



**Università degli Studi di Messina**

**Dipartimento di Scienze Cognitive, Psicologiche, Pedagogiche e degli  
Studi Culturali**

**Dottorato in Scienze Cognitive (XXIX Ciclo)**

**Coordinatore: Antonino Pennisi**

**Etologia della comunicazione vocale**

**Nuove teorie e ipotesi sperimentali sulla vocalità animale**

Candidato:

Laura Giallongo

Tutor:

Chari.mo Dir. Antonino Pennisi

Co-tutor:

Chiar.ma Prof.ssa Anna Assenza

Anno Accademico 2016/2017

## Etologia della comunicazione vocale

Nuove teorie e ipotesi sperimentali sulla vocalità animale

<b>INDICE</b> .....	3
<b>INTRODUZIONE</b> .....	6
<b>Capitolo 1. LA DIMENSIONE VOCALE DELLA SOCIALITA'</b> .....	10
1.1 Cure parentali e social learning .....	11
1.1.1 Riproduzione e mating system .....	13
1.1.2 Dimorfismo sessuale e sex ratio .....	15
1.1.3 Le relazioni sociali del parental care.....	17
1.2 Mother-infant communication .....	20
1.3 Motherese e babbling negli animali non umani .....	24
1.4 Cooperative-breeding .....	30
<b>Capitolo 2. I VINCOLI ECOLOGICI DEL NETWORK VOCALE DELLE RELAZIONI SPECIALI</b> .....	36
2.1 Il network sociale delle friendships .....	37
2.2 La vocalità delle relazioni speciali .....	40
2.3 I vincoli ecologici della socialità.....	46
<b>Capitolo 3. ETOLOGIA DEL CONSENSO</b> .....	50
3.1 La gestione del potere sociale animale .....	51
3.2 Il voto animale .....	55
3.3 Consenso biopolitico .....	63

<b>Capitolo 4. LA COMUNICAZIONE VOCALE DEL VOTO ANIMALE</b> .....	64
4.1 Leadership diffusa e individuale .....	67
4.2 Competenza sociale e vocalità .....	74
4.3 Razionalità ecologica .....	80
<b>Capitolo 5. VOCAL DISCRIMINATION TASK</b> .....	83
5.1 La discriminazione vocale nei primati non umani .....	83
5.1.1 I task di discriminazione vocale .....	84
5.2. Multisensorialità e compiti di discriminazione .....	86
5.3. Un metodo efficace per la valutazione dei compiti di discriminazione .....	89
5.4. Tendenza alla discriminazione visuo-vocale negli scimpanzé .....	94
5.5 Ricerche future.....	106
<b>CONCLUSIONI</b> .....	108
<b>BIBLIOGRAFIA</b> .....	113



# Introduzione

Il repertorio vocale nei linguaggi animali ha animato un fervente dibattito scientifico, sin dalla pubblicazione di Darwin del 1871. Per decenni i ricercatori si sono interrogati sulla natura dei segnali vocali, che le specie gregarie scambiano nei contesti sociali ai fini cooperativi, allo scopo di comprenderne l'efficacia adattiva. Gli studi comparativi sulla comunicazione vocale delle altre specie hanno inoltre permesso di rispondere ai numerosi interrogativi sul linguaggio umano, offrendo importanti spunti di riflessione sull'evoluzione, grazie a uniche concomitanze ecologiche e sociali, della specie-specifica tecnologia linguistica del sapiens.

La ricerca sulla comunicazione vocale ha contribuito alla delineazione di una netta demarcazione tra la rigidità emotiva espressa dai segnali vocali animali, soprattutto dei primati non umani, e la componente referenziale e intenzionale del linguaggio umano.

La vocalità animale, rispetto alla comunicazione gestuale, è stata infatti ritenuta involontaria, non referenziale, poco flessibile e dunque rigida, pura espressione degli stati emotivi e non permetterebbe all'emittente di manipolare l'attenzione dei conspecifici. Inoltre la produzione vocale risulterebbe meno flessibile e referenziale rispetto alle abilità che le altre specie mostrano nella comprensione.

Le recenti osservazioni etologiche hanno permesso di formulare nuove ipotesi sulla comunicazione animale, contribuendo a rivedere il ruolo marginale che la lunga tradizione di studi attribuiva alla dimensione vocale della socialità. In questa cornice di studi lo scopo di questo lavoro è dimostrare che la vocalità- a dispetto di quanto è

stato a lungo tempo sostenuto- contraddistingue molte delle dinamiche sociali delle specie gregarie, nei contesti competitivi, ma soprattutto cooperativi. La comunicazione vocale permette di costruire alleanze, favorisce il *social learning* e i comportamenti prosociali, influisce sulle dinamiche di gruppo. Inoltre come hanno mostrato le recenti osservazioni sul campo, condotte in ambito etologico, il repertorio vocale assume ampia rilevanza nelle interazioni sociali di *parental care*, *friendship*, *social network*, *group decision-making* e *social cognition*, che in questo lavoro verranno esaminati. L'indagine della dimensione vocale della socialità non può escludere le relazioni comunicative della forma di aggregazione sociale più diffusa tra le specie: le cure parentali. Nel primo capitolo è stato analizzato l'investimento parentale in virtù dei vincoli ecologici e biologici, allo scopo di definire un quadro generale di parental care che inglobi l'anatomia e il *mating system*, la *sex ratio*, il dimorfismo sessuale e le relazioni sociali stabilite dalla coppia riproduttiva. La comunicazione vocale nelle cure parentali è stata inoltre discussa. La comunicazione gestuale infatti è una porzione del *mother-infant communication*, contrariamente alla consolidata concezione che riteneva la vocalità marginale nel parental care, le recenti ricerche etologiche condotte sul *babbling* e sul *motherese* ne hanno mostrato il determinante ruolo nella costruzione del legame tra le figure genitoriali e il cucciolo, per il riconoscimento e l'acquisizione del repertorio vocale specie-specifico in molti primati non umani. Inoltre tra le specie che adottano il *cooperative breeding* come strategia riproduttiva, la comunicazione vocale assume alte funzioni cooperative, favorendo l'aggregazione, i comportamenti prosociali e il social learning.

La selezione di parentela e la prospettiva sociobiologica, che con capisaldi come comunanza genetica e filogenesi spiegavano l'esclusività della *leadership* nei contesti etologici, sono stati confutati dagli studi naturalistici sulle *friendships*: relazioni a lungo termine stabilite tra individui che non condividono nessun rapporto di *kinship*, prive di scopi sessuali, con alte funzioni affiliative e cooperative. Le *friendships*, discusse nel secondo capitolo, assicurano protezione per i cuccioli, condivisione di risorse e l'ascesa sociale; l'ontogenesi dunque, piuttosto che la filogenesi, determinano le opportunità riproduttive e le gerarchie di dominanza. La comunicazione, espressa tramite la vocalità, permette lo scambio di informazioni nel fitto network sociale che le *friendships* implicano, divenendo il metro di valutazione della complessità del tessuto sociale, soprattutto nelle società altamente fluide, come si osserva tra gli elefanti e alcune specie di primati non umani.

Il network sociale implica l'eterogeneità degli stati motivazionali e riproduttivi, nonché strategie e interessi diversificati tra i membri, rischiosi per la coesione sociale. I vantaggi per la fitness, individuale e di gruppo, dell'aggregazione sociale richiedono spesso la contrattazione allargata delle scelte, che coinvolgono tutti i membri. Il voto animale e la gestione del potere sociale in seno al gruppo, oggetto di indagine del terzo capitolo, è uno degli argomenti più dibattuti della biopolitica naturalistica, per le implicazioni sui processi decisionali umani. L'ampio panorama di manifestazioni del consenso sociale, tra specie con sistemi sociali e abilità cognitive diversificate, rende fecondo il dibattito sull'efficacia adattiva della razionalità linguistica del *sapiens*.

La comunicazione vocale nei parlamenti ecologici assolve funzioni altamente cooperative e influisce sui processi decisionali, come discusso nel quarto capitolo. La

leadership individuale e diffusa infatti, nonché la capacità di ottenere *follower*, sono connesse al network vocale, costituito da vocalizzi non strettamente correlati alla sopravvivenza. Meccanismi come il riconoscimento individuale, non solo tra i soggetti imparentati, l'effetto dell'audience e del contesto, nonché il monitoraggio del comportamento altrui, attraverso la dimensione vocale, fornirebbero prove a sostegno della natura rappresentazionale e simbolica della vocalità non linguistica animale.

La parte finale di questo lavoro fornisce rilevanti dati sulla tendenza alla discriminazione visuo-vocale nei primati non umani. In letteratura è stata scarsamente presa in considerazione la dimensione vocale nei compiti di discriminazione di stimoli sociali e spesso gli studi sperimentali effettuano la comparazione con la performance umana. Il task di discriminazione vocale, descritto nel quinto ed ultimo capitolo, attraverso l'utilizzo della *touch screen technology*, ha testato l'abilità degli scimpanzé di discriminare, da una serie di vocalizzazioni specie-specifiche riprodotte, il legame sociale che il vocalizzo implica. L'obiettivo del task di discriminazione vocale era indagare la rilevanza delle vocalizzazioni nei comportamenti sociali, dunque in continuità con lo scopo finale di questo lavoro, per mostrare che la comunicazione vocale, a dispetto di quanto per lungo tempo sostenuto, è il mezzo preferenziale, almeno al pari della gestualità tra i primati non umani, per stabilire alleanze, gerarchie di dominanza e istanziare il social learning, dunque la vocalità è decisiva nella socialità animale.

# Capitolo 1

## La dimensione vocale della socialità

L'indagine sulla dimensione vocale della socialità non può prescindere dallo studio delle relazioni comunicative della primaria forma di aggregazione sociale: le cure parentali. Pur con alti gradi di variabilità tra i diversi taxa -dagli insetti ai mammiferi, dai volatili ai pesci - le cure parentali sono diffuse in specie con organizzazioni sociali e livelli cognitivi diversificati. Il *parental care* è una delle cruciali questioni etologiche per le sue implicazioni cognitive e filosofiche. Le recenti ricerche hanno contribuito a rivedere la concezione, ormai da lungo tempo consolidata, che attribuiva un ruolo marginale alla vocalità nelle cure parentali. La comunicazione gestuale e il contatto fisico erano ritenute le forme di interazione più efficaci nel parental care. I primati non umani, ad esempio, venivano spesso descritti come silenti nel rapporto parentale con il proprio cucciolo (Falk, 2004; 2009). La comunicazione vocale del parental care risulta, contrariamente a quanto per lungo tempo sostenuto, determinante per la costruzione del legame tra le figure genitoriali e il cucciolo; è il mezzo preferenziale per il riconoscimento, assolve importanti funzioni per l'acquisizione del repertorio vocale specie-specifico, favorisce l'aggregazione e il *social learning* e inoltre permette alle specie che cooperano nelle cure parentali di coordinare il gruppo, promuovendo i comportamenti prosociali.

## 1.1 Cure parentali e social learning

Trivers (1972) definisce le cure parentali “ogni investimento di un genitore nel proprio cucciolo, che ne aumenti la probabilità di sopravvivenza”. I vantaggi correlati alle cure parentali ne avrebbero favorito la diffusione, infatti i benefici della sopravvivenza della prole risulteranno superiori ai costi dovuti alle mancate occasioni di accoppiamento e alla perdita di future riproduzioni. Costruzione del nido, difesa del territorio, allattamento nei mammiferi, ricerca del cibo, difesa dai predatori sono alcune delle manifestazioni dell’investimento genitoriale. Con cure parentali si intende, nell’accezione classica del termine, il dispendio di energia e tempo profuso da un genitore per la prole, ma l’alto grado di variabilità tra i diversi taxa ne richiede una ridefinizione. La ricerca sul campo e gli studi etologici hanno infatti permesso l’ampliamento del termine anche a tutte le forme di cura, protezione e alle pratiche di social learning non messe in atto dai genitori. In questo contesto si annoverano le cure fornite dalle femmine del gruppo non imparentate con i cuccioli, le relazioni speciali instaurate tra i giovani maschi e i piccoli del gruppo (Palombit et al., 1997), le *kin relationship* stabilite tra fratelli di diverse cucciolate o tra le femmine del gruppo (Rendall et al., 1996), i sistemi di *cooperative breeding* e dunque di cura cooperativa della prole (Burkart et al., 2007).

È possibile delineare un quadro generale del parental care, capace di spiegare le molteplici eccezioni, a partire dall’anatomia e dalle modalità riproduttive di ogni specie, dalla fisiologia e dal dimorfismo sessuale, nonché dall’organizzazione sociale e dalle relazioni costituite a lungo termine dalla coppia riproduttiva? Analizzare

l'investimento parentale, a partire dai vincoli biologici e dalle condizioni ecologiche, permette di comprendere le strategie riproduttive e parentali adottate dalle specie sociali? Diamond (2006) ritiene che diversi siano i fattori che influiscono sulle strategie parentali. La quantità di materiale genetico utilizzato durante l'accoppiamento ne è un esempio: il maschio apporta per mezzo dello spermatozoo di certo minor materiale genetico della femmina con il proprio ovulo. La certezza della paternità spingerebbe il maschio ad occuparsi della cucciolata, poiché di contro sarebbe una grave sconfitta riproduttiva impiegare risorse in cuccioli non propri. Determinante è l'investimento di energia per portare a termine la riproduzione, la gravidanza nei mammiferi ne è un esempio. La complessità dell'organizzazione sociale e dunque i processi di social learning, necessari per l'autonomia dei cuccioli, influiscono sulle strategie parentali. Le condizioni del cucciolo alla nascita e la dipendenza per il proprio sostentamento dai genitori, limitano la possibilità di diserzione dei genitori. Inoltre le condizioni ambientali e la presenza di predatori, sono ulteriori fattori che agiscono sul parental care.

Alcock (1992) fa appello a diverse ipotesi per spiegare la predominanza di cure parentali esclusivamente femminili, soprattutto tra i mammiferi. Mentre le femmine avrebbero una maggiore certezza di essere le genitrici della cucciolata, i maschi non avrebbero, in particolare nei casi di fecondazione interna, le medesime certezze. Ciò li spingerebbe a non dispensare energie e cure, dunque costi, ad individui dei quali non è certa la paternità, per dedicarsi alla ricerca di una nuova compagna (ipotesi della bassa affidabilità della paternità). Secondo l'ipotesi dell'ordine con cui vengono liberati i gameti (Alcock, 1992) le femmine, nel caso della fecondazione interna,

immetterebbero per prime il proprio materiale genetico, lasciando il maschio libero di impegnarsi in un altro atto riproduttivo. Nelle fecondazione esterna il maschio si confronta con il dilemma delle cure parentali, l'abbandono della femmina dopo la deposizione degli ovuli, infatti, spinge il genitore rimasto a non disertare. La gravidanza nei mammiferi e la cova delle uova permettono alle femmine di avere un controllo diretto sulla prole, che manca nei maschi (ipotesi dell'associazione con i cuccioli).

### **1.1.1 Riproduzione e mating system**

Tra i mammiferi, in gran parte delle specie, le femmine si prendono totalmente carico della prole, diversamente i maschi competono per la riproduzione con i conspecifici. Si riscontra una bassa diffusione tra i mammiferi, circa il 10%, di cure biparentali, come nel caso della specie umana. L'esclusività femminile delle cure parentali è limitata ai mammiferi, i volatili infatti presentano prevalentemente cure biparentali e, con minor diffusione tra le specie, cure esclusivamente femminili e maschili. Una distribuzione più omogenea è osservabile tra i pesci (50% *male parental care*, 30% *female parental care* e 20% cure biparentali). La fecondazione interna, ampiamente diffusa tra i mammiferi e alcune specie di rettili, anfibi e pesci, implica un diversificato investimento dei partner sessuali già nella riproduzione (Diamond, 2006). La femmina tratterrà nel proprio corpo il liquido seminale maschile per un periodo di tempo più o meno lungo durante la fase dello sviluppo, apportando importanti sostanze nutritive, ad esempio, tra i mammiferi attraverso la placenta. La femmina sino alla nascita del cucciolo ha già fornito risorse energetiche e un ampio dispendio di tempo, che

impedisce l'abbandono della cucciolata. La prematurità dei cuccioli gioca in questa fase un ruolo chiave, infatti cuccioli molto piccoli incapaci di deambulare e di cibarsi autonomamente e soprattutto nei mammiferi l'allattamento, richiedono cure parentali protratte. La femmina trarrà maggiore vantaggio investendo nella prole già nata, alla quale ha da tempo fornito risorse, piuttosto che impegnarsi in una nuova cucciolata (Diamond, 2006). Gran parte delle specie di anfibi e pesci si riproducono mediante fecondazione esterna, la femmina depone le uova che il maschio feconda con il proprio liquido seminale. La certezza della paternità per i maschi e l'assenza di sostanziali differenze nell'investimento tra i partner, nella fase dell'accoppiamento, spinge i maschi ad occuparsi in solitario della nidiata. L'accoppiamento esterno e la fertilizzazione delle uova dei maschi sono tipici di molte specie di pesci. L'inversione dei ruoli sessuali e la certezza della paternità influiscono sul parental care (Diamond, 2006). Le femmine presentano spesso dimensioni maggiori, colorazioni più vivaci e forte aggressività, competono dunque per l'accesso ai maschi, spingendoli spesso alla copulazione forzata. La certezza della paternità, le scarse opportunità maschili di accoppiamento, l'alto tasso di infanticidio femminile renderebbe vantaggioso per i maschi impiegare le proprie risorse nella cucciolata, per ottenere così vantaggi immediati, anziché preservare le proprie energie per un futuro accoppiamento, che avrebbe magari scarse possibilità di verificarsi. Le cure biparentali diffuse maggiormente tra i volatili sono tipiche delle specie con prole alla nascita immatura. Difesa dai predatori e del territorio, ricerca del cibo e la necessità di lunghi periodi di apprendimento delle regole sociali, nonché il raggiungimento di un certo grado di autonomia, richiedono l'apporto di energia e tempo da parte di entrambi i genitori.

### 1.1.2 Dimorfismo sessuale e sex ratio

La selezione sessuale formulata da Darwin nel 1871 partiva dalle osservazioni dei comportamenti sessuali di molte specie, soprattutto di volati. L'alto investimento degli individui maschi nelle esibizioni, nelle lotte ritualizzate con alto dispendio energetico, gli stravaganti caratteri sessuali, le complicate tecniche di corteggiamento e le articolate strutture costruite nella fase di corteggiamento (ad esempio dagli uccelli giardinieri) spinse Darwin a separare tale pressione evolutiva dalla selezione naturale. I costi e i rischi per la sopravvivenza sembravano contrapporsi ai principi della selezione naturale. Il successo dei maschi che investono in manifestazioni costose si traduce in un numero maggiore di prole, che presenta i medesimi caratteri con i quali riprodursi con successo, equiparando così i costi con l'aumento della fitness riproduttiva. Le stravaganti esibizioni e la lotta per l'accesso alle femmine sono spesso correlati ad uno sbilanciamento della *sex ratio* funzionale (il rapporto tra il numero di individui sessualmente ricettivi di entrambi i sessi in una determinata popolazione) sbilanciata a favore del sesso maschile. La presenza di un maggior numero di individui maschi in una popolazione determina forti lotte e un'alta competizione per l'accesso alle femmine sessualmente disponibili. In queste condizioni i maschi, in numero maggiore, competono tra loro utilizzando i caratteri sessuali secondari per riprodursi con le femmine. La forte competizione maschile e il diverso investimento in materiale genetico nella fase della copulazione, determina cure parentali esclusivamente femminili. Le femmine si occuperanno allora dei cuccioli e i maschi utilizzeranno le proprie energie per attrarle, impiegando le proprie risorse nella riproduzione, nelle

competizioni e nei caratteri sessuali stravaganti, piuttosto che nelle cure parentali. Viceversa la maggiore capacità riproduttiva, dunque la sex ratio spostata a favore delle femmine, porterebbe queste ultime a competere per il ridotto numero di maschi disponibili nel territorio, i quali selezioneranno la partner dagli orpelli e dai caratteri sessuali secondari.

Le cure bi-parentali della fregata maggiore (*Fregata minor*) e il forte dimorfismo sessuale hanno attirato l'attenzione dei ricercatori (Dearborn et al., 2001), infatti la correlazione tra la monogamia e la presenza di tratti sessuali secondari marcati è rara tra i diversi taxa. I maschi di questa specie di volatili acquatici sono dotati di piume scapolari iridescenti e di una sacca rossa sotto il becco, che si gonfia durante il corteggiamento. I maschi con i movimenti della testa tamburellano sulla sacca, emettendo un particolare suono mentre compiono comportamenti ritualizzati. La fregata maggiore apporta ampie cure parentali, nonostante il dimorfismo sessuale marcato. Al contrario, specie con scarsi ornamenti sono spesso caratterizzate da cure parentali bilanciate. Le spiegazioni fanno appello al successo riproduttivo dipendente dagli accoppiamenti qualora il maschio non contribuisce alle cure parentali, sviluppando una competizione maschile molto forte. Queste pressioni possono, attraverso una varietà di meccanismi, portare all'evoluzione degli ornamenti sessuali maschili. La sex ratio sbilanciata a favore dei maschi solo nella stagione riproduttiva - l'aumento dunque del numero di maschi in un territorio rispetto alle femmine riproduttive - avrebbe determinato lo sviluppo di tratti sessuali e ornamenti così marcati anche in una specie prettamente monogama, piuttosto che le relazioni extraconiugali. Darwin (1871) considerava il dimorfismo sessuale nelle specie

monogame vantaggioso, poiché i maschi con i tratti sessuali più esagerati attrarrebbero le femmine feconde, accoppiandosi con esse. I maschi privi di tali ornamenti o con ornamenti poco marcati si accoppierebbero in seguito, con il rischio di non riprodursi. Altri studiosi (Moller e Thornhill, 1998) nella differenziazione tra selezione sessuale diretta (i vantaggi immediati che si ottengono dalla scelta del partner, strettamente correlati alla sopravvivenza) e indiretta (benefici ottenuti dalla cucciolata, sia in termini di sopravvivenza che di eredità genetica) attribuiscono ai rapporti extraconiugali il dimorfismo nelle specie apparentemente monogame. I benefici indiretti delle relazioni extraconiugali, secondo gli autori, avrebbero giocato una pressione selettiva sull'evoluzione di tratti sessuali marcati in un sesso e non nell'altro. Gli studi sugli uccelli hanno rilevato che le diverse forme di dimorfismo sessuale, nelle dimensioni del corpo e nel piumaggio, sono strettamente correlate al sistema sociale di riproduzione (monogamia, poliginia e poliandria). In contrasto con gli studi precedenti, la competizione spermatica e le spiegazioni che identificavano nelle relazioni extraconiugali le pressioni selettive maggiori del dimorfismo, non avrebbero rilevanza. La massa corporea totale, la regione geografica, le caratteristiche del nido e gli stati migratori hanno degli effetti, seppur con livelli diversi, sul dimorfismo tra gli uccelli (Dunn et al., 2001).

### **1.1.3 Le relazioni sociali del parental care**

La monogamia risulta poco diffusa tra i mammiferi, solo il 10% dei casi, poiché la gravidanza, l'allattamento e la fecondazione interna implicano maggiori investimenti

della femmina mentre il maschio spesso diserta, alla ricerca di nuove opportunità di accoppiamento. Di certo le eccezioni tra i mammiferi sono molteplici, come nel caso di lupi, volpi e roditori. Tuttavia la monogamia tra i mammiferi è un'eccezione e i ricercatori fanno appello alla teoria dell'assistenza al partner per spiegarne le cause evolutive. Studi condotti sui roditori monogami, in particolar modo sui topi della California (*Peromyscus californicus*) hanno tentato di comprendere le cause evolutive della monogamia e i casi di cure bi-parentali nei mammiferi (Gubernick e Teferi, 2000). Le osservazioni e le ricerche condotte in laboratorio - confrontando gli effetti della presenza del maschio nelle cure parentali, paragonate all'assenza o alla presenza disinteressata, con l'assenza delle femmine - hanno evidenziato l'efficacia delle cure parentali maschili in questa specie. I dati mostrano un aumento del tasso di sopravvivenza della cucciolata, con cure bi-parentali o comunque del sostegno maschile alla femmina nella cura dei cuccioli. Tali vantaggi avrebbero permesso l'evoluzione della monogamia in questa e altre specie di mammiferi, riducendo i costi delle limitate opportunità di accoppiamento.

Gli uccelli presentano la maggiore percentuale di relazioni monogame (circa il 90% di uccelli infatti costituisce relazioni durature nel tempo) tra i diversi taxa. Diverse sono le condizioni che influiscono sui rapporti a lungo termine tra i partner sessuali. Molte specie sfruttano la monogamia, non solo in virtù dell'ipotesi dell'assistenza al partner, ma per le caratteristiche riproduttive delle femmine, spesso infatti nei gruppi monogami, la riproduzione avviene in sincrono. I maschi non possono avere rapporti extraconiugali e l'unica opportunità per il proprio successo riproduttivo è prendersi cura della prole.

Come già affermato le condizioni della prole influiscono sulle scelte genitoriali: i cuccioli alla nascita inetti sia nella raccolta del cibo, che nella difesa dai predatori, necessitano l'apporto di cure da parte di entrambi i genitori. Burley e Johnson (2002) hanno ripercorso le fasi che avrebbero caratterizzato l'evoluzione delle cure parentali maschili e la monogamia degli uccelli a partire dalle cure parentali unicamente femminili, ampiamente diffuse tra i rettili. Le femmine si sarebbero occupate inizialmente dei cuccioli, rendendo le cure parentali esclusivamente femminili molto diffuse, se correlato allo sbilanciamento della sex ratio a favore dei maschi, che tendono alla competizione. La certezza della paternità e il comportamento più selettivo della femmina, che nella fase di corteggiamento e riproduzione sceglie i maschi che forniscono cure parentali, ha diffuso la genitorialità tra le specie. I costi delle cure parentali maschili erano in questa fase ridotti, se comparati ai vantaggi ottenuti dalla femmina dall'apporto maschile. I benefici a lungo termine delle cure parentali maschili, in particolar modo la difesa della prole durante l'assenza della femmina, le maggiori opportunità di sopravvivenza dei cuccioli, oltre alla diffusione di una preferenza da parte delle femmine per i maschi capaci di occuparsi dei cuccioli, avrebbero favorito l'evoluzione della monogamia e delle cure bi-parentali tra gli uccelli. La poligamia è presente in diverse forme riproduttive, dalla poliginia alla poliandria. Wilson (1975) identificò nell'alto rischio di predazione, nella sovrabbondanza di cibo nel territorio, nella precocità dei cuccioli e nella longevità del sesso corteggiante, le condizioni generali che promuoverebbero la poligamia.

La poliginia, grandi gruppi di femmine e un numero limitato di maschi, risulterebbe correlata ai fattori ecologici e sociali. Le femmine vivono spesso in gruppi costituiti da

un numero molto alto di individui, con stretti legami di parentela e relazioni durature nel tempo, data la forte territorialità dei membri e la grande disponibilità di risorse e fonti di cibo. I maschi in queste condizioni riescono a controllare il territorio, le risorse e le femmine con molta facilità, riducendo i costi per la difesa e il controllo. L'inversione dei ruoli sessuali è spesso correlata con la poliandria. Molti maschi si accoppiano durante un'intesa stagione riproduttiva con un numero limitato di femmine, che presentano tratti sessuali secondari molto marcati, più dei conspecifici maschi, i quali mostrano livelli di aggressività molto alti. I maschi si assumono in questo caso tutte le responsabilità genitoriali.

## **1.2 Mother-infant communication**

Lo studio della dimensione comunicativa del parental care, soprattutto nei mammiferi e nei primati, ha prevalentemente posto l'attenzione al *mother- infant communication*, dunque ai segnali comunicativi scambiati tra la madre e il proprio cucciolo, privilegiando le espressioni facciali e gestuali, piuttosto che la dimensione vocale. Gli studi sulla comunicazione gestuale nelle scimmie antropomorfe hanno chiarito l'alta funzione comunicativa dei gesti: permettono di esprimere emozioni, di entrare fisicamente in contatto con i propri conspecifici e permettono di attirarne l'attenzione. Spesso sono correlati ad espressioni facciali e a vocalizzazioni. L'interazione vocale madre-figlio non è unidirezionale, ma risulta sostanzialmente diversa dall'interazione umana, poiché le vocalizzazioni emesse dai primati sarebbero più che altro risposte a stimoli esterni, piuttosto che vocalizzi spontanei, come avviene nei bambini (Kojima,

2003). Ma, come nel *motherese language*, le vocalizzazioni delle madri sono simili a quelle prodotte dai cuccioli (Maestripietri e Call, 1996) e presentano ampi punti di contatto nell'uso delle tonalità acute e di diverso livello, con il linguaggio delle madri umane quando si rivolgono ai propri figli, come mostrano gli studi sui macachi giapponesi (*Macaca fuscata*) (Masataka, 2003, 2007).

La lunga tradizione di studi circa il legame stabilito tra la madre e il proprio cucciolo, ha analizzato, tra i canali che permettono il riconoscimento (Maestripietri, 2001), soprattutto quelli olfattivi e visivi, a causa degli scarsi successi ottenuti sui vocalizzi degli infanti, in particolare tra i primati. Attraverso le tecniche di riascolto, la ricerca etologica ha dimostrato invece che le vocalizzazioni sono i mezzi preferenziali per ritrovare e riconoscere il proprio cucciolo, come mostrano gli studi sui macachi giapponesi (*Macaca fuscata*), macachi rhesus (*Macaca mulatta*) e cercopitechi verdi (*Chlorocebus pygerythrus*) (Masataka, 1985; Jovanovic et al., 2000; Cheney e Seyfarth, 1980). Le madri spesso riconoscono i propri cuccioli tramite le "call" già dalle prime settimane di vita e viceversa i piccoli identificano, come avviene nei bambini umani, le vocalizzazioni delle proprie madri. L'interazione madre-cucciolo nei macachi nemestrini (*Macaca nemestrina*) avviene attraverso le vocalizzazioni, i richiami di allarme dei cuccioli aumentano l'attività locomotoria delle madri, che aumenta durante il periodo di separazione sino al ricongiungimento (Simons et al., 1968). Medesimi studi sono stati condotti sui richiami di allarme tra i babbuini (*Papio cynocephalus ursinus*) attraverso l'applicazione di metodi di playback (Rendall et al., 2000). I dati hanno rivelato che i cuccioli emettono le "contact calls" quando si trovano a distanza dal resto del gruppo, ma soprattutto a distanza dalle proprie madri, che

riconoscono i vocalizzi del cucciolo spostandosi verso la fonte dell'emissione, specialmente se i suoni ascoltati simulavano situazioni di disagio da parte dei cuccioli.

Le osservazioni sul campo mostrano come tale capacità sia determinante per mantenere il contatto madre-cucciolo e ridurre le possibilità di infanticidio e predazione. La dimensione vocale nel riconoscimento madre-cucciolo è stata documentata in diverse specie di uccelli, tra i delfini e nei pipistrelli (Beecher et al., 1981; Beecher, 1988; Tavolga e Essapian, 1957; Thomson et al., 1985). Tra le rondini (*Hirundo pyrrhonota*) il riconoscimento genitori-cuccioli è reciproco, i genitori emettono dei richiami che i cuccioli discriminano dagli altri membri del gruppo, rispondendo a loro volta con altri vocalizzi (Stoddard e Beecher, 1983). Tale reciprocità è ritenuta alla base del meccanismo che ha permesso l'evoluzione del sistema di riconoscimento genitori-cuccioli tra le specie (Beecher et al., 1985). Le osservazioni condotte sui pipistrelli hanno permesso di ampliare le conoscenze sui meccanismi di riconoscimento dei cuccioli, infatti la localizzazione spaziale e olfattiva, ritenuti elementi decisivi, risultano integrati con le componenti vocali. Le femmine di pipistrello (*Tadarida brasiliensis Mexicana*) discriminano il proprio cucciolo, nelle cavità densamente popolate, attraverso le chiamate di contatto, al contrario il riconoscimento olfattivo non svolgerebbe un ruolo determinante (Balcombe, 1990). I richiami emessi dalla madre determinerebbero uno spostamento del cucciolo, che emettendo ulteriori vocalizzi di contatto, si sposterebbe verso la fonte del richiamo.

Tra i mammiferi il riconoscimento dei cuccioli avviene attraverso il pianto, infatti dal monitoraggio dei vocalizzi e dei pianti dei cuccioli, riproposti attraverso tecniche di riascolto e l'osservazione dei comportamenti della madre, si evince una chiara

correlazione. Il “pianto” risulta diffuso in molte specie: è uno dei maggiori canali comunicativi utilizzato sia dai cuccioli di primati, sia dai bambini, per trasmettere importanti informazioni alla madre, ed in generale ai *caregiver*, sul proprio stato emozionale e fisico, nonché per stabilire un contatto. Diverse ricerche hanno mostrato la rilevanza del pianto dei piccoli nel mother-infant communication nei mammiferi e nella specie umana e la sua influenza sulle risposte fisiologiche e psicologiche (Gammie, 2013). Newman (2007) attraverso una serie di analisi acustiche ha classificato due tipologie di pianto: la prima è caratteristica dei mammiferi diurni ed è costituita da suoni a lunga durata e ricchi di contenuti acustici. La seconda tipologia ha suoni più brevi ed è tipica delle specie notturne: ad esempio tra i galagoni giganti settentrionali (*Otolemur garnettii*) i cuccioli emettono suoni definiti “click” per esprimere stress. Il pianto allerta la madre e permette di ristabilire il contatto. Newman (2007) sostiene che i circuiti neurali del pianto dei mammiferi siano evolutivamente ancestrali a quelli implicati nella produzione vocale. L’interazione e il legame madre-cucciolo, nonché l’alta gamma di comportamenti sociali ed affiliativi, avrebbe infatti determinato l’integrazione del circuito del pianto in quello vocale. Diverse ricerche sull’abuso infantile nei primati non umani hanno riscontrato una correlazione tra la frequenza del pianto dei cuccioli e il comportamento violento o assente della madre. Il pianto dei cuccioli che ricevono scarsa attenzione da parte delle madri o non ne ricevono affatto varia, sia nella frequenza con cui si verifica che nella struttura del suono, se correlato ai cuccioli che ricevono efficaci cure parentali. Inoltre tale frequenza aumenta con la crescita del cucciolo a causa del prolungato disinteresse della madre (Maestripieri et al., 2000).

### 1.3 Motherese e babbling negli animali non umani

L'interazione tra cure materne e comunicazione vocale, soprattutto linguistica, ha ricevuto molta attenzione da parte dei ricercatori, soprattutto per le possibili implicazioni che potrebbe avere sull'origine del linguaggio. Il *motherese*, come ha ben chiarito la Falk (2009) è una forma di *infant-directed speech*, utilizzato dalle madri e in generale da ogni caregiver, caratterizzato da specifiche componenti fonologiche e variazioni nella sintassi e nella semantica, rispetto all'*adult-directed speech*. Il motherese è un tratto transculturale costituito da un linguaggio ricco di ripetizioni, un vocabolario ridotto, un innalzamento del tono della voce ed inoltre da un aumento dei tempi di produzione, che assolverebbe importanti funzioni nell'acquisizione del linguaggio dei bambini (Falk, 2004; Masataka, 2003). La voce della madre e dei caregiver, nonché l'interazione sociale, faciliterebbe l'apprendimento non solo del linguaggio nei bambini, ma come si evince da un recente filone di ricerca, del repertorio vocale della propria specie in molti primati non umani e negli uccelli. I gibboni (*Hylobates agilis*) sono una specie arborea monogama, che utilizza il canto come principale forma comunicativa con i propri conspecifici. Le vocalizzazioni vengono spesso definite duetti e sono caratterizzati da suoni molto articolati e vocalmente flessibili, in quanto si adattano al canto altrui. I canti più complessi avvengono tra le femmine a cui prendono parte anche le giovani del gruppo, le quali presentano un repertorio vocale ristretto, che con la maturità e l'indipendenza sociale si amplia. Le giovani femmine intervengono nel canto delle madri in sincrono o sovrapponendosi, tale inserimento determina una variazione nel comportamento

vocale delle madri: il canto diventa più stereotipato, subisce delle alterazioni nel tempo e nella struttura. La riduzione dei duetti nella maturità, l'avvio quasi sempre dato dalla madre, la variazione e la complessità del canto, direttamente proporzionali all'intensificarsi del legame madre-cucciolo, le stereotipie e le variazioni nei tempi e nei ritmi del canto materno, dopo l'inserimento delle giovani femmine, confermano che l'infant-directed communication è determinante per il raggiungimento dell'indipendenza sociale e dell'acquisizione delle vocalizzazioni specie-specifiche dei cuccioli (Koda et al., 2013).

L'infant-directed communication è osservabile tra i gorilla (*Gorilla gorilla*); spesso si tratta di segnali compositi, costituiti da componenti tattili, uditive e visive prodotte simultaneamente e in sequenza, come toccare il corpo o la testa del cucciolo, tamburellare con le mani sul proprio petto o sulle zampe inferiori, battere i palmi, mostrare i denti o fissare a distanza ravvicinata. I segnali sono diretti ai cuccioli per incoraggiarli a cominciare o terminare un'attività, soprattutto legata al gioco, e favoriscono il social learning, a cui partecipano tutti i membri del gruppo (Luef e Liebal, 2012).

Le vocalizzazioni, come "grugniti" e "girneys", risultano molto diffuse tra i macachi rhesus (*Macaca mulatta*). Tali vocalizzi erano ritenuti diretti alla madre per manipolare il suo cucciolo o comunque per entrare in contatto con esso. Recenti ricerche sul campo hanno provato che i "grugniti", ma soprattutto i "girneys" sono diretti ai cuccioli (ID: infant directed communication), piuttosto che alle madre (AD: adult-directed communication) per ridurre l'aggressività. I vocalizzi sono acusticamente diversi se diretti ai cuccioli ed emessi in maggiore quantità, qualora il cucciolo è a

distanza dalla madre. Inoltre non sono seguiti da comportamenti tipici per ottenere dalla madre l'assenso ad avvicinarsi al cucciolo ed i piccoli orientano il corpo verso la fonte del vocalizzo. Tali dati forniscono prove a favore della teoria che ritiene le vocalizzazioni non rivolte alla madre, ma al cucciolo per attirarne l'attenzione ed entrarne in contatto (Whitham et al., 2007).

Tra i macachi rhesus (*Macaca mulatta*) l'infant-directed communication si manifesta non solo tramite le vocalizzazioni, ma l'interazione avviene spesso tramite la *face-to-face communication*: la madre veicola emozioni e rinsalda il rapporto di reciprocità con il proprio cucciolo, come avviene per le madri umane, attraverso il contatto fisico, l'esagerazione dei movimenti labiali, imitazione e contatti con il muso (Ferrari, et. al 2009).

L'infant-directed communication non assolverebbe solo funzioni affiliative e sociali, per rinsaldare i rapporti tra i conspecifici e cooperare, ma sarebbe determinante nell'apprendimento dei vocalizzi della propria specie, come mostrano gli studi sui gibboni e nei primati non umani.

Le vocalizzazioni emesse dai cuccioli dei primati non umani e di molte specie di uccelli vengono paragonate ai vocalizzi dei bambini, nelle fasi precedenti alla produzione linguistica. Il *babbling* risulta cruciale per coordinare i circuiti neurali implicati nel processo linguistico con le capacità motorie di produzione di suoni coerenti con il contesto, inoltre ha un ruolo determinante nel costituire il legame madre-figlio (Locke, 1993). Intorno ai sei-dieci mesi i bambini producono un repertorio di suoni costituito da consonanti e vocali con alta ritmicità, che presenta componenti strutturali del suono simili a quelle prodotte dagli adulti (Goldstein e Schwade, 2008).

Tra i primati non umani, filogeneticamente lontani dalla specie umana, gli uistiti pigmei (*Cebuella pygmaea*) fondano la struttura sociale sui nuclei familiari nei quali tutti i membri, genitori e giovani adulti, si occupano delle cure parentali, dunque ciò che viene definito *cooperative breeding*. I cuccioli producono babbling già dalla terza settimana di vita. Tali vocalizzi sono costituiti da suoni ripetitivi (soprattutto trilli) con componenti sonore molto simili alla produzione degli individui adulti, anche se il repertorio delle *calls* è ridotto. Si ipotizza che il babbling sia determinante nella costituzione del legame parentale, infatti la produzione attira l'attenzione e permette il contatto fisico con i caregiver (Elowson et al., 1998). Il babbling degli uistiti pigmei è prodotto non appena i piccoli si trovano a distanza dai caregiver, per ristabilire il contatto. Tali elementi potrebbero far ipotizzare che i vocalizzi esprimano stress e siano dunque molto simili al pianto, ma le analisi effettuate non hanno riscontrato differenze nella struttura fra questi vocalizzi e quelli prodotti a contatto con i caregiver e nelle prime fasi di indipendenza. Ciò renderebbe plausibile l'ipotesi che il babbling in questa specie sia decisivo per l'acquisizione dei canti specie-specifici e per il social learning (Snowdon et al., 1997). Un'altra specie di uistiti (*Callithrix argentata melanura*) possiede un repertorio vocale molto ampio, costituito da 24 calls, con diversi scopi sociali. I cuccioli utilizzano inoltre un vocalizzo definito "gecker" che contiene diverse componenti dei richiami adulti, emessi con alta frequenza, in diversi contesti sociali: nell'interazione con gli adulti, nel trasferimento da un membro all'altro del gruppo, per attirare l'attenzione dei conspecifici e nelle fasi di gioco sociale (Omodes, 1985). Nelle prime due settimane di vita i cuccioli non emettono alcun vocalizzo. Intorno alla 4-5 settimana - con apici nella settima e ottava settimana - i

“gecker” divengono la prevalente forma comunicativa nelle prime fasi di indipendenza sociale dalle figure genitoriali. Tali vocalizzi, specifici per i cuccioli di questa specie, sembrano possedere le tipiche caratteristiche del babbling, infatti non sono osservabili tra gli adulti e gli “elementi” che li compongono risultano comparabili, ma non completamente, ai richiami adulti. Permetterebbero dunque ai cuccioli di acquisire - come avviene per i bambini- la complessità dei vocalizzi e la loro pertinenza sociale (Snowdon et al., 1983).

A proposito dell'apprendimento dei vocalizzi degli adulti e del repertorio specie-specifico, diverse ricerche condotte sui cuccioli di babbuino (*Papio cynocephalus ursinus*) hanno riscontrato la capacità di questi ultimi di produrre tutti i suoni tipici del gruppo già a sei mesi, discriminando le diverse varianti, indipendentemente dalla pertinenza sociale. Rispetto agli adulti, infatti, producono quattro varianti delle calls e con la crescita divengono meno ricettivi, per rispondere successivamente solo agli allarmi “barks” emessi dagli adulti della specie. Le risposte dei cuccioli, non solo alle forme tipiche adulte, ma anche alle forme intermedie, rende plausibile secondo Fischer, Cheney e Seyfarth (2000) l'ipotesi che i cuccioli nelle prime fasi acquisiscano tutte le varianti delle chiamate e successivamente riescano a discriminarle acusticamente e socialmente.

La ricerca sul babbling negli animali si è focalizzata soprattutto sui primati non umani per la comunanza del percorso evolutivo con la nostra specie, ma gli studi etologici hanno osservato tale fenomeno anche fra i mammiferi ed in particolare modo nei pipistrelli (*Saccopteryx bilineata*). Il repertorio vocale di questa specie è di circa sette vocalizzazioni tra “barks”, “screeches” ed inoltre i maschi emettono canti territoriali e

per il corteggiamento delle femmine. I cuccioli raggiungono l'indipendenza a otto settimane, periodo determinante per l'acquisizione delle competenze comunicative e sociali. I piccoli di pipistrello producono i vocalizzi emessi dagli adulti di entrambi i sessi della specie e i canti dei maschi adulti, ma componendo fra loro i vari elementi dei diversi canti utilizzati in differenti contesti sociali. L'utilizzo dei vocalizzi per l'interazione con la madre, per attirarne l'attenzione, nonché la mancata coerenza con il contesto sociale, fanno ipotizzare che si tratti di babbling, necessario per acquisire la complessità del repertorio specie-specifico e la pertinenza sociale (Knörnschild et al., 2006).

L'apprendimento del canto degli uccelli viene spesso preso in esame per indagare l'acquisizione del linguaggio nei bambini. I nidiacei non possiedono alla nascita le competenze canore specie-specifiche, che dunque non sono innate, ma il risultato di un processo di acquisizione delle componenti sonore che richiedono un'attivazione sociale, come d'altronde avviene per la specie umana. Il canto dei piccoli è temporalmente e strutturalmente diverso dal canto adulto, inoltre è molto variabile, caratteristiche riscontrabili nel babbling dei cuccioli umani (Doupe e Kuhl, 1999). Tra i vaccari testabruna (*Molothrus ater*) i giovani maschi producono canti molto semplici e poco articolati che "cristallizzano" attraverso l'attivazione sociale, le femmine infatti non ne producono e rinforzano i canti più articolati dei piccoli con feedback sociali. Nel passero corona bianca (*Zonotrichia leucophrys*) il feedback è soprattutto canoro, i piccoli apprendono il canto della propria specie ascoltando gli adulti, spesso infatti intervengono durante le vocalizzazioni per memorizzarne le componenti. In entrambi i casi si assiste ad un apprendimento selettivo garantito dalle contingenze e feedback

sociali, come avviene nei bambini umani con il linguaggio (Goldstein et al, 2003). La ricerca etologica sull'infant-directed communication ha chiarito che la dimensione vocale gioca un ruolo determinante per la costituzione della relazione tra il cucciolo e le figure genitoriali. Inoltre, come avviene per i bambini della specie umana, in grado di discriminare la voce materna appena nati - poiché l'apprendimento avviene già nei primi tre mesi di vita uterina (Moon et al., 2013) – essa assolve importanti funzioni per l'acquisizione del repertorio vocale specie-specifico (Giallongo, 2015).

#### **1.4 Cooperative-breeding**

La cura della prole in molte specie non viene assolta solo dalle figure genitoriali, ma altri membri del gruppo, non vincolati da rapporti di parentela, sostengono i genitori nel gravoso compito di occuparsi dei cuccioli e assicurarsi la loro sopravvivenza. La figura dell'*helper* svolge in tal senso un ruolo rilevante: si tratta spesso di membri del gruppo che condividono *kin relationship* con la cucciolata (fratelli maturi e femmine imparentate con la madre): il superorganismo degli alveari e dei formicai ed in generale degli insetti eusociali ne sono esempi emblematici; a volte possono invece essere individui privi di legami di parentela con i cuccioli (*special relationship*). Si tratta dunque di individui che costituiscono con i più piccoli relazioni stabili e durature nel tempo, che implicano investimento emotivo-intellettuale, con effetti cooperativi ed affiliativi. Perché prendersi cura di cuccioli non propri, sprecando risorse ed energie che potrebbero limitare le proprie opportunità di accoppiamento o in generale di sopravvivenza? Diverse sono le teorie proposte per comprendere e definire i sistemi di

*nursery*, le relazioni speciali e la figura dell'helper. Molti autori fanno appello all'altruismo, all'aiuto disinteressato nei confronti di un membro del proprio gruppo; altri al rapporto di reciprocità che si stabilirebbe fra gli individui, alcuni dei quali presterebbero aiuto ad altri per riceverne a loro volta in futuro; altri ancora ai benefici della cooperazione quali controllo territoriale, aumento della vigilanza del gruppo e difesa dai predatori. Secondo la selezione di parentela, la kin relationship tra l'helper e i cuccioli favorirebbe la sopravvivenza dei consanguinei, con i quali si condivide gran parte del proprio corredo genetico, aumentando di conseguenza la propria fitness. Diversi autori ritengono che i giovani acquisirebbero, nella cura dei cuccioli, importanti conoscenze, necessarie in seguito alla propria futura cucciolata. Il sistema di nursery fondato sulla figura dell'helper risulta molto diffuso tra i diversi taxa, in particolar modo tra i mammiferi. Tra gli elefanti è osservabile un'organizzazione sociale fondata sulle relazioni speciali e su un sistema di nursery a sostegno dei genitori. I membri adulti del branco si occupano dei cuccioli per il primo anno di vita, finché non raggiungono l'autonomia fisica. Le femmine del branco creano un sistema di *baby-sitting* per controllare i piccoli, i quali attraverso l'osservazione delle femmine adulte, apprendono non solo le regole sociali vigenti all'interno del gruppo, ma importanti informazioni sull'habitat.

Le lunghe sedute di grooming e le pratiche di baby-sitting rinsaldano i rapporti sociali, aumentano la coesione tra i membri del branco e di conseguenza la sopravvivenza dell'intero gruppo. Tra i primati, molte sono le specie nelle quali la cura genitoriale è supportata dagli altri membri del gruppo, spesso individui maturi che non hanno abbandonato il proprio nido e si prendono cura dei fratelli minori. Le cure cooperative

(*cooperative breeding*) sono tipiche delle specie con *alloparental care* (ogni membro del gruppo diverso dai genitori si occupa della prole), fondate sulla figura dell'helper e sulle relazioni speciali. Assumono alte funzioni affiliative, favoriscono la coesione sociale e istanziano il social-learning. Il cooperative breeding risulta diffuso con regolarità tra i mammiferi, soprattutto tra le specie a tipica organizzazione matrilineare (elefanti e canidi), ed è osservabile tra gli uccelli e i primati. Tra i primati i tamarini e gli uistiti (*Callitrichinae*) hanno ricevuto una particolare attenzione per il cooperative breeding (Burkart et al., 2009). Questi primati presentano la tipica struttura sociale fondata sull'helper: i gruppi sono costituiti dalla coppia riproduttiva e dai figli maggiori, che spesso non si riproducono prendendosi cura della prole, fornendo cibo, protezione, vigilanza, cooperazione e trasporto. Il cooperative breeding favorisce i comportamenti prosociali e le abilità sociocognitive (comunicazione vocale, social learning, *cooperative problem solving* e coordinazione), come hanno chiarito diverse ricerche sperimentali nella condivisione del cibo, soprattutto con i cuccioli (Burkart et al., 2007). Inoltre, sono molto abili nei compiti sociali che richiedono maggiori livelli di tolleranza, cooperazione e *gaze understanding* (Van Schaik e Burkart, 2010). La condivisione di informazioni, sia gestuali che vocali, è tipica delle specie che cooperano nelle cure parentali. Spesso utilizzano vocalizzazioni specifiche per l'interazione non genitoriale, come mostrano gli studi sul riconoscimento vocale che non si limita alla figura genitoriale, ma ai parenti, soprattutto alle femmine del gruppo, come si osserva tra i macachi rhesus (*Macaca mulatta*) (Rendall et al., 1996).

I babbuini sono tra le specie che adottano la tipica struttura definita allomaternal-care: le femmine del gruppo si prendono cura dei cuccioli, entrando spesso in contatto

tramite il grooming, le ispezioni del corpo e le manipolazioni. I piccoli del gruppo e la loro manipolazione sono determinanti per stabilire i rapporti di dominanza e reciprocità tra le femmine, tanto da essere spesso definiti il fulcro del *social market* di questa specie (Henzi e Barrett, 2002). Inoltre sono molto diffuse le friendships tra le femmine e i maschi, il che permette di proteggere i cuccioli dagli infanticidi, stabilire alleanze e sviluppare l'attaccamento del cucciolo al maschio (Palombit et al., 1997). In questa specie, i grugniti rivolti ai cuccioli (infant grunts), che si differenziano acusticamente dai grugniti legati alle situazioni di movimento (Rendall et al., 1999), come avviene nelle fasi di voto e nella riconciliazione tra le femmine adulte (Cheney et al., 1995), caratterizzano ogni tentativo di contatto con i cuccioli. L'emissione del grugnito verso la madre aumenta la probabilità che il contatto si prolunghi nel tempo (Silk et al., 2003). Tali dati mostrano la rilevanza della componente vocale per ottenere la disponibilità della madre all'interazione con il cucciolo e nel parental care cooperativo.

Per spiegare le cause evolutive del cooperative breeding vengono spesso presi in esame i vincoli ecologici, dunque le coercizioni ambientali, che sembrano svolgere un ruolo decisivo nella cura cooperativa e in generale nella coesione sociale. La variazione delle opportunità di accoppiamento, dei tassi di mortalità, gli alti costi di dispersione, le condizioni climatiche e le risorse ambientali, oltre alla sedentarietà e alla longevità, dunque l'integrazione tra vincoli ecologici e demografici della popolazione (Hatchwell e Komdeur, 2000), definirebbero il cooperative breeding come una strategia evolutivamente adattiva. Diverse ricerche hanno mostrato come la variazione dei succitati parametri agisca sulle strategie del gruppo non solo in termini di cure

parentali, ma in generale nella cooperazione e nella vocalità, come mostrano i dati sul canto degli uccelli (Botero et al., 2009). Altri studi hanno mostrato una correlazione tra la diminuzione dei vincoli ecologici di un habitat e le variazioni nelle dimensioni del gruppo, nonché gli effetti sulla cura dei cuccioli e in generale sulle dinamiche, sulla formazione e nella struttura dei nuclei familiari di molte specie di uccelli e mammiferi (Emlen, 1995). Inoltre i vincoli ecologici, intesi in termini di opportunità di accoppiamento e successo riproduttivo, agiscono sulla dispersione e di conseguenza sul cooperative breeding di alcune specie di pesci (Bergmuller et al., 2005) e di uccelli (Komdeur, 1992).

Il cooperative breeding avrebbe determinato molte delle caratteristiche sociali e cognitive che differenziano la nostra specie dalle altre antropomorfe, come hanno chiarito le ricerche della Hrdy (2000, 2009). Secondo la *cooperative breeding hypothesis* le cure cooperative avrebbero avuto degli effetti diretti sulla cognizione, migliorando le abilità cognitive, inoltre, indirettamente, il social learning avrebbe aumentato le dimensioni cerebrali (Van Schaik e Burkart, 2010). Di certo la specie umana è la più cooperativa, non solo in termini di cure parentali. La comprensione degli scopi altrui nei contesti competitivi e l'importanza nell'ontogenesi del social learning, (Cheney e Seyfarth, 2007) condivise con le scimmie antropomorfe, avrebbero avuto con il cooperative breeding- la propensione all'aiuto, l'alta tolleranza sociale, la condivisione di cibo e informazioni e l'intenzionalità condivisa - un ruolo decisivo nella cognizione umana. I vincoli ecologici avrebbero reso la cooperazione e la cura cooperativa dei cuccioli una strategia evolutivamente adattiva, favorendo l'intenzionalità congiunta (Tomasello, 2014). Inoltre la disponibilità di una struttura

linguisticamente pronta, dunque ancora una volta di vincoli biologici (Pennisi e Falzone, 2014), avrebbe determinato le abilità sociali, cognitive e comunicative della nostra specie (Anastasi e Giallongo, 2015).

## Capitolo 2

# I vincoli ecologici del network vocale delle relazioni speciali

Recenti studi naturalistici maturati in ambito biopolitico (Pennisi, 2014) hanno messo in discussione uno dei capisaldi della sociobiologia, secondo cui il successo riproduttivo e le gerarchie di dominanza sono esclusive dei soggetti dotati di maggiore prestanza fisica, sessualmente più attrattivi, che ereditano la posizione sociale dai legami di parentela. L'etologia delle relazioni speciali ha chiarito che in molte specie la cura della prole avviene in cooperazione (cooperative breeding); tutto il gruppo, infatti, collabora al sostentamento dei cuccioli, con i quali condividono rapporti di *kinship* o di *friendship*. I membri di un gruppo possono costituire così legami stabili e duraturi, favorendo la cooperazione e il social learning, pur non condividendo rapporti di parentela. Le dinamiche sociali non vengono stabilite unicamente dalla kinship, assumono spesso molta rilevanza le alleanze tra individui non imparentati: le friendships. Tra i primati non umani e in molte specie di mammiferi, soprattutto tra gli elefanti, le opportunità riproduttive e le gerarchie di dominanza dipendono dalle relazioni sociali che ogni membro riesce a intrecciare e dal ruolo che ciascuno è in grado di assumere in termini di utilità sociale. Costruire legami duraturi nel tempo per

assicurarsi sostegno sociale, protezione, difesa per i propri cuccioli e condivisione delle risorse, facilita il successo sociale e riproduttivo. D'altronde è stato recentemente evidenziato dagli stessi fondatori della sociobiologia (Nowak et al., 2010) che l'ontogenesi, piuttosto che la filogenesi, determina le strutture sociali e la gestione del potere. La *leadership* dunque, spetta a coloro che stabiliscono salde alleanze capaci di favorire l'ascesa sociale. Le friendships possono risultare così intricate all'interno dei gruppi da costituire *network* sociali fitti e articolati, fondati sulle capacità comunicative, soprattutto vocali, in risposta alle sfide ecologiche.

## **2.1 Il network sociale delle friendships**

Le relazioni speciali o friendships (Silk, 2003) sono legami sociali stabili nel tempo, che si instaurano tra individui non imparentati, privi di fini sessuali, diffusi tra i primati non umani (babuini, scimpanzé, scimmie cappuccine) e tra altri mammiferi (elefanti e delfini) (Seyfarth e Cheney, 2012b). Silk (2002) definisce friendships le relazioni tra individui non legati da parentela, caratterizzate da reciprocità nelle sedute di grooming e negli scontri aggressivi, dalla condivisione delle risorse alimentari, nonché da un alto livello di tolleranza e durature nel tempo. Le friendships vengono spesso definite alleanze di interesse, poiché i soggetti otterrebbero vantaggi sociali e riproduttivi, che equiparerebbero i costi per mantenere la relazione (Nguyen et al., 2009). A tal proposito diverse sono le ipotesi prese in esame per spiegarne le cause evolutive (Palombit et al., 1997). Secondo la *female harassment hypothesis*, le femmine otterrebbero protezione dall'aggressione delle femmine dominanti, che spesso

possono sfociare in *kidnapping*. La *future male caretaker hypothesis* sostiene che le relazioni speciali siano uno strumento utilizzato dalla madre per avere maggiore accesso alle fonti di cibo e ottenere interazioni sociali tra il proprio cucciolo e i maschi del gruppo. Permetterebbe alle femmine di ridurre il rischio di infanticidi (Palombit, 2009), come sostenuto dalla *infanticide protection hypothesis*, le cui cause sono state ampiamente dibattute (Rees, 2009; Van Schaik e Janson, 2000). Nei primati, i conflitti osservati tra le femmine per accaparrarsi l'amicizia dei maschi del gruppo forniscono prove a sostegno della rilevanza che le friendships hanno nelle dinamiche sociali (Palombit et al., 2001). Ottenere vantaggi immediati e a lungo termine per il proprio cucciolo innescherebbe le relazioni speciali.

Alcuni parametri vengono presi in esame dagli etologi per valutare l'instaurarsi delle friendships: la durata delle sedute di grooming, lo spulciamento reciproco; la propensione della madre alla manipolazione del proprio cucciolo da parte delle femmine del gruppo; la vicinanza fisica e l'utilizzo di specifiche vocalizzazioni. Il grooming, che Dunbar (1991) ritiene decisivo per la gestione del potere ed in generale della socialità tra i primati, precede le interazioni, permette di valutare la disponibilità dell'altro ad interagire e di ottenere i vantaggi immediati dalla tolettatura, inoltre funge da strumento per la riconciliazione. La prossimità spaziale è indicativa dell'affiliazione del legame sociale. Le vocalizzazioni, nelle specie gregarie, non assolvono semplici funzione di base - come difesa e riproduzione - ma rinsaldano i rapporti tra gli individui, infatti la frequenza di vocalizzi è maggiore tra gli individui coinvolti in una friendship (Cords, 1997).

Silk e colleghi (Silk et al., 2006b) conducendo uno studio sui babbuini, hanno analizzato i fattori che favoriscono i legami duraturi nel tempo tra le femmine, allo scopo di fornire una classificazione qualitativa e tipologica. La qualità del legame viene valutata dalle sedute di grooming e da quanto queste sono bilanciate; la stabilità, dalla durata delle relazioni negli anni. Per effettuare queste valutazioni viene preso in esame il *social index* e la sua efficacia sulla longevità degli individui (Silk et al., 2010b). I dati mostrano che le sedute di grooming risultano più intense tra femmine imparentate per parte di madre, come pure tra femmine della stessa età e rango (Silk et al., 2010a). Le valutazioni sulla durata indicano, tra i primati non umani, che la quasi totalità dei legami tra parenti è di almeno un anno, mentre solo la metà delle relazioni tra individui non imparentati ha la medesima durata. La parentela dunque risulta determinante per la stabilità del legame nel tempo, ma un ruolo di rilevanza assumono il rango e l'età; infatti i legami tra individui della stessa età e dello stesso rango risultano più duraturi (Silk et al., 2006a).

Gran parte delle relazioni a lungo termine è stabilita tra parenti, soprattutto nei gruppi con dispersione dei membri di un sesso, come tra scimpanzé ed elefanti, poiché rinsaldano i rapporti tra i membri dello stesso sesso con i quali risultano imparentati (Seyfarth e Cheney, 2013). I rapporti di parentela molto spesso non vengono presi in esame nella classificazione delle relazioni speciali in virtù della selezione di parentela (*kin selection*), la reciprocità infatti, troverebbe spiegazione nei vantaggi ottenuti da individui che condividono gran parte del corredo genetico. Le relazioni speciali sarebbero dunque stabilite per la propria fitness individuale, piuttosto che per scopi sociali, come dominio, riduzione dello stress e maggiori possibilità di sopravvivenza per

i propri cuccioli. Tra i babbuini le femmine socialmente integrate e con indici di socialità alti, aumentano le opportunità di sopravvivenza della prole (Silk et al., 2003).

Per spiegare le relazioni speciali sono state proposte una serie di ipotesi. Secondo l'ipotesi dell'altruismo reciproco le relazioni speciali si sono evolute, non a beneficio di un singolo individuo, ma come veri e propri scambi di risorse tra due o più individui, come avvenne per il grooming e il sostegno sociale (Trivers, 1971). Altri ritengono che la selezione di parentela sia la causa evolutiva delle relazioni speciali (Silk et al., 2004).

I dati sui maschi di scimpanzé chiariscono la rilevanza non solo del legame di parentela, ma soprattutto del rango di dominanza, per costituire legami sociali duraturi nel tempo (Mitani, 2009).

Le osservazioni condotte in ambito etologico sulle relazioni speciali implicano una sostanziale rivalutazione della socialità nel regno animale. Il gioco animale e le friendships, ad esempio, stabilite tra individui non imparentati di sesso diverso, e prive di scopi sessuali, non sembrano infatti in accordo con i principi della selezione naturale, suscitando una serie di interrogativi (Smuts, 1985) che animano il dibattito scientifico. La diffusione di tali comportamenti, il cui valore adattivo risulta poco chiaro, apre importanti questioni teoriche sulle cause evolutive.

## **2.2 La vocalità delle relazioni speciali**

Le vocalizzazioni vengono ritenute intenzionali se sono volontarie, dunque non automatiche, pertinenti al contesto e dirette ad uno specifico ricevente. La lunga tradizione di studi sulla comunicazione vocale animale riteneva il sistema vocale dei

primati non umani automatico, poco flessibile e non adatto a manipolare l'attenzione dei conspecifici (Tomasello, 2004; 2008). Recenti studi sui richiami di allarme condotti sui primati non umani hanno chiarito che la produzione vocale permette all'emittente di informare i propri conspecifici sui pericoli, poiché è in grado di inferire le altrui conoscenze (Crockford et al., 2012). Inoltre diverse sono le ricerche sulle componenti individuali della vocalità nei primati non umani, che ne confermano la flessibilità del repertorio (Gamba et al., 2012), come, ad esempio, la durata delle vocalizzazioni, l'inizio e la fine della frequenza fondamentale, nei macachi giapponesi (*Macaca fuscata*) (Ceugniet e Izumi, 2004); le differenze fra i sessi, nei macachi rhesus (*Macaca mulatta*) (Greeno e Semple, 2009).

Le relazioni speciali sono caratterizzate da una vocalità specifica per rinsaldare i rapporti tra i conspecifici e per l'interazione tra affiliati. Le osservazioni condotte sui babbuini (*Papio hamadryas anubis*), impiegando tecniche di playback, hanno mostrato che le produzioni vocali femminili, che manifestavano angoscia o stress, sortivano maggiori effetti e reazioni nei maschi affiliati che nel resto del gruppo (Lemasson et al., 2008). I grugniti precedono gli approcci maschili alle femmine, con un'efficacia maggiore delle interazioni prive di vocalizzazioni. I maschi di babbuino, per interagire con i cuccioli e gli affiliati, emettono grugniti, definiti "infant grunts", rivolti alle femmine (Palombit et al., 1999), vocalizzazioni che precedono la manipolazione dei cuccioli e ne aumentano la durata (Silk et al. 2003). I cuccioli mediano dunque le interazioni sociali, infatti gli approcci con vocalizzazioni da parte delle dominanti del gruppo sono rivolti prevalentemente alle femmine con cuccioli (Cheney et al., 1995). I "greetings", spesso seguiti da espressioni facciali e gestuali, come *lip-smacking* e

presentazione dei genitali, sono prodotti dai maschi dopo le aggressioni, per coordinare i movimenti del gruppo e risolvere i conflitti pacificamente, senza fare ricorso all'aggressività. La variabilità dei vocalizzi, frequenti tra individui con legami sociali più saldi, con forte prossimità spaziale e lunghe sedute di grooming, sostengono l'ipotesi che i "greetings" servono per ottenere informazioni e testare il legame sociale stabilito con un membro del gruppo (Whitham e Maestripieri, 2003).

I "pant-grunts", tra gli scimpanzé, svolgono una funzione sociale complessa, variano non solo tra i gruppi, ma assumono significati diversi nel medesimo gruppo, infatti vengono rivolti principalmente verso i membri di rango superiore come segno di subordinazione, o manifestazioni di aggressività o di riconciliazione, dunque non si tratta di segnali rigidi, ma strettamente correlati alle dinamiche sociali e contestuali. Gli studi sull'audience (Slocombe e Zuberbühler, 2007) hanno chiarito che la composizione dei membri influisce sulla produzione vocale ed in generale sui comportamenti sociali. I "pant-grunts" non sono segnali rigidi e ritualizzati, ma vocalizzazioni molto flessibili che recenti ricerche ritengono strumenti per costituire alleanze sociali (Laporte e Zuberbühler, 2010). Anche i vocalizzi utilizzati per informare i conspecifici della presenza di risorse di cibo (rough grunts) sono strettamente correlati all'audience, vengono prodotti solo in presenza di individui affiliati, di rango superiore e con rapporti di friendship. L'identità dei soggetti influisce dunque sulla produzione vocale e mostrerebbe non solo il controllo del vocalizzo, ma anche la funzione referenziale del segnale (Schel et al., 2013).

Nei gruppi gregari fondati sulle relazioni speciali, la comunicazione, soprattutto vocale, risulta così articolata da venir spesso definita *vocal network*. I segnali si diramano nella

rete sociale favorendo lo scambio di informazioni all'intero gruppo. Il network permette ad ogni membro di monitorare le dinamiche sociali e instaura il social learning.

Nelle specie con alta fluidità sociale, con gruppi costituiti da diversi nuclei familiari matrilineari, che si spostano aggregandosi e separandosi, la dimensione vocale è rilevante. La struttura sociale degli elefanti ne è un esempio, è costituita da ampi gruppi di femmine adulte con i propri cuccioli, guidati dalla femmina più matura, detta matriarca. I maschi abbandonano il gruppo natale e nella fase della pubertà (14-16 anni) si uniscono ai maschi che vanno alla ricerca delle femmine, per accoppiarsi con esse (Poole e Granli, 2009). Le femmine hanno un periodo di ovulazione molto ristretto, questo spinge i maschi a competere per accoppiarsi. La notevole distanza tra maschi e femmine ed inoltre il ridotto periodo di fertilità femminile, hanno reso necessario l'utilizzo di specifiche vocalizzazioni a bassa frequenza, con infrasuoni capaci di essere uditi a lunga distanza, anche a due km. Le femmine emettono un maggior numero di suoni rispetto ai maschi, che riescono però ad emettere suoni udibili a maggiore distanza. I ricercatori hanno stimato che queste vocalizzazioni coprono una distanza di 4 km, e in condizioni climatiche favorevoli, sono udibili quasi entro i 10 km.

Uno studio condotto da Leong e colleghi sull'elefante africano (*Loxodonta africana*) ha incrociato i dati sullo stato fisiologico e ormonale delle femmine, le vocalizzazioni a bassa frequenza e le risposte comportamentali (Leong et al., 2003), riscontrando un maggiore uso delle vocalizzazioni a bassa frequenza nelle grandi distanze e una riduzione nelle brevi. Infatti, in caso di distanza ravvicinata, la comunicazione chimica

e visiva assumono un ruolo predominante, per ottenere importanti informazioni sui propri conspecifici, sul loro stato ormonale e la predisposizione all'accoppiamento, favorendo la coesione e il ricongiungimento del gruppo (Schulte et al., 2007; Bates et al., 2008).

Spesso la comunicazione vocale di questa specie viene definita network per l'ampio repertorio vocale analizzato sia tra gli elefanti africani (*Loxodonta africana*) (Wood et al., 2005) che tra gli elefanti asiatici (*Elephas maximus maximus*) (De Silva, 2010), costituito da vocalizzazioni singole e combinate, individualmente distinguibili, che si diramano nell'ampio tessuto sociale innescando comportamenti cooperativi. Tale network richiede ampie capacità di apprendimento e di discriminazione dei vocalizzi di membri della propria famiglia, delle famiglia limitrofa e dei gruppi a lunghe distanze. Studi di playback hanno rivelato tra le femmine una variazione comportamentale in relazione alla familiarità del richiamo. L'emittente familiare determina uno spostamento verso la fonte del richiamo, in caso contrario si osservano segni di agitazione, mentre se il richiamo è già stato udito in precedenza il soggetto rimane rilassato (McComb et al., 2000). Tali dati mostrano le sorprendenti capacità mnemoniche degli elefanti nel discriminare i vocalizzi uditi in precedenza all'interno del network; la capacità di associare l'emittente con il nucleo familiare di appartenenza, di riconoscere i diversi emittenti, visto che i vocalizzi contengono dei marcatori acustici specifici e individuali. L'abilità a discriminare le vocalizzazioni familiari aumentano con l'età, infatti è stata riscontrata una correlazione tra l'età della matriarca e l'indice di associazione con l'emittente. Grazie alle abilità mnemoniche delle matriarche, i gruppi discriminano con maggiore precisione tra i vocalizzi familiari

e non, riducono i comportamenti aggressivi non appropriati e cooperano con i gruppi familiari (McComb et al., 2001). Uno studio di McComb e colleghi (2003) ha analizzato le componenti dei vocalizzi a distanza delle femmine di elefante (*Loxodonta africana*), notando la presenza di alcuni marcatori sonori per il riconoscimento individuale.

La correlazione tra familiarità, vocalizzazioni e rango di appartenenza è stata riscontrata dalle ricerche condotte sul campo (Soltis et al., 2005a). I vocalizzi definiti “antiphonal calling” vengono emessi tra femmine affiliate, per rinsaldare i rapporti sociali e favorire l’affiliazione. In molti casi tali vocalizzi seguono l’approccio di un membro dominante del gruppo. Le “antiphonal calling” vengono inoltre emesse anche a lunghe distanze per mantenere il contatto non visivo e rendere più forti le alleanze. Le femmine subordinate, in presenza della dominante, emettono vocalizzazioni definite “rumbles”, che risultano ridotte nell’intonazione e tonalità, in quanto ne traducono lo stato emotivo e il basso livello gerarchico (Soltis et al., 2005b).

La complessità delle dimensioni vocali degli elefanti africani (*Loxodonta africana*) non va ricercata solo nella varietà del repertorio vocale, ma nella rilevanza che i vocalizzi hanno nei rapporti sociali e nell’influenza sull’interazione tra i conspecifici. Risulta rilevante comprendere l’effetto che i vocalizzi hanno sui conspecifici: se provocano produzioni vocali di risposta, il grado di affiliazione ed inoltre la distanza tra i due partner e i movimenti per ottenere la coesione (Leighty et al., 2008). Le osservazioni mostrano una tendenza maggiore al riavvicinamento, qualora separate, tra femmine con maggiori rapporti sociali e con gradi molto alti di affiliazione. Il vocalizzo emesso da un membro della diade determina movimenti per il ricongiungimento (la ricerca sul campo ha mostrato una riduzione della distanza tra i due partner sociali dopo

l'emissione del vocalizzo di risposta nel 50% dei casi), la cui probabilità aumenta con l'emissione di vocalizzi di risposta.

La dimensione vocale può divenire una manifestazione della complessità sociale. Studi di bioacustica hanno tentato di carpire, attraverso l'analisi delle componenti vocali, quanto è complesso il tessuto sociale. Le vocalizzazioni aumentano non solo in relazione alle dimensioni del gruppo, ma indicano quanto è intricato il network dei rapporti sociali e la composizione del gruppo. I dati chiariscono che le vocalizzazioni che coinvolgono più individui (*Clustered low-frequency calls*, prodotte da più individui che sovrappongono le proprie vocalizzazioni separate temporalmente da meno di due secondi) sono più frequenti nei gruppi formati dalle femmine con cuccioli, che nei gruppi maschili. In generale le vocalizzazioni ad alta frequenza (*high-frequency calls*, con una frequenza di 50Hz) sono diffuse nei gruppi costituiti da un solo nucleo familiare. Inoltre i gruppi ampi formati da molti nuclei familiari fanno un massiccio uso delle "clustered low-frequency calls" rispetto ai gruppi monofamiliari (Payne et al., 2003).

Attraverso l'osservazione e il monitoraggio, nonché l'utilizzo delle moderne tecniche di registrazione della vocalità nei gruppi, è possibile comprendere la complessità del tessuto sociale.

### **2.3. I vincoli ecologici della socialità**

I fattori socioecologici influiscono sulle dinamiche sociali, nonché sulle organizzazioni e le gerarchie di dominanza nelle specie gregarie. L'alta concorrenza decretata dalla

rigidità ecologica e i benefici della vita di gruppo, rendono infatti le strutture sociali effetto della continua contrattazione tra vincoli ecologici e socialità. Molti sono i modelli ecologici proposti per spiegare come agiscono le sfide ambientali sui gruppi (Isbell e Young, 2002). Le risorse alimentari, la presenza di predatori, le condizioni climatiche e la demografia ostacolano o promuovono la vita di gruppo. I vincoli ecologici inoltre determinano la composizione e la dimensione del gruppo, la fitness individuale e la dispersione, agiscono inoltre sulla contrattazione del potere (Vehrencamp, 1983). Il totale dispotismo, il controllo di pochi membri del gruppo o la condivisione democratica delle risorse favoriscono la leadership diffusa o individuale (Wittemyer e Getz, 2007).

Le condizioni demografiche risultano determinanti nella formazione delle relazioni a breve e lungo termine, come hanno chiarito gli studi sui primati non umani (Barrett e Henzi, 2002). La dimensione del gruppo, a causa dell'alta competizione tra i membri, comporta un diverso livello di aggressività rendendo vantaggiose le alleanze sociali per l'accesso alle risorse. Nei gruppi di piccole dimensioni, infatti, la fluidità ridotta, il network sociale meno intricato e la dominanza centralizzata, scoraggiano la formazione di sottogruppi.

Le relazioni speciali, come confermano le osservazioni sulle alleanze tra le femmine di scimpanzé (Lehmann e Boesch, 2009), sono altamente influenzate dalla distribuzione e dalla disponibilità delle riserve di cibo, tra i primati. Se le risorse sono raggruppate, controllabili e di buona qualità, si assiste all'aggregazione di gruppi con femmine filopatriche, dunque si stabiliscono forti legami sociali, inoltre sono spesso molto competitivi con i gruppi limitrofi. In caso contrario la distribuzione delle risorse, con

qualità variabile, rende vantaggiose le strutture sociali gerarchizzate e basate sul grooming. Infine la scarsa quantità di cibo, distribuita in maniera più o meno uniforme, limita l'instaurarsi dei legami sociali e favorisce la coesione con i gruppi limitrofi. L'abbondanza di cibo e l'aggressività intragruppo sono strettamente correlate, infatti se le prime risultano limitate, l'aggressività all'interno del gruppo aumenta, poiché la ristrettezza delle risorse, soprattutto se poco distribuite, favorisce rigide gerarchie sociali. In caso contrario la distribuzione di ampie disponibilità alimentari riduce l'aggressività intragruppo e tra i gruppi (Isbell, 1991).

La combinazione tra predazione, distribuzione delle risorse e densità della popolazione vengono presi in esame per delineare un modello delle relazioni sociali tra i primati non umani. L'alto rischio di predazione correlato ad una bassa densità della popolazione, con risorse ben distribuite, determina società egualitarie. Una variazione nella densità favorisce gli scontri tra i gruppi, viceversa la distribuzione del cibo, società dispotiche (Van Schaik, 1989).

Tra gli elefanti africani (*Loxodonta africana*) la struttura sociale multilivello - madre con il proprio cucciolo, famiglia, gruppi costituiti da più famiglie e clan - variano con la stagionalità e la demografia, nonché con la longevità della matriarca. La concorrenza tra gli individui aumenta con l'irregolarità delle disponibilità alimentari, infatti nelle stagioni secche le risorse diminuiscono riducendo la coesione sociale. Mentre il nucleo familiare non subisce variazioni con la stagionalità, i gruppi costituiti da più famiglie e i clan ne sono molto influenzati. Più rigide sono le condizioni ambientali più i gruppi si riducono ai livelli più semplici di aggregazione, inoltre maggiore è l'età della matriarca più ampie sono le dimensioni del gruppo (Wittemyer et al., 2005). I rapporti di

parentela determinano infatti la tipica struttura egualitaria di questa specie, poiché riducono i vantaggi del nepotismo (Wittemyer e Getz, 2007).

Le sfide derivate dalle condizioni ecologiche, dunque le minacce che la siccità, la distribuzione delle risorse e la predazione impongono, vengono risolte con le aggregazioni sociali (De Silva, 2010) e una distribuzione spaziale del gruppo in risposta alle pressioni ecologiche (Wittemyer et al., 2008). Nelle società molto flessibili, con tipica struttura di fissione-fusione, si verifica una continua contrattazione tra i vincoli ecologici - disponibilità di risorse e stagionalità - e i benefici impliciti alla vita di gruppo; infatti i vantaggi della vita comunitaria, come protezione, cooperative breeding, controllo del territorio, rendono la vita di gruppo una strategia evolutivamente adattiva.

## Capitolo 3

### Etologia del consenso

L'incremento delle opportunità di foraggiamento, la trasmissione di rilevanti informazioni tra conspecifici, la riduzione dei rischi della predazione e una maggiore efficienza del parental care sono alcuni dei vantaggi della socialità. Tuttavia l'eterogeneità dei membri che costituiscono il gruppo - i quali divergono per strategie e fabbisogni nutrizionali, abilità negli spostamenti, stati riproduttivi e motivazionali - implica interessi diversificati, potenzialmente rischiosi per la coesione. Ogni gruppo sociale infatti, dinanzi a decisioni cruciali, come la scelta circa i luoghi di foraggiamento, lo spostamento verso un nuovo nido o i processi migratori, necessita un proficuo scambio di informazioni e di "opinioni" che permetta di scampare a divisioni e conflitti, esponendo il gruppo ai rischi della predazione. Le decisioni consensuali garantiscono dunque la coesione.

Recenti studi empirici e teorici - maturati in ambito etologico ed in seno alla teoria dei giochi e delle decisioni, in seguito dibattuti dalle scienze sociali e biopolitiche - hanno posto l'attenzione sui processi decisionali di gruppo per il raggiungimento del consenso, mediante l'adozione di sistemi simbolici per esprimere il "voto". Quorum, feedback positivo, procedure di voto, corpo elettorale, comunicazione locale o globale e conflitti di interesse sono i parametri presi in esame per delineare un quadro teorico

del consenso. Per tastare l'ampia quantità di esempi empirici di voto risulta necessario prendere in considerazione le modalità di espressione del voto e i soggetti coinvolti (corpo elettorale), differenziare qualitativamente le tipologie di decisione, monitorare le fasi del processo decisionale sino al raggiungimento del quorum, comprendere come le informazioni influiscono sui processi decisionali e sulla leadership (comunicazione locale e globale), inoltre delineare gli impliciti costi di consenso e i conflitti di interesse. L'adozione di un sistema simbolico per esprimere il voto, al fine di raggiungere una scelta consensuale e democratica, è ampiamente diffusa in molte specie, dagli insetti sociali (Franks et al., 1991, 2003; Pratt et al., 2002; Seeley e Visscher, 2004; Visscher, 2007; Seeley e Buhrman, 1999) ai mammiferi (Prins, 1996; Bousquet et al., 2011) dai primati (Kummer, 1968; Boinski e Campbell, 1995; Sellers et al., 2007) ai volatili (Black, 1988), nonché tra i pesci (Sumpter et al. 2008). Pur in assenza della tecnologia della prassi linguistica, molte specie effettuano infatti processi decisionali democratici, con regolarità tali da incoraggiare ipotesi (Conradt e Roper, 2003, 2007, 2009, 2010; Couzin et al., 2005) e teorie sul consenso (List, 2004; Conradt e List, 2009; King e Sueur, 2011; Pennisi e Giallongo, 2015).

### **3.1 La gestione del potere sociale animale**

Le decisioni democratiche avvengono tra le specie sociali confrontando alternative che si escludono a vicenda, tramite lo scambio di segnali veritieri, mai ambigui pragmaticamente e non manipolabili, poiché univoci dal punto di vista ontologico. Ogni membro del gruppo manifesta il consenso tra le proposte alternative con

vocalizzazioni, movimenti ritualizzati, comportamenti di notifica, danze e altri sistemi simbolici per esprimere il voto. La soglia di manifestazioni del consenso, il quorum, necessaria per approvare una decisione viene spesso intesa come “la probabilità di un individuo di compiere un’azione che aumenta rapidamente se un numero critico di individui sta già svolgendo l’azione” (Cronin, 2016, 171). In molte specie è costituito dalla maggioranza dei membri, in altre si osserva il quorum assoluto, formato da un numero limitato di individui.

Nei gruppi sociali le motivazioni individuali possono collidere con la scelta dell’intero gruppo, dunque entrano in gioco i conflitti di interesse. Essi risultano molto rischiosi per il gruppo, poiché il mancato raggiungimento del consenso può provocare separazioni interne e dunque la perdita dei vantaggi della vita comunitaria, esponendo i membri alla predazione e riducendone la fitness. La scelta di un nuovo nido per le api o le formiche non implica nessun conflitto di interesse, tutti i membri infatti condividono il bisogno di ricercare una dimora di maggiori dimensioni per contenere i numerosi membri dell’alveare o del formicaio, coniugando accuratezza e velocità della decisione. I processi migratori ed in generale tutti gli spostamenti del gruppo per il foraggiamento, verso siti migliori o luoghi di accoppiamento, implicano interessi diversificati, tra i membri, circa la destinazione. Sincronizzare infatti i movimenti del gruppo nello spazio e nel tempo può implicare una serie di costi, definiti da Conradt e Roper (2005) “costi di consenso”, a causa degli interessi personali e costi legati alla fitness, in quanto il soggetto subordina la propria scelta a quella dei conspecifici. Raggiungere un consenso sulla direzione include sia costi che benefici discontinui, una parte dei membri del gruppo rinuncia alla propria decisione pagandone i costi. Nelle

scelte che riguardano i tempi gli accordi vengono raggiunti tra la media dei tempi individuali. Diversamente per decidere l'asse migratorio- nord-sud o est-ovest- non è sufficiente stabilire la media delle direzioni, ma bisogna effettuare una decisione netta tra le due alternative. I costi di consenso nell'accordo sui tempi sono relativamente bassi, distribuiti tra i membri del gruppo e contrattati con facilità. I movimenti spaziali implicano costi asimmetrici, da elevati ad assenti, ma ampi benefici qualora si raggiunga un accordo.

Per classificare i processi decisionali viene preso in considerazione il parametro della condivisione (*equally shared, unshared, partially shared*). Nelle forme democratiche l'intero gruppo coadiuva alla presa di decisione (*equally shared*), tutti i membri possono proporre spostamenti, indipendentemente dal rango e dal sesso. Nei processi decisionali non condivisi (*partially shared*), un numero limitato di membri, spesso di alto rango, adulti e del sesso dominante, effettuano le decisioni per l'intero gruppo. Tale tipologia decisionale risulta diffusa soprattutto tra le specie con ampie e rigide gerarchie. La leadership è individuale (*unshared*) se un solo individuo detiene il potere. La sociobiologia definisce *leader* l'individuo con maggiore prestanza fisica, forza, dunque filogeneticamente predestinato a controllare il gruppo. Di recente gli studi biopolitici (Pennisi, 2014) hanno evidenziato come le alleanze che il soggetto riesce a costituire con i membri, le friendships che instaura, lo stato motivazionale, le conoscenze dell'habitat e il ruolo che assume in termini di utilità sociale, concorrono al controllo del gruppo. Spesso il leader si pone in posizione frontale al gruppo, effettua reclutamenti con maggiore indice di successo e propone per primo il movimento. I costi nella leadership individuale sono alti per i membri del gruppo, poiché

subordinano la propria scelta a quella del leader, mentre nei processi decisionali condivisi le decisioni sono meno estreme.

Le specie altamente cooperative, con sistemi sociali aperti e scarsamente gerarchizzate, effettuano decisioni consensuali. Comprendere come le informazioni vengono trasmesse e come influiscono sui processi decisionali risulta rilevante, poiché la qualità e la quantità delle informazioni possedute da alcuni membri del gruppo influenzano la leadership. La comunicazione locale (ogni individuo comunica con un numero limitato di conspecifici, spesso fisicamente vicini) è ampiamente diffusa nei gruppi di maggiori dimensioni, a causa della grande quantità di informazioni da gestire centralmente, come si osserva tra le api. La presa di decisione avviene grazie ad un processo di autorganizzazione del comportamento: ogni individuo esprime la propria preferenza comunicandola localmente ed il gruppo consensualmente effettuerà la decisione. La dimensione del gruppo dunque influisce sulle scelte, i gruppi di grandi dimensioni, ad esempio, effettuerebbero scelte molto più accurate, perché otterrebbero un numero maggiore di informazioni (Cronin, 2016). Diversi studi invece mostrano che l'efficacia delle scelte non dipende dalla quantità di informazioni, ma dalla loro qualità.

Nelle società dispotiche invece, dove la decisione spetta ad un solo individuo o ad un gruppo ristretto, vengono compiute scelte ugualmente efficaci accorciando i tempi delle decisioni (Santos et al., 2016). Nei gruppi numerosi, eterogenei, privi di comunicazione globale, con ampi conflitti di interesse tra i membri, asimmetria dei costi di consenso, sincronizzare le attività risulta vantaggioso poiché riduce i costi dei conflitti, la frammentazione del gruppo e l'esposizione a pericoli, ottenendo i vantaggi

della vita comunitaria. Al contrario la risoluzione del conflitto in una società dispotica, nella quale il leader assume il controllo del gruppo, determina un'asimmetria dei costi, poiché gran parte dei subordinati paga la mancata congruenza tra la propria scelta e quella del dominante, che non si assume costi.

### **3.2 Il voto animale**

L'adozione di sistemi simbolici per la manifestazione del consenso, tramite *voting behavior*, è osservabile in specie con organizzazioni sociali e livelli cognitivi diversificati. Per ogni processo decisionale viene monitorato il comportamento di voto, il corpo elettorale (i soggetti coinvolti nella decisione) e la percentuale di voti necessaria per approvare la decisione (quorum).

Tra i volatili, i cigni (*Cygnus cygnus*) utilizzano movimenti ritualizzati e specifiche vocalizzazioni per influire sul comportamento altrui (Black, 1988). Le fasi precedenti alla partenza includono movimenti verticali del collo e della testa, movimenti laterali e movimenti delle ali, mostrati in sequenza e intensificati nei 30 secondi precedenti al volo, allo scopo di influenzare i propri conspecifici a muoversi verso un nuovo sito di foraggiamento. Gli individui che ritualizzano con maggiore intensità, strettamente correlata alla qualità e familiarità del sito, otterranno un numero maggiore di *follower*, sino al raggiungimento del quorum che determina lo spostamento dello stormo.

Una serie di studi sperimentali (Santos et al., 2016), manipolando le dimensioni dello stormo, ha mostrato nei processi decisionali dei piccioni viaggiatori (*Columba livia*), il rapporto tra dimensioni del gruppo e accuratezza, nonché velocità della decisione.

Prima di muoversi in una direzione i piccioni spesso girano in circolo, tale comportamento fungerebbe da fase di orientamento, per reclutare e ottenere un numero maggiore di seguaci, per poi intraprendere una deviazione lineare del percorso. L'accuratezza della decisione diminuisce quando aumenta il numero degli individui, a causa delle molteplici informazioni da gestire.

I grandi mammiferi sincronizzano gli spostamenti e mantengono la coesione mettendo in atto "comportamenti di voto", come li definisce Prins (1996). Nei bufali africani (*Syncerus caffer*), per accordarsi sulla direzione del foraggiamento, le femmine dominanti lasciano la posizione di riposo e puntano lo sguardo verso una certa direzione per qualche secondo, per poi ritornare alla posizione iniziale. Tale comportamento, ripetuto da molti membri del gruppo, assume il significato di votazione. Al raggiungimento del quorum tutto il gruppo si muoverà verso la media delle direzioni espresse. Tra i cervi rossi (*Cervus elaphus*) solo gli adulti prendono parte alla votazione, che viene espressa abbandonando la posizione di riposo. Qualora più della metà degli adulti, circa il 60%, abbandonerà la posizione di riposo, si raggiungerà la soglia quorum.

Tra i cavalli (*Equus ferus przewalskii*) i comportamenti pre-partenza sono caratterizzati dall'allontanamento dal gruppo, da parte di un "iniziatore" che si pone alla periferia del branco. I follower vanno nella direzione dell'iniziatore con il collo in orizzontale, senza fermarsi. Il movimento comincia se gran parte del gruppo segue l'iniziatore. Il processo decisionale descritto tra i cavalli è consensuale, perché non è stato riscontrato, negli studi condotti, una correlazione tra età, sesso e posizione sociale (Bourjade et al., 2015).

I suricati (*Suricata suricatta*) emettono dei richiami, definiti “moving calls” (Bousquet et al., 2011), per selezionare la direzione di ricerca del cibo e mantenere la coesione nonostante i conflitti di interesse. Qualora la disponibilità di cibo sia insufficiente in un sito, durante la ricerca, vengono emessi richiami e al raggiungimento del quorum, in questa specie, formato da almeno tre individui, l'intero gruppo si sposta verso un nuovo sito. La posizione sociale non influenza la rilevanza del voto e l'esiguo quorum assoluto, ampiamente diffuso in molte specie, ridurrebbe il numero degli errori ed eviterebbe la formazione di fazioni, rischiose per la coesione.

Tra i cebi cappuccini (*Cebus capucinus*) tutti gli individui prendono parte al processo decisionale, infatti il successo di colui che propone gli spostamenti non è correlato alla gerarchia di dominanza (Boinski e Campbell, 1995). Un membro abbandona la posizione di riposo muovendosi in una direzione, attendendo che i conspecifici esprimano il proprio voto sulla proposta. Prolungando il tempo di attesa aumenta la probabilità che la propria proposta venga valutata, nonostante vi sia un periodo refrattario successivo ad uno spostamento precedente. Se almeno tre individui accettano la proposta, si raggiunge il quorum necessario a determinare il movimento, ottenendo con successo coesione e consenso.

Tra i primati, i macachi (*Macaca tonkeana*), raggiungono il consenso sui movimenti di gruppo, mantenendone la coesione, nonostante i conflitti di interesse tra i membri (Sueur et al., 2010). I movimenti ritualizzati propongono lo spostamento. Superando la soglia quorum del numero di individui che vogliono muoversi, dunque dopo essersi accordati sul tempo, si stabilisce la direzione, la cui scelta richiede un ulteriore

quorum. Maggiori saranno le manifestazioni di consenso, minore sarà la possibilità di interrompere il movimento ed effettuare nuovamente le votazioni.

I cercopitechi verdi (*Chlorocebus pygerythrus*) effettuano scelte parzialmente condivise (Lee e Teichroeb, 2016). Dopo una fase stazionaria, in cui il gruppo non effettua spostamenti per più di 15 minuti, si verificano i tentativi di movimento. Se si assume che il gruppo può avere forma circolare (ovvero essere iscritto in un ipotetico cerchio), si è calcolato che l'individuo che inizia il movimento si muove coprendo una distanza che, in media, rappresenta la metà del diametro del cerchio. La proposta ha esito positivo se l'iniziatore è seguito, in un periodo di tempo limitato (15 minuti), da almeno la metà del gruppo. L'indice di successo è correlato all'età e al sesso, che nei gruppi testati è maggiore per le femmine. L'efficacia femminile potrebbe essere correlata alle conoscenze dell'habitat, all'alta quantità di parenti e affiliati.

I gorilla di montagna (*Gorilla beringei beringei*), caratterizzati da una rigida gerarchia, coordinano i movimenti di gruppo integrando la scelta dell'individuo dominante (Stewart e Harcourt, 1994). I grugniti fungono da voting behavior e subiscono un aumento nell'intensità sino al raggiungimento della soglia quorum, circa il 65% degli adulti, necessaria per delineare lo spostamento del gruppo.

I babbuini (*Papio hamadryas*) votano utilizzando i comportamenti di notifica, posture del corpo e vocalizzazioni ritualizzate, emesse solo dai maschi del gruppo (Kummer, 1968). Un individuo propone uno spostamento e sonda le opinioni dei conspecifici, che esprimeranno la propria scelta sulle proposte alternative. Al raggiungimento del quorum, dato dal numero maggiore di sostenitori per una direzione, l'intero gruppo si sposterà coeso. Per selezionare la direzione del movimento (Strandburg-Peshkin et al.,

2015) è determinante l'angolo di disaccordo: se ampio il gruppo effettua la scelta tra le due direzioni alternative, in caso contrario è selezionata la media delle direzioni.

Gli insetti eusociali mostrano i più complessi e articolati processi decisionali fondati sul consenso. Le formiche (*Leptothorax albipennis*) sono una delle specie più studiate dagli entomologi, poiché vivono in gruppi relativamente piccoli (500 membri), facilmente controllabili per mezzo di videoregistrazioni e campionature dei singoli individui (Pratt et al., 2002; Dornhaus et al., 2004). La fragilità delle pareti del formicaio, l'aumento esponenziale della popolazione o la scoperta di un sito migliore spinge questa specie ad emigrare molto spesso. Un terzo dei membri del formicaio, deputato alla ricerca, effettua la valutazione transitiva dei siti alternativi, valutando l'esposizione alla luce, la dimensione, la larghezza dell'entrata e la profondità della cavità interna. La qualità è inversamente proporzionale alla durata dell'ispezione, dunque migliori sono i siti, più velocemente saranno ispezionati e da un numero maggiore di individui. In questa fase la trasmissione delle informazioni non è globale, ma locale, e non impedisce il raggiungimento del quorum. Ogni formica pubblicizzerà il sito di qualità ispezionato, reclutando altri sostenitori con la *tandem-running* (contatto continuo tra la formica che conduce e la reclutata) e trasportando fisicamente i membri non attivi al nuovo sito. Il quorum si raggiunge quando un numero maggiore di individui si sposterà nel nuovo sito.

Altre specie di formiche, come le *Temnothorax curvispinosus* (Pratt, 2005), pur con differenze nelle dimensioni del quorum, nella velocità delle *tandem-running* ed in generale nella durata del processo decisionale, effettuano scelte consensuali per selezionare il nuovo formicaio.

Le formiche (*Temnothorax rugatulus*) effettuano la migrazione in due fasi: il reclutamento con le tandem-running e il trasporto; il raggiungimento della soglia quorum determina il passaggio alla fase successiva. Uno studio (Sasaki et al., 2015) ha testato la flessibilità della decisione, intesa come capacità di effettuare scelte efficaci a partire dalle informazioni che le reclutatrici riescono ad ottenere. La flessibilità è alta nella prima fase, rispetto al calo netto che si verifica dopo il raggiungimento del quorum. Infatti, alterando in laboratorio le caratteristiche dei nidi, si nota che nella prima fase, le nuove informazioni sulla variazione dei nidi non inficiano l'accuratezza della decisione. Nella seconda fase, se il trasporto è cominciato le variazioni non vengono più valutate, dunque la flessibilità è drasticamente ridotta. Effettuando la valutazione del comportamento delle formiche reclutatrici e delle trasportatrici, si nota che le prime smettono di reclutare al variare delle condizioni dei siti, mentre le trasportatrici non arrestano il trasporto e non valutano più le informazioni raccolte. I ricercatori ritengono che tale processo permette alle formiche di effettuare scelte efficaci, in tempi ridotti, per ridurre il rischio di esposizione della colonia.

Tra le piccole colonie di formiche (*Myrmecina nipponica*) costituite da un numero ridotto di individui (40-70 membri), il processo decisionale avviene comunicando le informazioni localmente, attraverso le scie feromoniche (Cronin, 2012). Metà della colonia è attiva ed effettua in maniera indipendente la ricerca di potenziali siti, successivamente si verifica la fase di reclutamento attraverso le scie feromoniche. La valutazione dei formicai pubblicizzati avviene seguendo la scia di feromoni rilasciati dagli *scout*, differenziandosi nettamente dalle tandem-running delle altre specie di formiche. Il trasporto delle larve e della regina avviene se nel nuovo sito si raccoglie il

20% della popolazione. Il quorum è definito dal numero di individui presenti nel nuovo sito, quando la formica focale effettua il primo trasporto della covata al nuovo sito, inoltre può essere inteso anche come la media delle soglie quorum individuali, per passare dalla fase di reclutamento al trasporto (Cronin, 2016). Il bilanciamento tra velocità e accuratezza, dunque tra la riduzione dei tempi di esposizione a rischi durante lo spostamento nel processo decisionale, sono determinanti nei processi migratori delle formiche. Le dimensioni del formicaio giocano in tal senso un ruolo determinante, soprattutto per la raccolta delle informazioni. In un gruppo di dimensioni ridotte per effettuare una scelta, che sia accurata e veloce, devono aumentare le informazioni che ogni individuo apporta, rispetto al gruppo ampio (Cronin, 2016).

Diversi studi hanno analizzato i processi migratori degli insetti manipolando le condizioni ambientali in laboratorio. Cronin (2016) ha testato l'effetto che le dimensioni del gruppo hanno sulla decisione in condizioni ambientali diverse. Alla fase di controllo, in cui la colonia doveva prendere la decisione tra due siti alternativi, è stato associato un elemento di stress, come un ventilatore, e in seguito, l'aumento della complessità del compito, che richiedeva la selezione della nuova dimora tra molteplici siti. I dati mostrano che tra i gruppi di piccole e grandi dimensioni varia la durata della fase di ricerca, che risulta maggiore nei gruppi piccoli. Nessuna differenza si nota nel reclutamento e nel trasporto, ma la soglia quorum aumenta con le dimensioni.

La scelta di una nuova dimora risulta cruciale per la sopravvivenza di una colonia di api (Seeley, 2010), infatti la sorprendente capacità riproduttiva della regina ed inoltre

l'accumulo di miele necessario al sostentamento, richiedono un continuo aumento degli spazi. Se una colonia vuole sopravvivere alla stagione invernale deve avere lo spazio sufficiente per i nuovi membri, soprattutto per le riserve di cibo. Le api esploratrici o scout, giocano in questa fase un ruolo determinante per la fitness dell'intera colonia, infatti effettuano la ricerca dei potenziali siti, valutandone la qualità e acquisendo informazioni dall'esterno e dall'interno dell'alveare, influenzano la tempistica della sciamatura, guidando l'esodo di massa verso la nuova dimora. Le dimensioni e la posizione dell'entrata, il volume della cavità, l'esposizione alla luce, l'umidità, la temperatura e l'orientamento a sud concorrono alla valutazione del potenziale sito. Gli scout pubblicizzano la scoperta del potenziale alveare con le danze dell'addome, la cui durata, intensità delle danze è direttamente proporzionale alla qualità del sito: i migliori fra essi otterranno danze costituite da 35 circuiti e dalla durata media di 85 minuti. Le reclute effettueranno una valutazione indipendente della potenziale dimora e si uniranno alla pubblicizzazione, dunque prenderanno parte ad una delle fazioni, se presenta caratteristiche soddisfacenti. I sostenitori dei siti con le loro pubblicizzazioni, per mezzo delle danze, tentano di reclutare coloro i quali non hanno mostrato una preferenza finché, come in un processo elettorale, si ottiene un aumento dei sostenitori per un sito e una diminuzione del dissenso. La soglia dei voti sufficienti a determinare l'esodo, è stabilita dal numero di sostenitori del nuovo sito (circa 30 individui) e qualora venga raggiunta, gli scout stimoleranno l'attivazione dei conspecifici e li condurranno al nuovo alveare.

### **3.3 Consenso biopolitico**

L'adozione di sistemi simbolici per la manifestazione del consenso - comune nelle specie sociali con gruppi eterogenei, numerosi, con una disparità nella distribuzione dei costi e privi di comunicazione globale - fa ipotizzare che i vantaggi della vita comunitaria e i correlati costi del consenso, abbiano permesso l'evoluzione della condivisione democratica delle scelte sociali. I vantaggi della risoluzione non dispotica dei conflitti, le maggiori opportunità di foraggiamento e riproduzione, l'aumento della difesa del gruppo ed inoltre le più efficaci cure parentali, ne hanno permesso la diffusione. La coesione del gruppo, nonostante i conflitti di interesse e i costi del consenso, risulta essere una strategia adattiva, nei termini dell'adattamento ecologico a lungo termine. Le procedure di contrattazione di voto e l'adozione di sistemi simbolici per la manifestazione del consenso, aprono importanti scenari per l'indagine naturalistica della socialità in generale e per una visione evoluzionistica della gestione del potere sociale (Pennisi e Giallongo, 2015). Il voto animale, espressione di una razionalità tutta ecologica, valutata secondo l'adeguatezza adattiva (Pennisi, 2014), permette inoltre di comprendere i processi decisionali del sapiens e l'efficacia della razionalità linguistica, entrambi indagabili assumendo una prospettiva biopolitica evoluzionistica del consenso sociale.

## Capitolo 4

### La comunicazione vocale del voto animale

La vita di gruppo rappresenta una strategia vantaggiosa per molte specie. La riduzione dei rischi della predazione, le maggiori opportunità di accoppiamento e ricerca collettiva del cibo, la condivisione della cura della prole, hanno aumentato l'adattamento e la fitness delle comunità altamente cooperative (Alexander, 1974).

Mantenere la coesione del gruppo durante i movimenti, al fine di evitare conflitti che potrebbero determinare rischiose separazioni, richiede spesso la consultazione allargata al gruppo, come si evince dalla ricerca etologica sul voto animale (Conradt e Roper, 2005, 2009; List, 2004; Conradt e List, 2009). Nell'ambito degli studi ecologici, cognitivi ed etologici, i movimenti di gruppo assumono grande rilevanza, poiché permettono di fare maggiore chiarezza sulle modalità adottate dalle specie per prendere decisioni che riguardano l'intera comunità, sulla mediazione dei conflitti di interesse ed in generale sulla cooperazione che è alla base della socialità. Per movimento collettivo si intende il processo decisionale che coinvolge i membri di un gruppo al fine di coordinarne gli spostamenti nel tempo e nello spazio, attraverso la modulazione dei *behavioral cues* e dei segnali vocali e visivi (Petit e Bon, 2010).

Uno dei parametri presi in esame nei processi decisionali animali riguarda i comportamenti di voto - la comunicazione del consenso nei parlamenti ecologici - che assume forme diverse in virtù della biologia della specie e delle pressioni ambientali,

dunque dei vincoli ecologici. Le danze delle api (Seeley, 2010), le *tandem-running* nelle formiche (Pratt, 2005), i movimenti del corpo dei mammiferi (Prins, 1996), i comportamenti di notifica o di attesa tra i primati (King e Sueur, 2011), sono alcuni degli esempi delle modalità comunicative specie-specifiche adottate nel regno animale per manifestare il consenso. La vocalità è un'ulteriore componente nei processi decisionali di gruppo relativi agli spostamenti, come è osservabile ad esempio, durante le migrazioni degli uccelli che coordinano il movimento di un numero molto alto di individui tramite le vocalizzazioni (Black, 1988; Munn e Terborgh, 1979).

Molte sono le specie che utilizzano la vocalità nella coordinazione delle attività del gruppo tra i primati non umani (Fichtel et al., 2011), come uistiti pigmei (*Cebuella pygmaea*) (Soini, 1981), scimmie leonine (*Leontopithecus rosalia*) (Boinski et al., 1994), cebi cappuccini (*Cebus capucinus*) (Boinski e Campbell, 1995), saimiri del Centro America (*Saimiri oerstedii*) (Boinski, 1991), amadriadi (*Papio hamadryas*) (Kummer, 1995), scimmie ragno (*Ateles geoffroyi*) (Chapman, 1990), scimmie urlatrici (*Alouatta*) (Milton, 1980) e macachi (*Macaca tonkeana*) (Riley, 2005).

Le vocalizzazioni in molte specie non sono correlate alla sola sopravvivenza del singolo e della comunità, come puri segnali di allarme, ma assolvono funzioni altamente cooperative. Il voto animale ne è un esempio: i parlamenti ecologici coinvolgono un alto numero di individui che comunicano, tramite comunicazione locale o globale, la propria scelta, tra proposte alternative, per effettuare una decisione consensuale il cui esito avrà effetti a lungo termine su tutto il gruppo (Pennisi, 2014). I conflitti di interesse non inficiano il processo decisionale, permettendo di ottenere i vantaggi della vita comunitaria e di effettuare scelte ecologicamente adattive.

Tramite la comunicazione vocale le specie gestiscono le dinamiche sociali. I segnali comunicativi espressi vocalmente nelle scelte di gruppo, permettono di investigare come si contratta la leadership e il potere, come si coordina la comunità e si mediano i conflitti di interesse (Fichtel et al., 2011) e in che modo si effettuano decisioni vantaggiose. In disaccordo con la sociobiologia, infatti, le più attuali indagini sul comportamento animale indicano che le gerarchie di dominanza e le maggiori opportunità riproduttive non sono esclusive di coloro che hanno maggiore prestanza fisica e forza. Come hanno dimostrato gli studi sulle friendships, costituire solidi legami sociali e divenire snodo centrale nel social network, assumendo un ruolo determinante in termini di utilità nella comunità, concorrono alla leadership, non meno della prestanza fisica e, a volte, a dispetto del ruolo gerarchico *stricto sensu* (Silk, 2003; Seyfarth e Cheney, 2012b).

La razionalità ecologica che si evince dall'etologia del voto animale, in cui l'utilizzo di pochi parametri decisionali e segnali veritieri e non manipolabili, permette di effettuare scelte evolutivamente adattive, fornisce spunti di riflessione sui processi di *decision-making* del sapiens, che fa del linguaggio il mezzo preferenziale per le contrattazioni. L'indagine della vocalità animale, in seno alle procedure etologiche di voto, può risultare dunque rilevante per capire come la comunicazione vocale non linguistica influenza le dinamiche del potere e quanto risultino ecologicamente efficaci, per analizzare criticamente il linguaggio nelle decisioni di gruppo della specie umana (Pennisi e Giallongo, 2015).

## 4.1 Leadership diffusa e individuale

Le vocalizzazioni durante gli spostamenti del gruppo possono fungere da iniziatori del movimento, se emesse da un membro per proporre una direzione, e seguite poi da altre vocalizzazioni dei conspecifici per dare avvio alla contrattazione. I vocalizzi nelle sessioni di spostamento assumono diverse funzioni: mantenere il contatto, ricongiungere alcuni membri al gruppo o coordinare i movimenti nel tempo e nello spazio (Da Cunha e Byrne, 2009). Le prime due finalità vengono assolte dalle chiamate di contatto, ampiamente analizzate in molte specie, dai mammiferi ai primati non umani, e vengono emesse per stabilire o ristabilire un contatto con i conspecifici. Ne sono un esempio le vocalizzazioni dei cuccioli che, distanti dalle madri, emettono le chiamate di contatto a cui le madri rispondono per facilitare la ricongiunzione.

Alcuni parametri vanno presi in esame per valutare l'effetto dei segnali vocali che propongono lo spostamento: a quale distanza vengono emessi, calcolando il diametro del gruppo durante il movimento; le tempistiche, dunque il tempo che intercorre tra la proposta espressa vocalmente e i vocalizzi del gruppo; infine l'efficacia della proposta. Il periodo immediatamente precedente alla partenza, il movimento vero e proprio e il post-partenza, sono le fasi che caratterizzano i movimenti collettivi. Le vocalizzazioni vengono emesse soprattutto nella fase precedente e durante il movimento.

Nella leadership diffusa, tutti gli individui influiscono sul processo decisionale, dunque ogni membro del gruppo può iniziare il movimento e cercare di influenzare il comportamento altrui. La componente spaziale risulta decisiva, in particolare la

posizione del proponente o iniziatore. I comportamenti di attesa, che permettono all'iniziatore di monitorare il comportamento dei conspecifici, sono tipici delle leadership diffusa (Leca et al., 2003). Nelle società dispotiche invece, in cui un solo membro o un numero limitato di individui di alto rango prendono decisioni, la distribuzione spaziale e temporale del singolo membro del gruppo non sembra influire sul processo decisionale.

Le oche del Canada (*Branta canadensis*), nel periodo pre-partenza, contemporaneamente all'intensificarsi dei movimenti del collo e della testa, emettono anche basse vocalizzazioni gutturali (Raveling, 1969). Negli elefanti l'iniziatore da avvio al reclutamento spostandosi alla periferia del branco ed emettendo vocalizzazioni definite "let's go", finché il gruppo non si sposta coeso (Poole et al., 1988). Tra i suricati (*Suricata suricatta*) per coordinare il gruppo nelle fasi di foraggiamento vengono utilizzate le vocalizzazioni: un individuo propone lo spostamento emettendo una "moving call", il cui successo dipende dalle vocalizzazioni di consenso dei conspecifici, infatti, solo se prende avvio il cosiddetto coro, il gruppo si sposterà. I processi di decision-making di gruppo, in questa specie, si fondano dunque sull'utilizzo delle "moving call", che fungono da comportamento di voto, coinvolgendo il gruppo nella sua interezza, indipendentemente dall'età, sesso e posizione sociale dei suoi componenti (Bousquet et al., 2011). Le vocalizzazioni permettono di stabilire la soglia di manifestazioni del consenso, dunque il quorum, necessario ad avviare lo spostamento. La soglia si raggiunge qualora almeno tre individui emettano le "moving call"; tale quorum assoluto è riscontrabile in altre specie, come i macachi (Sueur e Petit, 2010). Le spiegazioni evolutive si fondano sul vantaggio che un quorum ridotto

avrebbe sul rischio di separazione e coesione del gruppo, rispetto a consultazioni che richiedono quorum più allargati, mentre altre ipotesi fanno riferimento alle limitate capacità cognitive nella discriminazione delle quantità, la riduzione della quale avrebbe reso vantaggioso, in queste specie, il quorum assoluto.

I processi decisionali dei cebi cappuccini (*Cebus capucinus*) sono stati ampiamente presi in considerazione, poiché sembrano rispecchiare ciò che l'etologia del voto ha definito *consensual decision-making*. Tutti gli individui infatti, indipendentemente dall'età o dalla posizione occupata nella gerarchia sociale, vi prendono parte (Meunier et al., 2006). I movimenti di attesa permettono di monitorare i comportamenti dei conspecifici (Leca et al., 2003) e influenzare coloro che non hanno ancora mostrato la preferenza, inoltre stabiliscono il raggiungimento o meno del quorum. I movimenti di attesa sono correlati all'emissione di vocalizzazioni (glances e trilli), per ottenere un riscontro positivo dal resto del gruppo. Più è ampio il quorum, minore sarà la probabilità che l'iniziatore rinunci alla proposta. Quindi si nota questa interazione tra colui che inizia il movimento e il resto del gruppo (Petit et al., 2009). Il trillo dei cebi cappuccini è associato esclusivamente ai movimenti per la coordinazione dello spostamento, per stabilirne i tempi e la traiettoria. Gli altri individui inoltre rinforzano emettendo vocalizzazioni. Tali dati suggeriscono l'intenzionalità dei segnali emessi e l'effetto che il trillo ha sul comportamento altrui (Boinski e Campbell, 1995).

Tra i saimiri del Centro America (*Saimiri oerstedii*) l'iniziatore si posiziona nella periferia, osservando i comportamenti altrui, emettendo le specifiche chiamate per gli spostamenti (Boinski, 1991). Per coordinare i movimenti del gruppo i babbuini della Guinea (*Papio papio*) producono vocalizzi (Byrne, 1981), gli scimpanzé (*Pan*

*troglydytes*) utilizzano i “pant-hoots” e il *drumming* per i cambi di direzione e i *resting period* (Boesch, 1991).

Le grandi scimmie leonine (*Leontopithecus rosalia*) hanno un repertorio vocale ampio, utilizzato per le interazioni e specifico per i contesti sociali, ad esempio i “whines” sono emessi durante i movimenti del gruppo. La proposta avviene emettendo questo vocalizzo ad una certa distanza dal gruppo, che risponde con segnali vocali. Boinski e colleghi (Boinski et al., 1994) ritengono si tratti di segnali onesti che fornirebbero importanti informazioni sull’attività, posizione e intenti dell’emittente.

I vocalizzi caratterizzano il periodo immediatamente precedente al movimento, è in questa fase che si effettua la decisione di gruppo. Tra i babbuini, ad esempio, i grugniti precedono il movimento mattutino (Stueckle e Zinner, 2008) o l’attraversamento di un guado (Cheney e Seyfarth, 2007). L’iniziatore, di qualunque rango, attraversa il guado e osserva il comportamento dei conspecifici producendo grugniti. Il resto del gruppo grugnisce, finché coloro che costituiscono il corpo elettorale - di solito femmine adulte di alto rango - intraprendono l’attraversamento che determina lo spostamento. Le medesime condizioni si verificano nelle fasi di foraggiamento, con la proposta di spostamento tramite i grugniti, l’osservazione del comportamento altrui e l’emissione di grugniti di risposta da parte del resto del gruppo (Cheney e Seyfarth, 2007), che fungerebbe da disponibilità allo spostamento.

Gli scimpanzé (*Pan troglodytes*) emettono “pant-hoot” ed effettuano il *drumming* per proporre la direzione e le successive vocalizzazioni di “pant-hoot” servirebbero ad influire sui follower. Per indicare l’arresto del gruppo i ricercatori hanno notato che il *drumming* avviene due volte sullo stesso albero. Dopo lunghi periodi, le vocalizzazioni

indicano un imminente movimento, inoltre per proporre un cambio di direzione e un periodo di riposo, si osserva l'integrazione dei due comportamenti (Boesch, 1991). Studi più recenti mostrano come i "travel hoo"- che sono acusticamente diversi dagli "hoo" prodotti negli altri contesti sociali - seguiti da *waiting* e *checking behaviour*, recluterebbero follower. I dati mostrano che i movimenti iniziati utilizzando i "travel hoo" sono molto più efficaci di quelli silenti. In questa specie le fasi di reclutamento dipendono dall'*audience checking* (monitorare il comportamento dei conspecifici), dalla *responce waiting* (movimenti di attesa) e dalla ripetizione del vocalizzo per attirare l'attenzione. Tutti questi fattori sembrano provare l'intenzionalità del segnale e che si tratta di vocalizzi controllati (Gruber e Zuberbühler, 2013).

La posizione sociale sembrerebbe giocare un ruolo importante nei movimenti collettivi, ad esempio gli individui subordinati in molte specie di primati sembrano effettuare un mimetismo selettivo. I cuccioli, ad esempio, seguono le madri e queste spesso seguono gli individui con i quali hanno costituito friendships o con i quali condividono un rapporto di parentela, come hanno mostrato gli studi sui macachi (Sueur e Petit, 2010). Le gerarchie di dominanza determinano ciò che l'etologia del voto ha definito *unshared decision-making* (Conradt e Roper, 2005), cioè decisioni di gruppo non consensuali, in cui gli spostamenti vengono proposti da pochi membri e con un limitato corpo elettorale. Spesso l'azione prende avvio dal leader o da un numero limitato di individui, ma solo allargando la consultazione alla comunità verranno prese le decisioni definitive.

La leadership è uno dei temi più dibattuti nelle scienze sociali e naturali. Molte spiegazioni sull'influenza sociale e sulla capacità di ottenere follower fanno appello al

mimetismo. La probabilità di compiere un comportamento è strettamente correlata con il numero di individui che lo stanno mettendo in atto. La dominanza in una concezione sociobiologica, che per lungo tempo è stata largamente associata alle dimensioni del corpo, alla forza e dunque alla capacità di risultare attrattivi per l'altro sesso, oggi è stata messa in discussione dallo stesso Wilson (Nowak et al., 2010). Recenti studi etologici hanno infatti riformulato il concetto di leadership in termini di influenza sociale: solo se un individuo è in grado di influenzare gli altri può ritenersi leader (King, 2010; King e Sueur, 2011; King e Cowlishaw, 2009). Il network sociale in questo tipo di spiegazioni assume infatti molta rilevanza, più un individuo è al centro del network sociale, maggiore sarà l'influenza sui conspecifici. Coloro che, al contrario, occupano una posizione limitrofa saranno socialmente poco influenti (King et al., 2008). Per follower si intendono gli individui del gruppo che si muovono nella stessa traiettoria del leader, che guida i movimenti (Pyritz et al., 2010).

Influire sui comportamenti dei conspecifici dipende da vari aspetti, ad esempio il sesso. Molti studi hanno mostrato che il corpo elettorale è costituito solo dalle femmine del gruppo, come ad esempio tra i sifaka di Verreaux (*Propithecus verreauxi*) (Trillmich et al., 2004); in alcune specie invece solo dai maschi come tra i babbuini (*Papio hamadryas*) (Kummer, 1968). Inoltre la capacità di reclutare follower non dipenderebbe dalla prestanza fisica, ma dall'efficacia delle relazioni che ogni individuo riesce ad intessere e all'utilità che egli assume nel gruppo.

L'influenza che un individuo esercita sugli altri non va intesa solo in senso spaziale, ovvero relativamente alla posizione che il soggetto occupa durante il movimento e

nelle fasi precedenti, ma dall'influenza sociale, dal comportamento, dall'esperienza (Pyritz et al., 2011) e dalla rete sociale che riesce a costruire (King e Cowlshaw, 2009).

Uno studio comparativo sui macachi (Sueur e Petit, 2010) ha mostrato come l'organizzazione sociale influisca sulla tipologia di decisione di gruppo. I macachi di Tonkean (*Macaca tonkeana*), che vivono in gruppi relativamente tolleranti e con un sistema sociale definito aperto, mostrano processi decisionali fondati sul consenso. Al contrario, tra i macachi rhesus (*Macaca mulatta*), la struttura sociale altamente gerarchica è correlata a processi decisionali parzialmente condivisi o non consensuali. Infatti, nel primo caso, ogni membro del gruppo, anche i più giovani, può dare avvio al movimento attraverso segnali visivi e vocali; nell'altro è la posizione sociale a stabilire chi inizia il movimento e l'utilizzo di segnali è limitato (Sueur e Petit, 2008). Tra i macachi di Tonkean (*Macaca tonkeana*) le "loud call" precedono i movimenti. In particolare il maschio dominante si allontana dal gruppo e comincia a muoversi in una direzione, seguito da una serie di vocalizzazioni del resto del gruppo (Riley, 2005).

Il comportamento di voto e la disponibilità al movimento, proposto dal leader o dagli individui più influenti, vengono espressi tramite la vocalità. Questi comportamenti sono osservati con regolarità tra i babuini e nei gorilla (Watts, 2000; Stewart e Harcourt, 1994), ma anche in molte specie di uccelli e mammiferi. Tra gli uccelli i segnali vocali nel coordinamento dello stormo hanno grande rilevanza. Gli upupa di legno verde (*Phoeniculus purpureus*) ad esempio, sono uccelli di discrete dimensioni con una o pochissime coppie riproduttive ed un sistema sociale fondato sulla figura dell'helper. Come descritto nei capitoli precedenti, le specie che cooperano alle cure parentali hanno spesso un repertorio comunicativo vocale molto vasto, necessario per

cooperare alla cura dei cuccioli. All'apice della gerarchia di dominanza di solito sono gli individui che riescono a riprodursi e questi istigano il movimento attraverso le vocalizzazioni, che risultano più efficaci rispetto alle iniziative prese dai subordinati. I dati (Radford, 2004) mostrano che il numero di follower è strettamente correlato all'emissione di vocalizzazioni ("cackling call") per proporre lo spostamento, che può essere seguito dall'emissione vocale di uno o più membri, innescando così il movimento del gruppo.

Tra i gorilla, il gruppo viene guidato esclusivamente dal maschio dominante, il resto segue i suoi movimenti. Per comunicare ai conspecifici lo spostamento il leader utilizza movimenti di attesa, puntando lo sguardo verso la direzione in cui intende muoversi e accompagna tali comportamenti con l'emissione di vocalizzazioni (Schaller, 1963). Il gruppo risponde producendo grugniti (Stewart e Harcourt, 1994), per manifestare la disponibilità al movimento, dunque accetta o meno la proposta. Inoltre le "close calls" sembrano mediare le interazioni sociali, in particolare i "double grunt" influenzano le attività del gruppo, come i movimenti al fine di attirare l'attenzione dei conspecifici (Harcourt e Stewart, 1996).

## **4.2 Competenza sociale e vocalità**

Per lungo tempo il repertorio vocale di molte specie animali, in particolare dei primati non umani, è stato definito poco flessibile, rigido, involontario e di natura emotiva, costituito da suoni gradualmente e non discreti. È stata demarcata una netta distinzione tra l'intenzionalità e la referenzialità del linguaggio umano e la componente emotiva della

comunicazione animale. I ricercatori, attraverso gli studi di playback e le ricerche sul campo, si sono interrogati sulla natura delle vocalizzazioni animali, tentando di capire se si trattasse di segnali intenzionali o di segnali che permettessero di manifestare semplicemente lo stato emotivo dell'emittente. Si ritiene intenzionale quel comportamento che è dotato di flessibilità, che varia quindi nel tempo e con le condizioni sociali e che implica il raggiungimento di uno scopo (Tomasello e Call, 1997). E' caratterizzato dall'*attention-getting*, dall'emissione del segnale solo in presenza dei conspecifici, dai comportamenti di orientamento e di osservazione, inoltre dalla persistenza dell'emissione, per attirare l'attenzione dei conspecifici (Meguerditchian e Vauclair, 2008).

L'intenzionalità nelle chiamate di contatto ed in generale in tutte le vocalizzazioni animali, presupporrebbe la presenza di una teoria della mente. Come ha ben descritto Dennett (1987) è possibile attribuire diversi livelli di intenzionalità agli animali e alla loro comunicazione vocale. Un animale può avere un livello zero di intenzionalità, in cui la comunicazione fra emittente e ricevente sarebbe mediata da un mero meccanismo stimolo-risposta, o aver raggiunto il primo livello, secondo cui le azioni vengono intenzionalmente messe in atto dall'agente che *crede* o *desidera* qualcosa, ignora però ciò che *credono* o *desiderano* gli altri. A partire da questi due primi livelli, che secondo molti ricercatori caratterizzano la comunicazione vocale non linguistica, si può passare ai livelli successivi, (dal secondo in poi) a partire dai quali un individuo potrebbe avere conoscenza degli altrui stati mentali e distinguere nettamente questi ultimi dai propri. E' in questo caso che viene coinvolta la teoria della mente e gli stati intenzionali che ne derivano, per cui i comportamenti dipendono dalla capacità di

accedere agli stati mentali altrui. Molti ricercatori ritengono che la comunicazione linguistica vera e propria necessiterebbe, da parte dell'emittente e del ricevente, un grado di intenzionalità pari o superiore al secondo livello.

Alcune ipotesi sulla vocalizzazioni animali si fondano sul peso delle gerarchie sociali. La *reunite hypothesis* ritiene che la diffusione delle vocalizzazioni di contatto sia un comportamento ecologicamente adattivo, poiché è stata appresa l'associazione tra la chiamata di contatto e la veloce ricongiunzione del gruppo (Da Cunha e Byrne, 2009). Secondo la *personal-status hypothesis* i vocalizzi sarebbero semplicemente il mezzo per manifestare lo stato emotivo, piuttosto che rispondere intenzionalmente alle chiamate dei conspecifici. Altri ritengono che le capacità di comprensione e di produzione siano nettamente distinte. La comprensione infatti sarebbe più flessibile, come verrebbe dimostrato dalla comunicazione interspecifica (Zahavi e Zahavi, 1997), sembrano inoltre comprendere la referenzialità e la casualità (Tomasello e Zuberbühler, 2002). La referenzialità dei segnali, dunque il riferirsi ad eventi esterni che suscitano una risposta nel ricevente coerente con l'evento (Arbib et al., 2008) - con una comunicazione triadica che coinvolge l'emittente, il ricevente e terze parti - è stata testata in molte specie. I primati non umani utilizzano un repertorio vocale flessibile che fornisce informazioni circa la presenza, la posizione e la pericolosità dei predatori (Fedurek e Slocombe, 2011). Ad esempio, le femmine di cercopiteco verde modificano le chiamate di allarme se i loro cuccioli sono presenti (Cheney e Seyfarth, 1985); i "pant-hoots" degli scimpanzé, nelle fasi di movimento del gruppo, sono più frequenti in presenza dei maschi con cui si sono formate delle alleanze (Wilson et al., 2001).

Gli studi sui segnali di allarme condotti su specie come i cercopitechi verdi (*Cercopithecus aethiops*) che utilizzano un ampio repertorio vocale per segnalare la presenza di diversi predatori, mostrano coerenza, nonché flessibilità (Seyfarth et al., 1980). Inoltre altri importanti dati sono forniti dagli studi sull'audience, sull'effetto che la presenza di conspecifici ha nell'emissione del vocalizzo, mostrando che l'emissione sarebbe controllata (Slocombe e Zuberbühler, 2007). Le variazioni del vocalizzo in rapporto alle condizioni ecologiche e ambientali (Brumm et al., 2004), alla posizione sociale occupata (Fischer et al., 2004) o in contesti umani (Hopkins e Savage-Rumbaugh, 1991), l'uso di specifici dialetti (Mitani et al., 1992), forniscono altri elementi di supporto.

I ricercatori hanno cercato di individuare un meccanismo di riconoscimento vocale, basandosi su componenti acustiche individuali che permettano il riconoscimento fra i diversi membri del gruppo, soffermandosi soprattutto sulla parentela. Gli studi sulla dimensione vocale del parental care mostrano che le madri riconoscono i vocalizzi dei propri cuccioli (Pereira, 1986), inoltre le componenti delle emissioni vocali delle madri e dei propri cuccioli sono molto simili, a causa della vicinanza che caratterizza il rapporto parentale. I risultati ottenuti con le tecniche di playback e dagli studi condotti sul campo sembrano fornire chiare differenze acustiche individuali, che in molte specie come i cercopitechi verdi (*Cercopithecus aethiops*) (Cheney e Seyfarth, 1980) vengono ritenuti benefici a lungo termine per il gruppo, infatti ridurrebbero il rischio di comportamenti aggressivi tra i membri (Chapman e Weary, 1990). Tra i macachi (*Macaca nemestrina*) è stata rilevata la presenza di marcatori vocali nella struttura dei vocalizzi, in particolare "scream call", per identificare i parenti per via materna

(Gouzoules e Gouzoules, 1990). I macachi rhesus (*Macaca mulatta*) hanno una struttura sociale fondata su una forte gerarchia matrilineare, il riconoscimento vocale dei parenti potrebbe fornire grandi vantaggi adattivi in questo sistema sociale. Test di discriminazione condotti sulle chiamate di contatto, emesse da individui imparentati per via matrilineare, rispetto agli altri membri del gruppo, hanno mostrato l'abilità di discriminare i parenti attraverso la componente vocale (Rendall et al., 1996). Questi dati chiariscono come l'alta capacità comunicativa, soprattutto vocale, sia stata selezionata positivamente per mantenere la coesione di gruppo e la cooperazione.

Tra i babbuini l'analisi della struttura acustica dei "wahoos" ne ha rivelato l'utilizzo contestuale per segnalare la presenza di predatori ("alarm wahoos"), per ristabilire un contatto ("contact wahoos") e negli scontri ("contest wahoos"); queste vocalizzazioni presentano inoltre una differenza per sesso e per l'età (Fischer et al., 2002). Le dimensioni del corpo e la risonanza del condotto vocale, in linea con gli studi di Fitch sul tratto sopralaringeo, influiscono sulle frequenze formantiche (Fitch e Reby, 2001) e determinano le varianti individuali (Gamba e Giacoma, 2005, 2010). Entrambe queste caratteristiche, dimensione del corpo e risonanza del condotto, permetterebbero di identificare l'individuo che sta producendo il vocalizzo (Gamba et al., 2012; King e Sueur, 2011), come mostrano le "coo calls" dei macachi rhesus (*Macaca mulatta*) (Rendall et al., 1996), i "pant-hoots" degli scimpanzé (*Pan troglodytes*) (Marler e Hobbett, 1975) e le "loud contact barks" dei babbuini (*Papio cynocephalus ursinus*) (Fischer et al., 2002).

Gli studi condotti sui primati non umani hanno chiarito che le vocalizzazioni acusticamente digradanti vengono percepite dall'ascoltatore come distinte (Fischer et al., 2000; Fischer et al., 2004).

Se il sistema comunicativo dei primati non umani possa essere definito iconico o simbolico (Boesch, 1991), ha animato ferventi discussioni in ambito scientifico. In cattività i primati non umani sembrano possedere capacità simboliche, basti pensare a Kanzi in grado di utilizzare un lessigramma per discriminare i simboli (Savage-Rumbaugh et al., 1986). Si nota una generalizzazione nell'uso del segnale, anche senza il referente, ed inoltre la distinzione tra referente e segnale. I "pant-hoot" seguiti dal drumming tra gli scimpanzé e i sistemi simbolici dei parlamenti animali (Pennisi e Giallongo, 2015; Pennisi, 2014) ne sarebbero un esempio poiché condivisi, riferiti ad eventi esterni per informare gli altri e in grado di fornire informazioni sull'emittente del segnale. E' stato inoltre indagato l'uso della vocalità per iniziare i movimenti, come nel caso dei segnali legati al rango, modulati dal contesto e dall'effetto audience (Riley, 2005; Flack e De Waal, 2007). L'emissione in specifici contesti sociali, l'effetto nelle scelte di gruppo, le risposte comportamentali appropriate al vocalizzo, fanno ipotizzare che le produzioni vocali dei primati non umani siano segnali vocali di rappresentazione (Boinski e Campbell, 1995), emesse dunque volontariamente, come risultato di un processo ontogenetico di apprendimento all'interno del gruppo, per esprimere la propria scelta individuale.

### 4.3 Razionalità ecologica

L'etologia del voto animale non limita l'analisi ai comportamenti di voto, utilizzati per prendere decisioni di gruppo, o alle strategie per ottenere il quorum, ma prende in considerazione anche le condizioni ambientali, i conflitti di interesse e i rapporti di potere coinvolti nelle scelte consensuali. L'analisi dei sistemi comunicativi, e soprattutto vocali, che le specie hanno sviluppato in risposta alle pressioni ambientali, può divenire la chiave per comprendere come si intrecciano conflitti di interesse, vita di gruppo, fitness e vincoli ecologici. Molte specie infatti hanno sviluppato un repertorio vocale efficace per adattarsi alle pressioni che l'habitat esercita.

I fattori ecologici tra i primati non umani modulano le dimensioni del gruppo e la distribuzione spaziale (Fichtel et al., 2011), influenzano infatti la distribuzione delle risorse e il rischio di predazione, nonché lo sviluppo di sistemi di comunicazione in risposta alle sfide ambientali. Tra i murichi (*Brachyteles arachnoides hypoxanthus*), ad esempio, vengono emesse una serie di vocalizzazioni (nitriti per le comunicazioni a lunga distanza e staccati per le brevi distanze, più totali) in sequenza, definiti scambi sequenziali. Un individuo emette un vocalizzo e ogni altro membro del gruppo risponde emettendo una singola chiamata, senza mai sovrapporsi alle emissioni vocali degli altri (Mendes e Ades, 2004). Queste vocalizzazioni assolvono la funzione di coordinamento dei membri del gruppo per rispondere alle sfide dell'habitat, poiché nelle foreste del sud America, il contatto visivo tra tutti i membri del gruppo è difficile da mantenere.

Gli studi sull'attenuazione e degradazione del suono hanno chiaramente evidenziato il legame tra segnali vocali e condizioni ambientali, infatti il repertorio vocale varia al variare delle condizioni ecologiche, come mostrano gli studi sui macachi giapponesi (*Macaca fuscata*) (Sugiura, 2007) e gli uistiti pigmei (*Cebuella pygmaea*) (Snowdon e Hodun, 1981).

I vincoli ecologici agiscono sullo sviluppo del repertorio vocale, le specie infatti adottano segnali efficaci nell'ambiente in cui vivono. I ricercatori hanno constatato che i trilli dei cebi cappuccini (*Cebus capucinus*) subiscono variazioni ambientali. Nei siti con vegetazione più fitta, a causa della riverberazione, i trilli non vengono emessi nella periferia del gruppo per influire sulla traiettoria, a differenza di quanto avviene nelle foreste con vegetazione meno fitta. Inoltre il corpo elettorale nei processi decisionali sembra subire l'effetto dei vincoli ecologici, infatti negli habitat con grande disponibilità di cibo anche gli individui più giovani propongono gli spostamenti. Le risorse limitate, al contrario, riducono il corpo elettorale (Boinski, 1993; Boinski e Campbell, 1995). In cattività la disponibilità delle risorse e la conoscenza della posizione del cibo, riduce l'utilizzo dei trilli (Meunier et al., 2006), confermando l'importanza dei vincoli ecologici sul repertorio vocale.

La coordinazione del gruppo è definita come la regolazione delle azioni di più individui per raggiungere un obiettivo comune, e viene studiata prendendo in considerazione i meccanismi, le funzioni che assolve, le entità che la caratterizzano (Boos et al., 2011) per comprenderne le ragioni adattive. Le decisioni consensuali in specie diverse dall'uomo forniscono importanti informazioni sull'abilità a cooperare e sull'influenza sociale dei membri nel gruppo (Stueckle e Zinner, 2008).

L'interazione vocale nei contesti sociali richiede di discriminare il segnale, identificare il soggetto che lo emette, memorizzare le interazioni che si sono stabilite con esso e le pressioni ecologiche dell'habitat, abilità che in molte specie non sono spiegabili semplicemente con l'apprendimento associativo (Cheney e Seyfarth, 2007). La capacità di stabilire rapporti di causa effetto dalle vocalizzazioni e l'analisi delle sequenze di segnali, dunque la competenza sociale, la stretta correlazione alla sopravvivenza dei gruppi, pone le basi per ipotizzare l'origine sociale del linguaggio (Cheney e Seyfarth, 2007). Sarebbero dunque stati selezionati individui in grado di costituire, tramite la vocalità, rappresentazioni della complessità sociale, implementando le capacità cognitive.

Gli studi comparativi possono fornire importanti spunti di riflessione sui meccanismi che regolano le decisioni nelle specie animali e le strategie adottate, permettono inoltre di comprendere anche il ruolo giocato dalla comunicazione, soprattutto vocale, nelle decisioni nei gruppi animali. La razionalità non linguistica dei parlamenti ecologici è mediata dalle relazioni sociali e dal network vocale, nonché dai vincoli ecologici, producendo attraverso l'utilizzo di segnali univoci e sempre veritieri, scelte evolutivamente efficaci, pur in assenza della retorica della persuasione linguistica.

## Capitolo 5

### Vocal discrimination task

#### 5.1 La discriminazione vocale nei primati non umani

La comunicazione vocale dei primati non umani ha dominato il dibattito scientifico fin dalla pubblicazione de *L'origine dell'uomo e la selezione sessuale* di Darwin (1871). La vicinanza filogenetica ha infatti reso particolarmente feconda l'indagine del sistema vocale dei nostri parenti prossimi, allo scopo di rispondere ai numerosi interrogativi sull'evoluzione del linguaggio umano (Pievani, 2006, 2014) e sulle condizioni sociali ed ecologiche che hanno reso tale forma di comunicazione specie-specifica per il sapiens (Gamba, 2014). Le recenti ricerche hanno messo in discussione la netta linea di demarcazione - che la lunga tradizione di studi aveva contribuito a delineare - tra produzione vocale e comprensione (Seyfarth e Cheney, 2010) rispetto alle abilità che i primati non umani mostravano nella comunicazione gestuale (Corballis, 2002). Contrariamente a quanto per lungo tempo sostenuto, infatti, la produzione vocale dei primati non umani sarebbe referenziale, volontaria, priva di rigidità emotiva e diretta a specifici individui, mostrerebbe componenti individuali e l'emittente subirebbe l'effetto dell'audience (Fedurek e Slocombe, 2011; Schel et al., 2013; Crockford et al., 2012; Slocombe e Zuberbühler, 2007). Gli studi condotti in ambito etologico hanno inoltre chiarito il ruolo della vocalità nelle dinamiche sociali. Il mother-infant

communication dei primati non umani, ad esempio, favorisce l'acquisizione del repertorio vocale specie-specifico (Koda et al., 2013; Luef e Liebal, 2012; Snowdon et al., 1997), il riconoscimento (Masataka, 1985; Jovanovic et al., 2000; Cheney e Seyfarth, 1980) e i comportamenti prosociali nel cooperative-breeding (Van Schaik e Burkart, 2010; Rendall et al., 1996). La comunicazione vocale è inoltre fondamento delle friendships (Silk, 2003), permette di costituire alleanze sociali durature (Whitham e Maestripieri, 2003; Palombit et al., 1999; Lemasson et al., 2008) e il riconoscimento individuale (Fischer et al., 2002; King e Sueur, 2011; Gamba et al., 2012). I primati non umani coordinano inoltre i movimenti di gruppo tramite sistemi simbolici espressi vocalmente, che contraddistinguono molti dei processi decisionali basati sul consenso delle specie gregarie e permettono di contrattare la leadership (Bousquet et al, 2011; Boesch, 1991).

### **5.1.1 I task di discriminazione vocale**

Le prime ricerche sulle abilità comunicative dei primati non umani tentarono di delineare le possibili similitudini con il linguaggio umano. Diversi furono gli studi condotti in una prospettiva antropocentrica, nella seconda metà del Novecento, allo scopo di far apprendere il linguaggio ai primati non umani. I coniugi Gardner, ad esempio, riuscirono ad insegnare ad uno scimpanzé numerosi gesti della lingua dei segni americana (Gardner e Gardner, 1969). L'apprendimento dei gesti fu inoltre studiato da Miles (1990) con gli oranghi e da Patterson (1978) con i gorilla. Le celebri

ricerche di Savage-Rumbaugh (Savage-Rumbaugh et al., 1986) hanno mostrato la spontanea acquisizione e l'uso dei simboli a scopo comunicativo da parte del bonobo Kanzi, che attraverso i lessigrammi ha appreso gesti e vocalizzazioni, riuscendo a combinare i simboli e comprendere gli enunciati prodotti dai ricercatori. Tale approccio sperimentale ha avuto il limite di indagare il linguaggio come processo cognitivo, prestando scarsa attenzione agli aspetti strutturali e meccanici del tratto vocale, che Fitch (Fitch e Reby, 2001) e Lieberman (Lieberman e McCarthy, 2007) hanno magistralmente descritto. Nonostante i notevoli limiti, i primi studi sulla comunicazione vocale hanno innescato una fervente attività di ricerca e mostrato soprattutto la flessibilità cognitivo-comportamentale dei primati non umani (Pennisi e Falzone, 2010). Molte sono le conoscenze acquisite attraverso l'osservazione sul campo e i protocolli sperimentali, condotti in laboratorio in ambito etologico. Basti pensare alla trentennale ricerca della Goodall sugli scimpanzé (1986, 1991) di Cheney e Seyfarth (2007) e Masataka (2007), che hanno avuto il grande merito di indagare la specie-specificità vocale dei primati non umani e i processi cognitivo-percettivi coinvolti nell'elaborazione delle informazioni sociali.

Di recente, gli studi sulla percezione e i processi cognitivi hanno analizzato più l'elaborazione degli stimoli visivi (Autier-Dérian et al., 2013; Hare e Tomasello, 2004; Parr et al., 2000; Hopkins e Washburn, 2002; Brown e Boysen, 2000; Tanaka, 2003), piuttosto che la percezione uditiva. I task vocali indagano la percezione di stimoli acustici e gli schemi tonali in molte specie - dai roditori, ai primati non umani, agli uccelli- al fine di delineare analogie e differenze con il processo di elaborazione uditiva del sapiens (D'amato e Salmon, 1984; D'Amato, 1988). Particolare interesse suscitano

le discrepanze percettive nella discriminazione delle vocali (Kojima e Kiritani, 1989) e delle consonanti (Kojima et al., 1989) con la nostra specie e le implicazioni linguistiche che ne derivano (Kojima, 1990). Diversi sono i protocolli sperimentali sul ruolo della memoria nello svolgimento di compiti uditivi nei primati non umani (Kojima, 1985) e nei cani (Kowalska, 1997), nonché nella discriminazione di sequenze uditive alterate in laboratorio (Dewson e Cowey, 1969). Ulteriori task hanno contribuito alla classificazione dei richiami di diverse specie di primati non umani (Owren, 1990) e a fare chiarezza sulle abilità di discriminazione uditiva dei vocalizzi nei primati (Dewson e Burlingame, 1975) e nei cani (Molnár et al., 2009). Le abilità cognitive implicate nell'elaborazione della componente uditiva (Wright et al., 1990) e i meccanismi neurali coinvolti (Tagliatela et al., 2009) sono l'oggetto di indagine di numerosi task vocali.

## **5.2 Multisensorialità e compiti di discriminazione**

Ridotta è la letteratura sui task multisensoriali che coinvolgono diversi canali sensoriali. L'integrazione tra la componente vocale e visiva, l'alternanza dunque di stimoli visivi e uditivi nei test sperimentali, è stata scarsamente indagata, infatti gran parte degli studi hanno concentrato l'attenzione sulla visione (Hashiya e Kojima, 2008). I task visuo-vocali permettono innanzitutto di comprendere i processi cognitivi e i circuiti cerebrali coinvolti nei compiti percettivi, nonché il ruolo della vocalità nella discriminazione. Importanti ricerche sono state condotte da Hashiya e Kojima (1997) sulla corrispondenza intermodale uditivo-visiva su una femmina di scimpanzé, nella discriminazione dalla componente vocale tra volti umani o oggetti. L'analisi dei dati

indica l'abilità di generalizzazione e l'effetto positivo degli stimoli nuovi sulla performance e la categorizzazione degli stimoli uditivo-visivi. In un articolo successivo Hashiya e Kojima (2001) hanno testato la capacità di integrare informazioni uditive e visive in compiti di discriminazione negli scimpanzé. Il test prevedeva la presentazione di coppie di oggetti che producevano suoni in condizioni diverse (l'oggetto non visibile, alternanza tra la visione o meno dell'oggetto, rimozione dello stimolo sonoro, introduzione di oggetti nuovi ed infine variazione del tempo intercorso tra presentazione dello stimolo uditivo e visivo). I risultati indicano: una percentuale di risposte corrette alta nelle prime tre condizioni; la costanza della performance introducendo oggetti nuovi ed infine una lineare riduzione di risposte corrette all'aumento dei tempi di ritardo, tranne per la condizione priva di stimolo sonoro. Diversi sono gli studi sulla discriminazione visuo-uditiva dei volti a partire dalla vocalità. Una delle prime ricerche è stata condotta su tre cuccioli di scimpanzé da Bauer e Philip (1983), che hanno mostrato la capacità di associare vocalizzi e volti familiari di conspecifici. Martinez e Matsuzawa (2009a) hanno comparato la performance di uno scimpanzé e di 10 studenti nella discriminazione dell'emittente di un vocalizzo tra due volti umani e due di scimpanzé. La performance è migliore nel riconoscimento dell'emittente della propria specie. Il medesimo compito, di discriminazione di volti corrispondenti ai vocalizzi di scimpanzé e umani, era stato precedentemente testato su un gruppo di scimpanzé da Boysen (1994). Un'ulteriore ricerca di Martinez e Matsuzawa (2009b) ha testato il ruolo della familiarità introducendo stimoli visivi e uditivi nuovi per il soggetto. Modificando il target visivo (immagini di volti con espressioni facciali neutre frontali, laterali e del corpo frontale e

posteriore di conspecifici) i dati indicano che i cues facciali renderebbero più semplice il compito di riconoscimento individuale. Inoltre riducendo progressivamente la lunghezza del vocalizzo si assisteva ad una diminuzione delle risposte corrette, se la discriminazione riguardava conspecifici.

Il ruolo di cues vocali o visivi, nonché la loro integrazione, sono stati testati negli scimpanzé in compiti di discriminazione di espressioni facciali. I dati indicano che i diversi cues attentivi utilizzati nella discriminazione dipendono dal compito richiesto e dalla funzione sociale (Parr, 2004). Kojima, Izumi, Ceugniet (2003), attraverso la riproduzione di vocalizzi, hanno mostrato negli scimpanzé la capacità di identificare l'emittente e l'effetto delle variazioni acustiche sulla performance, soprattutto l'intonazione. In uno studio successivo Izumi e Kojima (2004) testarono uno scimpanzé nella discriminazione dell'emittente di un vocalizzo tra due video di volti silenziosi e che vocalizzano, chiarendo che la vocalità permette il riconoscimento individuale.

Gran parte dei task di discriminazione visuo-vocale sui primati non umani sono stati condotti utilizzando un unico soggetto, sono infatti ridotti i protocolli sperimentali che coinvolgono più scimpanzé e che non ne comparino la performance con individui umani. I task multisensoriali ricercano le convergenze e le divergenze percettive con la nostra specie, tentando di comprendere i processi cognitivi alla base dell'elaborazione delle informazioni uditive della produzione vocale dei primati e del linguaggio nell'uomo.

In letteratura appaiono esigui gli studi sui task di discriminazione visuo-vocale in relazione alla dimensione vocale della socialità, sottovalutando o tenendo in scarsa considerazione, il ruolo della componente vocale nei compiti di discriminazione di

stimoli sociali. Da quanto detto, per comprendere la capacità di generalizzazione a partire dalle vocalizzazioni che esprimono relazioni sociali e la rilevanza della comunicazione vocale nell'ambito del comportamento sociale, ho condotto uno studio pilota attraverso l'utilizzo della *touch screen technology* presso lo Zoo di Heidelberg, presso il COS-Center for Organismal Studies, University of Heidelberg, sotto la guida di Vanessa Schmitt, su un gruppo di quattro femmine di scimpanzé. L'obiettivo era capire se attraverso l'ascolto di diversi vocalizzi del repertorio vocale di questa specie i soggetti erano in grado di discriminare il legame sociale che quel vocalizzo implicava. Gli aspetti innovativi di questo studio riguardano l'ampiezza del campione utilizzato, se confrontato con gli studi precedenti in cui un solo soggetto veniva testato; l'attenzione posta alla componente sociale, scarsamente testata in precedenza; la scelta di non effettuare la comparazione della performance con la specie umana. Lo scopo del test era l'analisi dell'importanza sociale della vocalità negli scimpanzé, attraverso l'utilizzazione degli stimoli visuo-vocali unicamente riferiti a contesti sociali.

### **5.3. Un metodo efficace per la valutazione dei compiti di discriminazione**

Il campione era rappresentato da 4 femmine di scimpanzé: Lulu (nata nel 1973), Susi (nata nel 1972), Heidi (nata nel 1971) e Conny (nata nel 1974). I soggetti, che condividevano spazi in comune, venivano attratti, ma non obbligati, a recarsi nelle gabbie con il touch screen. Ciascun soggetto, sottoposto già da parecchio tempo a questo tipo di protocolli sperimentali, si recava nella propria gabbia permettendoci

così, qualora spontaneamente interagiva con il touch screen, di registrare la performance individuale. Poiché le gabbie erano aperte e gli individui potevano interagire tra loro, se due o più soggetti attratti dalle vocalizzazioni, si trovavano nella stessa gabbia e toccavano lo stesso touch screen, questo veniva bloccato, per impedire l'inquinamento delle risposte individuali. Le gabbie rimanevano aperte e i soggetti venivano lasciati liberi di muoversi e privi di costrizioni, poiché lo scopo del test era analizzare le interazioni sociali, l'effetto dello stimolo sociale, inoltre osservare il comportamento e l'attrazione dei soggetti per il task di discriminazione vocale.

Per evitare che il suono prodotto dei vari touch screen potesse influire sui risultati, i soggetti venivano testati uno alla volta, gli altri soggetti svolgevano task di discriminazione di oggetti e test di memoria, a cui erano da tempo abituati. Il test veniva somministrato giornalmente e la sua durata complessiva era di 60 minuti, suddivisi in 4 sessioni, di 15 minuti ciascuna, una per ogni soggetto. Per ogni risposta corretta era somministrata automaticamente una ricompensa (*reward*): tavolette di saccarosio aromatizzate non caloriche, comunemente adottate nei test scientifici. I soggetti non erano deprivati dal cibo prima di sottoporsi al test.

Applicando il protocollo di osservazione etologica, adoperando un timer, ogni 1,5 minuti veniva monitorato il comportamento dei soggetti in esame, sia quelli che eseguivano il task visuo-vocale, sia i soggetti impegnati nei test di memoria e discriminazione di oggetti. Attraverso questo monitoraggio per ogni soggetto è stato compilato un etogramma (vedi figura 1), in cui venivano annotate le attività dei soggetti e le loro reciproche interazioni.



Ad esempio, la vicinanza del singolo al touch screen veniva indicata sull'etogramma con "close"- a prescindere se il soggetto toccasse o meno il touch (touch e no touch). Se invece il soggetto distava meno di 3 metri dal touch, a prescindere se lo guardasse o meno, veniva indicato come "distant"; se distava più di tre metri il comportamento veniva indicato come "distant 3 m" seguito dai metri che intercorrevano tra il soggetto e il touch. Ogni vocalizzazione dei soggetti veniva registrata.

Alle interazioni sociali era stata riservata una sezione, per annotare se avvenivano vicino o meno allo schermo e se durante le interazioni erano prodotti vocalizzi (close screen, distant screen, vocalization e no vocalization). Veniva presa nota di ogni comportamento sociale, come interazioni aggressive, grooming, cori, ecc.

I dati del touch screen venivano registrati in un database, progettato per fornire informazioni generali come data, ora, soggetto sottoposto al test e livello del test. Per ogni singolo compito (trial) erano indicate:

- 1) le coordinate del piano cartesiano, che permettevano di stabilire con precisione il punto dello schermo che il soggetto toccava;
- 2) il vocalizzo riprodotto;
- 3) il tempo impiegato per svolgere il compito e intercorso tra le varie fasi;
- 4) le immagini presentate e quella corrispondente al vocalizzo;
- 5) la posizione delle immagini nello schermo;
- 6) se veniva fornita la risposta corretta o meno;
- 7) il feedback che il soggetto riceveva nelle varie fasi.

Il task si articolava in due step: una fase di training (primo step) - che non prevedeva nessuna discriminazione- e il secondo step, cioè il test vero e proprio.

La fase di **training** (primo step) si proponeva di favorire l'apprendimento della combinazione tra vocalizzo e immagini. Al soggetto veniva presentato su sfondo nero un quadrato giallo, che fungeva da tasto di avvio del test e toccato il quale partiva la riproduzione della vocalizzazione, che durava 8 secondi. I vocalizzi inseriti nel test erano:

- 1) pant-hoots di un individuo;
- 2) pant-hoots di gruppo;
- 3) pant-grunts emessi tra individui maschi di diverso rango;
- 4) vocalizzazioni tipiche dell'interazione madre-cucciolo;

per un totale di 4 produzioni vocali.

Al termine degli 8 secondi al soggetto veniva mostrata, sullo sfondo nero, l'immagine corrispondente alla vocalizzazione. Ad esempio se veniva riprodotto il vocalizzo tipico dell'interazione madre-cucciolo, era presentata l'immagine di una madre con il proprio cucciolo. Ad ogni vocalizzo erano associate 4 diverse immagini, per un totale di 16. Durante il training (primo step) era sufficiente al soggetto, per ottenere il reward, toccare l'immagine subito dopo aver ascoltato la vocalizzazione. In caso contrario, se veniva toccato qualsiasi altro punto dello schermo, lo sfondo diventava nero e non otteneva il reward. Il successo o l'insuccesso del test, durante la fase di training, veniva contrassegnato anche da un diverso feedback sonoro. Per la fase di training erano previsti 160 trials.

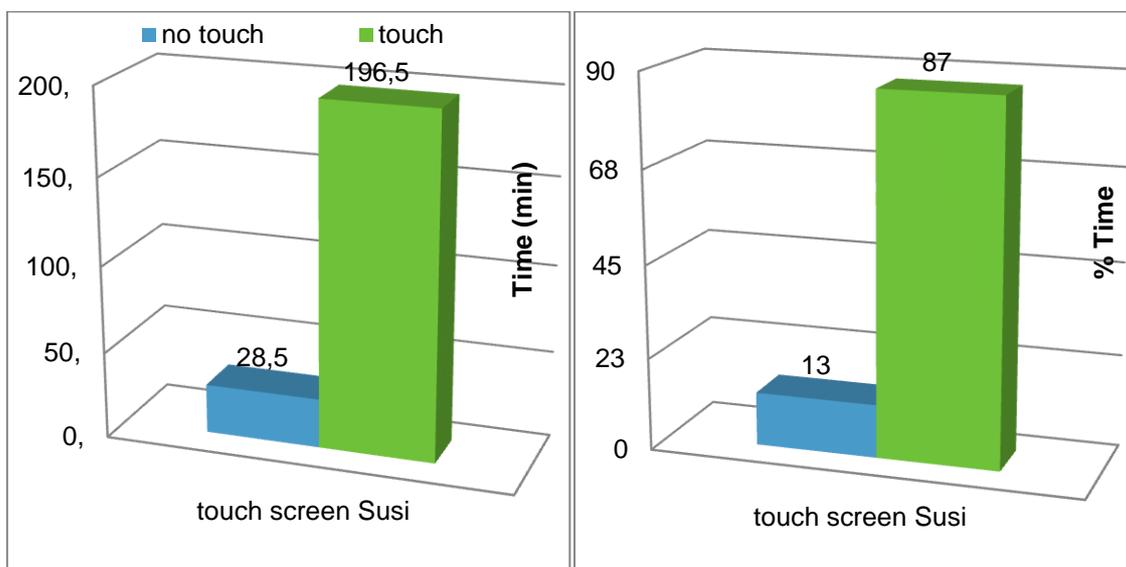
Dopo la fase di training, il **secondo step** del test prevedeva che il soggetto imparasse a discriminare, associando le vocalizzazioni alle immagini che esprimevano il giusto contesto sociale in cui veniva prodotta la vocalizzazione. Dopo il tasto di avvio

(quadrato giallo su sfondo nero) e la riproduzione di una delle quattro vocalizzazioni (pant-hoots di un individuo e di gruppo, pant-grunts emessi tra individui maschi di diverso rango e vocalizzazioni tipiche dell'interazione madre-cucciolo) per 8 secondi, venivano proposte due immagini, di cui una coerente con la vocalizzazione e l'altra no, disposte in maniera casuale sullo schermo sullo sfondo nero. L'immagine che corrispondeva al vocalizzo, dunque corretta, permetteva di ottenere il reward, seguito dal feedback sonoro di successo. L'immagine non corretta, dunque non associata al vocalizzo riprodotto, non permetteva l'accesso al reward. Come nella fase di training lo schermo diventava nero e veniva prodotto il feedback sonoro di insuccesso. Anche per il secondo step i trials previsti dal test erano 160.

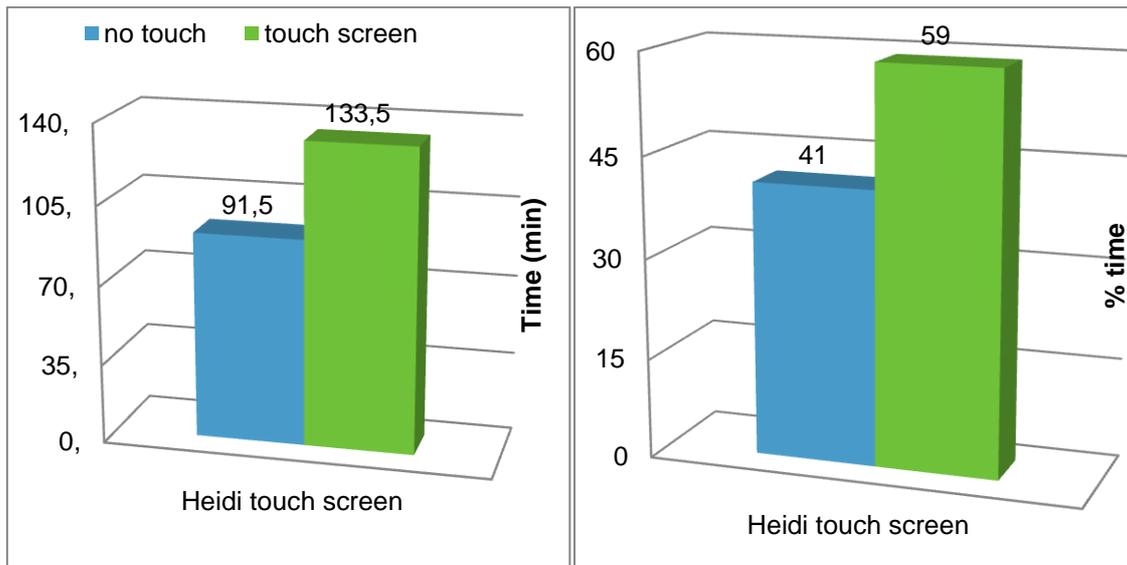
#### **5.4. Tendenza alla discriminazione visuo-vocale negli scimpanzé**

L'analisi dei dati mostra che la metodologia touch screen risulta particolarmente attrattiva per tutti i soggetti testati, infatti l'osservazione del comportamento ha indicato, pur con differenze individuali, che per più della metà del tempo i soggetti toccavano lo schermo (touch screen), mentre per meno del 50% del tempo interagivano tra loro, si allontanavano dalla postazione o rimanevano nei pressi dello schermo non toccandolo (no touch screen). Per capire quanto la tipologia del task (vocal discrimination task o cognitive task) influisse sul grado di attrazione del touch screen, è stato confrontato il comportamento dei soggetti durante lo svolgimento del task di discriminazione vocale e dei task cognitivi (test di discriminazione degli oggetti

e di memoria). Mentre i soggetti venivano individualmente testati, è stato possibile osservare che la componente vocale attirava l'attenzione degli altri soggetti verso la postazione adibita al task vocale e provocava l'emissione di cori e vocalizzazioni (spesso pant-hoots). Le osservazioni sopra riportate riguardano la fase di training del test (primo step) in cui, per un certo tempo sono stati impegnati tutti e quattro i soggetti, tuttavia di essi solo due hanno svolto completamente il test, Susi e Heidi, e dunque solo i loro risultati verranno analiticamente discussi in questo studio. Dall'osservazione comportamentale si evince che Susi (fig. 2) ha trascorso l'87% del tempo e dunque gran parte dei minuti (196,5 min su 225 min) toccando lo schermo, mentre Heidi lo ha toccato per il 59% del tempo totale (133,5 min su 225 min) (fig.3).

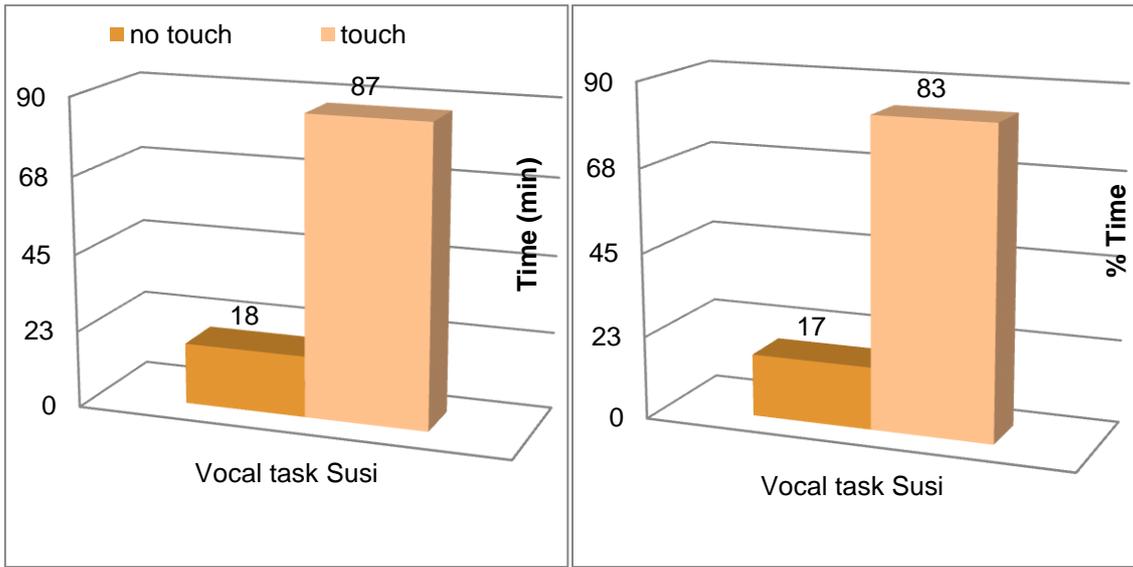


**Fig. 2. Touch screen Susi.** Tempo trascorso da Susi, espresso in minuti e in percentuale, a toccare lo schermo (touch) e lontano dallo schermo o vicino allo schermo ma senza toccarlo (no touch).

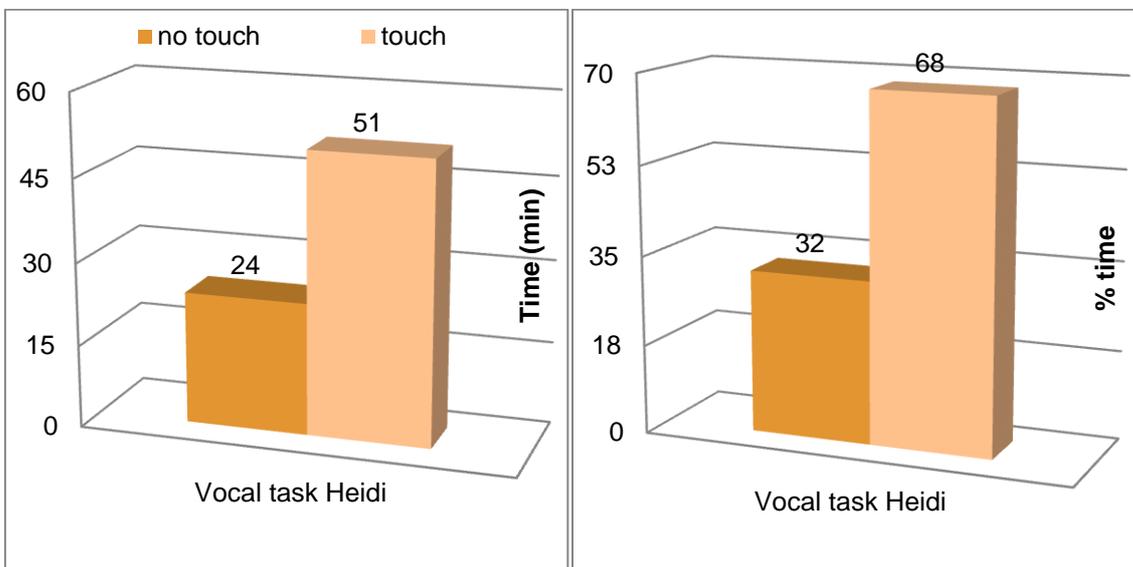


**Fig. 3. Touch screen Heidi.** Tempo trascorso da Heidi, espresso in minuti e in percentuale, a toccare lo schermo (touch) e lontano dallo schermo o vicino allo schermo ma senza toccarlo (no touch).

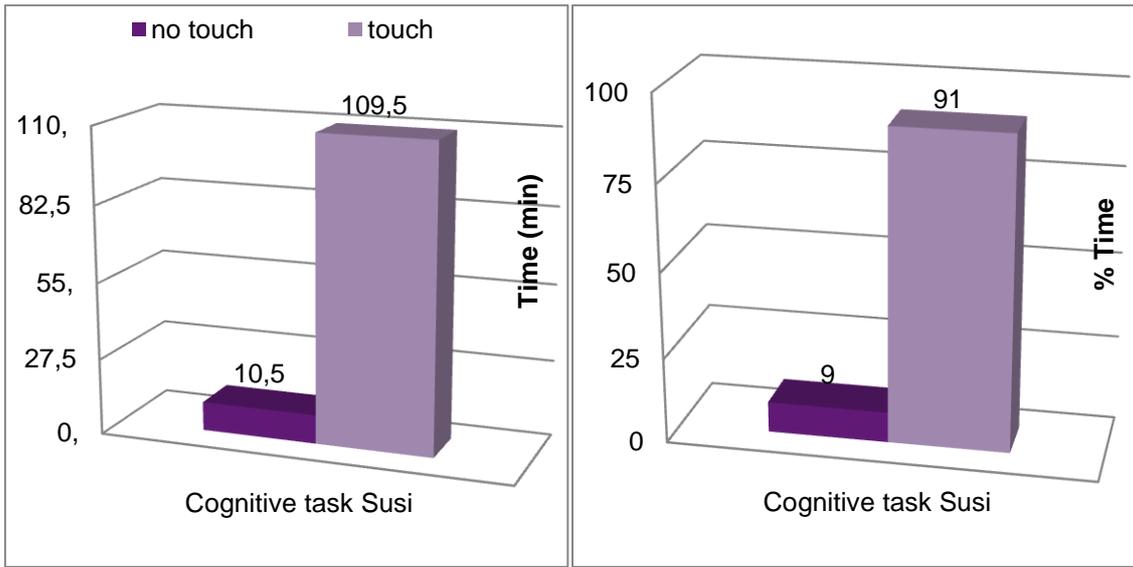
In merito all'attrattività del task vocale rispetto al task cognitivo, Susi (fig. 4 e 6) ha toccato lo schermo per una durata maggiore durante i task cognitivi (109,5 min su 120 min, dunque 91% del tempo), che di discriminazione vocale (87 min su 105 min, dunque 83% del tempo) mentre Heidi (fig. 5 e 7) nel test di discriminazione vocale ha toccato lo schermo per un periodo di tempo più lungo (51 min su 75 min, dunque il 68% del tempo) che nel task cognitivo (82,5 min su 150 min, dunque il 55% del tempo).



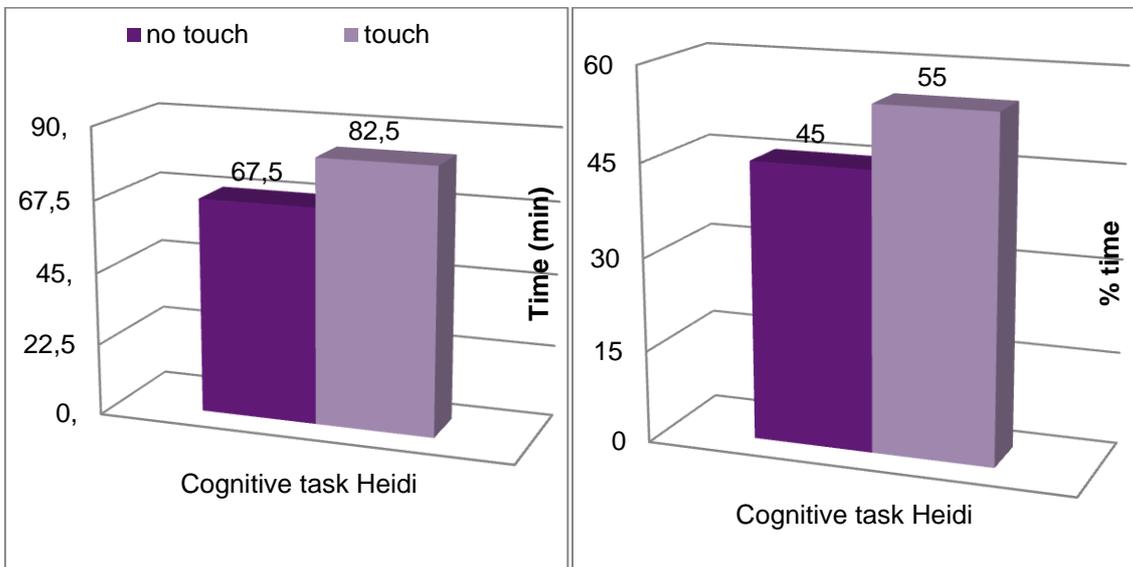
**Fig. 4. Vocal task Susi.** Tempo trascorso da Susi, espresso in minuti e percentuale, a toccare lo schermo (touch) e lontano dallo schermo o vicino allo schermo ma senza toccarlo (no touch) durante il task vocale.



**Fig. 5. Vocal task Heidi.** Tempo trascorso da Heidi, espresso in minuti e percentuale, a toccare lo schermo (touch) e lontano dallo schermo o vicino allo schermo ma senza toccarlo (no touch) durante il task vocale.



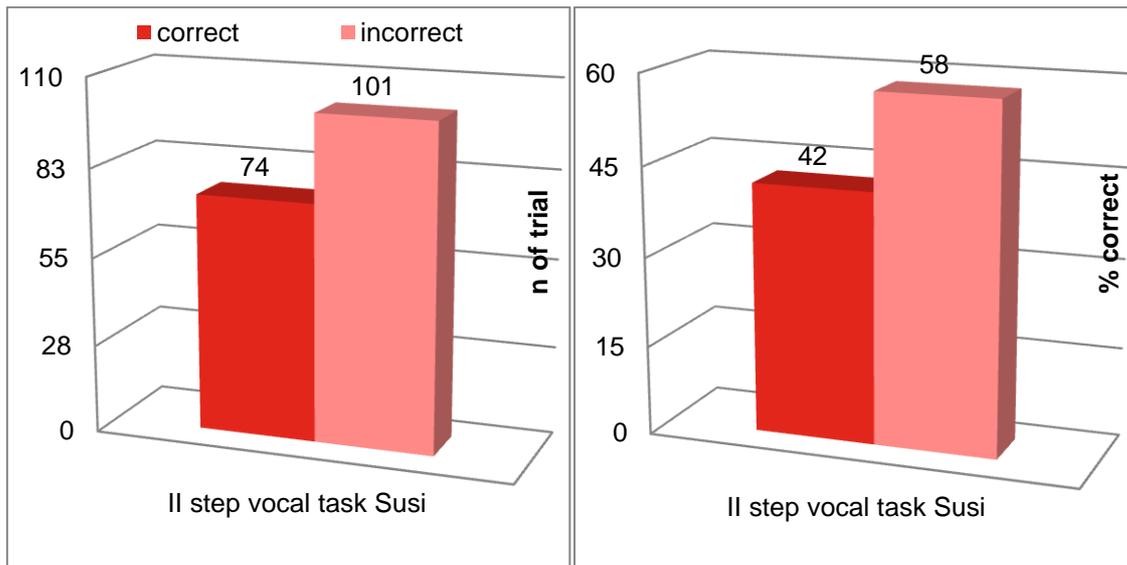
**Fig. 6. Cognitive Task Susi.** Tempo trascorso da Susi, espresso in minuti e percentuale, a toccare lo schermo (touch) e lontano dallo schermo o vicino allo schermo ma senza toccarlo (no touch) durante il task cognitivo.



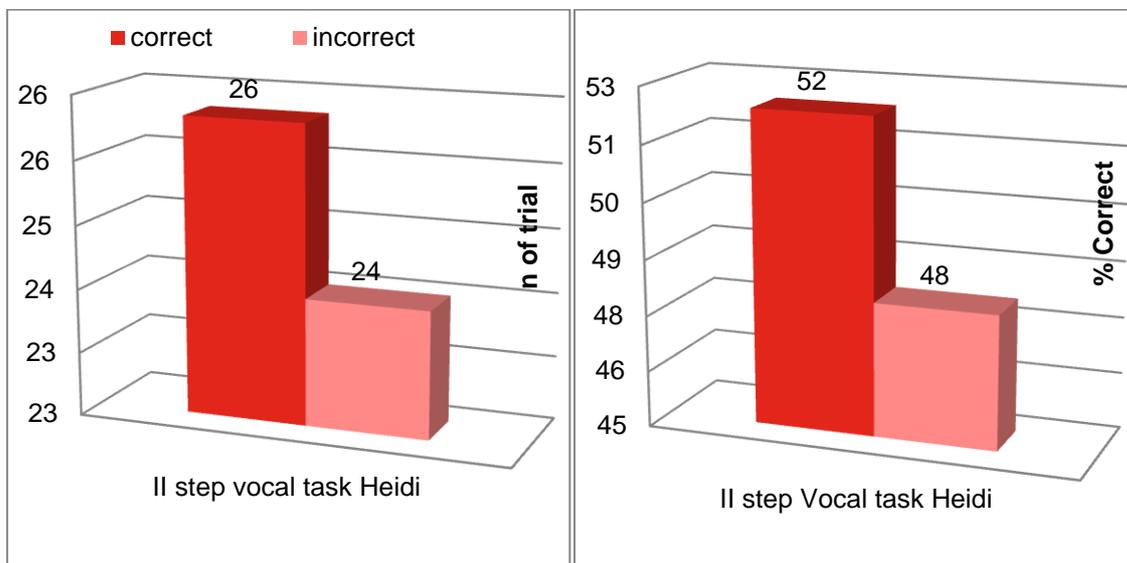
**Fig. 7. Cognitive Task Heidi.** Tempo trascorso da Heidi, espresso in minuti e percentuale, a toccare lo schermo (touch) e lontano dallo schermo o vicino allo schermo ma senza toccarlo (no touch) durante il task cognitivo.

Nella fase di training (primo step) la percentuale di risposte corrette è stata in media del 90% per entrambi i soggetti. Susi, durante il training su 160 trial ha risposto correttamente a 149 trial (con una percentuale del 93%), mentre Heidi 144 su 160 trial (con una percentuale del 90%), dunque ben al di sopra del livello di probabilità. Questo risultato, che per entrambi i soggetti si colloca ben al di sopra del livello di probabilità, potrebbe essere influenzato dalla relativa semplicità del task della fase di training (primo step). In questa fase, infatti, non veniva richiesto al soggetto di discriminare la vocalizzazione fra due immagini, di cui una coerente alla vocalizzazione e l'altra no, ma veniva chiesto al soggetto di toccare una sola immagine, quella coerente, subito dopo aver ascoltato la vocalizzazione.

Nel secondo step che richiedeva la discriminazione dell'immagine corrispondente al vocalizzo tra le due immagini presentate, i dati mostrano che la percentuale di risposte corrette è drasticamente scesa per i due soggetti rispetto alla fase di training (primo step), Susi ad esempio ha fornito una percentuale del 42% di risposte corrette (74 su 175) e Heidi di 52% (26 su 50) (fig. 8 e 9).

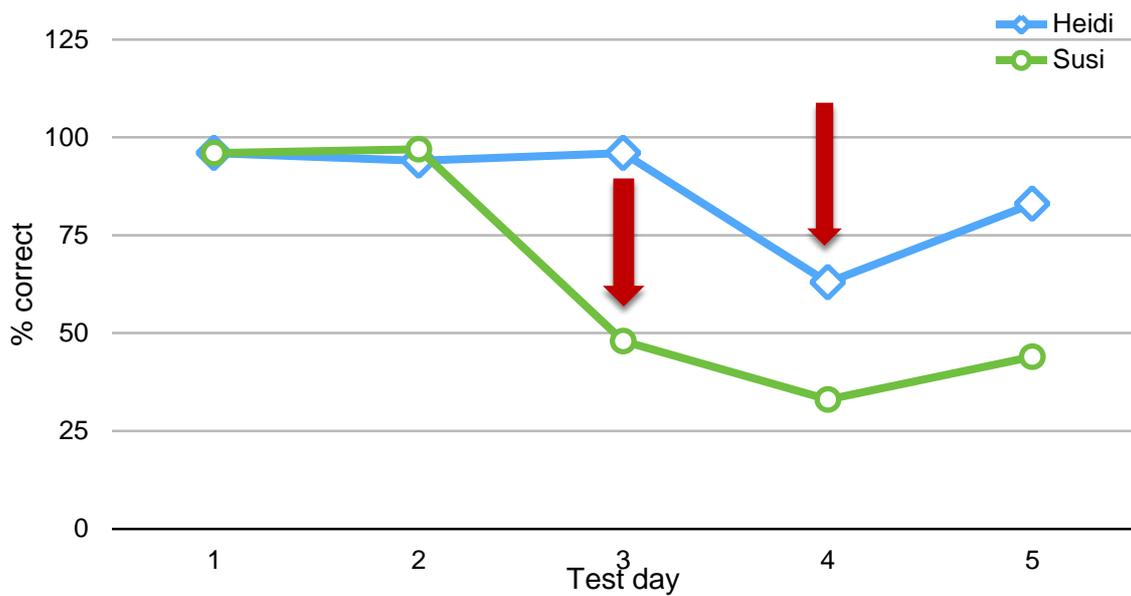


**Fig. 8. II step Vocal task Susi.** Dati sul numero e la percentuale di risposte corrette (correct) ed errate (incorrect) nello svolgimento del test di discriminazione vocale di Susi.



**Fig. 9. II step vocal task Heidi.** Dati sul numero e la percentuale di risposte corrette (correct) ed errate (incorrect) nello svolgimento del test di discriminazione vocale di Heidi.

Appare evidente che la discriminazione nella seconda fase del test (secondo step) ha determinato un aumento della difficoltà del compito, con conseguente decremento della performance. A sostegno di questa nostra interpretazione, abbiamo messo in grafico (fig. 10) i risultati conseguiti da Susi e Heidi rispettivamente nei giorni di training (primo step) e nei giorni in cui hanno effettuato il secondo step. Heidi ha completato il numero di trial previsti per il primo step (training) in tre giorni, mentre Susi in due. Nel grafico la freccia indica l'inizio del secondo step, per i due soggetti. L'analisi del grafico mostra che per Susi, nei due giorni del training (primo step), la percentuale di risposte corrette è stata molto alta (96% 1 test day, 97% 2 test day); all'inizio del secondo step la percentuale è scesa al di sotto del 50% (48% 3 test day, 33% 4 test day, 44% 5 test day) per poi migliorare nei giorni successivi del secondo step. Similmente Heidi nei primi tre giorni del training (primo step) mostra un'elevata percentualità di risposte esatte (96% 1 test day, 94% 2 test day, 96% 3 test day) mentre all'inizio del secondo step la percentuale è scesa al 63%, per poi aumentare sino all'83%.

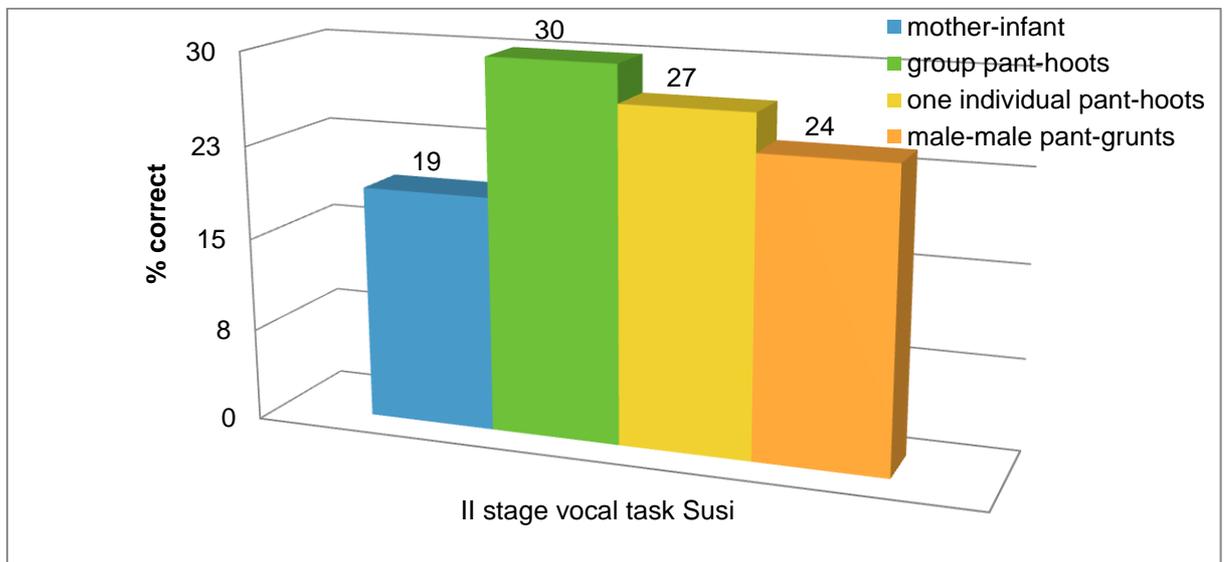
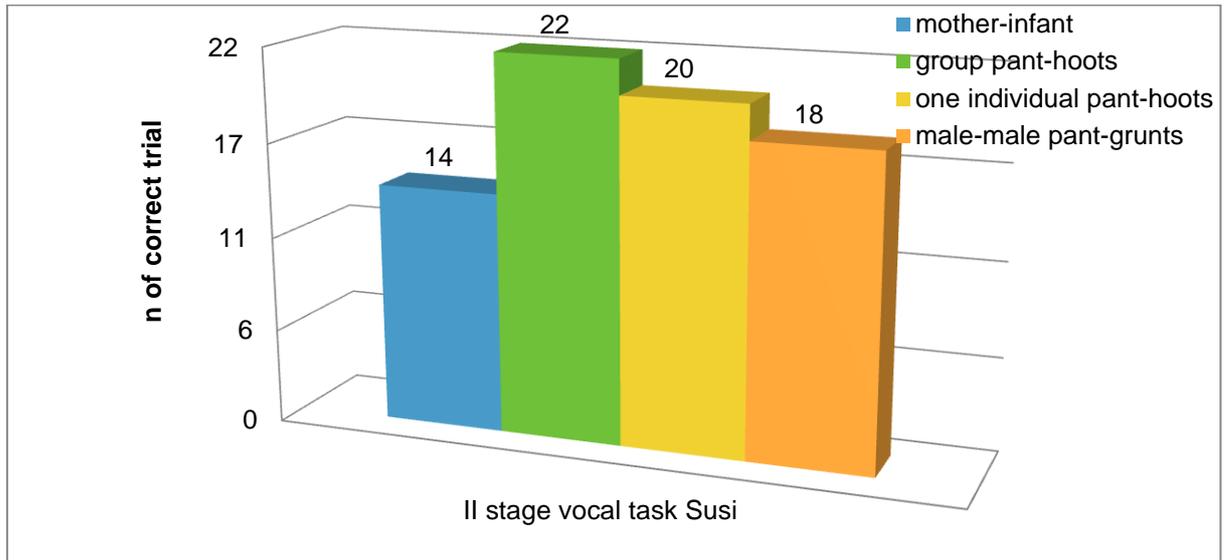


**Fig. 10 Performance test vocale di Susi e Heidi.** Percentuale di risposte corrette per ogni giorno di test (test day) durante il training (primo step) e il secondo step di Susi e Heidi.

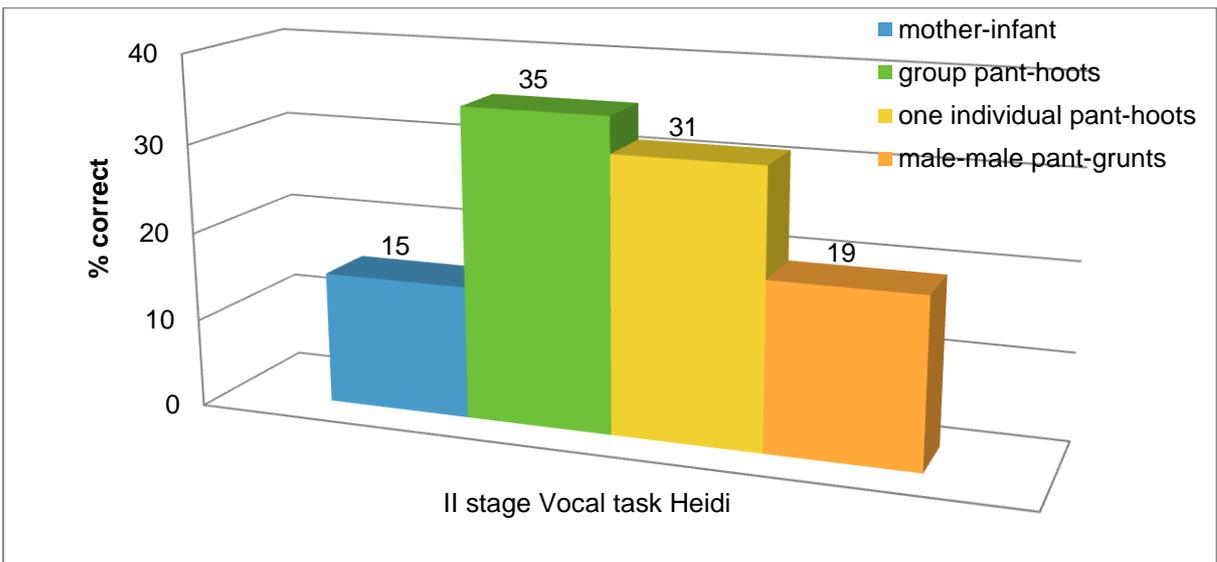
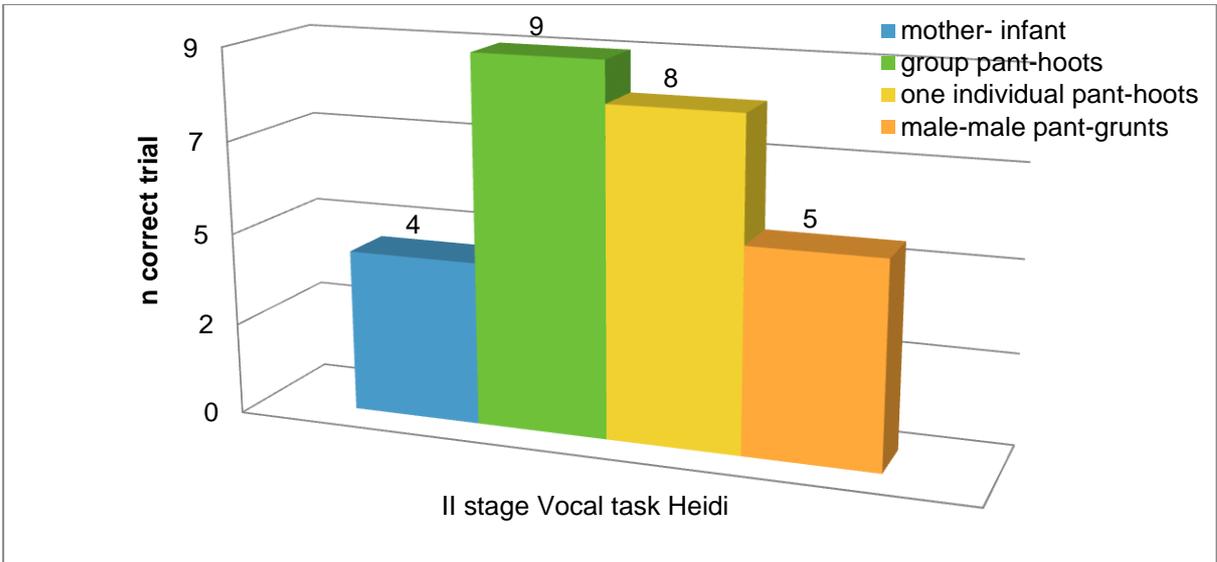
L'ultimo dato preso in considerazione, durante il secondo step, è stato il successo, espresso come percentuale di risposte esatte fornita dai due soggetti, nell'accoppiare la vocalizzazione udita all'immagine coerente fra due successivamente presentate sul touch. Nei due soggetti la percentuale maggiore di risposte corrette era associata al vocalizzo di pant-hoots di gruppo, seguito dal pant-hoots di un singolo individuo, dai pant-grunts emessi tra individui maschi di diverso rango e dal vocalizzo per l'interazione madre-cucciolo.

Come si evince dal grafico 11, Susi ha fornito il 30% di risposte corrette per i pant-hoots di gruppo (22 su 74), il 27% (20 su 74) per i pant-hoots di un singolo individuo, il 24% (18 su 74) per i pant-grunts emessi tra individui maschi di diverso rango, infine il 19% (14 su 74) per i vocalizzi tipici dell'interazione madre-cucciolo. Mentre per Heidi

(fig. 12) il 35% (9 su 26) per i pant-hoots di gruppo, il 31% (8 su 26) per i pant-hoots di un singolo individuo, il 19% (5 su 26) per i pant-grunts emessi tra individui maschi di diverso rango, infine 15% (4 su 26) per i vocalizzi tipici dell'interazione madre-cucciolo.



**Fig 11. Il step vocalization Susi.** Dati sul numero e la percentuale di risposte corrette associate ai quattro vocalizzi fornite nel secondo step da Susi.



**Fig. 12. II stage vocalization Heidi.** Dati sul numero e la percentuale di risposte corrette associate ai quattro vocalizzi fornite nel secondo step da Heidi.

L'analisi dei dati indica che il touch screen attira l'attenzione degli scimpanzé testati (fig. 2 e 3). I dati mostrano (fig. 4 e 5) che l'interesse sia per i task cognitivi che per il task vocale era alta e che in uno dei due soggetti (Heidi) era maggiore per il vocal task (fig. 6 e 7); inoltre l'osservazione del comportamento ha rilevato che i soggetti coinvolti in task cognitivi si avvicinavano spesso alla postazione con il task vocale guardando lo schermo e tentando di toccarlo, producendo vocalizzi soprattutto pant-hoots e cori. Probabilmente la presenza del reward può influire sull'attrazione del touch screen, ma diversi sono gli studi (Wirman, 2013; Savage-Rumbaugh et al., 1986; Inoue e Matsuzawa, 2007; Leighty et al., 2011; Schmitt et al., 2016) che hanno adoperato il touch screen nei protocolli sperimentali e all'interno degli zoo per l'arricchimento dell'ambiente, il miglioramento delle condizioni di vita in cattività e lo stato emotivo (Clay et al., 2011; Perdue et al., 2012; Herrelko et al., 2012) presentandolo come un gioco senza l'utilizzo di reward, che risulta comunque molto attrattivo.

Nella fase di training (primo step) la percentuale di risposte corrette era in media per i soggetti testati del 90%, nel secondo step era di poco superiore al 50% (fig. 8 e 9). Il primo giorno di somministrazione del secondo step del test si è verificata una significativa riduzione della percentuale di risposte corrette rispetto alla fase di training (primo step), circa il 50%, nei giorni di test successivi si è notato un discreto miglioramento della performance (fig. 10).

L'alta percentuale di risposte corrette, quando il compito richiedeva di associare l'immagine al vocalizzo di pant-hoots di gruppo e di singoli individui, può essere dovuta all'abilità degli scimpanzé di discriminare le quantità, dunque risulterebbe

relativamente semplice discriminare i vocalizzi di molti individui e di un individuo (fig. 11 e 12). Viceversa la bassa percentuale di risposte corrette quando il compito richiedeva di associare l'immagine ai pant-grunts emessi tra individui maschi di diverso rango e le vocalizzazioni emesse nei contesti di cure parentali tra madre e cucciolo, può essere dovuta alle caratteristiche del gruppo testato, si trattava di un gruppo di 4 femmine prive di cuccioli e senza individui maschi, dunque i vocalizzi per l'interazione maschio-maschio, pant-grunts e madre e cucciolo erano estranei alle dinamiche sociali del gruppo preso in esame in questo studio.

## **5.5 Ricerche future**

Il test è stato condotto per un periodo di 4 mesi, ma questa tipologia di test sono molto complessi da realizzare, non solo per rispettare i tempi e le regole vigenti all'interno della struttura che ci ospitava, inoltre per l'impostazione etica, che non implicava nessuna imposizione a sottoporsi al test. Di certo ulteriori giorni di test sarebbero stati preziosi per migliorare la performance, soprattutto nella fase di discriminazione vocale (secondo step). Inoltre il numero degli individui testati era ridotto e non tutti i soggetti si sottoponevano con regolarità ai test, dunque non è stato possibile effettuare un'analisi statistica dei dati. Infine il protocollo del test prevedeva al raggiungimento del 55% di risposte corrette al secondo step, una fase successiva che richiedeva un livello di difficoltà superiore, sempre a partire da uno dei 4 vocalizzi usati nelle fasi precedenti sarebbero state presentate 4 diverse immagini 3

errate e 1 corrispondente. Per tutte queste ragioni il test può essere ritenuto uno studio pilota, che richiederebbe ulteriori accorgimenti e fasi di sperimentazione.

## Conclusioni

L'indagine della vocalità animale è stata innescata dai numerosi quesiti sull'evoluzione del linguaggio umano, allo scopo di delineare le possibili analogie e omologie con i repertori vocali dei linguaggi animali. I fallimentari studi sull'apprendimento del linguaggio del sapiens ai primati non umani condotti, nella seconda metà del Novecento, mostrarono innanzitutto i limiti di una ricerca sul linguaggio limitato ai soli processi cognitivi, piuttosto che agli aspetti meccanici e strutturali, nonché di un approccio antropocentrico che non prendeva in considerazione la dimensione sociale ed ecologica dei sistemi comunicativi specie-specifici. L'osservazione naturalistica condotta in ambito etologico, corroborata dagli studi cognitivi nei protocolli sperimentali, ha permesso di acquisire rilevanti informazioni sulla dimensione vocale nei network sociali delle specie gregarie, suscitando interrogativi di importante interesse filosofico ed etologico.

Il repertorio vocale del *parental care* è stato trascurato e spesso ritenuto poco rilevante rispetto alla comunicazione gestuale, i primati non umani erano infatti definiti silenti nell'interazione con i propri cuccioli e i richiami di allarme e contatto, dunque strettamente correlati alla sopravvivenza, rappresentavano la *summa* della vocalità delle cure parentali. Di recente diverse sono le osservazioni condotte sul campo sui primati non umani, mammiferi e volatili, che mostrano come l'*infant-directed communication*, caratterizzato da variazioni nei tempi e nelle componenti

della produzione vocale dei *caregiver*, permette ai cuccioli di acquisire il repertorio vocale specie-specifico. Il *babbling* inoltre caratterizza le prime produzioni vocali nell'interazione con le figure genitoriali, durante il gioco e per attirare l'attenzione dei conspecifici, nonché nelle fasi di indipendenza, per apprendere l'ampiezza del repertorio e la pertinenza sociale dei vocalizzi. I gruppi altamente cooperativi nella cura della prole, fanno un massiccio uso di vocalizzi specifici per l'interazione non genitoriale, che istanziano le abilità socio-cognitive, i comportamenti prosociali e il *social learning*. Il *cooperative breeding* avrebbe spianato la strada all'intenzionalità congiunta e alla specie-specificità cognitiva e comunicativa del *sapiens*, grazie all'interdipendenza dei vincoli biologici ed ecologici.

I cuccioli tra i primati non umani sono spesso il fulcro del *social market* e le *friendships*, relazioni a lungo termine stabilite tra individui che non condividono *kinship* e prive di fini sessuali, risultano decisive nella costruzione di alleanze per ridurre i rischi di infanticidi, nonché assicurare ai cuccioli protezione, sostegno sociale e accesso alle risorse. L'etologia delle relazioni speciali ha permesso di rivalutare la concezione sociobiologica, che attribuiva un ruolo decisivo nella *leadership* alla filogenesi, infatti gli individui dotati di maggiore prestanza fisica e sessualmente più attrattivi non avrebbero l'esclusività del potere sociale, che dipende dalla capacità di stabilire salde alleanze e assumere un ruolo centrale, in termini di utilità e influenza sociale, nel network comunicativo. Gli studi di bioacustica hanno inoltre mostrato la stretta correlazione tra l'ampiezza del repertorio vocale e la complessità del tessuto sociale, nonché le abilità cognitive implicate.

L'eterogeneità del gruppo e il mantenimento della coesione del network sociale, necessita lo scambio di "opinioni" circa le scelte cruciali per il gruppo, al fine di salvaguardare i vantaggi della vita comunitaria. L'adozione di sistemi simbolici ampiamente diffusa tra le specie sociali, dai mammiferi ai volatili, dai pesci agli insetti, è una delle questioni dominanti nel dibattito biopolitico. L'ampia quantità di esempi empirici di voto e la regolarità dei parametri monitorati incoraggiano innanzitutto la formulazione di un quadro teorico del consenso etologico, aprono importanti scenari evuzionistici sulla gestione del potere sociale, inoltre permettono di fare maggiore chiarezza sui processi decisionali del sapiens e l'influenza del linguaggio. La razionalità ecologica espressa nei parlamenti animali, pur in assenza della tecnologia linguistica umana, produce scelte ecologicamente efficaci che avrebbero reso la condivisione delle scelte sociali una strategia evolutivamente adattiva.

La contrattazione del potere sociale e le procedure di voto, nelle forme di leadership diffusa o individuale, richiedono ampie capacità comunicative e un proficuo scambio di informazioni, spesso attraverso la vocalità. Le varianti individuali nella produzione vocale, per via delle dimensioni del corpo e della risonanza del tratto vocale, i meccanismi per il riconoscimento, l'effetto dell'audience, la referenzialità e l'intenzionalità dei segnali, sono oggetto di indagine di numerosi protocolli di etologia cognitiva nell'ambito delle scelte di gruppo, che ritengono la vocalità animale mezzo efficace per esprimere la propria scelta individuale in seno al gruppo.

La rilevanza della comunicazione vocale nella socialità, come indagato nel parental care, relazioni speciali, network sociale e processi decisionali di gruppo, è stata ulteriormente testata in uno studio sperimentale, presentato in questo lavoro, sulla

discriminazione di stimoli sociali espressi tramite la vocalità, attraverso l'impiego della *touch screen technology*. L'attenzione posta alla componente sociale nella discriminazione vocale, scarsamente valutata in letteratura, rappresenta l'aspetto innovativo del test, che aveva l'obiettivo di indagare il ruolo della comunicazione vocale nei comportamenti sociali, la capacità di generalizzazione dei vocalizzi che esprimono dinamiche sociali e di discriminazione del legame che i vocalizzi riferiti unicamente ai contesti sociali implicano. I risultati del test incoraggiano l'indagine della dimensione vocale della socialità, che nei protocolli sperimentali era stata scarsamente presa in considerazione, al fine di chiarire l'uso della comunicazione vocale in virtù dei vincoli ecologici e della specie-specificità sociale dei contesti etologici.

Le recenti ricerche etologiche su cure parentali, relazioni speciali, network sociale, processi decisionali di gruppo fondati sul consenso e gli studi cognitivi condotti nei protocolli sperimentali riportati in questo studio, scardinano la concezione da tempo consolidata sulla comunicazione vocale animale come emotiva, rigida, non referenziale, priva di intenzionalità. Le vocalizzazioni hanno di contro un controllo volontario, sarebbero infatti dirette a specifici individui e referenziali ad eventi sociali, dipendono dalla percezione che l'emittente ha delle conoscenze dell'audience, mostrano componenti individuali e la capacità di stabilire rapporti di causa effetto. La vocalità infatti permette alle specie gregarie di cooperare, costruire alleanze sociali, favorisce il social learning e la contrattazione del potere sociale, implementa inoltre le abilità socio-cognitive e i comportamenti prosociali, contraddistingue dunque le dinamiche sociali nei contesti cooperativi. L'ipotesi teorica qui proposta eleva i vocalizzi nei linguaggi animali a segnali di rappresentazione, capaci di esprimere scelte

individuali e intenzionalità nelle dinamiche sociali, permettendo di assegnare dunque una continuità funzionale, almeno a partire dai primati non umani, alla vocalità nei linguaggi animali.

## Bibliografia

Alcock, J.

(1992) *Etologia, un approccio evolutivo*, Zanichelli, Bologna.

Alexander, R. D.

(1974) The evolution of social behavior, in *Annual review of ecology and systematics*, 325-383.

Anastasi, A., Giallongo, L.

(2015) Il ruolo del cooperative-breeding nell'evoluzione del linguaggio, in Bruni, D., Carapezza, M., Cruciani, M., Lo Bosco, G., Plebe, A., Perconti, P., Tabacchi, M.E. (Eds.) *Il futuro prossimo della scienza cognitiva*, *Nea Science* 7.

Arbib, M. A., Liebal, K., Pika, S.

(2008) Primate vocalization, gesture, and the evolution of human language, in *Current Anthropology*, 49(6), 1053-1076.

Autier-Dérian, D., Deputte, B. L., Chalvet-Monfray, K., Coulon, M., Mounier, L.

(2013) Visual discrimination of species in dogs (*Canis familiaris*), in *Animal cognition*, 16(4), 637-651.

Balcombe, J. P.

(1990) Vocal recognition of pups by mother Mexican free-tailed bats, *Tadarida brasiliensis mexicana*, in *Animal Behaviour*, 39(5), 960-966.

Barrett, L., Henzi, S. P.

(2002) Constraints on relationship formation among female primates, in *Behaviour*, 139(2), 263-289.

- Bates, L. A., Sayialel, K. N., Njiraini, N. W., Poole, J. H., Moss, C. J., Byrne, R. W.  
(2008) African elephants have expectations about the locations of out-of-sight family members, in *Biology Letters*, 4(1), 34-36.
- Bauer, H. R., Philip, M. M.  
(1983) Facial and vocal individual recognition in the common chimpanzee, in *The Psychological Record*, 33(2), 161.
- Beecher, M. D.  
(1988) Kin recognition in birds, in *Behavior genetics*, 18(4), 465-482.
- Beecher, M. D., Beecher, I. M., Hahn, S.  
(1981) Parent-offspring recognition in bank swallows (*Riparia riparia*): II. Development and acoustic basis, in *Animal Behaviour*, 29(1), 95-101.
- Beecher, M. D., Stoddard, P. K., Loesche, P.  
(1985) Recognition of parents' voices by young cliff swallows, in *The Auk*, 600-605.
- Bergmüller, R., Heg, D., Taborsky, M.  
(2005) Helpers in a cooperatively breeding cichlid stay and pay or disperse and breed, depending on ecological constraints, in *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 272(1560), 325-331.
- Black, J. M.  
(1988) Preflight signalling in swans: a mechanism for group cohesion and flock formation, in *Ethology*, 79(2), 143-157.

Boesch, C.

(1991) Symbolic communication in wild chimpanzees?, in *Human Evolution*, 6(1), 81-89.

Boinski, S.

(1991) The coordination of spatial position: a field study of the vocal behaviour of adult female squirrel monkeys, in *Animal Behaviour*, 41(1), 89-102.

(1993) Vocal coordination of troop movement among white-faced capuchin monkeys, *Cebus capucinus*, in *American Journal of Primatology*, 30(2), 85-100.

Boinski, S., Campbell, A. F.

(1995) Use of trill vocalizations to coordinate troop movement among white-faced capuchins: a second field test, in *Behaviour*, 132(11), 875-901.

Boinski, S., Moraes, E., Kleiman, D. G., Dietz, J. M., Baker, A. J.

(1994) Intra-group vocal behaviour in wild golden lion tamarins, *Leontopithecus rosalia*: honest communication of individual activity, in *Behaviour*, 130(1), 53-75.

Boos, M., Kolbe, M., Kappeler, P. M.

(2011) Coordination in Human and Non-human Primate Groups: Why Compare and How?, in *Coordination in Human and Primate Groups*, Springer Berlin Heidelberg, 3-10.

Botero, C. A., Boogert, N. J., Vehrencamp, S. L., Lovette, I. J.

(2009) Climatic patterns predict the elaboration of song displays in mockingbirds, in *Current Biology*, 19(13), 1151-1155.

Bourjade, M., Thierry, B., Hausberger, M., Petit, O.

(2015) Is leadership a reliable concept in animals? An empirical study in the horse, in *PloS one*, 10(5), e0126344.

Bousquet, C. A., Sumpster, D. J., Manser, M. B.

(2011) Moving calls: a vocal mechanism underlying quorum decisions in cohesive groups, in *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 278(1711), 1482-1488.

Boysen, S. T.

(1994) Individual differences in the cognitive abilities of chimpanzees, in *Chimpanzee cultures*, 335-350.

Brown, D. A., Boysen, S. T.

(2000) Spontaneous discrimination of natural stimuli by chimpanzees (Pan troglodytes), in *Journal of Comparative Psychology*, 114(4), 392.

Brumm, H., Voss, K., Köllmer, I., Todt, D.

(2004) Acoustic communication in noise: regulation of call characteristics in a New World monkey, in *Journal of Experimental Biology*, 207(3), 443-448.

Burkart, J. M., Fehr, E., Efferson, C., Van Schaik, C. P.

(2007) Other-regarding preferences in a non-human primate: Common marmosets provision food altruistically, in *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(50), 19762-19766.

Burkart, J. M., Hrdy, S. B., Van Schaik, C. P.

(2009) Cooperative breeding and human cognitive evolution, in *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 18(5), 175-186.

Burley, N. T., Johnson, K.

(2002) The evolution of avian parental care, in *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 357(1419), 241-250.

Byrne, R. W.

(1981) Distance vocalisations of Guinea baboons (*Papio papio*) in Senegal: an analysis of function, in *Behaviour*, 78(3), 283-312.

Ceugniet, M., Izumi, A.

(2004) Individual vocal differences of the coo call in Japanese monkeys, in *Comptes rendus biologies*, 327(2), 149-157.

Chapman, C. A.

(1990) Association patterns of spider monkeys: the influence of ecology and sex on social organization, in *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 26(6), 409-414.

Chapman, C. A., Weary, D. M.

(1990) Variability in spider monkeys' vocalizations may provide basis for individual recognition, in *American Journal of Primatology*, 22(4), 279-284.

Cheney, D. L., Seyfarth, R. M.

(1980) Vocal recognition in free-ranging vervet monkeys, in *Animal Behaviour*, 28(2), 362-367.

(1985) Vervet monkey alarm calls: manipulation through shared information?, in *Behaviour*, 94(1), 150-166.

(2007) *Baboon metaphysics: the evolution of a social mind*, University of Chicago Press.

Cheney, D. L., Seyfarth, R. M., Silk, J. B.

(1995) The role of grunts in reconciling opponents and facilitating interactions among adult female baboons, in *Animal behaviour*, 50(1), 249-257.

Clay, A. W., Perdue, B. M., Gaalema, D. E., Dolins, F. L., Bloomsmith, M. A.

(2011) The use of technology to enhance zoological parks, in *Zoo biology*, 30(5), 487-497.

Conradt, L., List, C.

(2009) Group decisions in humans and animals: a survey, in *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 364(1518), 719-742.

Conradt, L., Roper, T.J.

(2003) Group decision-making in animals, in *Nature* 421, 155–158.

(2005) Consensus decision making in animals, in *Trends in ecology & evolution*, 20(8), 449-456.

(2007) Democracy in animals: the evolution of shared group decisions, in *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 274(1623), 2317-2326.

(2009) Conflicts of interest and the evolution of decision sharing, in *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 364(1518), 807-819.

(2010) Deciding group movements: where and when to go, in *Behavioural Processes*, 84(3), 675-677.

Corballis, M. C.

(2002) *From hand to mouth: The origins of language*, Princeton University Press.

Cords, M.

(1997) Friendships, alliances, reciprocity and repair, in *Machiavellian Intelligence II: Extensions and Evaluations*, Cambridge University Press, Cambridge, 24-49.

Couzin, I. D., Krause, J., Franks, N. R., Levin, S. A.

(2005) Effective leadership and decision-making in animal groups on the move, in *Nature*, 433(7025), 513-516.

Crockford, C., Wittig, R. M., Mundry, R., Zuberbühler, K.

(2012) Wild chimpanzees inform ignorant group members of danger, in *Current Biology*, 22(2), 142-146.

Cronin, A. L.

(2012) Consensus decision making in the ant *Myrmecina nipponica*: house-hunters combine pheromone trails with quorum responses, in *Animal Behaviour*, 84(5), 1243-1251.

(2016) Group size advantages to decision making are environmentally contingent in house-hunting *Myrmecina* ants, in *Animal Behaviour*, 118, 171-179.

Da Cunha, R. G. T., Byrne, R. W.

(2009) The use of vocal communication in keeping the spatial cohesion of groups: intentionality and specific functions, in *South American Primates*, Springer New York, 341-363.

D'Amato, M. R.

(1988) A search for tonal pattern perception in cebus monkeys: Why monkeys can't hum a tune, in *Music Perception: An Interdisciplinary Journal*, 5(4), 453-480.

D'Amato, M. R., Salmon, D. P.

(1984) Processing of complex auditory stimuli (tunes) by rats and monkeys (Cebus apella), in *Animal Learning & Behavior*, 12(2), 184-194.

Darwin, C.

(1871) *The descent of man, and selection in relation to sex*, London, Murray.

Dearborn, D. C., Anders, A. D., Parker, P. G.

(2001) Sexual dimorphism, extrapair fertilizations, and operational sex ratio in great frigatebirds (*Fregata minor*), in *Behavioral Ecology*, 12(6), 746-752.

Dennett, D. C.

(1987) *The Intentional Stance*, Cambridge, MA, A Bradford Book, MIT Press.

De Silva, S.

(2010) Acoustic communication in the Asian elephant, *Elephas maximus maximus*, in *Behaviour*, 147(7), 825-852.

Dewson, J. H., Burlingame, A. C.

(1975) Auditory discrimination and recall in monkeys, in *Science*, 187(4173), 267-268.

Dewson, J. H., Cowey, A.

(1969) Discrimination of auditory sequences by monkeys, in *Nature* 222, 695 – 697.

Diamond, J.

(2006) *Perché il sesso è divertente? Per capire come siamo fatti*, Bureau Biblioteca Univ. Rizzolati.

Dornhaus, A., Franks, N. R., Hawkins, R. M., Shere, H. N. S.

(2004) Ants move to improve: colonies of *Leptothorax albipennis* emigrate whenever they find a superior nest site, in *Animal Behaviour*, 67(5), 959-963.

Doupe, A. J., Kuhl, P. K.

(1999) Birdsong and human speech: common themes and mechanisms, in *Annual review of neuroscience*, 22(1), 567-631.

Dunbar, R. I.

(1991) Functional significance of social grooming in primates, in *Folia primatologica*, 57(3), 121-131.

Dunn, P. O., Whittingham, L. A., Pitcher, T. E.

(2001) Mating systems, sperm competition, and the evolution of sexual dimorphism in birds, in *Evolution*, 55(1), 161-175.

Elowson, A. M., Snowdon, C. T., Lazaro-Perea, C.

(1998) Babbling<sup>1</sup> and social context in infant monkeys: parallels to human infants, in *Trends in Cognitive Sciences*, 2(1), 31-37.

Emlen, S. T.

(1995) An evolutionary theory of the family, in *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 92(18), 8092-8099.

Falk, D.

(2004) Prelinguistic evolution in early hominins: Whence motherese?, in *Behavioral and Brain Sciences*, 27(04), 491-503.

(2009) *Finding our tongues: Mothers, infants and the origins of language*, Basic Books.

Fedurek, P., Slocombe, K. E.

(2011) Primate vocal communication: a useful tool for understanding human speech and language evolution?, in *Human Biology*, 83(2), 153-173.

Ferrari, P. F., Paukner, A., Ionica, C., Suomi, S. J.

(2009) Reciprocal face-to-face communication between rhesus macaque mothers and their newborn infants, in *Current Biology*, 19(20), 1768-1772.

Fichtel C, Pyritz L, Kappeler PM

(2011) Coordination of group movements in non-human primates, in Boos M, Kolbe M, Kappeler PM, Ellwart T (Eds.) *Coordination in human and non-human primate groups*, Springer, Heidelberg, 37-56.

Fischer, J., Cheney, D. L., Seyfarth, R. M.

(2000) Development of infant baboons' responses to graded bark variants, in *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 267(1459), 2317-2321.

Fischer, J., Hammerschmidt, K., Cheney, D. L., Seyfarth, R. M.

(2002) Acoustic features of male baboon loud calls: Influences of context, age, and individuality, in *The Journal of the Acoustical Society of America*, 111(3), 1465-1474.

Fischer, J., Kitchen, D. M., Seyfarth, R. M., Cheney, D. L.

(2004) Baboon loud calls advertise male quality: acoustic features and their relation to rank, age, and exhaustion, in *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 56(2), 140-148.

Fitch, W. T., Reby, D.

(2001) The descended larynx is not uniquely human, in *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 268(1477), 1669-1675.

Flack, J. C., de Waal, F.

(2007) Context modulates signal meaning in primate communication, in *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(5), 1581-1586.

Franks, N. R., Gomez, N., Goss, S., Deneubourg, J. L.

(1991) The blind leading the blind in army ant raid patterns: testing a model of self-organization (Hymenoptera: Formicidae), in *Journal of Insect Behavior*, 4(5), 583-607.

Franks, N. R., Mallon, E. B., Bray, H. E., Hamilton, M. J., Mischler, T. C.

(2003) Strategies for choosing between alternatives with different attributes: exemplified by house-hunting ants, in *Animal behaviour*, 65(1), 215-223.

Gamba, M.

(2014) Animal language. La prospettiva evolutiva di un affar nostro, in *Le ragioni della natura*, 81.

Gamba, M., Colombo, C., Giacoma, C.

(2012) Acoustic cues to caller identity in lemurs: a case study, in *Journal of Ethology*, 30(1), 191-196.

Gamba, M., Giacoma, C.

(2005) Key issues in the study of primate acoustic signals, in *Journal of Anthropological Sciences*, 83, 61-87.

(2010) Key issues in the study of primate acoustic signals, an update, in *Journal of Anthropological Sciences*, 88, 215-220.

Gammie, S. C.

(2013) Mother–infant communication: Carrying understanding to a new level, in *Current Biology*, 23(9), R341-R343.

Gardner, R. A., Gardner, B. T.

(1969) Teaching sign language to a chimpanzee, in *Science*, 165(3894), 664-672.

Giallongo, L.

(2015) I vincoli ecologici e la dimensione vocale della socialità, in *Origini, Immaginari, etiche*, Corisco Edizioni, Roma, Messina, 56-70.

Goldstein, M. H., King, A. P., West, M. J.

(2003) Social interaction shapes babbling: Testing parallels between birdsong and speech, in *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(13), 8030-8035.

Goldstein, M. H., Schwade, J. A.

(2008) Social feedback to infants' babbling facilitates rapid phonological learning, in *Psychological Science*, 19(5), 515-523.

Goodall, J.

(1986) *The chimpanzees of Gombe. Patterns of behaviour*, Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.

(1991) *Il popolo degli scimpanzé: 30 anni di osservazioni nella giungla di Gombe*, Milano, Rizzoli.

Gouzoules, H., Gouzoules, S.

(1990) Matrilineal signatures in the recruitment screams of pigtail macaques, *Macaca nemestrina*, in *Behaviour*, 115(3), 327-347.

Greeno, N. C., Semple, S.

(2009) Sex differences in vocal communication among adult rhesus macaques, in *Evolution and Human Behavior*, 30(2), 141-145.

Gruber, T., Zuberbühler, K.

(2013) Vocal recruitment for joint travel in wild chimpanzees, in *PLoS One*, 8(9), e76073.

Gubernick, D. J., Teferi, T.

(2000) Adaptive significance of male parental care in a monogamous mammal, in *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 267(1439), 147-150.

Harcourt, A. H., Stewart, K. J.

(1996) Function and Meaning of Wild Gorilla 'Close' Calls, in *Behaviour*, 133(11), 827-845.

Hare, B., Tomasello, M.

(2004) Chimpanzees are more skilful in competitive than in cooperative cognitive tasks, in *Animal Behaviour*, 68(3), 571-581.

Hashiya, K., Kojima, S.

(1997) Auditory–visual Intermodal Matching by a Chimpanzee (Pan troglodytes), in *Japanese Psychological Research*, 39(3), 182-190.

(2001) Acquisition of auditory–visual intermodal matching-to-sample by a chimpanzee (Pan troglodytes): comparison with visual—visual intramodal matching, in *Animal Cognition*, 4(3-4), 231-239.

(2008) Hearing and auditory-visual intermodal recognition in the chimpanzee, in *Primate origins of human cognition and behavior*, Springer Japan, 155-189.

Hatchwell, B. J., Komdeur, J.

(2000) Ecological constraints, life history traits and the evolution of cooperative breeding, in *Animal behaviour*, 59(6), 1079-1086.

Henzi, S. P., Barrett, L.

(2002) Infants as a commodity in a baboon market, in *Animal Behaviour*, 63(5), 915-921.

Herrelko, E. S., Vick, S. J., Buchanan-Smith, H. M.

(2012) Cognitive research in zoo-housed chimpanzees: Influence of personality and impact on welfare, in *American journal of primatology*, 74(9), 828-840.

Hopkins, W. D., Savage-Rumbaugh, E. S.

(1991) Vocal communication as a function of differential rearing experiences in Pan paniscus: A preliminary report, in *International Journal of Primatology*, 12(6), 559-583.

Hopkins, W. D., Washburn, D. A.

(2002) Matching visual stimuli on the basis of global and local features by chimpanzees (*Pan troglodytes*) and rhesus monkeys (*Macaca mulatta*), in *Animal cognition*, 5(1), 27-31.

Hrdy, S. B.

(2000) *Mother nature: Maternal instincts and how they shape the human species*, New York, Pantheon.

(2009), *Mothers and others. The Evolutionary Origins of Mutual Understanding*, Belknap Press, Harvard University Press.

Inoue, S., Matsuzawa, T.

(2007) Working memory of numerals in chimpanzees, in *Current Biology*, 17(23), R1004-R1005.

Isbell, L. A.

(1991) Contest and scramble competition: patterns of female aggression and ranging behavior among primates, in *Behavioral Ecology*, 2(2), 143-155.

Isbell, L. A., Young, T. P.

(2002) Ecological models of female social relationships in primates: similarities, disparities, and some directions for future clarity, in *Behaviour*, 139(2), 177-202.

Izumi, A., Kojima, S.

(2004) Matching vocalizations to vocalizing faces in a chimpanzee (*Pan troglodytes*), in *Animal cognition*, 7(3), 179-184.

- Jovanovic, T., Megna, N. L., Maestriperi, D.  
(2000) Early maternal recognition of offspring vocalizations in rhesus macaques (Macaca mulatta), in *Primates*, 41(4), 421-428.
- King, A. J.  
(2010) Follow me! I'm a leader if you do; I'm a failed initiator if you don't?, in *Behavioural Processes*, 84(3), 671-674.
- King, A. J., Cowlshaw, G.  
(2009) Leaders, followers, and group decision-making, in *Communicative & integrative biology*, 2(2), 147-150.
- King, A. J., Douglas, C. M., Huchard, E., Isaac, N. J., Cowlshaw, G.  
(2008) Dominance and affiliation mediate despotism in a social primate, in *Current Biology*, 18(23), 1833-1838.
- King, A. J., Sueur, C.  
(2011) Where next? Group coordination and collective decision making by primates, in *International Journal of Primatology*, 32(6), 1245-1267.
- Knörnschild, M., Behr, O., von Helversen, O.  
(2006) Babbling behavior in the sac-winged bat (*Saccopteryx bilineata*), in *Naturwissenschaften*, 93(9), 451-454.
- Koda, H., Lemasson, A., Oyakawa, C., Pamungkas, J., Masataka, N.  
(2013) Possible role of mother-daughter vocal interactions on the development of species-specific song in gibbons, in *PLoS One*, 8(8), e71432.

Kojima, S.

(1985) Auditory short-term memory in the Japanese monkey, in *International Journal of Neuroscience*, 25(3-4), 255-262.

(1990) Comparison of auditory functions in the chimpanzee and human, in *Folia Primatologica*, 55(2), 62-72.

(2003) *Search for the Origins of Human Speech, A: Auditory and vocal functions of the chimpanzee*, Kyoto University Press, Kyoto.

Kojima, S., Izumi, A., Ceugniet, M.

(2003) Identification of vocalizers by pant hoots, pant grunts and screams in a chimpanzee, in *Primates*, 44(3), 225-230.

Kojima, S., Kiritani, S.

(1989) Vocal-auditory functions in the chimpanzee: vowel perception, in *International Journal of Primatology*, 10(3), 199-213.

Kojima, S., Tatsumi, I. F., Kiritani, S., Hirose, H.

(1989) Vocal-auditory functions of the chimpanzee: consonant perception, in *Human Evolution*, 4(5), 403-416.

Komdeur, J.

(1992) Importance of habitat saturation and territory quality for evolution of cooperative breeding in the Seychelles warbler, in *Nature*, 358(6386), 493-495.

Kowalska, D. M.

(1997) The method of training dogs in auditory recognition memory tasks with trial-unique stimuli, in *Acta neurobiologiae experimentalis*, 57, 345-352.

Kummer, H.

(1968) *Social organization of hamadryas baboons*, Chicago: University of Chicago Press.

(1995) *In quest of the sacred baboon: a scientist's journey*, Princeton University Press.

Laporte, M. N., Zuberbühler, K.

(2010) Vocal greeting behaviour in wild chimpanzee females, in *Animal Behaviour*, 80(3), 467-473.

Leca, J. B., Gunst, N., Thierry, B., Petit, O.

(2003) Distributed leadership in semifree-ranging white-faced capuchin monkeys, in *Animal Behaviour*, 66(6), 1045-1052.

Lee, H. C., Teichroeb, J. A.

(2016) Partially shared consensus decision making and distributed leadership in vervet monkeys: older females lead the group to forage, in *American Journal of Physical Anthropology*, 161(4), 580-590.

Lehmann, J., Boesch, C.

(2009) Sociality of the dispersing sex: the nature of social bonds in West African female chimpanzees, Pan troglodytes, in *Animal Behaviour*, 77(2), 377-387.

Leighty, K. A., Maloney, M. A., Kuhar, C. W., Phillips, R. S., Wild, J. M., Chaplin, M. S., Betting, T. L.

(2011) Use of a touchscreen-mediated testing system with mandrill monkeys, in *International Journal of Comparative Psychology*, 24(1).

Leighty, K. A., Soltis, J., Wesolek, C. M., Savage, A.

(2008) Rumble vocalizations mediate interpartner distance in African elephants, *Loxodonta africana*, in *Animal Behaviour*, 76(5), 1601-1608.

Lemasson, A., Palombit, R. A., Jubin, R.

(2008) Friendships between males and lactating females in a free-ranging group of olive baboons (*Papio hamadryas anubis*): evidence from playback experiments, in *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(6), 1027-1035.

Leong, K. M., Ortolani, A., Graham, L. H., Savage, A.

(2003) The use of low-frequency vocalizations in African elephant (*Loxodonta africana*) reproductive strategies, in *Hormones and Behavior*, 43(4), 433-443.

Lieberman, P., McCarthy, R.

(2007) Tracking the evolution of language and speech: Comparing Vocal Tracts to Identify Speech Capabilities, in *Expedition: The magazine of the University of Pennsylvania*, 49(2), 15-20.

List, C.

(2004) Democracy in animal groups: a political science perspective, in *Trends in Ecology & Evolution*, 19(4), 168-169.

Locke, J. L.

(1993) *The child's path to spoken language*, Harvard University Press.

Luef, E., Liebal, K.

(2012) Infant-Directed Communication in Lowland Gorillas (*Gorilla gorilla*): Do Older Animals Scaffold Communicative Competence in Infants?, in *American journal of primatology*, 74(9), 841-852.

Maestriepieri, D.

(2001) Is there mother–infant bonding in primates?, in *Developmental Review*, 21(1), 93-120.

Maestriepieri, D., Call, J.

(1996) Mother-infant communication in primates, in *Advances in the Study of Behavior*, 25, 613-642.

Maestriepieri, D., Jovanovic, T., Gouzoules, H.

(2000) Crying and infant abuse in rhesus monkeys, in *Child development*, 71(2), 301-309.

Marler, P., Hobbett, L.

(1975) Individuality in a Long-Range Vocalization of Wild Chimpanzees, in *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 38(1), 97-109.

Martinez, L., Matsuzawa, T.

(2009a) Effect of species-specificity in auditory-visual intermodal matching in a chimpanzee (*Pan troglodytes*) and humans, in *Behavioural processes*, 82(2), 160-163.

(2009b) Auditory–visual intermodal matching based on individual recognition in a chimpanzee (*Pan troglodytes*), in *Animal cognition*, 12(1), 71-85.

Masataka, N.

(1985) Development of vocal recognition of mothers in infant Japanese macaques, in *Developmental psychobiology*, 18(2), 107-114.

(2003) *The onset of language*, Cambridge, Cambridge University Press.

(2007) Music, evolution and language, in *Developmental Science*, 10(1), 35-39.

McComb, K., Moss, C., Durant, S. M., Baker, L., Sayialel, S.

(2001) Matriarchs as repositories of social knowledge in African elephants, in *Science*, 292(5516), 491-494.

McComb, K., Moss, C., Sayialel, S., Baker, L.

(2000) Unusually extensive networks of vocal recognition in African elephants, in *Animal Behaviour*, 59(6), 1103-1109.

McComb, K., Reby, D., Baker, L., Moss, C., Sayialel, S.

(2003) Long-distance communication of acoustic cues to social identity in African elephants, in *Animal Behaviour*, 65(2), 317-329.

Meguerditchian, A., Vauclair, J.

(2008) Vocal and gestural communication in nonhuman primates and the question of the origin of language, in *Learning from animals*, 61-85.

Mendes, F. D., Ades, C.

(2004) Vocal sequential exchanges and intragroup spacing in the Northern Muriqui *Brachyteles arachnoides hypoxanthus*, in *Anais da Academia brasileira de Ciências*, 76(2), 399-404.

Meunier, H., Leca, J. B., Deneubourg, J. L., Petit, O.

(2006) Group movement decisions in capuchin monkeys: the utility of an experimental study and a mathematical model to explore the relationship between individual and collective behaviours, in *Behaviour*, 143(12), 1511-1527.

Miles, H. L..

(1990) *The cognitive foundations for reference in a signing orangutan*, in Sue T. Parker, Kathleen R. Gibson (Eds.), *"Language" and intelligence in monkeys and apes: Comparative developmental perspectives*, Cambridge: Cambridge University Press, 511-539.

Milton, K.

(1980) *The foraging strategy of howler monkeys: a study in primate economics*, Columbia University Press.

Mitani, J. C.

(2009) Male chimpanzees form enduring and equitable social bonds, in *Animal Behaviour*, 77(3), 633-640.

Mitani, J. C., Hasegawa, T., Gros-Louis, J., Marler, P., Byrne, R.

(1992) Dialects in wild chimpanzees?, in *American Journal of Primatology*, 27(4), 233-243.

Moller, A. P., Thornhill, R.

(1998) Male parental care, differential parental investment by females and sexual selection, in *Animal Behaviour*, 55(6), 1507-1515.

Molnár, C., Pongrácz, P., Faragó, T., Dóka, A., Miklósi, Á.

(2009) Dogs discriminate between barks: the effect of context and identity of the caller, in *Behavioural processes*, 82(2), 198-201.

Moon, C., Lagercrantz, H., Kuhl, P. K.

(2013) Language experienced in utero affects vowel perception after birth: a two-country study, in *Acta Paediatrica*, 102(2), 156-160.

Munn, C. A., Terborgh, J. W.

(1979) Multi-species territoriality in Neotropical foraging flocks, in *The Condor*, 81(4), 338-347.

Newman, J. D.

(2007) Neural circuits underlying crying and cry responding in mammals, in *Behavioural Brain Research*, 182(2), 155-165.

Nguyen, N., Van Horn, R. C., Alberts, S. C., Altmann, J.

(2009) "Friendships" between new mothers and adult males: adaptive benefits and determinants in wild baboons (*Papio cynocephalus*), in *Behavioral ecology and sociobiology*, 63(9), 1331-1344.

Nowak, M. A., Tarnita, C. E., Wilson, E. O.

(2010) The evolution of eusociality, in *Nature*, 466(7310), 1057-1062.

Omedes, A.

(1985) Infantile calls of silvery marmosets (*Callithrix argentata melanura*) during the first ten weeks, in *Afisc. Zool.* 9, 413-418.

Owren, M. J.

(1990) Acoustic classification of alarm calls by vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*) and humans (*Homo sapiens*): II. Synthetic calls, in *Journal of Comparative Psychology*, 104(1), 29.

Palombit, R.

(2009) Friendship" with males: a female counterstrategy to infanticide in chacma baboons of the Okavango Delta, in Muller, M. N., Wrangham, R. W. (Eds.) *Sexual coercion in primates and humans: An evolutionary perspective on*

*male aggression against females*, Cambridge, Mass, Harvard University Press, 377-409.

Palombit, R. A., Cheney, D. L., Seyfarth, R. M.

(1999) Male grunts as mediators of social interaction with females in wild chacma baboons (*Papio cynocephalus ursinus*), in *Behaviour*, 136(2), 221-242.

(2001) Female–female competition for male ‘friends’ in wild chacma baboons (*Papio cynocephalus ursinus*), in *Animal Behaviour*, 61(6), 1159-1171.

Palombit, R. A., Seyfarth, R. M., Cheney, D. L.

(1997) The adaptive value of ‘friendships’ to female baboons: experimental and observational evidence, in *Animal Behaviour*, 54(3), 599-614.

Parr, L. A.

(2004) Perceptual biases for multimodal cues in chimpanzee (*Pan troglodytes*) affect recognition, in *Animal cognition*, 7(3), 171-178.

Parr, L. A., Winslow, J. T., Hopkins, W. D., de Waal, F.

(2000) Recognizing facial cues: individual discrimination by chimpanzees (*Pan troglodytes*) and rhesus monkeys (*Macaca mulatta*), in *Journal of Comparative Psychology*, 114(1), 47.

Patterson, F.

(1978) Conversations with a gorilla, in *National Geographic*, 154(4), 438-465.

Payne, K. B., Thompson, M., Kramer, L.

(2003) Elephant calling patterns as indicators of group size and composition: the basis for an acoustic monitoring system, in *African Journal of Ecology*, 41(1), 99-107.

Pennisi, A.

(2014) *L'errore di Platone, Biopolitica, linguaggio e diritti civili in tempo di crisi*.  
Bologna: Il Mulino.

Pennisi, A., Falzone, A.

(2010) *Il prezzo del linguaggio: Evoluzione ed estinzione nelle scienze cognitive*,  
Bologna: Il Mulino.

(2014) Residuals of Intelligent Design in Contemporary Theories about  
Language Nature and Origins, in *Origin and Evolution of Language*, 161.

Pennisi, A., Giallongo, L.

(2015) Come votano gli animali non umani. Un Contributo di etica naturalistica  
per una nuova idea di biopolitica, in Airenti, G., Cruciani, M., Di Nuovo, S.,  
Perconti, P., Plebe, A. (Eds.) *Le scienze cognitive a confronto. Oltre i confini della  
teoria*, Corisco Edizioni, 233-244.

Perdue, B. M., Clay, A. W., Gaalema, D. E., Maple, T. L., Stoinski, T. S.

(2012) Technology at the zoo: The influence of a touchscreen computer on  
Orangutans and zoo visitors, in *Zoo biology*, 31(1), 27-39.

Pereira, M. E.

(1986) Maternal recognition of juvenile offspring coo vocalizations in Japanese  
macaques, in *Animal behaviour*, 34(3), 935-937.

Petit, O., Bon, R.

(2010) Decision-making processes: the case of collective movements,  
in *Behavioural Processes*, 84(3), 635-647.

Petit, O., Gautrais, J., Leca, J. B., Theraulaz, G., Deneubourg, J. L.

(2009) Collective decision-making in white-faced capuchin monkeys, in *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 276(1672), 3495-3503.

Pievani, T.

(2006) *La teoria dell'evoluzione*, Bologna: Il Mulino.

(2014) Tra scettici e adattazionisti: nuovi sviluppi nello studio dell'evoluzione del linguaggio, in *Le ragioni della natura*, 119.

Poole, J., Granli, P.

(2009) Mind and movement: Meeting the interests of elephants., in Forthman, DL, Kane, FL, Hancocks, D., Waldau, PF. (Eds.) *An elephant in the room: the science and well being of elephants in captivity*, Center for Animals and Public Policy, Cummings School of Veterinary Medicine, Tufts University.

Poole, J. H., Payne, K., Langbauer Jr, W. R., Moss, C. J.

(1988) The social contexts of some very low frequency calls of African elephants, in *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 22(6), 385-392.

Pratt, S. C.

(2005) Behavioral mechanisms of collective nest-site choice by the ant *Temnothorax curvispinosus*, in *Insectes Sociaux*, 52(4), 383-392.

Pratt, S. C., Mallon, E. B., Sumpter, D. J., Franks, N. R.

(2002) Quorum sensing, recruitment, and collective decision-making during colony emigration by the ant *Leptothorax albigenis*, in *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 52(2), 117-127.

Prins, H.H.T.

(1996) *Ecology and behaviour of the African Buffalo: social inequality and decision making*, Chapman and Hall, London.

Pyritz, L., Fichtel, C., Kappeler, P.

(2010) Conceptual and methodological issues in the comparative study of collective group movements, in *Behavioural Processes*, 84(3), 681-684.

Pyritz, L. W., King, A. J., Sueur, C., Fichtel, C.

(2011) Reaching a consensus: Terminology and concepts used in coordination and decision-making research, in *International Journal of Primatology*, 32(6), 1268-1278.

Radford, A. N.

(2004) Vocal coordination of group movement by green woodhoopoes (*Phoeniculus purpureus*), in *Ethology*, 110(1), 11-20.

Raveling, D. G.

(1969) Preflight and flight behavior of Canada geese, in *The Auk*, 86(4), 671-681.

Rees, A.

(2009) *The infanticide controversy: primatology and the art of field science*, University of Chicago Press.

Rendall, D., Cheney, D. L., Seyfarth, R. M.

(2000) Proximate factors mediating "contact" calls in adult female baboons (*Papio cynocephalus ursinus*) and their infants, in *Journal of Comparative Psychology*, 114(1), 36-46.

Rendall, D., Rodman, P. S., Emond, R. E.

(1996) Vocal recognition of individuals and kin in free-ranging rhesus monkeys, in *Animal behaviour*, 51(5), 1007-1015.

Rendall, D., Seyfarth, R. M., Cheney, D. L., Owren, M. J.

(1999) The meaning and function of grunt variants in baboons, in *Animal Behaviour*, 57(3), 583-592.

Riley, E. P.

(2005) The loud call of the Sulawesi Tonkean macaque, *Macaca tonkeana*, in *Tropical Biodiversity*, 8(3), 199-209.

Santos, C. D., Przybyzin, S., Wikelski, M., Dechmann, D. K.

(2016) Collective Decision-Making in Homing Pigeons: Larger Flocks Take Longer to Decide but Do Not Make Better Decisions, in *PloS one*, 11(2), e0147497.

Sasaki, T., Colling, B., Sonnenschein, A., Boggess, M. M., Pratt, S. C.

(2015) Flexibility of collective decision making during house hunting in *Temnothorax* ants, in *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 69(5), 707-714.

Savage-Rumbaugh, S., McDonald, K., Sevcik, R. A., Hopkins, W. D., Rubert, E.

(1986) Spontaneous symbol acquisition and communicative use by pygmy chimpanzees (*Pan paniscus*), in *Journal of Experimental Psychology: General*, 115(3), 211.

Schaller, G. B.

(1963) *The Mountain Gorilla: Ecology and Behavior*, Chicago: University of Chicago Press.

- Schel, A. M., Machanda, Z., Townsend, S. W., Zuberbühler, K., Slocombe, K. E.  
(2013) Chimpanzee food calls are directed at specific individuals, in *Animal Behaviour*, 86(5), 955-965.
- Schmitt, V., Federspiel, I., Eckert, J., Keupp, S., Tschernek, L., Faraut, L., Mussweiler, T.  
(2016) Do monkeys compare themselves to others?, in *Animal cognition*, 19(2), 417-428.
- Schulte, B. A., Freeman, E. W., Goodwin, T. E., Hollister-Smith, J., Rasmussen, L. E. L.  
(2007) Honest signalling through chemicals by elephants with applications for care and conservation, in *Applied Animal Behaviour Science*, 102(3), 344-363.
- Seeley, T.D.  
(2010) *Honeybee democracy*, Princeton University Press.
- Seeley, T. D., Buhrman, S. C.  
(1999) Group decision making in swarms of honey bees, in *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 45(1), 19-31.
- Seeley, T. D., Visscher, P. K.  
(2004) Quorum sensing during nest-site selection by honeybee swarms, in *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 56(6), 594-601.
- Sellers, W. I., Hill, R. A., Logan, B. S.  
(2007) An agent-based model of group decision making in baboons, in *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1485), 1699-1710.

Seyfarth, R. M., Cheney, D. L.

(2010) Production, usage, and comprehension in animal vocalizations, in *Brain and language*, 115(1), 92-100.

(2012a) Animal cognition: chimpanzee alarm calls depend on what others know, in *Current Biology*, 22(2), R51-R52.

(2012b) The evolutionary origins of friendship, in *Annual review of psychology*, 63, 153-177.

(2013) Social relationships, social cognition, and the evolution of mind in primates, in Nelson, Randy J., Mizumori, Sheri, (Eds.) *Comprehensive Handbook of Psychology*, Volume 3: Biological Psychology and Neuroscience, New York: John Wiley & Sons, 574-594.

Seyfarth, R. M., Cheney, D. L., Marler, P.

(1980) Vervet monkey alarm calls: semantic communication in a free-ranging primate, in *Animal Behaviour*, 28(4), 1070-1094.

Silk, J. B.

(2002) Using the 'F'-word in primatology, in *Behaviour*, 139(2-3), 421.

(2003) Cooperation without counting: the puzzle of friendship, in P. Hammerstein (Eds.) *The Genetic and Cultural Evolution of Cooperation*, Dahlem Workshop Report 90, Cambridge, MA, The MIT Press, 37-54.

Silk, J. B., Alberts, S. C., Altmann, J.

(2003) Social bonds of female baboons enhance infant survival, in *Science*, 302(5648), 1231-1234.

(2004) Patterns of coalition formation by adult female baboons in Amboseli, Kenya, in *Animal Behaviour*, 67(3), 573-582.

(2006a) Social relationships among adult female baboons (*Papio cynocephalus*)  
I. Variation in the strength of social bonds, in *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61(2), 183-195.

(2006b) Social relationships among adult female baboons (*Papio cynocephalus*)  
II. Variation in the quality and stability of social bonds, in *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61(2), 197-204.

Silk, J. B., Beehner, J. C., Bergman, T. J., Crockford, C., Engh, A. L., Moscovice, L. R., Cheney, D. L.

(2010a) Female chacma baboons form strong, equitable, and enduring social bonds, in *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64(11), 1733-1747.

(2010b) Strong and consistent social bonds enhance the longevity of female baboons, in *Current Biology*, 20(15), 1359-1361.

Simons, R. C., Bobbitt, R. A., Jensen, G. D.

(1968) Mother monkeys' (*Macaca nemestrina*) responses to infant vocalizations, in *Perceptual and motor skills*, 27(1), 3.

Slocombe, K. E., Zuberbühler, K.

(2007) Chimpanzees modify recruitment screams as a function of audience composition, in *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(43), 17228-17233.

Smuts, B. B.

(1985) *Sex and friendship in baboons*, New York: Aldine Pub. Co.

Snowdon C.T., Elowson A.M., Roush R.S

(1997) Social influences on vocal development in New World primates, in *Social influences on vocal development* Edited by Snowdon, C.T., Hausberger, M., Cambridge University Press.

Snowdon C.T, French J.A, Cleveland J.

(1983) Ontogeny of primate vocalization: Models from bird song and human speech, in D. Taub, F.E. King (Eds.) *Current Perspectives Primate Social Behaviour: Selected papers from the IXth Congress of the International Primatological Society*, Van Nostrand Reinhold, New York.

Snowdon, C. T., Hodun, A.

(1981) Acoustic adaptation in pygmy marmoset contact calls: Locational cues vary with distances between conspecifics, in *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 9(4), 295-300.

Soini, P.

(1981) The pygmy marmoset, genus *Cebuella*, in Mittermeier RA, Rylands AB, Coimbra-Filho AF (Eds.) *Ecology and behavior of Neotropical primates*, in Academia Brasileira de Ciencias, Rio de Janeiro, 79–129.

Soltis, J., Leong, K., Savage, A.

(2005a) African elephant vocal communication I: antiphonal calling behaviour among affiliated females, in *Animal Behaviour*, 70(3), 579-587.

(2005b) African elephant vocal communication II: rumble variation reflects the individual identity and emotional state of callers, in *Animal Behaviour*, 70(3), 589-599.

Stewart, K. J., Harcourt, A. H.

(1994) Gorillas' vocalizations during rest periods: signals of impending departure?, in *Behaviour*, 130(1), 29-40.

Stoddard, P. K., Beecher, M. D.

(1983) Parental recognition of offspring in the cliff swallow, *Auk*, 100(4), 795-799.

Strandburg-Peshkin, A., Farine, D. R., Couzin, I. D., Crofoot, M. C.

(2015) Shared decision-making drives collective movement in wild baboons, in *Science*, 348(6241), 1358-1361.

Stueckle, S., Zinner, D.

(2008) To follow or not to follow: decision making and leadership during the morning departure in chacma baboons, in *Animal Behaviour*, 75(6), 1995-2004.

Sueur, C., Deneubourg, J. L., Petit, O.

(2010) Sequence of quorums during collective decision making in macaques, in *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64(11), 1875-1885.

Sueur, C., Petit, O.

(2008) Shared or unshared consensus decision in macaques?, in *Behavioural Processes*, 78(1), 84-92.

(2010) Signals use by leaders in *Macaca tonkeana* and *Macaca mulatta*: group-mate recruitment and behaviour monitoring, in *Animal cognition*, 13(2), 239-248.

Sugiura, H.

(2007) Adjustment of temporal call usage during vocal exchange of coo calls in Japanese macaques, in *Ethology*, 113(6), 528-533.

Sumpter, D. J., Krause, J., James, R., Couzin, I. D., Ward, A. J.

(2008) Consensus decision making by fish, in *Current Biology*, 18(22), 1773-1777.

Tagliabue, J. P., Russell, J. L., Schaeffer, J. A., Hopkins, W. D.

(2009) Visualizing vocal perception in the chimpanzee brain, in *Cerebral Cortex*, 19(5), 1151-1157.

Tanaka, M.

(2003) Visual preference by chimpanzees (*Pan troglodytes*) for photos of primates measured by a free choice-order task: implication for influence of social experience, in *Primates*, 44(2), 157-165.

Tavolga, M. C., Essapian F. S.

(1957) The behavior of the bottle-nosed dolphin (*Tursiops truncatus*): mating, pregnancy, parturition and mother-infant behavior, in *Zoologica*, 42, 11- 31.

Thomson, C. E., Fenton, M. B., Barclay, R. M. R.

(1985) The role of infant isolation calls in mother-infant reunions in the little brown bat, *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae), in *Canadian Journal of Zoology*, 63(8), 1982-1988.

Tomasello, M.

(2004) Les aspects pragmatiques de la communication chez les primates, in *Psychologie française*, 49(2), 209-218.

(2008) *Origins of Human Communication*, Cambridge, Massachusetts: MIT Press.

(2014) *Unicamente umano. Storia naturale del pensiero*, Bologna: Il Mulino.

Tomasello, M., Call, J.

(1997) *Primate cognition*, Oxford University Press.

Tomasello, M., Zuberbühler, K.

(2002) Primate vocal and gestural communication, in *The cognitive animal: empirical and theoretical perspectives on animal cognition*, MIT Press, Cambridge, 293-299.

Trillmich, J., Fichtel, C., Kappeler, P. M.

(2004) Coordination of group movements in wild Verreaux's sifakas (*Propithecus verreauxi*), in *Behaviour*, 141(9), 1103-1120.

Trivers, R. L.

(1971) The evolution of reciprocal altruism, in *Quarterly review of biology*, 35-57.

(1972) Parental investment and sexual selection, in *Sexual Selection & the Descent of Man*, Aldine de Gruyter, New York, 136-179.

Van Schaik, C. P.

(1989) *The ecology of social relationships amongst female primates*, in V. Standen, R.A. Foley (Eds.), *Comparative socioecology: the behavioural ecology of humans and other mammals*, Blackwell Scientific Publ., Oxford, 195-218.

Van Schaik, C.P., Burkart, J.M.,

(2010) *Mind the Gap: Cooperative Breeding and the Evolution of Our Unique Features*, in Peter M. Kappeler, Joan B. Silk (Eds.) *Mind the Gap Tracing the Origins of Human Universals*, Springer Verlag Berlin Heidelberg.

Van Schaik, C. P., Janson, C. H.

(2000) *Infanticide by males and its implications*, Cambridge University Press.

Vehrencamp, S. L.

(1983) A model for the evolution of despotic versus egalitarian societies, in *Animal Behaviour*, 31(3), 667-682.

Visscher, P. K.

(2007) Group decision making in nest-site selection among social insects, in *Annu. Rev. Entomol.*, 52, 255-275.

Watts, D.

(2000) Mountain gorilla habitat use strategies and group movements, in *On the move: how and why animals travel in groups*, University of Chicago Press, Chicago, IL, 351-374.

Whitham, J. C., Gerald, M. S., Maestriperi, D.

(2007) Intended Receivers and Functional Significance of Grunt and Girney Vocalizations in Free-Ranging Female Rhesus Macaques, in *Ethology*, 113(9), 862-874.

Whitham, J. C., Maestriperi, D.

(2003) Primate rituals: the function of greetings between male Guinea baboons, in *Ethology*, 109(10), 847-859.

Wilson, E.O.

(1975) *Sociobiologia. La nuova sintesi*, Zanichelli, Bologna.

Wilson, M. L., Hauser, M. D., Wrangham, R. W.

(2001) Does participation in intergroup conflict depend on numerical assessment, range location, or rank for wild chimpanzees?, in *Animal Behaviour*, 61(6), 1203-1216.

Wirman, H.

(2013) Orangutan play on and beyond a touchscreen, in Cleland, K., Fisher, L., Harley, R. (Eds.) *Proceedings of the 19th International Symposium of Electronic Art*, ISEA2013, 1-3.

Wittemyer, G., Douglas-Hamilton, I., Getz, W. M.

(2005) The socioecology of elephants: analysis of the processes creating multitiered social structures, in *Animal behaviour*, 69(6), 1357-1371.

Wittemyer, G., Getz, W. M.

(2007) Hierarchical dominance structure and social organization in African elephants, *Loxodonta africana*, in *Animal Behaviour*, 73(4), 671-681.

Wittemyer, G., Polansky, L., Douglas-Hamilton, I., Getz, W. M.

(2008) Disentangling the effects of forage, social rank, and risk on movement autocorrelation of elephants using Fourier and wavelet analyses, in *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(49), 19108-19113.

Wood, J. D., McCowan, B., Langbauer, W. R., Viljoen, J. J., Hart, L. A.

(2005) Classification of African elephant *Loxodonta africana* rumbles using acoustic parameters and cluster analysis, in *Bioacoustics*, 15(2), 143-161.

Wright, A. A., Shyan, M. R., Jitsumori, M.

(1990) Auditory same/different concept learning by monkeys, in *Animal Learning & Behavior*, 18(3), 287-294.

Zahavi, A., Zahavi, A.

(1997) *The handicap principle: A missing piece of Darwin's puzzle*, Oxford University Press.