de percepção e comunicação comuns a todas as espécies animais, uma das hipóteses acerca da evolução de sinais acústicos é descrita e discutida amplamente na literatura, a hipótese da adaptação acústica (Farina, 2014).

Formulada pela primeira vez por Morton (1975), a hipótese de adaptação acústica postula que as propriedades físicas e sociais do ambiente são importantes causas de modificação e alteração de sinais acústicos, resultando na eficiência relativa da transmissão do som entre indivíduos e o meio no qual estão inseridos (Farina, 2014).

A análise desses sinais fornece a base para avaliar os repertórios dos indivíduos e espécies, e por relacionar a variabilidade na estrutura do som à variação em outros atributos fenotípicos do sinalizador, assim como em contextos sociais e ecológicos na produção dos mesmos (Hopp et al., 1998).

O sinal sonoro deve ser o mais eficiente possível no meio em que o emissor e receptor vivem, diante de fatores que moldam a estrutura dos sinais, como as relações inter e intraespecíficas, morfologia dos animais, além das condições ambientais (Morton, 1975; Barnard, 2004; Farina, 2014).

O modo como o ambiente afeta a transmissão dos sinais acústicos pode inferir em efeitos de longo prazo (evolutivos) nos sistemas de som e receptor, sendo fatores importantes para a evolução das vocalizações de longa distância e podendo afetar a detecção e o reconhecimento dos sons (Morton, 1975; Wiley e Richards, 1978). As interações sociais entre os indivíduos também apresentam forte influência sobre as formas

de comunicação acústica e sua variabilidade, com animais mais sociais apresentando maior diversidade vocal (Henry et al., 2015).

Embora vários estudos tenham revelado correlações significativas entre variáveis sociais e comunicativas, apenas alguns examinaram e discutiram a natureza dessas conexões em detalhes (Peckre et al., 2019). É apontado que a conexão entre maiores níveis de sociabilidade e aumento da diversidade acústica pode estar relacionada com a evolução dos sinais tonais (May-Collado et al., 2007).

O som do tipo tonal possui como uma de suas características acústicas a tonalidade (Hoese et al., 2000), utilizado nos mais diversos contextos sociais entre os grupos animais (Morton, 1975; Hopp et al., 1998).

Diante dos pressupostos, levantamos as questões: A complexidade acústica seria influenciada pela complexidade social dos grupos e pelas características físicas dos sinais tonais? Seria uma estrutura mais complexa de comunicação a mais eficiente para sociedades onde as interações são mais frequentes e diversificadas? Como hipótese deste estudo, a complexidade acústica visualizada na comunicação animal é o resultado de efeitos diretos e indiretos da complexidade social dos grupos, mediados pelas características acústicas dos sinais tonais.

Especificamente, nesse trabalho apresentamos dados de complexidade social baseado em tamanho de grupo, tipo de sociedade e número de filhotes. A complexidade acústica, por sua vez foi representada por aferimentos do número de notas e número de pontos de inflexão. Já os sinais tonais foram descritos pela frequência máxima (Hz), frequência mínima (Hz), duração (s) e tonalidade (dB).

Objetivos

Objetivo Geral

O objetivo central desse trabalho foi avaliar a relação entre indicadores de complexidade social e indicadores de complexidade acústica, baseados em sinais tonais emitidos pelos animais da Ordem Cetacea.

Objetivos específicos

- Analisar os efeitos diretos e indiretos de indicadores de complexidade social (tamanho de grupo, número de filhotes e tipo de formação de sociedade) sobre indicadores de complexidade acústica (número de pontos de inflexão e número de notas).
- Analisar os efeitos diretos das características físicas descritoras dos sinais tonais (tonalidade, frequência máxima, frequência mínima e duração) sobre os indicadores de complexidade acústica (número de pontos de inflexão e número de notas).

Material e métodos

Áreas de estudo

Os dados acústicos e sociais dos cetáceos foram provenientes de três tipos de cruzeiros de pesquisa, realizados em três diferentes áreas de estudo: entre Salvador e Abrolhos (BA), Região de Costa (entre Itacaré-BA e Aracaju-SE) e Bacia de Santos (entre Florianópolis-SC e Rio de Janeiro-RJ). Como as áreas de Salvador-Abrolhos e Região de Costa se sobrepõem, as duas são representadas como uma única área no mapa da Figura 1.

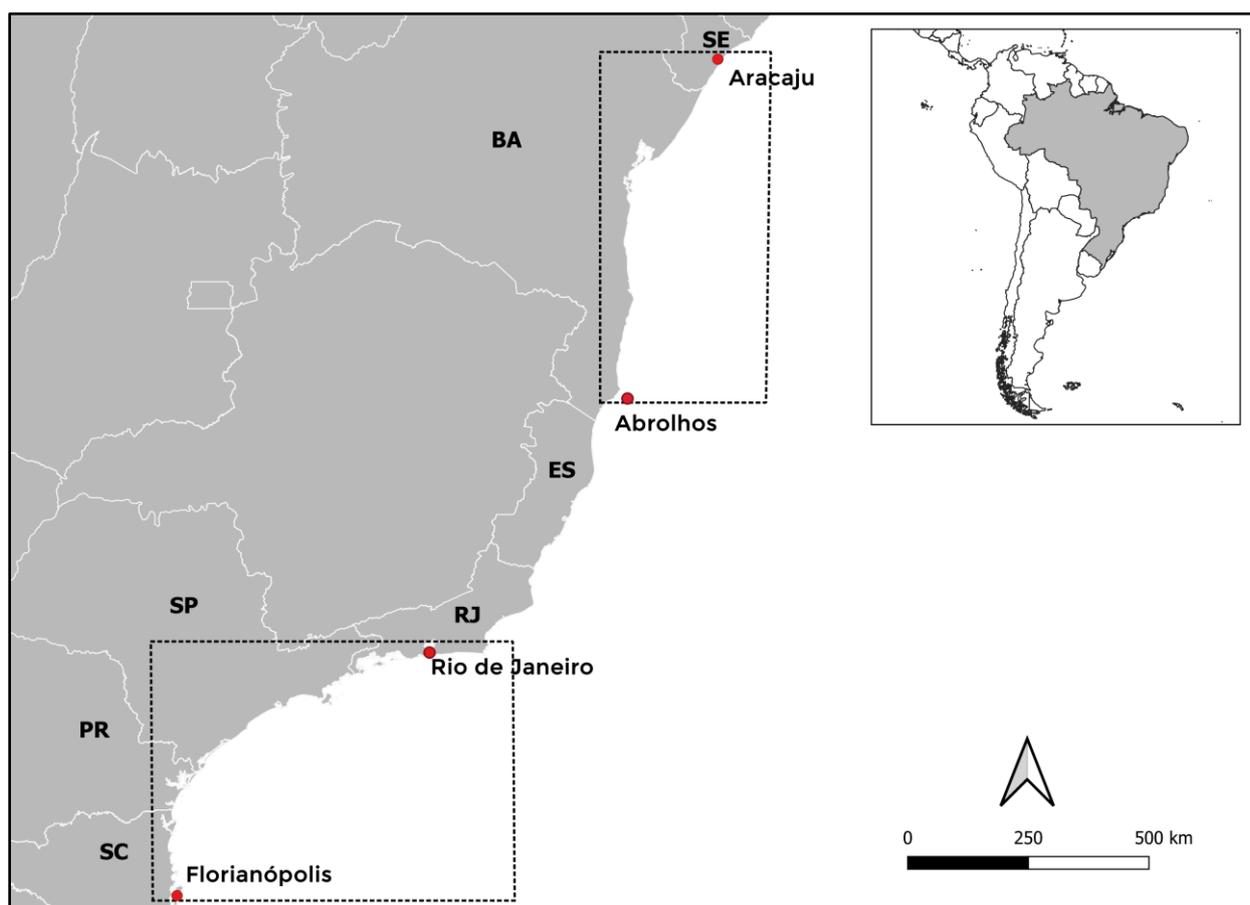


Figura 1: Abrangência das áreas de estudo – Aracaju (SE) ao Arquipélago de Abrolhos (BA), e Rio de Janeiro (RJ) a Florianópolis (SC), Brasil.

Coleta de dados

Para a área de estudo da Bacia de Santos, os dados acústicos foram coletados por meio de dois tipos de metodologia de monitoramento acústico passivo: monitoramento por meio de hidrofones rebocados por embarcação; e monitoramento por meio de transmissores via satélite (DTAG) para registro acústico digital. Os dados acústicos foram obtidos através de 1 par de hidrofones com resposta de frequência de 96 kHz, que operavam ao mesmo tempo.

Para as áreas de estudo de Salvador-Abrolhos e de Região de costa, os dados acústicos foram coletados por meio de monitoramento acústico passivo, utilizando hidrofone conectado a um gravador digital, o qual era lançado na água a partir da embarcação a cada momento que iniciasse uma gravação. Em ambas as áreas de estudo, os dados acústicos foram obtidos através de um hidrofone com resposta de frequência de 48 kHz.

Os dados do cruzeiro de pesquisa de Região de costa foram coletados entre os anos de 2005 e 2010 (Rossi-Santos, 2012). Os dados de Salvador-Abrolhos foram coletados no ano de 2016 e no ano de 2018. E os dados do cruzeiro de pesquisa da Bacia de Santos foram coletados entre os anos de 2015 e 2019. Todos os dados foram coletados por meio de monitoramento acústico passivo e observação visual de cetáceos, concomitantemente.

Análise dos dados

Com base nas amostragens acústicas dessas expedições e consultas na literatura, nós caracterizamos os índices de sociabilidade e de complexidade acústica para cada grupo de cetáceo detectado.

Complexidade social

Para seleção de nossos índices de complexidade social, foram utilizadas as variáveis de tamanho de grupo, tipos de sociedade e número de filhotes (Connor, 2000; Neco et al., 2018; Peckre et al., 2019). O tamanho de grupo e os tipos de formação de sociedade estão dentre as mais indicadas para se analisar os níveis de sociabilidade dos grupos animais (Connor, 2000; Neco et al., 2018; Peckre et al., 2019).

Os tipos de sociedade foram operacionalizados levando em consideração se uma espécie de cetáceo tem formação de sociedade do tipo fissão-fusão, estável ou solitária (Tyack e Clark, 2000). Tais dados categóricos foram extraídos a partir do que constava na literatura, para cada espécie analisada no presente estudo.

Os dados de tamanho de grupo e número de filhotes foram coletados durante os cruzeiros de pesquisa, por meio de observação visual e registrados em fichas de campo, referentes aos grupos acusticamente gravados (detecções), de cada espécie identificada em campo pela avistagem.

Complexidade acústica

Para obtenção das variáveis acústicas nós utilizamos as gravações realizadas durante os cruzeiros de pesquisa. Utilizou-se o programa Raven (Raven Pro, 2014) para inspecionar manualmente as gravações, identificar e selecionar sons tonais de boa qualidade, através da análise de espectrogramas gerados no programa. A configuração do espectrograma para análise das detecções acústicas referentes aos mysticetos foi de 3000 FFT, zoom de 4.2 kHz (eixo y) e de 10.6 segundos (eixo x). Para os odontocetos foi de 1050 FFT, zoom de 34 kHz e de 5.3 segundos.

Os sinais tonais de boa qualidade foram definidos como exibindo as seguintes características (Bazúa-Dúran e Au, 2002): (a) contornos espectrais claros do início ao fim; (b) pontos de início e fim que podiam ser identificados sem ambiguidade; (c) parâmetros acústicos podendo ser distinguidos e medidos; e (d) sinal sem evidências de cortes no limite superior do sistema de gravação acústica.

Para uma mais detalhada descrição do contorno e faixa acústica de cada som tonal, foram extraídos automaticamente 50 parâmetros acústicos da frequência fundamental (Tabela M.S.1) dos sinais selecionados, os quais foram utilizados na análise estatística de agrupamento hierárquico. Este procedimento foi realizado utilizando o algoritmo ROCCA (*Real-Time Odontocete Call Classification Algorithm*) (Oswald et al., 2007), por meio do *software* PAMGuard (Gillespie et al., 2008).

Além dos 50 parâmetros acústicos extraídos pelo ROCCA, também foram extraídos os parâmetros acústicos de tonalidade e amplitude da frequência fundamental, ambos em escala de decibéis (dB). O procedimento foi realizado através do gráfico *amplitude*

spectrum, rodado pelo pacote *Seewave* (Sueur, 2008) no programa R (RStudio Team, 2020), utilizando a função *meanspec*, a qual retorna a amplitude média relativa.

A tonalidade, ou qualidade tonal, foi medida pela amplitude relativa (dB) da frequência fundamental (F0) e do segundo harmônico (F1) de cada sinal acústico selecionado, calculando assim a diferença entre eles (F0-F1) (Hoese et al., 2000), como ilustrado na Figura 2. Sobreposto ao gráfico de *amplitude spectrum*, foi aplicado um filtro de decibéis de -6 dB, como última etapa de acurácia na seleção dos sons tonais com melhor qualidade.

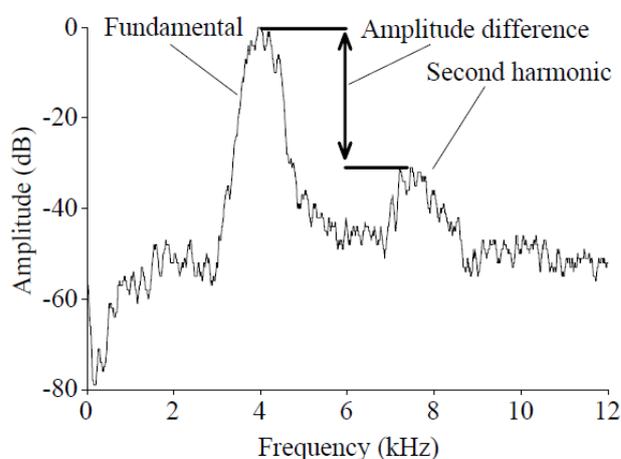


Figura 2: Exemplo de mensuração da qualidade tonal de um sinal acústico, através de um gráfico do tipo *Amplitude Spectrum*. Adaptado de Hoese et al. (2000).

Como esperava-se que as características acústicas dos sons tonais também influenciem na complexidade acústica da comunicação animal, foram utilizados 6 parâmetros acústicos dos citados acima como descritores desse tipo de sinal, os quais serão referidos como características acústicas descritoras dos sinais tonais. Foram eles: frequência mínima (Hertz), frequência máxima (Hertz), duração (segundos), número de pontos de inflexões (May-Collado et al., 2007), tonalidade (decibéis) e amplitude da frequência fundamental (decibéis) (Hoese et al., 2000).

Para seleção de nossos índices de complexidade acústica, foram utilizadas as variáveis de número e variedade de sinais acústicos distintos emitidos pelos grupos de animais. Para caracterizar a complexidade acústica, foram utilizadas as variáveis de

número de pontos de inflexões (May-Collado et al., 2007) e número de notas (Freeberg et al., 2012; Pollard e Blumstein, 2012; Fischer et al., 2016; Bolgan et al., 2018).

O número de pontos de inflexão foi extraído pelo ROCCA (procedimento descrito anteriormente), que representa uma medida de modulação do sinal tonal (May-Collado et al., 2007). O número de notas foi determinado de forma automatizada por meio de técnica de análise de agrupamento hierárquico.

Para a aplicação desta análise, foram utilizados todos os 50 parâmetros acústicos extraídos pelo ROCCA. O número de sinais tonais selecionados por detecção acústica foi limitado a um mínimo de 10 sinais e a um máximo de 50 sinais por grupo social, para evitar os vieses de sub e superamostragem, respectivamente. Detecções acústicas (grupos sociais) com tamanho amostral menor que 10 foram excluídas das análises.

Para selecionar aleatoriamente as amostras de sinais que foram utilizados nas análises estatísticas, seguiu-se as seguintes regras: Detecções com até 30 sinais de qualidade foram todas processadas e incluídas na amostra; detecções entre 31 e 100 sinais de qualidade foram processadas na ordem de 75% dos sinais, segundo seleção randômica; acima de 100: foram processados 50 sinais de acordo com seleção randômica.

Os parâmetros acústicos extraídos pelo ROCCA foram utilizados como observações descritoras dos sinais tonais na Análise de Agrupamento Hierárquico com abordagem aglomerativa (Steinbach et al., 2005), para a detecção automatizada do número de notas (agrupamentos de diferentes sinais tonais) emitidas por cada grupo social. O método foi realizado no programa R (RStudio Team, 2020), através do pacote *NbClust* (Charrad et al., 2014).

O algoritmo da análise de agrupamento hierárquico foi aplicado por meio da função *NbClust*, utilizando o critério de aglomeração do tipo *centroid* (Sokal e Michener, 1958), a medida de dissimilaridade de Mahatanhan (Seber, 1984) e o índice de validade *kl* (Krzanowshi e Lai, 1988). Como não é recomendado que o algoritmo de agrupamento dependa de uma unidade variável arbitrária, os dados foram padronizados antes da análise.

Modelagem de equações estruturais

Para testar a hipótese da pesquisa elaboramos um modelo preditivo incluindo os indicadores de complexidade social como variáveis independentes e os indicadores de

complexidade acústica como variáveis dependentes, incluindo as características físicas dos sinais tonais como variáveis mediadoras de efeito indireto (Figura 3).

Para testar esse modelo usamos o tamanho de grupo, número de filhotes e tipo de sociedade como dimensões da complexidade social; a tonalidade, amplitude da frequência fundamental, frequência máxima, frequência mínima e duração como variáveis mediadoras de efeito indireto; e o número de pontos de inflexão e número de notas como variáveis dependentes representando as dimensões da complexidade acústica.

Todos os procedimentos estatísticos foram realizados em ambiente R (RStudio Team, 2020). Para testar nossa hipótese nós realizamos a técnica estatística de Modelagem de Equações Estruturais (MEE), também conhecida como Análise ou Diagrama de Caminhos. O MEE é uma técnica de modelagem estatística multivariada, sendo uma combinação de relações lineares que permite identificar caminhos causais dentro de redes de covariáveis em interação, distinguindo assim os fatores diretos dos indiretos (Grace, 2012).

Os MEEs podem ser usados para avaliar relações de causa e efeito entre variáveis (Grace, 2012) e testar simultaneamente hipóteses à nível de sistemas que são expressas como redes complexas de interrelações entre variáveis, a partir de um modelo teórico estabelecido anteriormente à análise (Grace, 2006). No presente estudo, o modelo de equações estruturais aplicado foi do tipo “por partes”, que permite assim mensurar tanto os efeitos diretos quanto indiretos entre as variáveis (Grace, 2012).

A direcionalidade das relações esperadas das variáveis supracitadas, assim como os efeitos positivos ou negativos esperados para cada relação estão ilustrados no Modelo Inicial de Equações Estruturais (Figura 3). Os efeitos indiretos entre as variáveis com relações significativas foram calculados através da multiplicação dos valores dos coeficientes de caminho padronizados.

As espécies foram incluídas como um efeito aleatório no MEE para controlar possíveis efeitos de autocorrelação filogenética, pois há a possibilidade de que valores semelhantes em uma dada característica seja devida a homologia das espécies relacionadas (Stearns e Hoekstra, 2000).

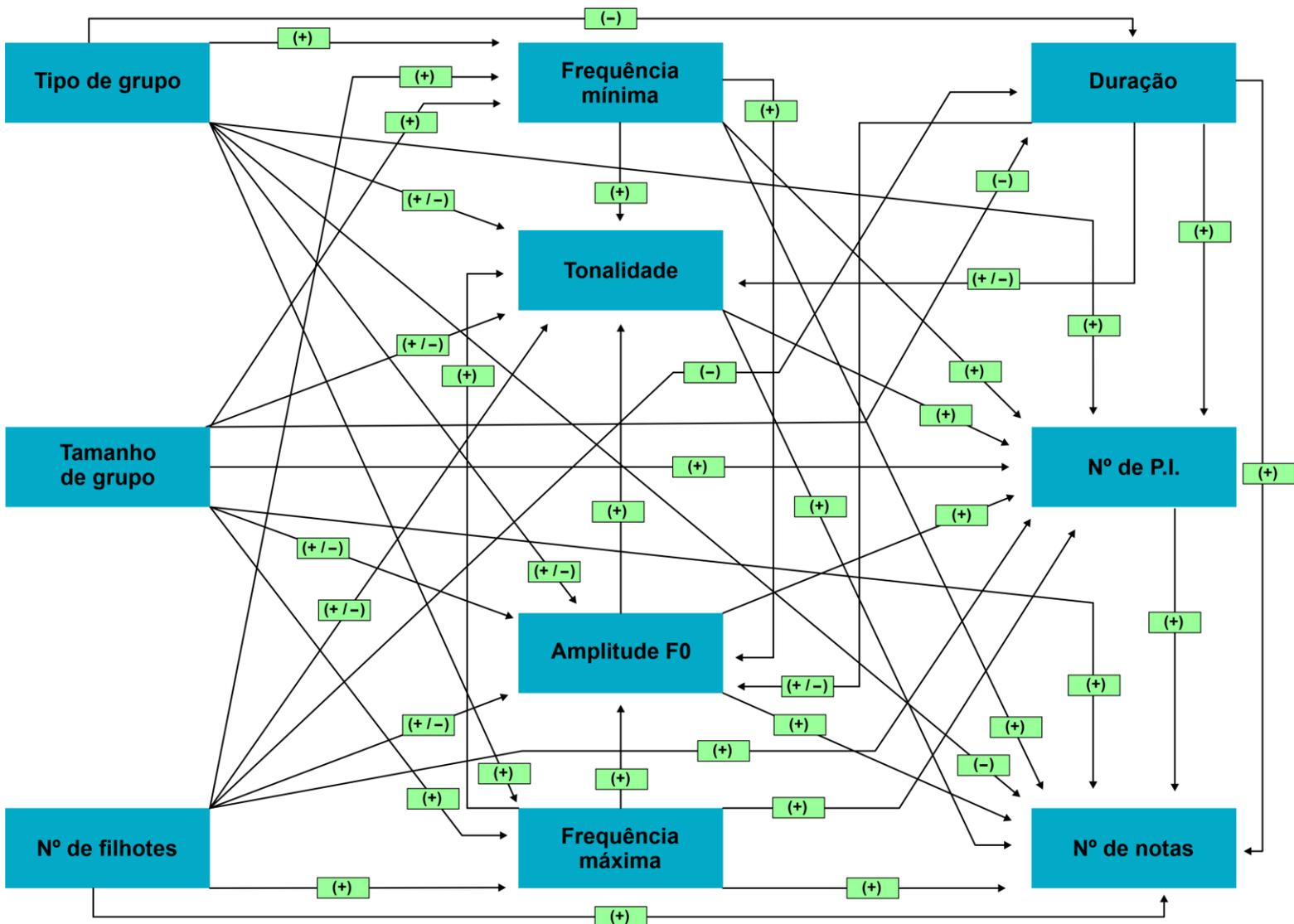


Figura 3: Diagrama de caminhos ou Modelo Inicial de Equações Estruturais (MEE) do tipo “por partes”, ilustrando a direcionalidade das relações hipotéticas envolvidas durante a comunicação acústica, com a influência da complexidade social sobre a complexidade acústica dos sinais, mediadas pelas características acústicas descritoras dos sons tonais. A direcionalidade das setas indica o sentido de causa e efeito entre as variáveis do modelo. Os efeitos positivos ou negativos esperados das relações hipotéticas entre as variáveis são informados entre parênteses sobre as setas.

Para aplicação do MEE, é recomendado a adição de caminhos indicados como significativos (caminhos faltantes) durante a análise, que não foram antes mencionados na construção do modelo (Grace, 2006). Como o objetivo foi obter a melhor previsão possível das relações envolvidas na comunicação acústica, foi avaliado e adicionado ao modelo hipotético inicial os caminhos indicados como significativos. Assim, ao modelo

final foram adicionadas as frequências máxima e mínima como preditoras da variável de duração. A Análise de Caminhos foi modelada pelo pacote *piecewiseSEM* (Lefcheck, 2016), no programa R (RStudio Team, 2020).

Resultados

Foram selecionados 697 sinais tonais de boa qualidade, oriundos de 22 detecções, as quais reuniram 12 espécies de cetáceos (ver abaixo). As detecções variaram em composição de 1 até 300 indivíduos (tipo de sociedade fissão-fusão). O número de filhotes (quando presentes) por detecção variou de 1 a 10 indivíduos.

Por meio de revisão bibliográfica nós caracterizamos as detecções segundo o comportamento social da espécie. Para o tipo de sociedade solitário, 2 espécies foram identificadas, *Megaptera novaeangliae* (Clapham, 2000) e *Balaenoptera borealis* (Horwood, 2018). Para o tipo de sociedade estável, 4 espécies foram identificadas, *Grampus griseus* (Baird, 2009), *Globicephala* sp. (Alves et al., 2013), *Feresa attenuata* (Baird, 2016) e *Orcinus orca* (Ford et al., 2000).

Para o tipo de sociedade fissão-fusão, 6 espécies foram identificadas: *Stenella longirostris* (Norris et al., 1994), *Stenella attenuata* (Perrin, 2001), *Stenella clymene* (Jefferson et al., 1995), *Stenella frontalis* (Perrinet et al., 1994), *Tursiops truncatus* (Wells, 2003) e *Peponocephala electra* (Aschettino et al., 2011).

Efeitos da sociabilidade sobre a comunicação acústica

O diagrama de caminhos (Figura 4) mostrou que o tipo de sociedade solitário foi a única variável preditora com efeito negativo sobre a frequência mínima, apresentando um coeficiente de caminho padronizado de $\beta = -1.48$, explicando mais da metade da variação deste parâmetro, o qual apresentou um coeficiente de determinação de $R^2 = 0.79$. Os valores dos coeficientes de caminho padronizados do tipo de formação de sociedade são mostrados na Tabela 1.

O número de filhotes apresentou efeito positivo apenas sobre o número de notas, com o maior coeficiente de caminho padronizado do modelo ($\beta = 2.71$). No entanto, o número de filhotes apresentou efeitos negativos sobre a tonalidade ($\beta = -0.37$), a amplitude da F0 ($\beta = -1.47$) e a duração do sinal ($\beta = -0.88$).

O tipo de sociedade também obteve um dos maiores coeficientes de caminho padronizado com efeito positivo no modelo, neste caso, sobre a tonalidade do sinal ($\beta = 2.16$). Das relações com efeito negativo, o maior coeficiente de caminho padronizado foi na relação entre tipo de sociedade e amplitude da F0, com $\beta = -1.92$ para a sociedade do tipo solitário.

O tipo de sociedade não apresentou efeito direto sobre qualquer variável de complexidade acústica, tendo efeitos diretos apenas sobre as características acústicas descritoras dos sinais tonais. O tipo de sociedade obteve um efeito negativo sobre a tonalidade do sinal, onde o tipo fissão-fusão apresentou coeficiente de caminho padronizado de $\beta = -0.97$.

O tipo de sociedade também afetou a frequência máxima, sendo que a sociedade do tipo solitário obteve $\beta = -0.77$ enquanto o tipo estável teve $\beta = -0.56$ sobre a duração do sinal. O tipo fissão-fusão apresentou coeficiente de caminho padronizado de $\beta = 0.65$ sobre a frequência máxima.

O tamanho de grupo apresentou efeito inversamente proporcional sobre o número de notas, com $\beta = -1.66$, enquanto o número de pontos de inflexão não foi afetado. O tamanho de grupo apresentou efeitos diretos sobre as características acústicas descritoras dos sinais tonais, com $\beta = 0.74$ para tonalidade, $\beta = 1.04$ para amplitude da F0 e $\beta = 0.85$ para duração do sinal.

O número de notas teve o maior coeficiente de determinação do modelo, com a maior parte de sua variação explicada ($R^2 = 0.94$), recebendo efeitos de maior magnitude de tamanho de grupo ($\beta = -1.66$) e número de filhotes ($\beta = 2.71$). O número de notas também recebeu influência da frequência mínima ($\beta = -0.34$), amplitude da F0 ($\beta = 0.10$), tonalidade ($\beta = 0.13$), frequência máxima ($\beta = -0.19$) e duração do sinal ($\beta = -0.12$).

O número de pontos de inflexão teve o menor coeficiente de determinação do modelo, com $R^2 = 0.35$, não tendo efeitos diretos de nenhuma das variáveis de complexidade social. Entretanto, a mesma sofreu efeitos diretos de baixa magnitude da frequência máxima ($\beta = 0.28$), tonalidade ($\beta = 0.13$) e duração ($\beta = 0.20$) do sinal.

A frequência máxima e a amplitude da F0 tiveram grande parte de suas variações explicadas no modelo, com coeficientes de determinação condicional de $R^2 = 0.87$ e $R^2 =$

0.85, respectivamente. A frequência máxima recebeu influência da frequência mínima ($\beta = 0.47$) e dos tipos de sociedade ($\beta = -0.77$ para tipo solitário e $\beta = 0.65$ para tipo fissão-fusão). A amplitude F0 recebeu influência negativa do número de filhotes ($\beta = -1.47$), positiva do tamanho de grupo ($\beta = 1.04$), frequência mínima ($\beta = 0.14$) e duração do sinal ($\beta = 0.11$). O tipo de sociedade também afetou a amplitude F0, com efeito negativo sobre o tipo de sociedade solitário ($\beta = -1.92$).

A duração do sinal apresentou um dos menores coeficiente de determinação do modelo, com $R^2 = 0.41$, recebendo efeito direto do tamanho de grupo ($\beta = 0.85$), número de filhotes ($\beta = -0.88$) e frequência máxima ($\beta = 0.29$). A duração de sinal também foi afetada pelo tipo de sociedade, apresentando coeficiente negativo para o tipo estável ($\beta = -0.56$).

A tonalidade teve mais da metade de sua variação explicada, com um coeficiente de determinação condicional de $R^2 = 0.75$, e foi influenciada por tamanho de grupo ($\beta = 0.74$), número de filhotes ($\beta = -0.37$), frequência máxima ($\beta = 0.31$), amplitude da F0 ($\beta = 0.47$), duração ($\beta = -0.11$), frequência mínima ($\beta = 0.21$) e tipo de sociedade solitário ($\beta = 2.16$) e tipo de sociedade fissão-fusão ($\beta = -0.97$).

A frequência máxima apresentou efeito positivo sobre o número de pontos de inflexão ($\beta = 0.28$), tonalidade ($\beta = 0.13$) e duração do sinal ($\beta = 0.20$).

O MEE mostrou caminhos mais complexos, como o efeito total do tipo de sociedade solitário na tonalidade, que inclui tanto o efeito positivo direto ($\beta = 2.16$), quanto um efeito indireto (Tabela 2) negativo mediado pela amplitude da F0 ($\beta = -1.92 \times 0.47 = -0.90$). O efeito indireto do número de filhotes, mediado pela amplitude da F0, na tonalidade ($\beta = -1.47 \times 0.47 = -0.69$) apresentou maior magnitude do que o efeito direto ($\beta = -0.37$).

Foi possível analisar relações entre determinadas variáveis que somente se apresentaram como efeitos indiretos, a exemplo dos atributos de sociabilidade sobre os atributos de complexidade acústica. O tamanho de grupo, número de filhotes, e os tipos de sociedade apresentaram efeitos sobre o número de pontos de inflexão somente por meio de efeitos indiretos, conforme consta na Tabela 2.

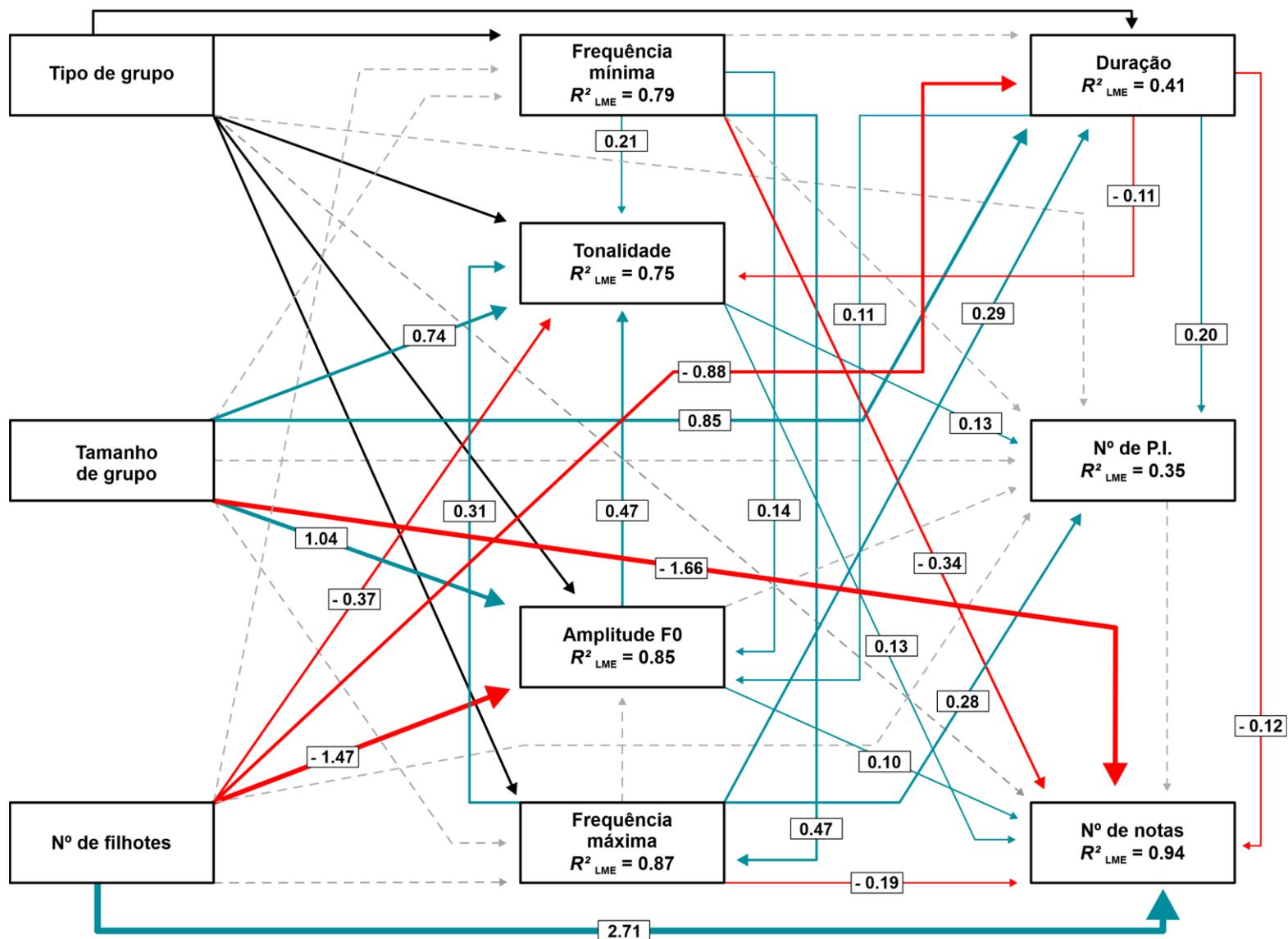


Figura 4: Diagrama de caminhos ou Modelo de Equações Estruturais (MEE) do tipo por partes, para analisar as relações envolvidas durante a comunicação acústica, avaliando os efeitos da complexidade social sobre a complexidade acústica, mediados pelas características acústicas descritoras dos sons tonais. Sinais tonais $n = 697$, grupos sociais $n = 22$. A direcionalidade das setas indica o sentido de causa e efeito entre as variáveis do modelo. Setas cinzas tracejadas representam relações não significativas ($p \geq 0.05$). Os coeficientes de determinação (R^2) condicional (derivados de efeitos fixos e aleatórios) são mostrados para todas as variáveis resposta e os coeficientes de caminho padronizados são mostrados para todas as relações significativas. Os efeitos positivos e negativos entre as variáveis são representados por setas azuis e vermelhas, respectivamente, com as larguras das setas proporcionais aos tamanhos dos efeitos (coeficientes de caminho padronizados). As setas pretas representam as relações significativas da variável preditora categórica de tipo de sociedade que, por não apresentar valores contínuos e ser constituída por variáveis qualitativas, tem os valores dos coeficientes de caminho padronizados significativos informados na Tabela 1.

Tabela 1: Valores dos coeficientes de caminho padronizados significativos dos efeitos diretos do tipo de formação de sociedade sobre as características acústicas descritoras dos sinais tonais no modelo de equações estruturais

Variável preditora (Tipo de sociedade)	Variável resposta	Coefficiente de caminho padronizado (β)
Fissão-fusão	Tonalidade	-0.97
Solitário	Tonalidade	2.16
Solitário	Amplitude F0	-1.92
Estável	Duração	-0.56
Solitário	Frequência mínima	-1.48
Solitário	Frequência máxima	-0.77
Fissão-fusão	Frequência máxima	0.65

Os tipos de sociedade solitário e fissão-fusão somente apresentaram relação significativa com o número de notas por meio de efeitos indiretos, a citar o efeito indireto do tipo de sociedade solitário, mediado pela frequência mínima, no número de notas ($\beta = -1.48 \times -0.34 = 0.50$). Os tipos de sociedade solitário e fissão-fusão também apenas apresentaram relação significativa sobre a variável de duração por meio de efeitos indiretos (Tabela 2).

O tamanho de grupo e número de filhotes se constituíram como bons preditores do número de notas. No entanto, o número de pontos de inflexão apresentou o menor coeficiente de determinação condicional do modelo, com $R^2 = 0.35$, seguido da variável de duração do sinal, com coeficiente de determinação condicional de $R^2 = 0.41$.

Em suma, os resultados principais do MEE foram que o número de filhotes apresentou o maior coeficiente de caminho do modelo, com efeito positivo apenas sobre o número de notas. Já o tipo de sociedade não apresentou efeito direto na complexidade acústica, com efeitos diretos somente sobre as características acústicas dos sinais tonais. O tamanho de grupo apresentou efeito negativo sobre o número de notas.

O número de notas teve a maior parte de sua variação explicada, recebendo efeitos de maior magnitude das variáveis de tamanho de grupo e número de filhotes. O número de pontos de inflexão teve o menor coeficiente de determinação do modelo, não recebendo efeito direto significativo de nenhuma das variáveis de complexidade social,

apenas recebendo efeito direto significativo (de baixa magnitude) da tonalidade, duração e frequência máxima do sinal. E as variáveis descritoras dos sons tonais, como tonalidade e amplitude da F0, mediaram os efeitos de todas as variáveis de complexidade social.

Assim, por meio da técnica estatística de modelagem de equações estruturais, foi possível responder ao objetivo do estudo: analisar as relações envolvidas na comunicação acústica, avaliando os efeitos diretos e indiretos das variáveis de complexidade social sobre as variáveis de complexidade acústica, mediados pelas características acústicas descritoras dos sinais tonais, usando como modelo para testes os representantes da Ordem Cetacea.

Tabela 2: Efeitos indiretos entre as variáveis de complexidade social e as variáveis acústicas, mediados pelos parâmetros acústicos de duração (s), frequência mínima (Hz), frequência máxima (Hz), tonalidade (dB) e amplitude (dB) da frequência fundamental (F0).

Variável preditora	Variável mediadora	Variável resposta	Efeito indireto
Tipo de sociedade (Estável)	Duração	Nº de P.I.	$(-0.56) \times (0.20) = -0.112$
Tipo de sociedade (Estável)	Duração	Nº de notas	$(-0.56) \times (-0.12) = 0.07$
Tipo de sociedade (Estável)	Duração	Tonalidade	$(-0.56) \times (-0.11) = 0.06$
Tipo de sociedade (Estável)	Duração	Amplitude F0	$(-0.56) \times (0.11) = -0.06$
Tipo de sociedade (Solitário)	Frequência mínima	Frequência máxima	$(-1.48) \times (0.47) = -0.70$
Tipo de sociedade (Solitário)	Frequência mínima	Amplitude F0	$(-1.48) \times (0.14) = -0.21$
Tipo de sociedade (Solitário)	Frequência mínima	Nº de notas	$(-1.48) \times (-0.34) = 0.50$
Tipo de sociedade (Solitário)	Frequência mínima	Tonalidade	$(-1.48) \times (0.21) = -0.31$
Tipo de sociedade (Fissão-fusão)	Tonalidade	Nº de P.I.	$(-0.97) \times (0.13) = -0.13$
Tipo de sociedade (Solitário)	Tonalidade	Nº de P.I.	$(2.16) \times (0.13) = 0.28$
Tipo de sociedade (Fissão-fusão)	Tonalidade	Nº de notas	$(-0.97) \times (0.13) = -0.13$
Tipo de sociedade (Solitário)	Tonalidade	Nº de notas	$(2.16) \times (0.13) = 0.28$
Tipo de sociedade (Solitário)	Amplitude F0	Tonalidade	$(-1.92) \times (0.47) = -0.90$
Tipo de sociedade (Solitário)	Amplitude F0	Nº de notas	$(-1.92) \times (0.10) = -0.19$
Tipo de sociedade (Fissão-fusão)	Frequência máxima	Tonalidade	$(0.65) \times (0.31) = 0.20$

Tipo de sociedade (Solitário)	Frequência máxima	Tonalidade	$(-0.77) \times (0.31) = -0.24$
Tipo de sociedade (Fissão-fusão)	Frequência máxima	Duração	$(0.65) \times (0.29) = 0.19$
Tipo de sociedade (Solitário)	Frequência máxima	Duração	$(-0.77) \times (0.29) = -0.22$
Tipo de sociedade (Fissão-fusão)	Frequência máxima	Nº de P.I.	$(0.65) \times (0.28) = 0.18$
Tipo de sociedade (Solitário)	Frequência máxima	Nº de P.I.	$(-0.77) \times (0.28) = -0.22$
Tipo de sociedade (Fissão-fusão)	Frequência máxima	Nº de notas	$(0.65) \times (-0.19) = -0.12$
Tipo de sociedade (Solitário)	Frequência máxima	Nº de notas	$(-0.77) \times (-0.19) = 0.15$
Tamanho de grupo	Tonalidade	Nº de P.I.	$(0.74) \times (0.13) = 0.10$
Tamanho de grupo	Tonalidade	Nº de notas	$(0.74) \times (0.13) = 0.10$
Tamanho de grupo	Amplitude F0	Tonalidade	$(1.04) \times (0.47) = 0.49$
Tamanho de grupo	Amplitude F0	Nº de notas	$(1.04) \times (0.10) = 0.10$
Tamanho de grupo	Duração	Amplitude F0	$(0.85) \times (0.11) = 0.09$
Tamanho de grupo	Duração	Tonalidade	$(0.85) \times (-0.11) = -0.09$
Tamanho de grupo	Duração	Nº de P.I.	$(0.85) \times (0.20) = 0.17$
Tamanho de grupo	Duração	Nº de notas	$(0.85) \times (-0.12) = -0.10$
Nº de filhotes	Tonalidade	Nº de P.I.	$(-0.37) \times (0.13) = -0.05$
Nº de filhotes	Tonalidade	Nº de notas	$(-0.37) \times (0.13) = -0.05$
Nº de filhotes	Duração	Amplitude F0	$(-0.88) \times (0.11) = -0.10$
Nº de filhotes	Duração	Tonalidade	$(-0.88) \times (-0.11) = -0.10$
Nº de filhotes	Duração	Nº de P.I.	$(-0.88) \times (0.20) = -0.18$
Nº de filhotes	Duração	Nº de notas	$(-0.88) \times (-0.12) = 0.11$
Nº de filhotes	Amplitude F0	Tonalidade	$(-1.47) \times (0.47) = -0.69$
Nº de filhotes	Amplitude F0	Nº de notas	$(-1.47) \times (0.10) = -0.15$

Discussão

O presente estudo tem como hipótese geral que a complexidade acústica visualizada na comunicação animal é o resultado de relações diretas e indiretas da complexidade social dos grupos, mediadas pelas características acústicas descritoras dos sinais tonais. Todas as relações e efeitos (positivos e/ou negativos) esperados para o estudo são ilustradas na Figura 3, na seção de Material e Métodos.

Uma das predições do estudo foi de que as características físicas descritoras dos sinais tonais mediarão os efeitos indiretos dos índices de complexidade social. De acordo com os resultados do modelo de equações estruturais (MEE), as variáveis utilizadas como descritoras dos sons tonais, como tonalidade e amplitude da F0, mediarão todas as variáveis de complexidade social, assim como era esperado. O único efeito indireto que apresentou coeficiente de caminho com maior magnitude, quando comparado ao efeito direto, foi a influência da variável de número de filhotes.

Como apontado na literatura, a conexão entre a complexidade social e a complexidade acústica pode estar relacionada com a evolução dos sinais tonais (May-Collado et al., 2007), utilizados nos mais diversos contextos sociais entre os grupos animais (Hopp et al., 1998; Herzing, 2000; Tyack e Clark, 2000).

Como esperado, os resultados do MEE mostraram que os efeitos significativos com os maiores valores de coeficiente de caminho (de maior magnitude) foram os provenientes das variáveis de complexidade social, principalmente tamanho de grupo e número de filhotes. O MEE mostrou que a variável de complexidade acústica de número de notas teve o maior coeficiente de determinação ($R^2 = 0.94$) do modelo, recebendo efeitos de maior magnitude dos coeficientes de caminho das variáveis de complexidade social de tamanho de grupo e número de filhotes. Desta forma, nesse estudo, se aceita a hipótese de que a variável de complexidade acústica, medida pelo número de notas, seja influenciada pelas variáveis de complexidade social.

Já a variável de complexidade acústica de número de pontos de inflexão (P.I.) teve o menor coeficiente de determinação ($R^2 = 0.35$) do modelo. O número de P.I. não recebeu efeito direto significativo de nenhuma das variáveis de complexidade social. O número de P.I. recebeu influência direta significativa apenas das variáveis de tonalidade, duração e frequência máxima, todas com efeitos positivos de baixas magnitudes. Assim,

se rejeita a hipótese de que a complexidade acústica, medida pela variável de número de P.I., seja influenciada pelos índices de complexidade social.

A variação no número de P.I. pode estar relacionada com as características acústicas descritoras dos sinais tonais (como representado nos resultados do presente estudo), diferentes estados comportamentais (Bazúa-Durán e Au, 2004; Hernandez et al., 2010), variabilidade individual (Steiner, 1981; Ding et al., 1995; May-Collado e Wartzok, 2008) e as limitações físicas do ambiente (Steiner, 1981; Rendell et al., 1999; Azzolin et al., 2013).

As interações sociais entre os indivíduos também apresentam forte influência sobre as formas de comunicação acústica e sua variabilidade (Henry et al., 2015). Como uma das predições do estudo, quanto maior for a complexidade social (representada pelas variáveis de tamanho de grupo, tipo de sociedade e número de filhotes), maior será a complexidade acústica (representada pelas variáveis de número de pontos de inflexão e número de notas).

A variável de complexidade social de tipo de grupo não apresentou efeito direto significativo nas variáveis de complexidade acústica no MEE. Assim, de acordo com os resultados do MEE, se rejeita a hipótese de que a complexidade social (representada pela variável de tipo de formação de sociedade) influencie nos índices complexidade acústica. Os tipos de grupo apresentaram efeito direto significativo apenas sobre as características físicas descritoras dos sinais tonais.

Nós supomos que os tipos de formação de grupo influenciem na emissão de sinais mais eficientes para comunicação de curta ou de longa distância, assim seus efeitos são nas características físicas descritoras dos sinais tonais, como frequência mínima, frequência máxima e duração. De acordo com os resultados do MEE, os efeitos diretos significativos do tipo de grupo foram exatamente em todas as variáveis representantes das características físicas descritoras dos sinais tonais.

O tipo de grupo solitário apresentou efeitos negativos sobre a frequência máxima, a frequência mínima e a amplitude da F0, e apresentou efeito positivo sobre a tonalidade. Já o tipo de grupo fissão-fusão apresentou efeito negativo na tonalidade, e efeito positivo na frequência máxima.

É apontado que uma maior concentração de energia na frequência fundamental (Morton, 1975; Wiley e Richards, 1982; Brumm e Slater, 2006) e valores mais baixos da frequência fundamental (Fitch, 1995; Langbauer Jr., 2000; Naguib, 2003) favoreçam a transmissão mais eficiente dos sinais à maiores distâncias. Os tipos de grupo solitário e

fissão-fusão apresentaram efeitos contrários nas variáveis de tonalidade e frequência máxima. Ambos representam os extremos de sociabilidade dos tipos de grupos dos cetáceos (Tyack, 1986, 2000).

Os efeitos do tipo de grupo solitário para a tonalidade e amplitude da F0 podem ser relacionados com a hipótese de que, além de emitirem sinais mais eficientes para propagação à longas distâncias (sinais mais tonais e com baixos valores de frequência), também podem alterar para sinais com a energia distribuída em muitos harmônicos (menor amplitude da F0) para facilitar a localização e direcionalidade da fonte emissora (Wiley e Richards, 1978; Dooling, 1982; Lammers et al., 2003).

A localização e direcionalidade da fonte emissora são primordiais no reconhecimento individual e coesão social em formações temporárias do tipo de sociedade solitário, como na comunicação entre mãe e filhote (Whitehead, 2008). Essa hipótese é apoiada pelo fato de que metade das detecções de tipo de sociedade solitário tinha a presença de filhote. E, assim como o tipo de grupo, a variável de número de filhotes também apresentou efeito negativo nas variáveis de amplitude da F0 e tonalidade.

No caso da variável de complexidade social de tamanho de grupo, o efeito foi inversamente proporcional, com efeito negativo significativo sobre o número de notas no MEE. Ou seja, maior o grupo, menor a quantidade de notas emitidas pelo grupo. A variável de tamanho de grupo não apresentou efeito significativo na variável de complexidade acústica de número de P.I., e apresentou efeitos significativos sobre as características físicas descritoras dos sinais tonais de tonalidade, amplitude da F0 e duração, todos com efeito positivo.

Baseado nos resultados do MEE, levando em consideração o número de notas de um grupo social pelo número de indivíduos que formam o mesmo grupo social, grupos grandes emitem repertórios acústicos menores quando comparado a indivíduos solitários e/ou grupos pequenos, que apresentaram um maior número de notas por grupo. Nós notamos que grupos grandes emitem repertórios acústicos menores quando comparado a indivíduos solitários e/ou grupos pequenos, que apresentam um maior número de notas por grupo.

Em grandes grupos sociais o reconhecimento e identificação individual é primordial para atividades de coesão entre muitos indivíduos interagindo ao mesmo tempo (Whitehead, 2008). Nesse caso, que cada indivíduo emite sinais únicos, como sinais-assinatura, favorecendo o reconhecimento e identificação individual dentro de um grande

grupo social (Caldwell e Caldwell, 1965; Cook et al., 2004; Harley, 2008; Quick e Janik, 2012), como visualizado nos odontocetos que formam grandes grupos.

Assim, é possível que cada indivíduo invista na emissão repetitiva de poucos sinais únicos. É apontado que a emissão estereotipada de sinais redundantes é mais eficiente para o reconhecimento entre muitos indivíduos (Morton, 1975, 1977; Wiley e Richards, 1978; Aubin e Jouventin, 2002), como predito pela teoria matemática da informação (Shannon, 1948).

Também notamos que grupos menores apresentaram maior quantidade de sinais diferentes emitidos por um único indivíduo. Os mysticetos formam pequenas associações temporárias em torno de um recurso, como alimentos ou fêmeas, e produzem amplos repertórios acústicos conhecidos como cantos (Tyack, 1981; Cholewiak et al., 2013), para a atração de possíveis parceiros sexuais e/ou para a competição entre machos. Portanto, é possível que essa ampla variedade de sinais tenha uma vantagem reprodutiva para esses animais de comportamento mais solitário.

O tamanho de grupo também teve efeito positivo na duração do sinal, assim como o grupo do tipo estável, que apresentou sinais com menores durações do que o previsto pelo modelo. As formações sociais estáveis geralmente formam grupos relativamente pequenos (Ford et al., 2000; Riesch et al., 2006). Há uma teoria de que em ambientes ruidosos, como em grandes grupos animais, os indivíduos aumentem a duração dos sinais para otimizar sua detectabilidade (Klump, 1996). Assim, é possível que os sinais emitidos por animais de grupos pequenos apresentem menor duração de sinal, tal qual o padrão que encontramos no presente trabalho.

É apontado que a composição dos grupos de cetáceos, em relação ao número de filhotes, também apresenta influência na diversidade dos sinais emitidos (Hawkins e Gartside, 2010). O número de filhotes apresentou efeito positivo sobre o número de notas e isso provavelmente se deve ao fato de que os filhotes, por se encontrarem em estágio de desenvolvimento cognitivo e aprendizagem vocal (Fripp et al., 2005), emitem uma quantidade maior de sinais diferentes (notas) quando comparados aos adultos que emitem, em maior quantidade, os sinais-assinatura (Fripp e Tyack, 2008; Kuczaj, 2014).

Além disso, a presença de filhotes estimula a emissão de novos e diversificados sinais para a comunicação entre mãe e filhote, como chamadas de retomada da prole emitidas pelas mães, ou sinais de contato emitidos pelos filhotes, como se estivessem chamando pela mãe (Smolker et al., 1993; Parks et al., 2005; Kuczaj et al., 2015; Dombroski et al., 2016).

Como esperado, as variáveis das características físicas dos sons tonais apresentaram efeitos diretos de menor magnitude sobre os índices de complexidade acústica, quando comparados com os efeitos dos índices de complexidade social. A frequência mínima e frequência máxima exerceram efeito positivo sobre a tonalidade e amplitude da F0 dos sinais provavelmente porque os sinais de alta frequência sofrem maior atenuação no meio (Morton, 1975, 1977) e são apontados como mais utilizados para a comunicação à curtas distâncias (Wiley e Richards, 1978). Portanto, a maior concentração de energia em poucas faixas de frequência e sinais com alta amplitude (dB) na frequência fundamental favoreçam a transmissão máxima da informação contida no som (Wiley e Richards, 1982).

Como esperado, a tonalidade e a amplitude da F0 apresentaram efeito positivo sobre as variáveis de complexidade acústica, ou seja, sinais com maior tonalidade (maior concentração de energia (dB) em poucas faixas de frequência) e com alta amplitude (dB) na frequência fundamental (F0), influenciaram em uma maior modulação dos sinais emitidos (número de P.I.) e no maior número de notas.

Os maiores os valores de frequência máxima e frequência mínima dos sinais tonais implicaram em menores números de notas emitidas por detecção. Tais resultados podem ser relacionados com a hipótese de que animais mais gregários emitem sinais para comunicação à curta distância, com características acústicas descritoras para uma maior direcionalidade na transmissão da informação, favorecida por altos valores da frequência fundamental dos sinais (Wiley e Richards, 1978).

Em concordância com os pontos levantados por Tyack (2000), os resultados do modelo de equações estruturais demonstraram que, possivelmente, as formas comuns de comunicação intraespecífica envolvem sinalização para potenciais parceiros ou potenciais competidores; sinalização entre pais e sua prole em grupos com cuidado parental; e sinais requeridos para reconhecimento individual e para manutenção das relações individuais-específicas em grupos sociais.

As relações aqui discutidas demonstraram uma possível demanda conflitante na comunicação acústica: investimento em uma maior diversidade de sinais acústicos e em sua propagação à longas distâncias; ou a emissão redundante dos sinais e com a energia (dB) distribuída em harmônicos para favorecer a comunicação à curtas distâncias. Tais resultados vão de encontro com as hipóteses de adaptação acústica e de complexidade social para a complexidade comunicativa, dentro do estudo da comunicação animal.

Conclusões

Em nosso trabalho mostramos que o número de notas foi a variável que mais foi afetada pelo tamanho de grupo e o número de filhotes. Desta forma, nesse estudo, se aceita a hipótese de que a complexidade acústica, medida pelo número de notas seja influenciada por indicadores de complexidade social.

Nenhum efeito dos indicadores de complexidade social foi detectado sobre o número de pontos de inflexão nos sinais estudados. Os tipos de sociedade afetaram apenas as características acústicas descritoras dos sinais tonais.

As relações entre a complexidade social e a complexidade acústica, mediadas pelas características acústicas dos sinais tonais, demonstraram uma possível demanda conflitante na comunicação acústica: investimento em uma maior diversidade de sinais acústicos e em sua propagação à longas distâncias; ou a emissão redundante dos sinais e com a energia (dB) mais distribuída em harmônicos para favorecer a comunicação de curtas distâncias.

O presente estudo forneceu uma maior compreensão sobre a natureza da comunicação animal, com os sinais de comunicação dos cetáceos apresentando funções para as interações que predominam em suas sociedades, com uma nítida relação entre as estruturas sociais, os sinais tonais e a diversidade acústica vistos nos mais diferentes grupos deste táxon, demonstrando uma possível estrutura de modelagem a ser aplicada aos sistemas comunicativos.

Referências

- Alves, F.; Quérouil, S.; Dinis, A.; Nicolau, C.; Ribeiro, C.; Freitas, L.; Kaufmann, M.; Fortuna, C. Population structure of short-finned pilot whales in the oceanic archipelago of Madeira based on photo-identification and genetic analyses: implications for conservation. **Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems**, 2013.
- Aschettino, J.M.; Baird, R.W.; Mcsweeney, D.J.; Webster, D.L.; Schorr, G.S.; Huggins, J.L.; Martien, K.K.; Mahaffy, S.D.; West, K.L. Population structure of melon-headed whales (*Peponocephala electra*) in the Hawaiian Archipelago: Evidence of multiple populations based on photo identification. **Marine Mammal Science**, 2011.
- Au, W.W.L.; Hastings, M.C. **Principles of Marine Bioacoustics**. Springer, 2008.
- Aubin, T.; Jouventin, P. Localisation of an acoustic signal in a noisy environment: the display call of the king penguin *Aptenodytes patagonicus*. **The Journal of Experimental Biology**, Vol. 205, 2002.
- Azzolin, M.; Papale, E.; Lammers, M.O.; Gannier, A.; Giacoma, C. Geographic variation of whistles of the striped dolphin (*Stenella coeruleoalba*) within the Mediterranean Sea. **J. Acoust. Soc. Am.**, Vol. 134, No. 1, 2013.
- Baird, R.W. Risso's Dolphin, *Grampus griseus*. (Eds.) Perrin, W.F.; Würsig, B.; Thewissen, J.G.M. *In: Encyclopedia of Marine Mammals*. Elsevier, 2009.
- Baird, R.W. **The Lives of Hawai'i's Dolphins and Whales: Natural History and Conservation**. University of Hawai'i Press, Honolulu, Hawai'i, 2016.
- Barnard, C. **Animal Behaviour: Mechanism, Development, Function and Evolution**. Pearson Education Limited, 2004.
- Bazúa-Durán, C.; Au, W.W.L. Geographic variations in the whistles of spinner dolphins (*Stenella longirostris*) of the main Hawai'ian islands. **J. Acoust. Soc. Am.**, Vol. 116, No. 6, 2004.
- Bazúa-Durán, C.; Au, W.W.L. The whistles of Hawaiian spinner dolphins. **J. Acoust. Soc. Am.**, Vol. 112, No. 6, 2002.
- Bolgan, M.; Amorim, C.P.; Fonseca, P.J.; Di Iorio, L.; Parmentier, E. Acoustic Complexity of vocal fish communities: a field and controlled validation. **Scientific Reports**, Vol. 8, 2018.
- Brumm, H.; Slater, P.J.B. Animals can vary signal amplitude with receiver distance: Evidence from zebra finch song. **Animal Behaviour**, Vol. 72, 2006.
- Caldwell, M.C.; Caldwell, D.K. Individualized whistle contours in bottlenosed dolphins (*Tursiops truncatus*). **Nature**, Vol. 207, 1965.

- Charrad, M.; Ghazzali, N.; Boiteau, V.; Niknafs, A. **NbClust**: An R Package for Determining the Relevant Number of Clusters in a Data Set. *JSS Journal of Statistical Software*. Vol. 61, No. 6, 2014.
- Cholewiak, D.M.; Sousa-Lima, R.S.; Cerchio, S. Humpback whale song hierarchical structure: Historical context and discussion of current classification issues. *Marine Mammal Science*, Vol. 29, No. 3, 2013.
- Clapham, P.J. The humpback whale: Seasonal feeding and breeding in a baleen whale. (Eds.) Mann, J.; Tyack, P.L.; Connor, R.; Whitehead, H. *In: Cetacean Societies: Field Studies of Dolphins and Whales*. University of Chicago Press, 2000.
- Connor, R.C. Group living in whales and dolphins. *In: Cetacean Societies: Field studies of dolphins and whales*. (Eds.) Mann, J.; Connor, R.C.; Tyack, P.L.; Whitehead, H. Chicago: The University of Chicago Press, 2000.
- Cook, M.L.H.; Sayigh, L.S.; Blum, J.E.; Wells, R.S. Signature-whistle production in undisturbed free-ranging bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Proc. R. Soc. B*, Vol. 271, 2004.
- Crawford, J.D.; Hagedorn, M.; Hopkins, C.D. Acoustic Communication in an Electric Fish, *Pollimyrus rufus* (Mormyridae). *Journal of Comparative Physiology A*, Vol. 159, 1986.
- Ding, W.; Würsig, B.; Evans, W.E. Whistles of bottlenose dolphins: Comparisons among populations. *Aquat. Mammals*, Vol. 21, No. 1, 1995.
- Dombroski, J.R.G.; Parks, S.E.; Groch, K.R.; Flores, P.A.C.; Sousa-Lima, R.S. Vocalizations produced by southern right whale (*Eubalaena australis*) mother-calf pairs in a calving ground off Brazil. *J. Acoust. Soc. Am.*, Vol. 140, No. 3, 2016.
- Dooling, R.J. Auditory perception in birds. (Eds.) Kroodsma, D.E.; Miller, E.H. *In: Acoustic Communication in Birds*. New York: Academic Press, Vol. 2, 1982.
- Farina, A. **Soundscape Ecology**: Principles, Patterns, Methods and Applications. Springer, 2014.
- Fischer, J.; Wadewitz, W.; Hammerschmidt, K. Structural variability and communicative complexity in acoustic communication. *Animal Behaviour*, 2016.
- Fitch, W.T.; Hauser, M.D. Vocal Production in Nonhuman Primates: Acoustics, Physiology, and Functional Constraints on “Honest” Advertisement. *American Journal of Primatology*, Vol. 37, 1995.
- Ford, J.K.B.; Ellis, G.E.; Balcomb, K.C.III. Killer Whales. **Vancouver**: University of British Columbia Press, Vol. 2, 2000.
- Ford, J.K.B.; Ellis, G.M.; Balcomb, K.C. **Killer Whales**: The Natural History and Genealogy of *Orcinus orca* in the Waters of British Columbia and Washington.

UBC Press and University of Washington Press, Vancouver, BC and Seattle, WA, 2000.

Freeberg, T.M.; Dunbar, R.I.M.; Ord, T.J. Social complexity as a proximate and ultimate factor in communicative complexity. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, Vol. 367, 2012.

Fripp, D.; Owen, C.; Quintana-Rizzo, E.; Shapiro, A.; Buckstaff, K.; Jankowski, K.; Wells, R.; et al. Bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) calves appear to model their signature whistles on the signature whistles of community members. **Anim. Cogn.**, Vol. 8, 2005.

Fripp, D.; Tyack, P.L. Post-partum whistle production in bottlenose dolphins. **Marine Mammal Science**, Vol. 24, 2008.

Gillespie, D.; Gordon, J.; Mchugh, R.; McLaren, D.; Mellinger, D.; Redmond, P.; Thode, A.; et al. PAMGUARD: Semiautomated, opensource software for real-time acoustic detection and localization of cetaceans. **J. Acoust. Soc. Am.**, Vol. 30, 2008.

Grace, J.B. **Structural Equation Modeling and Natural Systems**. Cambridge University Press, 2006.

Grace, J.B.; Schoolmaster Jr., D.R.; Guntenspergen, G.R.; Little, A.M.; Mitchell, B.R.; Miller, K.M.; Schweiger, E.W. Guidelines for a graph-theoretic implementation of structural equation modeling. **Ecosphere**, Vol. 3, 2012.

Hahn, A.H.; Congdon, J.V.; Campbell, K.A.; Scully, E.N.; McMillian, Sturdy, C.B. Mechanisms of Communication and Cognition in Chickadees: Explaining Nature in the Lab and Field. *In: Advances in the Study of Behavior*. (Eds.) Naguib, M.; Podos, J.; Simmons, L.W.; Barrett, L.; Healy, S.D.; Zuk, M. Elsevier, 2017.

Harley, H.E. Whistle discrimination and categorization by the Atlantic bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*): A review of the signature whistle framework and a perceptual test. **Behavioural Processes**, Vol. 77, 2008.

Hawkins, E.R.; Gartside, D.F. Whistle emissions of Indo-Pacific bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*) differ with group composition and surface behaviors. **The Journal of Acoustical Society of America**, Vol. 127, No. 4, 2010.

Henry, L.; Barbu, S.; Lemasson, A.; Hausberger, M. Dialects in Animals: Evidence, Development and Potential Functions. **Animal Behavior and Cognition**, Vol. 2, No. 2, 2015.

Hernandez, E.N.; Solangi, M.; Kuczaj, S.A.II. Time and frequency parameters of bottlenose dolphin whistles as predictors of surface behavior in the Mississippi Sound. **Journal of the Acoustical Society of America**, Vol. 127, No. 5, 2010.

- Herzing, D.L. Acoustics and Social Behavior of Wild Dolphins: Implications for a Sound Society. *In: **Hearing by Whales and Dolphins.*** (Eds.) Au, W.W.L.; Popper, A.N.; Fay, R.R. Springer, 2000.
- Hoese, W.J.; Podos, J.; Boetticher, N.C.; Nowicki, S. Vocal Tracts Function in Birdsong Production: Experimental Manipulation of Beak Movements. **The Journal of Experimental Biology**, Vol. 203, 2000.
- Hopp, S.L.; Owren, M.J.; Evans, C.S. **Animal Acoustic Communication: Sounds Analysis and Research Methods.** Springer, 1998.
- Horwood, J. Seiwhale: *Balaenoptera borealis*. *In: **Encyclopedia of Marine Mammals.*** (Eds.) Würsig, B.; Thewissen, J. G. M.; Kovacs, K. M. 3rd edition. Academic Press – Elsevier, 2018.
- Jefferson, T.A.; Odell, D.K.; Prunier, K.T. Notes on the biology of the Clymene dolphin (*Stenella clymene*) in the northern Gulf of Mexico. **Mar. Mamm. Sci.**, Vol. 11, 1995.
- Klump, G.M. Bird communication in the noisy world. (Eds.) Kroodsma, D.E.; Miller, E.H. *In: **Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds.*** Ithaca and London: Cornell University Press, 1996.
- Krams, I.; Krama, T.; Freeberg, T.M.; Kullberg, C.; Lucas, J.R. Linking social complexity and vocal complexity: a parid perspective. **Phil. Trans. R. Soc. B**, Vol. 367, 2012.
- Kuczaj, S.A.II. Language learning in cetaceans. (Eds.) Brooks, P.; Kempe, V.; Golsoon, J. *In: **Encyclopedia of language development.*** Thousand Oaks, CA: Sage, 2014.
- Kuczaj, S.A.II.; Eskelinen, H.C.; Jones, B.L.; Borger-Turner, J.L. Gotta go, mom's calling: Dolphin (*Tursiops truncatus*) mothers use individually distinctive acoustic signals to call their calves. **Animal Behavior and Cognition**, Vol. 2, No. 1, 2015.
- Lammers, M.O.; Au, W.W.L. Directionality in the whistles of hawaiian spinner dolphins (*Stenella longirostris*): A signal feature to cue direction of movement? **Marine Mammal Science**, Vol. 19, No. 2, 2003.
- Langbauer Jr., W.R. Elephant Communication. **Zoo Biology**, Vol. 19, 2000.
- Lefcheck, J.S. piecewise SEM: Piecewise structural equation modeling in R for ecology, evolution, and systematics. **Methods in Ecology and Evolution**, Vol. 7, No. 5, 2016.
- May-Collado, L.J.; Agnarsson, I.; Wartzok, D. Phylogenetic Review of Tonal Sound Production in Whales in Relation to Sociality. **BMC Evolutionary Biology**, Vol. 7, No. 136, 2007.
- May-Collado, L.J.; Wartzok, D. A comparison of bottlenose dolphin whistles in the Atlantic Ocean: Factors promoting whistle variation. **J. Mamm.**, Vol. 89, No. 5, 2008.

- Morton, E.S. Ecological Sources of Selection on Avian Sounds. **The American Naturalist**, Vol. 109, No. 965, 1975.
- Morton, E.S. On the occurrence and significance of motivation-structural rules in some bird and mammal sounds. **The American Naturalist**, Vol. 111, No. 981, 1977.
- Naguib, M. Reverberation of rapid and slow trills: Implications for signal adaptations to long-range communication. **Journal of the Acoustical Society of America**, Vol. 113, 2003.
- Neco, L.C.; Japyassú, H.F.; El-Hani, C.N.; Châline, N. From Classificatory to Quantitative Concepts in the Study of Sociality in Animals: An Epistemological View. **Biological Theory**, 2018.
- Norris, K.S.; Wursig, B.; Wells, R.S.; Wursig, M. **The Hawaiian Spinner Dolphin**. University of California Press, 1994.
- Oswald, J.N.; Rankin, S.; Barlow, J.; Lammers, M.O. A tool for real-time acoustic species identification of delphinid whistles. **J. Acoust. Soc. Am.**, Vol. 122, No. 1, 2007.
- Parks, S.E.; Tyack, P.L. Sound production by North Atlantic right whales (*Eubalaena glacialis*) in surface active groups. **J. Acoust. Soc. Am.**, Vol. 117, No. 5, 2005.
- Peckre, L.; Kappeler, P.M.; Fichtel, C. Clarifying and expanding the social complexity hypothesis for communicative complexity. **Behav. Ecol. Sociobiol**, Vol. 73, No. 11, 2019.
- Perrin, W.F. *Stenella attenuata*. **Mamm. Species**, Vol. 633, 2001.
- Perrin, W.F.; Caldwell, D.K.; Caldwell, M.C. Atlantic spotted dolphin *Stenella frontalis* (G. Cuvier, 1829). (Eds.) Ridgway, S.H.; Harrison, R. In: **Handbook of Marine Mammals**. Academic Press, Vol. 5, 1994.
- Pollard, K.A.; Blumstein, D.T. Evolving communicative complexity: insights from rodents and beyond. **Phil. Trans. R. Soc. B**, Vol. 367, 2012.
- Quick, N.J.; Janik, V.M. Bottlenose dolphins exchange signature whistles when meeting at sea. **Proc. R. Soc. Lond. B**, 2012.
- Raven Pro: Interactive Sound Analysis Software (Version 1.5) [Computer software]. **Center for Conservation Bioacoustics**. Ithaca, NY: The Cornell Lab of Ornithology, 2014. Available from <http://ravensoundsoftware.com/>.
- Rendell, L.E.; Matthews, J.N.; Gill, A.; Gordon, J.C.D.; Macdonald, D.W. Quantitative analysis of tonal calls from five odontocete species, examining interspecific and intraspecific variation. **J. Zool. London**, Vol. 249, 1999.

- Riesch, R.; Ford, J.K.B.; Thomsen, F. Stability and group specificity of stereotyped whistles in resident killer whales, *Orcinus orca*, off British Columbia. **Animal Behaviour**, Vol. 71, 2006.
- Rossi-Santos, M.R. **Comportamento e ecologia acústica da baleia jubarte (*Megaptera novaeangliae*) na região Nordeste do Brasil**. Tese (Doutorado), Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal, 2012.
- RStudio Team. **RStudio**: Integrated Development for R. RStudio, Inc., Boston, MA, 2020. URL <http://www.rstudio.com/>.
- Rubenstein, D.R.; Alcock, J. **Animal Behavior**. Oxford University Press USA, Vol. 11, 2019.
- Ryan, M.J. Constraints and Patterns in the Evolution of Anuran Acoustic Communication. *In: Offprints from the Evolution of the Amphibian Auditory System*. (Eds.) Fritsch, B. John Wiley & Sons, Inc, 1988.
- Schmidt, S. Beyond echolocation: Emotional Acoustic Communication in Bats. *In: Evolution of Emotional Communication: from Souds in Nonhuman Mammals to Speech and Music in Man*. (Eds.) Altenmuller, E.; Schmidt, S.; Zimmermann, E. Oxford University Press, 2013.
- Searcy, W.A.; Nowicki, S. **The Evolution of Animal Communication: Reliability and Deception in Signalling Systems**. Princeton University Press, 2005.
- Seber, G.A.F. **Multivariate Observations**. John Wiley & Sons, New York, 1984.
- Seyfarth, R.M.; Cheney, D.L.; Marler, P. Vervet Monkeys Alarm Calls: Semantic Communication in a Free-ranging Primate. **Animal Behavior**, Vol. 28, 1980.
- Shannon, C.E. A mathematical theory of communication. **The Bell System Technical Journal**, Vol. 27, No. 3, 1948.
- Smolker, R.A.; Mann, J.; Smuts, B.B. Use of signature whistles during separations and reunions by wild bottlenose dolphin mothers and infants. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, Vol. 33, 1993.
- Sokal, R.; Michener, C. **A Statistical Method for Evaluating Systematic Relationships**. University of Kansas Science Bulletin, Vol. 38, No. 22, 1958.
- Stearns, S.C.; Hoekstra, R.F. **Evolution**. Oxford University Press, 2000.
- Steinbach, M.; Kumar, V.; Tan, P. Cluster analysis: basic concepts and algorithms. **Introduction to data mining**, Pearson Addison Wesley, 2005.
- Steiner, W.W. Species-specific differences in pure tonal whistle vocalizations of five western north Atlantic dolphin species. **Behav. Eco. Sociobiol.**, Vol. 9, 1981.

- Stewart, K.W. Vibrational Communication in Insects: Epitome in the Language of Stoneflies? **American Entomologist**, 1997.
- Sueur, J.; Aubin, T.; Simonis, C. Seewave: a free modular tool for sound analysis and synthesis. **Bioacoustics**, Vol. 18, 2008.
- Tomecek, S.M. **Animal Behavior: Animal Communication**. Infobase Publishing, 2009.
- Tyack, P. Interactions between singing Hawaiian humpback whales and conspecifics nearby. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, Vol. 8, No. 2, 1981.
- Tyack, P.L. Functional Aspects of Cetacean Communication. *In: Cetacean Societies: Field Studies of Dolphins and Whales. (Eds.) Mann, J.; Connor, R.C.; Tyack, P.L.; Whitehead, H.* The University of Chicago, 2000.
- Tyack, P.L. Population Biology, Social Behavior and Communication in Whales and Dolphins. **Tree**, Vol. 1, No. 6, 1986.
- Tyack, P.L.; Clark, C.W. Communication and Acoustic Behavior of Dolphins and Whales. *In: Hearing by Whales and Dolphins. (Eds.) Au, W.W.L.; Popper, A.N.; Fay, R.R.* Springer, 2000.
- Vergne, A.L.; Pritz, M.B.; Mathevon, N. Acoustic Communication in Crocodylians: from Behaviour to Brain. **Biological Reviews**, Vol. 84, 2009.
- Wells, R.S. Dolphin social complexity: Lessons from long-term study and life history. (Eds.) de Waal, F.B.M.; Tyack, P.L. *In: Animal Social Complexity: Intelligence, Culture, and Individualized Societies.* Harvard University Press, 2003.
- Whitehead, H. **Analyzing Animal Societies: Quantitative Methods for Vertebrate Social Analysis.** The University of Chicago, 2008.
- Wiley, R.H.; Richards, D.G. Adaptations for acoustic communication in birds: Transmission and signal detection. (Eds.) Kroodsma, D.E.; Miller, E.H. *In: Acoustic Communication in Birds.* New York: Academic Press, Vol. 2, 1982.
- Wiley, R.H.; Richards, D.G. Physical Constraints on Acooustic Communication in the Atmosphere: Implications for the Evolution of Animal Vocalizations. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, Vol. 3, 1978.

Material suplementar

Tabela M.S.1: Descrição dos 50 parâmetros acústicos medidos segundo o algoritmo ROCCA (*Real-time Odontocete Call Classification Algorithm*), do software PAMGuard.

Abreviação	Descrição da variável
FREQBEGSWEEP	Inclinação do alcance inicial (1 = positiva, -1 = negativa, 0 = zero)
FREQBEGUP	Variável binária: 1 = inclinação inicial é positiva, 0 = inclinação inicial é negativa
FREQBEGDWN	Variável binária: 1 = inclinação inicial é negativa, 0 = inclinação inicial é positiva
FREQENDSWEEP	Inclinação do alcance final (1 = positiva, -1 = negativa, 0 = zero)
FREQENDUP	Variável binária: 1 = inclinação final é positiva, 0 = inclinação final é negativa
FREQENDDWN	Variável binária: 1 = inclinação final é negativa, 0 = inclinação final é positiva
FREQBEG	Frequência inicial (Hz)
FREQEND	Frequência final (Hz)
FREQMIN	Frequência mínima (Hz)
DURATION	Duração (segundo)
FREQRANGE	Frequência máxima - Frequência mínima (Hz)
FREQMAX	Frequência máxima (Hz)
FREQMEAN	Frequência média (Hz)
FREQMEDIAN	Frequência mediana (Hz)
FREQSTDDEV	Desvio padrão da frequência (Hz)
FREQSPREAD	Diferença entre os percentis de frequência em 75% e 25%
FREQQUARTER1	Frequência em ¼ da duração (Hz)
FREQQUARTER2	Frequência na metade da duração (Hz)
FREQQUARTER3	Frequência em ¾ da duração (Hz)
FREQCENTER	$(\text{Frequência mínima} + (\text{frequência máxima} - \text{frequência mínima})) / 2$
FREQRELBW	Largura de banda relativa: $(\text{frequência máxima} - \text{frequência mínima}) / \text{frequência central}$
FREQMAXMINRATIO	Frequência máxima / frequência mínima
FREQBEGENDRATIO	Frequência inicial / frequência final
FREQCOFM	Coeficiente da modulação de frequência: faça 20 medições de frequência igualmente espaçadas no tempo e subtraia cada valor de frequência do anterior. COMF é a soma dos valores absolutos dessas diferenças, todas divididas por 10.000

FREQNUMSTEPS	Número de degraus (10% ou mais do aumento ou diminuição da frequência em dois pontos de contorno)
NUMINFLECTIONS	Número de pontos de inflexão (mudança na inclinação de positivo para negativo ou negativo para positivo)
INFMAXDELTA	Tempo máximo entre dois pontos de inflexão
INFLMINDELTA	Tempo mínimo entre dois pontos de inflexão
INFLMAXMINDELTA	Delta máximo / Delta mínimo
INFLMEANDELTA	Tempo médio entre pontos de inflexão
INFLSTDDEVDELTA	Desvio padrão do tempo entre pontos de inflexão
INFLMEDIANDELTA	Mediana do tempo entre pontos de inflexão
FREQSLOPEMEAN	Média total da inclinação
FREQPOSSSLOPEMEAN	Média da inclinação positiva
FREQNEGSLOPEMEAN	Média da inclinação negativa
FREQABSSSLOPEMEAN	Média absoluta da inclinação
FREQSLOPERATIO	Inclinação positiva/média da inclinação negativa
FREQSWEEPUPPERCENT	Percentual dos assovios que possui inclinação positiva
FREQSWEEPDOWNPERCENT	Percentual dos assovios que possui inclinação negativa
FREQSWEEPFLATPERCENT	Percentual dos assovios que possui inclinação zero
NUMSWEEPUPDOWN	Número de pontos de inflexão que vai de inclinação positiva para inclinação negativa
NUMSWEEPDOWNUP	Número de pontos de inflexão que vai de inclinação negativa para inclinação positiva
NUMSWEEPUPFLAT	Número de vezes que a inclinação muda de positiva para zero
NUMSWEEPDOWNFLAT	Número de vezes que a inclinação muda de negativa para zero
NUMSWEEPFLATDOWN	Número de vezes que a inclinação muda de zero para negativa
NUMSWEEPFLATUP	Número de vezes que a inclinação muda de zero para positiva
FREQSTEPUP	Número de degraus que possui frequência crescente
FREQSTEPDOWN	Número de degraus que possui frequência decrescente
STEPDUR	Número de degraus/duração
INFLDUR	Número de pontos de inflexão/duração