

La comunicazione vocale nei primati non umani

ALESSIO ANANIA

ONG L'Homme et l'Environnement, Madagascar

Negli ultimi quarant'anni si è assistito a una vistosa crescita di studi sulla comunicazione vocale nei primati, favorita dallo sviluppo di tecnologie di registrazione e software di analisi sempre più avanzati ed economici. Nel tentativo di delineare le maggiori scoperte e i "focolai" di dibattito contemporaneo, questo articolo si propone di tracciare una storia delle idee che dalle prime teorie sul comportamento vocale ha portato alle ipotesi dell'esistenza di una comunicazione simbolica e proto-sintattica nei primati non umani, proprietà tipiche del linguaggio.

1. Introduzione

La comunicazione è un fenomeno ubiquitario che gioca un ruolo cruciale nell'organizzazione del comportamento animale e nel determinare la sopravvivenza degli individui. Può essere definita come un sistema di trasmissione di informazioni attraverso un ambiente e per mezzo di segnali. Questi segnali sono tratti co-evoluti tra emittente e ricevente, che in media beneficiano entrambi dallo scambio. Tra i vari tipi di segnali, quali i visivi, olfattivi, elettrici e chimici, quelli acustici sono particolari per la loro flessibilità e per il grado di complessità che possono raggiungere in alcune specie, come nel caso dell'uomo. I segnali acustici possono essere usati per comunicare sia con conspecifici che con altre specie, sia con individui dello stesso gruppo che con individui di un gruppo differente. Inoltre, possono assolvere funzioni molto differenti: permettere il riconoscimento di partner/genitore/prole, "suonare l'allarme" e coordinare la difesa in

caso di pericolo, coordinare gli spostamenti del gruppo, mediare conflitti e favorire la pacificazione, comunicare la scoperta di risorse, gestire il corteggiamento e difendere un territorio, un partner o una risorsa.

La scienza che studia i suoni prodotti dagli animali è la bioacustica. Essa indaga con strumenti inter-disciplinari (che vanno dall'etologia alla fisica acustica, dalla filogenesi all'ecologia, dall'anatomia alla linguistica) la produzione, dispersione e ricezione del segnale acustico, considerando le basi neurofisiologiche e anatomiche, le capacità cognitive, l'uso contestuale e le pressioni adattative che hanno influenzato la sua evoluzione. Struttura e contesto costituiscono due orizzonti fondamentali della ricerca ed è investigando la relazione tra struttura ed eventi associati che diviene possibile interpretare l'uso e la funzione dei vocalizzi. I primati non umani (PNU), in particolare, sono un gruppo di grande interesse per la loro flessibilità vocale e, a causa della relativa prossimità filogenetica con l'uomo, come modello

comparativo d'elezione per lo studio dell'origine del linguaggio. Inoltre, i PNU presentano un comportamento sociale complesso e un'ampia varietà di sistemi sociali, capacità cognitive e livelli d'intelligenza avanzati, e la possibilità di una comunicazione multimodale (uso di segnali olfattivi, visivi e acustici), il che li rende un modello di studio essenziale per comprendere l'evoluzione della complessità.

2. La produzione dei segnali vocali

Nel 1960 il linguista Gunnar Fant formulò una teoria oggi fondamentale, la "teoria sorgente-filtro", col proposito di spiegare il meccanismo di produzione del parlato umano. Negli anni '90 del secolo scorso la teoria è stata generalizzata alla produzione di vocalizzazioni (*calls*) di tutti i mammiferi, soprattutto grazie al contributo del biologo Tecumseh Fitch. Questa teoria descrive l'emissione di segnali vocali come un processo a due stadi che risulta dal contributo di parti diverse dell'apparato vocale: la *sorgente*, che include la laringe e le strutture annesse, e il *filtro* o condotto vocale sopralaringeo, che è costituito dal "tubo" che collega la laringe con le aperture (narici e bocca), dai quali il segnale si irradia nell'ambiente. Il primo stadio è dato

dalla vibrazione delle corde vocali della laringe e il secondo dalla risonanza del suono nel condotto vocale. La vibrazione comincia con l'adduzione delle corde vocali, che blocca il passaggio d'aria dai polmoni e provoca un aumento della pressione sottoglottica. A causa della pressione, l'aria dai polmoni forza il suo passaggio attraverso la glottide chiusa, provocando l'abduzione delle corde vocali. La sequenza di apertura e chiusura della glottide causa una variazione ciclica della pressione dell'aria e la frequenza del flusso d'aria determina la frequenza fondamentale (F_0) dell'onda sonora. F_0 è determinata principalmente dalla lunghezza e dalla massa delle corde vocali: corde vocali più lunghe e pesanti vibrano ad una frequenza minore che corde più piccole. Nell'uomo, F_0 determina il tono di voce percepito. Il condotto vocale, invece, agisce come un filtro variabile su specifiche bande di frequenza del suono sorgente, corrispondenti alle proprietà risonanti delle sue strutture fisiche. Le frequenze di risonanza formano picchi detti *formanti* (Fig. 1). La modulazione delle formanti basse dello spettro è responsabile della produzione delle vocali nell'uomo. In breve, la forma del condotto determina la qualità fonetica del suono: la sua lunghezza influenza le formanti dei segnali vocali, dunque la loro struttura acustica.

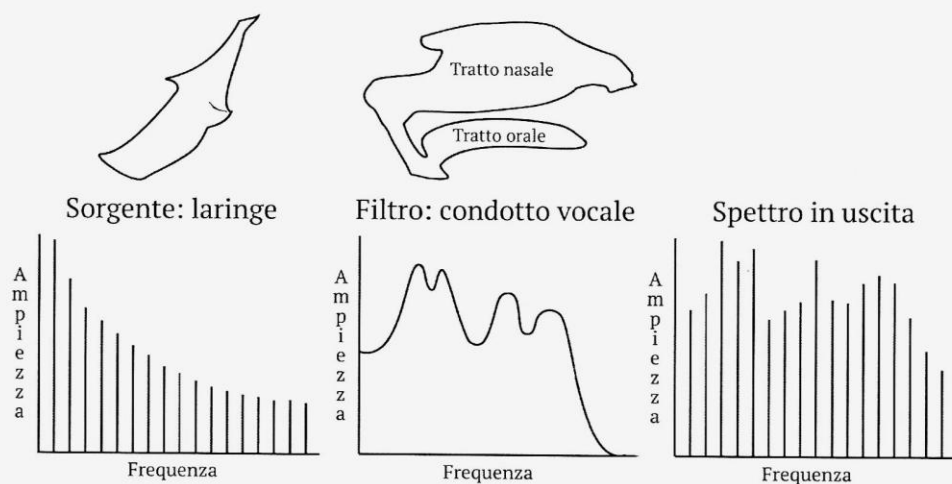


Fig. 1 – Spettro di una vocalizzazione secondo la teoria-sorgente filtro. Il suono è generato nella laringe e passa attraverso il condotto vocale, dove viene modificato dalle risonanze delle cavità. L'interazione tra lo spettro della sorgente e la funzione del filtro produce il segnale in uscita, i cui picchi corrispondono alle formanti. Ridisegnato da: Gamba & Giacomini, 2005. Key issues in the study of primate acoustic signals.

3. Fattori di variazione acustica individuali e sociali

La struttura dei segnali vocali può variare secondo le diverse scale di specie, popolazione e individuo. Inoltre, ogni individuo può emettere generalmente più di un tipo di vocalizzazione, e uno stesso tipo vocale può variare con l'emotività dell'individuo, talvolta in forme non discrete ma graduate. Nei PNU, in generale, la struttura delle calls è influenzata da fattori individuali e socio-ecologici, ed è vincolata dalle strutture anatomiche e dalla storia filogenetica della specie, così come dalle caratteristiche fisico-acustiche dell'ambiente in cui la specie si è evoluta. Tra i fattori individuali più significativi ci sono l'identità, il rango gerarchico, l'affinità sociale con membri del gruppo, lo stato motivazionale, il sesso, l'età e la taglia corporea. Le vocalizzazioni hanno infatti il potenziale di fornire informazioni affidabili su specifici attributi fisici dell'emittente: sono allora definite "segnali onesti". La dispersione delle formanti, per esempio, costituisce una rappresentazione "acustica" della taglia corporea, come dimostrato in esperimenti sui macachi rhesus (*Macaca mulatta*). La taglia è molto importante per gli animali, in quanto gli individui più grossi sono avvantaggiati durante gli incontri agonistici, e per i più piccoli è vantaggioso evitare combattimenti "non alla pari" in cui potrebbero incorrere in ferite e persino nella morte. Inoltre, molti animali aggressivi e dominanti cercano di proiettare acusticamente un'impressione di taglia corporea maggiore della propria, mentre animali non aggressivi e sottomessi "suggeriscono" una taglia minore. La relazione tra motivazione e struttura della call negli uccelli e mammiferi è stata descritta dalla teoria di Eugene Morton detta "Motivation-Structural code" (MSC; 1977). Secondo Morton, le differenze spettrali riflettono una comunicazione ritualizzata: animali con motivazione aggressiva emettono vocalizzazioni basse, dure, rumorose, mentre una motivazione pacificatoria, la paura e lo stato di sottomissione sono espresse per mezzo di calls alte e tonali (Fig. 2). In uno studio su 36 specie di primati, Marc Hauser (1993) scoprì che esiste una correlazione negativa tra peso corporeo e frequenza, con specie più grosse che pro-

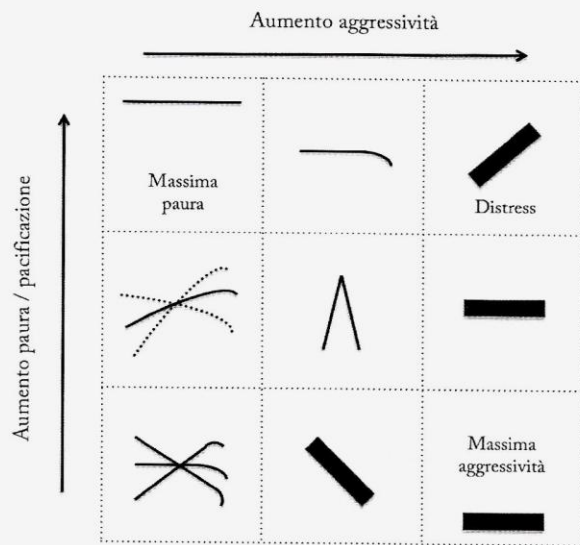


Fig. 2 – Rappresentazione schematica delle forme vocali secondo il motivation-structural code, con il tempo in ascissa e la frequenza in ordinata. Le linee strette rappresentano suoni tonali, le linee spesse rappresentano suoni duri o a banda larga. I tipi vocali variano da acuti e tonali (picco di paura) a bassi e duri (picco di aggressività). Ridisegnato da: Owings & Morton, 1998.

ducono vocalizzazioni più basse delle specie di taglia minore, e confermò la relazione tra frequenza e motivazione descritta dal MSC. La motivazione, l'eccitazione o lo stato interiore di cui il soggetto fa esperienza è anche riflesso del contesto socio-ecologico. Questo contesto dipende dalle dinamiche di gruppo, dalle esigenze sociali e individuali, e può presentarsi come un evento da gestire o una situazione da mediare; queste possono prendere la forma di una competizione intra- o intergruppo, una minaccia predatoria, un movimento collettivo, la riproduzione o la scoperta di cibo. In generale, la presenza di un membro del proprio gruppo influenza il comportamento vocale di un individuo, fenomeno detto *audience effect*. Il cebo dai cornetti (*Sapajus apella*), per esempio, vocalizza quando trova del cibo con maggior frequenza in presenza di un gruppo che da solo o in presenza del partner, e questo è ancora più evidente nel caso di emittenti di alto rango gerarchico. La struttura delle vocalizzazioni può comunque sottrarsi alle regole del MSC quando ad agire da pressione adattativa è stato l'ambien-



Fig. 3 – Il lemure dalla fronte rossa (*Eulemur rufifrons*) possiede nel suo repertorio una vocalizzazione d'allarme referenziale per i rapaci, potenziali predatori. Foresta di Kirindy, Madagascar. Foto dell'autore.

te e quando esse sono associate più strettamente ad eventi specifici che ad uno stato motivazionale.

4. L'influenza dell'ambiente

Produrre un segnale vocale che sia riconoscibile non è sufficiente: il segnale deve raggiungere il ricevente, e la trasmissione deve essere efficiente. Le caratteristiche acustiche dell'ambiente nel quale il segnale è emesso e attraverso cui "viaggia" possono attenuarne la trasmissione e averne influenzato l'evoluzione. In diverse specie di anuri, uccelli e mammiferi, infatti, la struttura delle calls è stata selezionata per limitare la degradazione e ottimizzare la propagazione, secondo la "acoustic adaptation hypothesis" di Eugene Morton (1975). L'ambiente esercita una pressione selettiva più forte in habitat chiusi che in habitat con



Fig. 4 – Un sifaka diadema (*Propithecus diadema*) nell'atto di vocalizzare. Tipico il suo grido "Zzuss", usato in vari contesti tra cui l'allarme per disturbo terrestre. Foresta di Maromizaha, Madagascar. Foto dell'autore.

vegetazione meno densa, siccome in questi ultimi le condizioni di propagazione sono meno variabili e i segnali visivi possono complementare quelli acustici. Per gli stessi motivi, le vocalizzazioni sono meno variabili e quindi più stereotipate in habitat chiusi rispetto a quelli aperti, come dimostrato nello scimpanzé (*Pan troglodytes*). Molti PNU, inoltre, emettono suoni a frequenze distintamente diverse dal rumore ambientale: è il caso dell'uistiti pigmeo (*Cebuella pygmaea*) e del gibbono delle Mentawai (*Hylobates klossii*).

Se da una parte sono avvenuti adattamenti della struttura acustica, dall'altra gli animali possono regolare il proprio comportamento in funzione di una migliore propagazione del segnale. Alcuni PNU come il tamarino edipo (*Saguinus oedipus*) e la guereza (*Colobus guereza*), per esempio, regolano l'emissione vocale a seconda del rumore ambientale e delle condizioni di trasmissione. Altri, come l'amadiade (*Papio hamadryas*) e il macaco giapponese (*Macaca fuscata*) vocalizzano con maggior frequenza in habitat chiusi rispetto ad habitat più aperti.

5. Espressioni di emozioni o simboli?

In "The descent of man" (1871), Charles Darwin scrisse: "l'uomo non è il solo animale a poter usare un linguaggio per esprimere ciò che

succede nel suo spirito, e comprendere più o meno ciò che è detto da un altro” e in “The expression of the emotions in man and animals” (1872) descrisse le vocalizzazioni animali come espressione delle emozioni. Le acute osservazioni del padre della teoria dell’evoluzione stanno ancora al cuore di un dibattito vivacemente aperto: i sistemi di comunicazione vocale dei PNU trasmettono informazioni motivazionali/emozionali oppure possiedono componenti simboliche, come suggerito dall’etologo Peter Marler? La storica concezione che le vocalizzazioni riflettono lo stato di eccitazione e motivazione dell’animale è un paradigma generalmente accettato e descritto dal MSC, mentre l’esistenza di segnali semantici o simbolici, possibili precursori del linguaggio, è ancora discussa. Quest’ipotesi si basa su osservazioni elementari: alcune vocalizzazioni sono prodotte in un largo spettro di contesti diversi, mentre altre sono contesto-specifiche, prerequisito per il meccanismo della referenzialità, una delle proprietà del linguaggio. Un segnale è definito *referenziale* se è semanticamente associato con oggetti esterni, circostanze o eventi (quali un tipo di pericolo o di risorsa alimentare). Joseph Macedonia e Christopher Evans coniarono il termine “referenzialità funzionale” (RF; 1993) ponendo l’attenzione sull’intenzionalità dell’emittente nel fornire informazione referenziale. I segnali possono essere definiti *funzionalmente referenziali* secondo criteri di produzione e di percezione: 1) devono essere specifici per una classe di stimolo e 2) devono essere sufficienti a innescare nel ricevente la stessa risposta dello stimolo innescante (*referente*) anche in assenza di stimolo e indizio contestuale. In altre parole, questi segnali non devono essere prodotti in altri contesti e le risposte devono essere stimolo-indipendenti. Lo studio pionieristico di Robert Seyfarth, Dorothy Cheney e Peter Marler (1980) dimostrò che nel cercopiteco verde (*Chlorocebus pygerythrus*) tre vocalizzazioni d’allarme distinte riferivano a tre predatori specifici (leopardo, aquila e serpente) e innescavano una risposta specifica dei riceventi anche in assenza del predatore. Da questa scoperta, varie prove di RF nei PNU sono state raccolte da taxa filogeneticamente distanti e in contesti diversi, come la scoperta di cibo nello uistiti di Geoffroy (*Callithrix geoffroyi*) e nello scimpanzé



Fig. 5 – L’indri, uno dei primati (e l’unico lemure) in grado di produrre un canto. Foresta di Maromizaha, Madagascar. Foto dell’autore.

e l’allarme in molte specie di lemuri, scimmie del vecchio e nuovo mondo e antropomorfe. Il crescente numero di prove a supporto ha fatto ipotizzare che in molti PNU esista un tipo di comunicazione semantica o simbolica in cui la relazione tra i segnali e l’oggetto (o la situazione) cui si riferiscono è, similmente alle parole, arbitrario e basato su regole convenzionali. Quest’ipotesi suggerisce che nella comunicazione dei PNU ci siano forme rudimentali di pre-requisiti o esempi di abilità linguistiche e ha contribuito ad alimentare la teoria di un’origine “vocale” del linguaggio. Tuttavia, l’utilità del concetto di RF come paradigma e i criteri che la identificano sono stati di recente messi in discussione. È stato scoperto (2015) che nei cercopitechi verdi le calls emesse dalle femmine in contesti aggressivi assomigliano a quelle usate per “indicare” serpenti e aquile, e che le calls prodotte dai maschi negli stessi contesti assomigliano a quelle usate in presenza di un leopardo, minando così la prova del criterio di

produzione. Probabilmente, la valutazione cognitiva della situazione e lo stato emotivo contribuiscono alla variazione di struttura e uso della call e, in assenza di indizi di conflitto tra due individui, la call viene giudicata come allarme specifico. In pratica, variazione acustica e indizio contestuale permettono al ricevente di selezionare la risposta.

Numerose specie emettono calls che non soddisfano strettamente il criterio di produzione: alcune vocalizzazioni prodotte per una classe di predatore possono anche essere usate in altri contesti, tipicamente associate con un dato stato di eccitazione, come in risposta a disturbi non predatori, durante incontri tra gruppi o in risposta a membri del gruppo distanti (come avviene nei sifaka, *Propithecus* spp.). Queste calls possono servire ad attirare l'attenzione del ricevente verso uno stimolo senza trasmettere informazioni specifiche, per esempio comunicando il grado di urgenza della risposta. In alcuni casi, una call usata in molteplici contesti può avere varianti acustiche contesto-specifiche, come nel caso delle call a breve distanza del gibbono dalle mani bianche (*Hylobates lar*) e del canto dell'indri (*Indri indri*).

Segnali acusticamente simili sono spesso emessi in situazioni diverse, segnali dissimili possono essere prodotti nella stessa circostanza e alcuni segnali sono associati a un singolo evento: il quadro è vario e complesso e lontano dall'essere unificato in una generalizzazione onnicomprensiva.

6. Evidenze di proto-sintassi

A complicare ulteriormente, nei primi anni 2000 una nuova proprietà-frontiera caratteristica del linguaggio è sembrata abbattuta: la sintassi. Le regole sintattiche permettono a un emittente di combinare segnali con un dato significato per crearne di nuovi. Regole combinatorie erano già state scoperte in alcuni sistemi di comunicazione animale come in uccelli canori e balene, ma non erano mai stati associati a variazioni semantiche. Fenomeni di suffissazione, ripetizione e combinazione in sequenze contesto-specifiche sono ora note in diversi cercopitechi e scimmie antropomorfe. Nel cercopiteco di Campbell (*Cercopithecus*

campbelli) maschio alcune calls sono combinate in sequenze che "riferiscono" a contesti specifici, alcune sequenze sono ricombinate per formarne di nuove, e la suffissazione delle *alarm calls* produce una generalizzazione dell'informazione, dal referente "aquila" ad un più ampio disturbo arboreo. I maschi del cercopiteco nasobianco maggiore (*Cercopithecus nictitans*) emettono due calls multi-contestuali che, se combinate insieme con una regola specifica, trasmettono un messaggio supplementare di fuga ai membri del gruppo. Nel gibbono dalle mani bianche, in cui la coppia duetta in canti, prefissazione, assenza di specifiche unità vocali e risposta precipitosa nel canto sono associati con la presenza di un predatore: le note sono assemblate per trasmettere informazioni diverse in un sistema referenziale basato su sintassi fonologica. Anche se molti studi sono basati su campioni esigui, la portata teoretica di queste scoperte è profonda e lascia intravedere i numerosi campi ancora indagabili.

7. I "primati" vocali dei primati

Tra le oltre 400 specie di primate, alcune hanno evoluto tratti unici nel modo di comunicare acusticamente. Varie specie, ad esempio, possono emettere vocalizzazioni con componenti nell'ultrasuono (come fanno d'altronde cetacei, gatti e alcuni pipistrelli e roditori), ed una specie è perfino in grado di produrre segnali completamente nello spettro dell'ultrasuono: il tarsio delle Filippine (*Carlito syrichta*) può emettere un vocalizzo con una frequenza dominante di 70 kHz, tra le più alte dei mammiferi terrestri (nell'uomo è di 100-125 Hz per la voce maschile e di 200-250 Hz per la voce femminile). Inoltre, questo piccolo primate ha un limite di udibilità superiore di 91 kHz, molto più alta dell'uomo, che può udire fino a 20 kHz. Alcune specie possono vantare un primato in quanto a potenza sonora. Le grida dei maschi delle scimmie urlatrici (*Alouatta* spp.), usate per difesa territoriale, *intergroup spacing* e *mate-guarding*, sono le più potenti degli animali terrestri, e possono essere udite fino a 4,8 km di distanza. Questa straordinaria potenza sonora è favorita da un osso ioide altamente

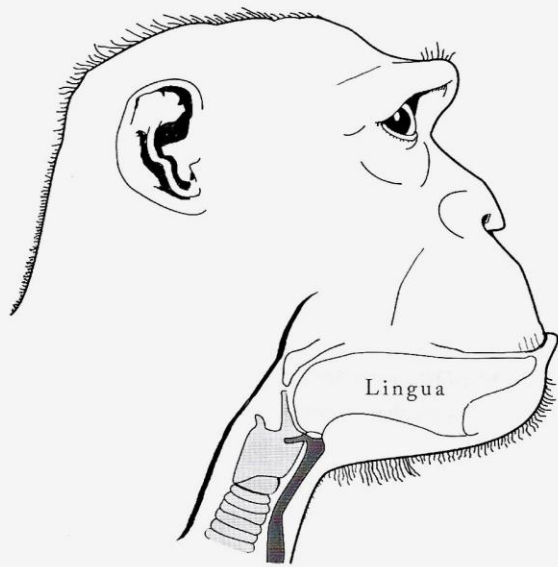


Fig. 6 – Anatomia vocale semplificata dello scimpanzé. In grigio chiaro la laringe e in grigio scuro i sacchi vocali. Ridisegnato da: Fitch, 2000. The evolution of speech: a comparative review.

sviluppato e specializzato, e forse dalla presenza di sacchi vocali. I sacchi vocali (Fig. 6) sono estensioni a sacco della laringe o di altre parti del condotto vocale, presenti in molte specie di PNU e in *Australopithecus afarensis*, ma non nel genere *Homo*. Sono strutture che variano in conformazione e dimensione a seconda della specie, dalla funzione ancora incerta, sulla quale sono state formulate diverse teorie: 1) i sacchi amplificano i vocalizzi, agendo da camera di risonanza, 2) aumentano la durata e alterano le caratteristiche spettrali della call permettendo agli animali di sembrare più grossi, 3) permettono di emettere sequenze di vocalizzi estese e veloci senza il rischio di iperventilare.

Tra i primati che possiedono i sacchi vocali, ci sono l'indri e alcuni gibboni (famiglia Hylobatidae). Queste specie sono anche tra le poche in grado di produrre lunghe sequenze di emissioni vocali a cui si riferisce con il termine di canto. I primati "cantanti" (generi: *Indri*, *Tarsius*, *Callicebus*, *Hylobates*, *Symphalangus*, *Nomascus*) sono tutti socialmente monogami e, essendo questi taxa separati geograficamente e distinti filogeneticamente, si ritie-

ne che il canto sia il risultato di un'evoluzione parallela. Alla sequenza di "note" partecipano sia il maschio che la femmina, in alcuni specie dando vita a duetti e in altre avvalendosi del contributo dell'intero gruppo. La funzione del canto è molto variabile e le caratteristiche strutturali di un canto possono variare in relazione al contesto di emissione. Nel caso dell'indri, il canto è utilizzato come difesa territoriale negli scontri vocali, per segnalare la presenza di un gruppo nel suo territorio, e per facilitare la coesione tra i membri del gruppo. Nei gibboni i canti possono essere usati anche in contesti anti-predatori veicolando informazioni sul tipo di predatore. Di recente (2016), nell'indri è stato scoperto che individui dominanti e non dominanti influenzano l'attacco gli uni degli altri durante il canto e regolano il proprio, creando quella che può essere definita una struttura ritmica.

8. Il repertorio vocale

Nella ricerca bioacustica, classificare i diversi tipi di segnali vocali in maniera oggettiva è un prerequisito cruciale per investigare le cause prossime e ultime che forgianno il sistema di comunicazione di una specie. Il repertorio vocale, generalmente specie-specifico, è l'inventario di tutti i tipi sonori emessi da una specie, ma non sempre è costituito da sole unità discrete. I repertori vocali di alcuni PNU e molti altri mammiferi, infatti, sono caratterizzati da una morfologia graduata, ovvero la struttura acustica delle vocalizzazioni non è separata e stereotipata, ma un continuum, e la graduazione può avvenire tra diversi tipi vocali e all'interno dello stesso tipo. Si crede che i sistemi graduati si siano evoluti in specie con un accesso visivo rapido tra gli individui.

Rispetto all'uomo, i PNU possono emettere un numero molto limitato di vocalizzazioni. Questo numero varia ampiamente tra i taxa, spaziando tra le sole due calls del maki ursino di Calabar (*Arctocebus calabarensis*) alle 38 calls del bonobo (*Pan paniscus*), anche se occorre dire che nel tempo gli strumenti di registrazione e i metodi di analisi acustica sono cambiati radicalmente e alcuni repertori compilati in passato necessitano di una profonda revisione.



Fig. 7 – I microcebi (*Microcebus* spp.) sono lemuri in grado di emettere vocalizzazioni nell’ultrasuono e sono i più piccoli primati al mondo. Foresta di Kirindy, Madagascar. Foto dell’autore.

Il repertorio vocale può essere influenzato da fattori come sesso, età e rango gerarchico, ma anche da alcune caratteristiche del sistema sociale. Confrontando dati da fonti letterarie e metodi diversi, i biologi Karen McComb e Stuart Semple (2005) hanno infatti osservato che un repertorio vocale più ricco di vocalizzazioni sembra associato ad una maggiore dimensione del gruppo e un maggiore tempo dedicato allo spulciamento (misura del legame sociale tra individui). Uno studio del 2013 ha mostrato come nelle Cercopithecinae il grado di complessità della struttura sociale delle specie sembra associato alla dimensione e diversità del repertorio vocale e alla frequenza d'emissione delle calls. In altre parole, cambiamenti evolutivi nella complessità del repertorio vocale sembrano essere accompagnati da una maggior complessità sociale, suggerendo una co-evoluzione sociale-vocale delle abilità comunicative.

9. Vocalizzazione innata o apprese?

Nei PNC la produzione di calls è largamente innata (determinata geneticamente) e non appresa per imitazione di modelli esterni come nel caso di alcuni uccelli, cetacei, pinnipedi, e dell’uomo (detti *vocal learners*). Per esempio, individui di scimmia scoiattolo (*Saimiri* spp.) cresciuti in un ambiente privato di qualsiasi stimolo acustico specie-specifico sviluppano comunque il repertorio vocale proprio della specie. Alcune caratteristiche delle calls come tono, ampiezza e durata cambiano con l’età durante le prime fasi di sviluppo, come dimostrato nel macaco rhesus.

Di recente, il paradigma della natura innata dei segnali vocali è stato messo in discussione. Gli scimpanzé emettono vocalizzazioni referenziali principalmente in contesti alimentari e la struttura delle calls varia con la preferenza per il cibo, rendendo disponibili informazioni sul tipo e il valore della risorsa. In un gruppo di scimpanzé studiati nel 2015, la struttura della call usata per un cibo specifico cambiò quando il gruppo si fuse con un altro, subendo una convergenza. Gli specialisti ancora si dividono sull’interpretazione di questo dato. Per alcuni, questa è l’evidenza di un caso di apprendimento vocale per influenza sociale, mentre altri hanno fatto notare che già all’inizio dello studio vi era un sostanziale *overlap* nella struttura della call tra i gruppi, che costituirebbe quindi la prova dell’esistenza di strutture innate.

Che la forma generale della call sia innata o meno, a livello dell’individuo un raffinamento (*vocal accommodation*), ovvero una modificazione di caratteristiche fini della struttura della call, è possibile in relazione a fattori sociali. Questo è il caso del macaco giapponese, che negli scambi con un conspecifico è capace di alterare le caratteristiche acustiche del vocalizzo, facendolo corrispondere a quello del primo emittente. Infine, sia il contesto appropriato nel quale usare le vocalizzazioni che la risposta appropriata (comprensione) sono apprese e sviluppate gradualmente con l’età, come dimostrato nel babbuino nero (*Papio ursinus*), nel cercopiteco verde e nel crisotrice (*Saimiri sciureus*). Recentemente (2013), sono state scoperte differenze “dialettali” o, più correttamente, varianti geografiche, nell’uso di una vocalizzazio-

ne d'allarme da parte di popolazioni distinte di cercopiteco di Campbell: la call è usata per identificare il leopardo da una popolazione e come allarme generico da un'altra che vive in un habitat in cui i leopardi sono assenti. Anche laddove viene utilizzato per identificare differenze geografiche nella struttura di una call, come avvenuto per i macachi giapponesi, il termine "dialetto" è controverso, in quanto in prestito dalla linguistica e dipendente dallo status tassonomico delle popolazioni.

10. Conclusioni

Con il fiorire di studi e nuove scoperte sulla comunicazione vocale nei PNC negli ultimi quarant'anni si è assistito talvolta a un uso ambiguo o improprio di termini presi in prestito dalla linguistica o all'arroccarsi su paradigmi imprescindibili. In questo scenario, alcune considerazioni che aiutino il lettore a non ingannarsi sono possibili. Prima di tutto, i PNC non hanno un linguaggio, ma comunicano vocalmente per una varietà di usi. Non hanno parole, che risultano dall'apprendimento secondo tradizioni, ma hanno un repertorio vocale fisso per ogni specie, in cui i tipi vocali possono essere unità discrete o avere strutture graduate. I loro repertori sono assai limitati in numero di tipi vocali, e nonostante ciò permettono loro di influenzare efficacemente il comportamento di un ricevente. Le loro vocalizzazioni sono largamente innate, anche se raffinamenti della struttura vocale sono possibili; apprendono invece l'uso appropriato della vocalizzazione per un dato contesto. Hanno vite mentali assai ricche ma abilità limitate nell'esprimerle in segnali. Possiedono concetti, o "pensieri senza nome", ma non possono esprimerli come segnali. I loro segnali vocali non "contengono" informazione, ma i riceventi possono rispondere a una vocalizzazione *come se* avessero ricevuto un'informazione codificata, a seguito di una precedente esperienza di un vocalizzo associato a un indizio contestuale e della visione della reazione dei membri del proprio gruppo. Ancora dibattuta è l'esistenza di una comunicazione simbolica e di semplici regole sintattiche, ma quello che è unanimemente accettato è che possano esprimere emozioni e

che la struttura acustica di una vocalizzazione può dipendere dalla motivazione come dalla taglia e altri fattori individuali.

Molti sono ancora gli aspetti controversi e gli orizzonti di ricerca da esplorare in futuro. Parafrasando un'affermazione di Peter Marler ("language is an instinct to learn"), si può dire che decifrare i segnali animali sia soprattutto un istinto a imparare di noi stessi.

Lecture consigliate

- FANT G. (1960) – *Acoustic theory of speech production*. The Hague: Mouton.
- FITCH W.T. (2010) – *The Evolution of Language*. Cambridge: Cambridge University Press.
- GAMBA M., TORTI V., ESTIENNE V., RANDRIANARISON R.M., VALENTE D., ROVARA P., BONADONNA G., FRIARD O., GIACOMA C. (2016) – *The Indris Have Got Rhythm! Timing and Pitch Variation of a Primate Song Examined between Sexes and Age Classes*. *Front Neurosc.* 10: 249
- HAUSER M.D. (1993) – *The evolution of nonhuman primate vocalizations: effects of phylogeny, body weight, and social context*. *The American Naturalist*, 142(3), 528-542.
- HAUSER M.D. (1996) – *The evolution of communication*. Cambridge, MA: MIT Press.
- MACEDONIA J.M., EVANS C.S. (1993) – *Variation among mammalian alarm call systems and the problem of meaning in animal signals*. *Ethology* 93,177-197.
- MCCOMB K., SEMPLE S. (2005) – *Coevolution of vocal communication and sociality in primates*. *Biology Letters*, 1(4), 381-385
- QUATTARA K., LEMASSON A., ZÜBERBÜHLER K. (2009) – *Campbell's monkeys concatenate vocalizations into context-specific call sequences*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, pp. pnas-0908118106.
- OWINGS D.H., MORTON E.S. (1998) – *Animal Vocal Communication: a New Approach*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 284 pp.
- OWREN M.J., RENDALL D. (2001) – *Sound on the rebound: Bringing form and function back to the forefront in understanding nonhuman primate vocal signaling*. *Evol. Anthropol.*, 10: 58-71.
- RAMSIEER M.A., CUNNINGHAM A.J., MORITZ G.L., FINNERAN J.J., WILLIAMS C.V., ONG P.S., GURSKY-DOYEN S.L., DOMINY N.J. (2012) – *Primate communication in the pure ultrasound*. *Biology Letters*, p.rsbl20111149.

Contatto Autore: alessio.anania87@gmail.com