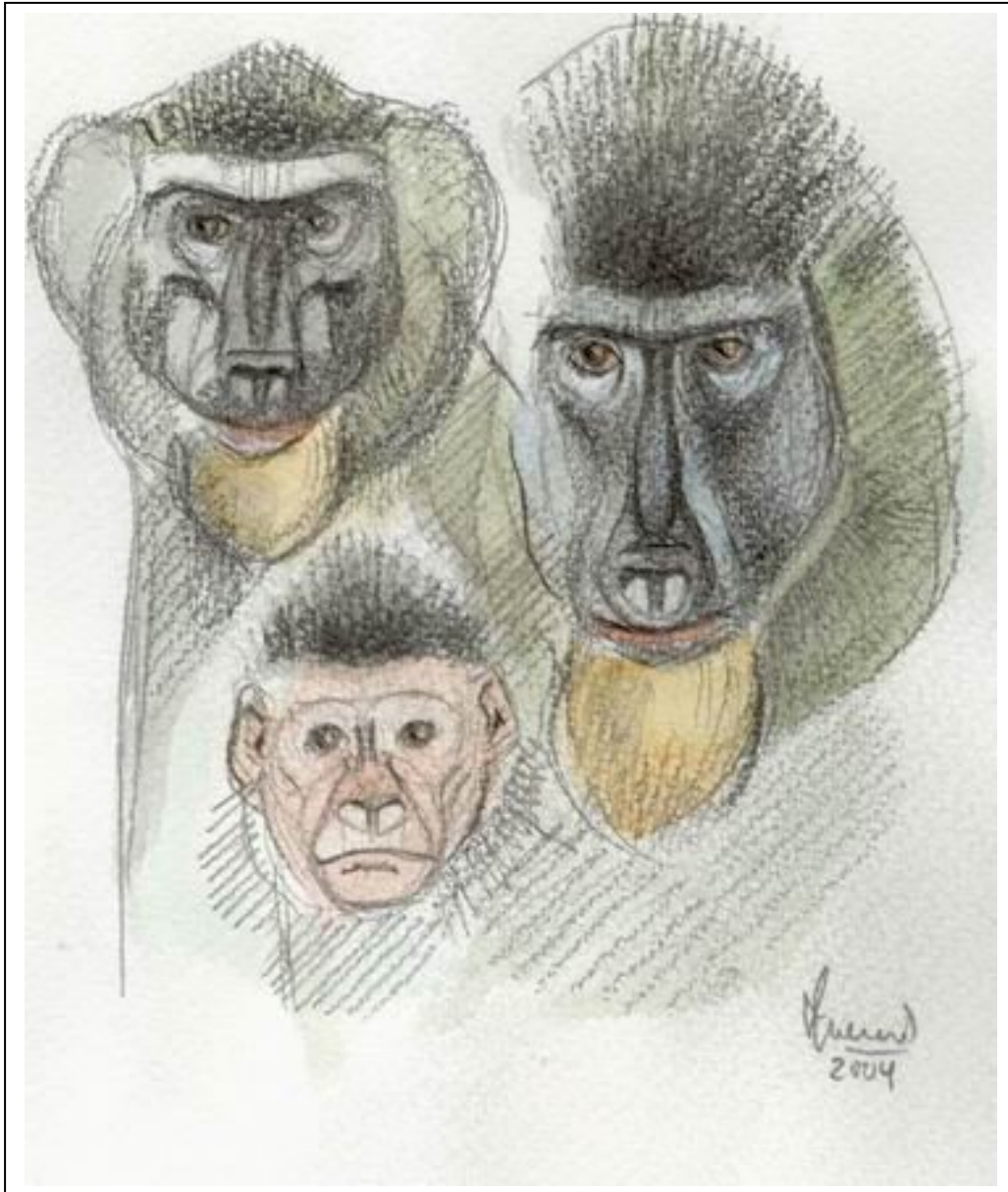


COMUNICACIÓ VOCAL EN DRILS (*Mandrillus leucophaeus*) CAPTIUS

Mireia de Martín Marty

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



Dibuix: Dr. J. Sabater Pi

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

1 INTRODUCCIÓ

Els estudis de primatologia han aportat ja força dades sobre la comunicació d'alguns primats. Tanmateix, no sabem pràcticament res dels drils.

El *Mandrillus leucophaeus* és una de les espècies de primat africà més amenaçada avui dia. Els dos grans problemes que, segons consta a l'apèndix I del CITES, l'afecten són la pèrdua de l'hàbitat a causa de la desforestació i de la caça indiscriminada. Aquesta situació extrema fa que els drils figurin entre les espècies amb més alta prioritat de conservació en l'últim informe de la IUCN compilat per J. Oates (1996). Les previsions no són massa optimistes i es creu que aquesta desconeguda espècie està condemnada a l'extinció dins dels propers 20 anys (Hearn & Berghaier, 1996), si no es fa un pla urgent d'actuació per a la seva conservació. Els governs dels països on habita el dril (Camerun, Nigèria i a la Guinea Equatorial -a l'illa de Bioko) no han pres una postura compromesa en la conservació del dril i és molt freqüent trobar en les prospeccions o comunicacions dels investigadors, la presència de caçadors, fins i tot als parcs naturals, que els dificulten la final habituació dels grups de drils, tan necessaris per avançar en el seu coneixement.

No és perquè sí que l'estudi de la conducta del drils sigui una assignatura pendent de la primatologia. Entre les causes que expliquen aquest buit científic hi trobem l'escassa idoneïtat per a la presència humana de l'hàbitat de pluvisilva tropical, de difícil penetració i de reduïda visibilitat. A més, com ja he esmentat, la pressió per la cacera ha fet que el dril defugui l'home, fet que complica encara més l'observació i l'habituació.

Així doncs, hi ha molt pocs **estudis de camp** sobre aquesta espècie i els pocs que hi ha són molt incomplets. Struhsaker (1969) i, posteriorment, Gartlan (1970) van fer-ne uns primers aproximatius i preliminars de l'ecologia i la conducta dels drils als boscos de Camerun. Als informes presentats al govern de la Guinea Equatorial (Butynski & Koster, 1989; González-Kirchner, 1990; Schaaf *et al.*, 1990; Hearn & Berghaier, 1996) trobem algunes pistes del que possiblement mengen, la probable composició de grup, l'estrat en què es mouen, ..., però són estudis d'un màxim de tres mesos a un mínim de 15 dies i en els quals sempre que s'aconseguia establir contacte amb els drils, aquests es refugiaven ràpidament al bosc. És curiós que, encara avui, l'estudi més valuós de drils amb què comptem sigui el de Gartlan de l'any 1970.

D'altra banda, **en captivitat** no hi ha una mostra suficient d'individus que garanteixin una població que serveixi d'escut per a possibles projectes de reintroducció a la natura, ja que gairebé no hi ha drils i els grups que hi ha, tenen una estructura social precària: parelles de mascle i femella (totalment inadequada per al seu desenvolupament idoni), mascles més joves que femelles (cosa que no afavoreix que elles vulguin ser copulades), així com un excessiu nombre de cries que han estat criades a mà pels humans en comptes d'haver-ho estat pels drils progenitors, la qual cosa ha comportat que aquests tinguin un comportament adult

extremadament aberrant i estereotipat, reflectit en un elevat nivell de conducta solitària i la no-adaptació a l'estructura social d'un dril (els mascles ni tan sols copulen amb les femelles) (Cox, 1987; Hearn *et al*, 1988; Hearn & McColgan, 1992; Cox & Boer, 1992). Actualment, només el grup de Hannover es reproduïx normalment. Tímidament els grups de drils de Barcelona, Atlanta i Stuttgart sembla que s'estan recuperant (Knieriem & Cox, 2003). És curiós constatar que aquesta problemàtica no s'observa en una espècie tan propera com són els mandrills (*Mandrillus sphinx*), la qual es reproduïx normalment en captivitat. S'estan fent estudis comparatius d'ambdues espècies per tal de trobar quines diferències han dut al fracàs en la gestió dels drils (Terdal, 1996).

És per aquesta raó que la majoria dels estudis que hi ha de drils en captivitat ha estudiat les causes del fracàs reproductiu d'aquests animals. Però cal conèixer a fons què hi ha darrere la conducta social d'aquesta desconeguda espècie si realment els volem ajudar; entendre quines són les claus de comportament i comunicatives.

Tenim moltes coses a aprendre d'aquesta magnífica espècie. Fins i tot, podríem trobar pistes sobre els nostres orígens, en comparar la seva eto-ecologia selvàtica amb la dels papions de sabana. Aquest model comparatiu esdevindria una possible pauta per ajudar-nos a entendre els processos d'adaptació que van haver de fer els primers homínids quan van començar a explotar l'econínxol de la sabana, en abandonar el bosc, i ens facilitaria la comprensió dels canvis en l'estructura social, en l'aprofitament dels recursos, en les estratègies de defensa, en els diferents mecanismes en la comunicació, etc. Aquestes dades es podrien deduir de la confrontació dels *Mandrillus vs Papio*, o també en la comparació amb espècies filogenèticament properes (*Macaca* i *Cercocebus*).

1.1 DEFINICIÓ DE COMUNICACIÓ I TIPUS

Per a Wilson (1975), la "comunicació es produeix quan una acció o pista donada per un organisme és percebuda per un altre, alterant-ne el patró probable de conducta, d'una manera adaptativa per a un o ambdós participants".

Segons Cullen (1975), la vida social en els animals depèn de la coordinació d'interaccions entre ells. La manera com aquesta coordinació d'interaccions és assolida és el que interessa. Defineix la comunicació animal com "aquells tipus de senyals que van i vénen entre animals socials i que ajuden a emmotllar la conducta de cadascun vers algun objectiu que és de profit mutu. Aquest objectiu pot ser una peça de cooperació mútua (colònia d'abelles); d'avantatges mutus (combats ritualitzats d'antílops on hi ha un mínim mal físic) o de cooperació interespecífica" (p. 101).

Un sistema comunicatiu ha de ser el més efectiu i eficaç, ja que el grup social en depèn, tant per a la supervivència dels individus i de l'espècie (desenvolupament de trets acústics únics d'espècie i sistema defensiu), com per a la cohesió i/o estabilitat social (manteniment de l'ordre

social, que sigui el menys traumàtic possible). Així doncs, en l'anàlisi científica, interessa descobrir els senyals típics d'espècie, definir els senyals d'alarma, i veure com es regula el sistema comunicatiu dins de la jerarquia social.

Segons Altmann (1967) podríem definir la comunicació social com "el procés pel qual la conducta d'un individu afecta la conducta dels altres" (p. 325), cosa que implica que canvia la distribució de probabilitat d'incidir en la conducta de l'altre. En el procés comunicatiu, ens enfrontem amb les contingències entre seqüències de successos, és a dir, que la nostra habilitat per respondre les qüestions derivades del procés comunicatiu passen per entendre la naturalesa especial de l'estructura comunicativa. La comunicació social és un fenomen biològic i com a tal ens interessa conèixer: 1) quina és la seva estructura; 2) com funciona; 3) què la causa; 4) com es desenvolupa ontogènicament; 5) quina és la seva significació adaptativa; i 6) com evoluciona.

Per a Hauser (1996), "*nothing would work in the absence of communication*" (p. 1). La comunicació ens proporciona el vehicle per transmetre informació i per expressar als altres què s'ha percebut. Però cada organisme difereix en què pot transmetre i què pot percebre. Cada sistema de comunicació té uns trets característics que són el resultat de la complexa interacció entre les restriccions o limitacions del sistema i les demandes requerides. Hauser diferencia entre *cues* (indicis o pistes comunicatives) i *signals* (senyals comunicatius). Ambdós representen fonts potencials d'informació, però difereixen en dos aspectes: 1) les pistes hi són sempre presents (*ON*), mentre que els senyals són més plàstics i poden ser-hi o no presents (*ON/OFF*), en resposta als canvis temporals o variacions socioecològiques rellevants de l'ambient; i, 2) les pistes són fenotips individuals o d'espècie (ornaments sexuals o coloracions) que no comporten cap cost d'expressió, mentre que els senyals són costosos de produir i estan dissenyats per a ser informatius.

Els primats utilitzen una àmplia varietat de canals comunicatius, en funció dels avantatges que n'obtinguin segons les característiques ecològiques de l'hàbitat en què viuen (Koontz & Roush, 1996):

- Òptic o visual: serà més important en animals diürns (primats i ungulats). Consisteix en l'emissió de senyals associats amb coloracions o exhibicions de patrons estereotipats. Tenen el problema que són un mitjà inadequat en la foscor, que no viatgen en ambients complexos i que la distància quedarà limitada. Per tant, els animals terrestres o semiterrestres primàries utilitzen els canals visuals (Altmann, 1967; Gautier & Gautier, 1977) i la complexitat de l'hàbitat en limitaria l'ús. Té més valor adaptatiu en animals d'hàbitats oberts que no en ambients selvàtics amb difícil visibilitat. Exemples: coloració dels cercopitècids, la piloerecció comuna en molts mamífers.
- Auditiu o acústic: té l'avantatge que viatja en totes direccions. El volum, freqüència i altres qualitats tonals poden ser modulades ràpidament, de millor forma que en els altres canals. Les crides de to baix (*loud calls*), greus i profundes, són comunament utilitzades en hàbitats de selva densa com a crides de llarg abast que poden ser audibles a gran distància, atès

que, pels seus trets acústics, el seu so és poc absorbit pels grans objectes, i pot penetrar profundament en la selva (Altmann, 1967). Els sons produïts pels animals poden ser vocalitzacions (vibració de les cordes vocals), però també senyals no vocals, com el *chest-beating* dels goril·les, el *drumming* dels ximpanzés o el *grind* o soroll de colpejar les dents d'ungulats i rosegadors.

- Canal químic o olfactiu: consisteix a deixar anar partícules d'olor en l'aire (feromones) o bé deixar marques impregnades en algun objecte de l'entorn. És lent actuant i depèn de la direcció del vent, però té l'avantatge que roman en el temps. En general, els mamífers més petits i nocturns (prosimis) són els que tenen les glàndules més ben desenvolupades.
- Tàctil: els intercanvis tàctils són particularment nombrosos en els primats, ja sigui de manera activa (*grooming*) o bé passiva (amuntegament en dormir). Aquests intercanvis ens expliquen la regulació social, ja que si un individu accepta el contacte amb un congènere mentre que rebutja el d'un altre, aquestes conductes constituïran la clau en l'organització social i de la distribució espacial dels seus membres (Gautier & Gautier, 1977).

Segons Maurus *et al* (1995), per tal d'entendre la comunicació vocal dels primats, cal diferenciar:

1. quines vocalitzacions són senyals per als conespecífics (és per això que senyals auditius com un esternut o una branca que cau no es consideren senyals comunicatius, però sí que ho són un *grunt* o el fet que un primat sacsegi una branca)
2. com influeixen aquests senyals en la seva conducta (conducta consegüent del dril que rep un senyal: pot quedar-se quiet sense moure's si sent que algú sacseja una branca, però alerta per si en aquest *display* acaba rebent alguna conseqüència negativa per a ell; també podria ser que l'animal vocalitzés i l'altre no mostrés una resposta evident, però potser la funció d'aquella vocalització era la d'informar sobre la posició que ocupa un subordinat).

1.2 LA COMUNICACIÓ VOCAL

Hi ha molta literatura que estudia la comunicació entre primats. Molts dels estudis que s'han fet sobre els senyals comunicatius n'han analitzat la filogènia per tal de regular l'evolució de les interaccions socials més importants (crides de contacte, d'aproximació, sexe, agressió). Els primers estudis filogenètics són els de Strusahker, l'any 1970.

Els estudis de Green (1975) en *Macaca fuscata* van tenir una influència cabdal per al desenvolupament dels estudis de comunicació vocal en primats, ja que van demostrar que:

- a) el repertori vocal dels primats no humans és molt més ampli del que l'orella humana pot percebre
- b) en subestimar la mida del repertori vocal dels primats, es subestima els diferents contextos socials

c) dividir els repertoris en graduats i discrets, ens pot dur a conclusions errònies, atès que és possible que, com en els humans, els primats percebin un continu de sons d'una manera discreta.

Segons Cheney & Seyfarth (1990), històricament l'estudi de la comunicació vocal en primats tendia a considerar el llenguatge humà com a oposat a les vocalitzacions. Aquesta oposició es fonamenta en la modalitat:

- voluntària versus involuntària. Els primers estudis en vocalitzacions van suggerir que aquestes ocorrien en circumstàncies emocionals elevades, com un reflex involuntari, no subjectes al condicionament i induïdes pel sistema límbic.
- referencial versus indexical. No es creia que es referissin a cap objecte del món exterior, sinó que fossin només bons predictors de la conducta subsequënt, ja que el mateix que produïa la conducta provocava la vocalització.
- graduada versus discreta. Els estudis lingüístics han demostrat que els humans percebem el continu acústic de sons de la parla com una sèrie de categories discretes. Aquesta percepció categòrica és la precursora del llenguatge. Els primats tenen sistemes graduats i discrets. Les crides discretes són fàcilment distingibles, mentre que les graduades necessiten l'ajuda dels espectrogrames per ser diferenciades. Com a norma general, els primats de bosc, que habiten en llocs de poca visibilitat i on la comunicació de llarga distància predomina, tendrien a usar un sistema discret. En canvi, els primats que habiten en camp obert tindrien un sistema graduat, de curt abast i en combinació de pistes visuals. Marler (1976) elabora la hipòtesi que un pas crucial en l'evolució del llenguatge va ser quan els primers homínids van començar a percebre senyals vocals graduats d'una manera discreta.
- apresa versus immodificable. Mentre que el llenguatge humà s'aprèn, els primers estudis ontogenètics de vocalització en primats demostraven que les vocalitzacions de primats eren innates.

Als darrers anys, aquestes dicotomies tan exagerades s'han anat desdibuixant. S'ha pogut constatar que algunes crides són condicionables i, per tant, estan sota control voluntari; que algunes crides mostren paral·lelismes en l'ús referencial entre la manera com els primats les usen i les paraules en humans, i que hi ha similituds entre el desenvolupament de vocalitzacions en primats i l'ús primerenc de les paraules en humans (*babbling*).

Tradicionalment, es pensava que els senyals dels animals reflectien nivells *d'arousal* o motivació, però s'ha vist que algunes crides són semàntiques en transmetre informació sobre objectes o successos de l'ambient extern (ex: crides d'alarma, per reclutar ajuda, pel menjar...). Segons Hauser (1993), almenys en algunes espècies s'ha pogut demostrar que l'estructura acústica està associada a referents externs més que a l'estat intern de l'emissor i conclou que els trets acústics de les vocalitzacions dels primats no humans han estat designades per transmetre informació sobre l'estat motivacional i aspectes de l'ambient extern. Postula un

continu entre estat motivacional-referencial amb diversos graus de referencialitat (a diferència del que postulen Marler *et al.*, 1992).

Segons Scherer & Kappas (1988), si qui escolta és capaç d'identificar un estat emocional particular de l'emissor en la base dels trets acústics de la vocalització i, per tant, d'inferir la naturalesa del fet que produeix l'emoció, llavors pot ser reclamada¹ una funció simbòlica per a vocalitzacions emocional .

Marler & Mitani (1995) fan una comparació entre els estudis sobre la comunicació vocal entre ocells (molt més desenvolupada) i primats:

1. Sistemes socials i comunicació vocal: com que els processos comunicatius fan de mitjancers en les interaccions socials, les variacions en els sistemes socials tindran una gran influència en els patrons vocals. En ocells, atès el fenomen de la territorialitat, s'ha estudiat sobretot la senyalització de llarg abast. En primats, sobretot els senyals de curt abast que regulen les subtils interaccions socials entre el grup. La recerca en cants dels ocells mascles ha donat un model per a l'estudi de les *loud vocalizations* en primats, mentre que els progressos en l'estudi de la comunicació semàntica en primats ha impulsat el mateix en ocells.
2. La funció de les *loud vocalizations*: el paper del cant dels ocells està demostrat que serveix en la conducta d'aparellament i en l'espaiament. En primats, s'ha vist que la funció d'espaiament és important, però que no juga un paper en l'atracció de parelles.
3. Reconeixement d'espècies: els primatólegs han usat les *loud vocalizations* emeses per mascles adults de primats del bosc per a diferenciar poblacions morfològicament similars. Sembla demostrat que hi ha reconeixement específic de cants en ocells, però en primats no ha estat gaire estudiat. Els estudis de camp amb gibons proven que hi ha reconeixement específic de primats.
4. Reconeixement individual: en ocells queda clar que hi ha reconeixement de les vocalitzacions de conespecífics individuals. En primats, hi ha fortes raons teòriques per pensar-ho, ja que la majoria de primats viuen en grups socials complexos i interaccionen amb diferents individus, on la posició del rang i el parentiu varia. Com que les vocalitzacions fan de mitjanceres en aquestes interaccions, resulta molt beneficiós tenir l'habilitat per identificar diferents membres del grup.
5. L'estructura acústica dels repertoris: sempre s'havia considerat que els ocells tenien un repertori discret, mentre que el sistema dels primats es considerava graduat. Ara s'ha vist que el sistema clàssicament considerat graduat dels *Macaca mullatta* té una organització discreta, cosa que no vol dir que sigui un sistema estereotipat. Ben segur que anàlisis quantitativs d'altres sistemes vocals de primats que presumeixen de ser altament intergraduats, revelaran una organització discreta.

¹ Seria el cas de la 'consolació' de la Micky cap al Kasimir, al grup de Hnv-1, quan en ser deslletat cridava desconsoladament i ella (germana gran) en sentir-lo el transportava i l'espuçava.

6. Vocalitzacions com a senyals representacionals: hi ha evidències de senyals vocals de primats que s'utilitzen de manera representacional (ex: crides d'alarma, per reclutar ajuda, pel menjar,...). En aus també s'han observat crides representacionals en trobar menjar, en el festeig i quan es dona menjar als petits. Si els animals poden senyalitzar representacions mentals, la possibilitat de fer-ne un ús enganyós no és cap bogeria.
"Some primate vocal signals function in a representational fashion, serving to communicate information not only about objects in their environment, but also about more abstract phenomena such as social relationships" (p.12)
7. L'efecte de l'audiència: alguns ocells són capaços de modular la producció de crides de menjar o alarma en funció de si hi ha a la vora un receptor escaient, fet que ens porta a parlar de la intencionalitat en la conducta animal, atès que el control de la producció de senyals no seria únicament humà. En primats s'ha vist que les mares *C. aethiops* en captivitat emeten més crides d'alarma quan la seva cria és al davant que si són amb una cria no relacionada.
8. Aprenentatge vocal: en ocells s'ha demostrat que hi ha un aprenentatge en el cant dels mascles. En primats, s'ha observat que el desenvolupament de les vocalitzacions està sota un control genètic. Hi ha una predisposició innata per emetre sons que es van depurant amb l'edat. El que segurament s'aprèn és el context, l'ús de les vocalitzacions i la resposta a les crides. Per tant, en estudis d'ontogènia cal parlar de l'ús vocal (emissió) i de resposta vocal (context).

1.2.1 Sistemes socials, comunicació vocal i funció de les vocalitzacions

La majoria d'estudis de la comunicació vocal en els primats pretenen copsar els intercanvis comunicatius, entesos com aquells senyals que coordinen la vida social del grup de primats. Per tal de definir el repertori vocal dels primats, els investigadors treballen d'acord a diferents metodologies:

- Estructural: classificació morfològica dels sons (Hammerschmidt & Fischer, 1998)
- Funcional: classificació dels sons en funció del context d'emissió (Hohmann & Herzog, 1985; Kudo, 1987; Aich *et al.*, 1990; Harcourt *et al.*, 1993; Macedonia, 1993; Becker *et al.*, 2003; Range & Fisher, 2004, entre molts altres)
- Cognitiu: L'objectiu d'estudi de la comunicació des de la perspectiva cognitiva és l'ús intencional dels senyals vocals i de les seves funcions comunicatives, per tal d'esbrinar què ens diuen sobre la cognició social dels primats. Per assolir aquest objectiu, valoren en funció de dos criteris: la flexibilitat (aprenentatge com a mínim en el sentit de la seva comprensió i l'ús en circumstàncies apropiades) i l'ús social o efectes en l'audiència (revisió dels diferents treballs de comunicació intencional a Tomasello & Call, 1996).

Segons Cheney & Seyfarth (1996), a la natura, les vocalitzacions dels primats senyalen la presència de predadors, aporten informació sobre la posició del grup i del moviment que segueixen, faciliten interaccions amistoses i guien la reconciliació entre els individus que han intercanviat agressions. Per exemple, els papions en estat salvatge emeten els *grunts* (grunyits) per tal de facilitar interaccions socials i, també per reconciliar-se després de lluites amb oponents. Per l'experiència han après que rarament després d'una vocalització és seguida d'una agressió i sí en canvi, un intercanvi afiliatiu.

En l'intercanvi comunicatiu, és important assenyalar que l'emissor està enviant un missatge per a un potencial receptor i actua de manera que mostra un coneixement de l'efecte del senyal en el receptor. Així doncs, l'acte comunicatiu té per objectiu transferir informació. Una altra evidència del coneixement de l'efecte del senyal es produeix quan un individu emet un senyal tot esperant una resposta particular del receptor o bé fa servir senyals diferents en funció de la identitat del destinatari o de l'estat d'atenció del receptor. Per exemple, diferents maneres d'iniciar el joc: cara de joc, sacsejar algun objecte, ...

Els senyals comunicatius són especials per dos motius.

- Des d'un punt de vista metodològic, els senyals comunicatius són capaços de ser observats repetidament, la qual cosa fa que puguin ser estudiats amb mètodes científics rigorosos i que se'n puguin fer rèpliques i manipulacions experimentals (*Playback experiments*)
- Des d'un punt de vista teòric, els senyals comunicatius són especialment interessants perquè no són conductes socials dissenyades per produir un efecte directe, sinó que són actes socials ritualitzats dissenyats per induir els altres a actuar segons els que l'emissor emet, la qual cosa implica que hi ha una comprensió dels conespecífics com a éssers animats.

Segons Smith (citat a Gautier & Gautier, 1977): "Els actes comunicatius aconseguixen els fins indirectament. L'emissor no actua físicament per alterar coses que necessita, empenyent o arrossegant els altres, sotmetent-los o el que ell vulgui. Els passa una informació i les accions que efectuen són a la base de la informació que lidera les funcions que han de ser obtingudes." Per exemple, en el marcatge d'un territori es pot fer una agressió directe *versus* ensenyar les dents i grunyar, senyal que actua com a indicador per l'intrús del què podria passar si l'altre no marxa.

Va més enllà afirmant que el missatge derivat del senyal que s'emet està carregat amb una informació suplementària que entén el receptor i que deriva del context d'emissió: context immediat i context històric, d'especial interès en espècies d'extensa ontogènia i llarga vida. Un exemple d'això són les *loud calls*, les quals compleixen múltiples funcions alhora, intragrupal de cohesió i reunió; intergrupals, per tal de mantenir l'organització espacial dels grups; i, d'especificitat d'espècie en assegurar la reproducció només amb individus de la mateixa espècie.

1.2.2 Reconeixement d'espècies

És de sentit comú deduir que les espècies que viuen en associacions poliespecífiques mostren reconeixement de les crides d'alarma. Per exemple, al cas dels *Cercopithecus pogonias*, els que viuen als estrats més alts avisarien dels predadors aeris, mentre els *C. Cephus*, que viuen als estrats més baixos, dels terrestres (Gautier & Gautier-Hion, 1983).

Hauser & Wrangham (1990) afirmen que, entre els *Corythaeola cristata* (turaco blau), *Cercopithecus mitis*, *C. Ascanius* i els *Colobus badius*, hi ha reconeixement de les crides d'alarma que alerten de la presència de predadors (emeti qui emeti de les espècies citades) i, entre ells si són competidors alimentaris.

Zuberbühler (2001) reporta que els *Cercopithecus diana* reconeixen les crides d'alarma dels *Cercopithecus campbelli*, les de les gallines de Guinea (*Numida meleagris*) i diferents screams (xiscles) dels ximpanzés.

1.2.3 Reconeixement individual

Algunes crides emeses per *C. aethiopus* i macacs amb demandes representacionals transmeten clarament informació sobre l'emissor: la variació individual en la producció de les crides permet la identificació de l'emissor. El significat de la crida i la identitat del qui senyala són determinants importants per a la resposta del subjecte i, de mica en mica, s'ha anat obrint pas l'evidència que hi ha un reconeixement de qui emet i què emet (Waser, 1982; Owren, 1990; Moos-Heilen & Sossinka, 1990; Gonzoules & Gonzoules, 1995; Owren *et al.*, 1997; Rendall *et al.*, 2000), fins i tot en espècies tan llunyanes com les foques, *Arctocephalus tropicalis* (Charrier *et al.*, 2003) o els ocells (Slater, 2003). És un fet provat que en les crides tonals, riques amb harmònics, la distinció de l'emissor és més clara que no en les atonals (Rendall *et al.*, 1998).

1.2.4 L'estructura acústica dels repertoris

Per tal d'entendre com han evolucionat els sistemes vocals dels primats, ha calgut investigar la pressió selectiva a què s'han vist sotmeses les vocalitzacions. Hi ha molts factors que afecten l'estructura dels senyals en els repertoris:

- La propagació del so (atenuació, reverberació i amplitud) dependrà de les característiques de l'hàbitat. Les propietats acústiques de les vocalitzacions tendiran a vèncer la distorsió o la mala propagació de les seves crides (Waser & Brown 1984, 1986; Brown *et al.*, 1995).
- La qualitat i el tipus d'interaccions socials condicionaran la diversitat dels senyals. Individus que habitin la selva densa s'expressaran amb més senyals vocals (sobretot desenvolupant trets acústics que se sentin a llarga distància per assegurar la cohesió grupal i generar missatges d'especificitat d'espècie) i tindran menys comunicació activa visual, comparats amb els habitants de la sabana (Gautier & Gautier, 1977).

1.2.5 Vocalitzacions com a senyals representacionals

Diverses escoles semiòtiques defensen el paper fonamental de la intenció d'influir en la conducta de l'altre en la demarcació del que és comunicació (intencional) i la simple transmissió d'informació o significació (no intencional). Segons Riba (1990), en l'estudi de la comunicació animal s'han d'incloure fenòmens de transmissió de la informació marcats per la intenció de comunicar de l'emissor i per la resposta del receptor, les quals impliquen un reconeixement del missatge intencional.

Els primats, com moltes altres espècies, tenen unes exhibicions comunicatives ritualitzades filogenèticament que informen la resta del grup i, tal vegada, els conespècífics, sobre la seva localització, la seva identitat i el seu humor. Així mateix, empen senyals comunicatius que impliquen en algun grau, aprenentatge durant l'ontogènia, i modulen un ús flexible en diferents contextos. Aquestes crides són semàntiques ja que transmeten informació sobre objectes o successos de l'ambient extern. Exemples els trobem en la crida que representa el menjar en macacs (Dittus, 1984); el diferent repertori d'alarma en *C. aethiops* (Struhsaker, 1967; Seyfarth *et al.*, 1980); senyals referencials de factors socials com el parentiu i rang en *C. aethiops* (Cheney & Seyfarth, 1980); *scream calls* en macacs que recluten aliats (Gonzoules *et al.*, 1984).

Moltes de les vocalitzacions dels primats no humans són funcionalment semàntiques, ja que descriuen objectes i successos del món extern. Quan senten una vocalització, es formen una representació del que la crida significa. Si n'escolten una altra a continuació, avaluen i comparen les dues crides sobre la base dels seus coneixements i no només per les propietats acústiques.

Atès que a un primat no se li pot preguntar què li passa pel cap en utilitzar una crida, la manera d'inferir-ne el significat, la funció i els processos mentals que són a la base de la producció de vocalitzacions s'assoleix de manera indirecta observant les respostes que les crides provoquen en els altres. ¿Com podem saber, però, que el significat que té la crida en l'emissor és el mateix que interpretarà el receptor? Aquest mètode és, doncs, insatisfactori, però és l'únic que hi ha.

Els mecanismes subjacents a la base de la comunicació vocal semblen de naturalesa diferent de la del llenguatge humà, ja que aparentment els simis en vocalitzar no pretenen modificar o influenciar el seu estat mental. Les crides d'alarma i de contacte informen del que passa a l'emissor dins del seu espai físic i mental, però no sembla que deliberadament estiguin donant aquesta informació per tal d'instruir els altres. De tota manera, els receptors d'aquesta informació sembla que extrauen la informació rellevant de la funció que aporta la crida, basant-se en contingències conductuals i en la seva pròpia experiència (Seyfarth & Cheney, 1997).

Definirem els processos de Comunicació Intencional com aquells intercanvis on els senyals comunicatius són utilitzats de manera flexible, fixant-nos en com s'adquireixen, s'entenen i s'usen (aprenentatge, ontogènia i context). Interessa focalitzar l'atenció en les estratègies socials i comunicatives que s'usen en contextos socials més flexibles, que indicarien algunes

formes de coneixement social i de presa de decisions estratègiques. Per tant, en queden exclosos els signes específics típics d'espècie, els agressius i sexuals, així com els marcatges olfactius.

1.2.6 L'efecte de l'audiència

S'han fet molts estudis documentant el repertori vocal de les espècies, sense parlar particularment de la funció comunicativa. L'objectiu d'estudi de la comunicació des de la perspectiva cognitiva és l'ús intencional dels senyals vocals i de les seves funcions comunicatives, per tal d'esbrinar què ens diuen sobre la cognició social dels primats (Tomasello, & Call, 1997).

Els senyals comunicatius on el missatge s'adapta² estan sota el control voluntari del subjecte que denota en major o menor grau, moltes vegades depenent fins a cert punt del procés ritualitzat que es dona en la filogènia i ontogènia. Hi ha senyals comunicatius que són produïts automàticament quan un individu està d'un determinat humor o percep certs estímuls (sense flexibilitat, alternativa estratègica o control voluntari). En aquests, per al senyalitzador no hi ha fenòmens cognitius i, per tant, els d'aquests tipus no ens interessen. En l'estudi de la cognició social en primats interessen els que són utilitzats de manera flexible com a estratègies comunicatives o amb control voluntari. Segons Cheney & Seyfarth (1990), els *C. aethiops* no emeten les cries d'alarma quan estan sols. De la mateixa manera, en captivitat, es fan més vocalitzacions d'alarma quan hi ha cries enfront d'altres, i els mascles en fan més davant femelles que no si hi ha possibles mascles competidors.

Hi ha dues situacions, però, que resulten xocants:

1. els *C. aethiops* adults no vocalitzen a manera d'alarma davant de papions -que són un perill per a les cries
2. un cop el grup està segur del depredador continuen cridant, com si la resta del grup no sabés que hi ha un depredador si no cridessin. Una possible interpretació seria que fins que el depredador no ha marxat es va emetent la crida d'alarma per evitar que cada individu no s'exposi, ja que no cal que la resta del grup vegi el depredador per córrer a amagar-se com hem dit anteriorment i si no el tenen localitzat s'exposarien a sortir quan encara hi ha perill.

1.2.7 Aprenentatge vocal

S'ha observat que les cries semàntiques o referencials necessiten un aprenentatge per tal de no cometre errors en l'ús contextual. Per tant, l'aprenentatge ho és del context i no ho és de les característiques acústiques *per se*.

Cal destacar que en les vocalitzacions hi ha un component innat i inherent al patró acústic. Els estudis ontogenètics dins d'un ambient normal o deprivat confirmen un rol determinant dels

² Quan un primat és renyat i s'apropa a l'altre, però rep una amenaça, si canvia la manera d'aproximar-se (per exemple vocalitzant) està adaptant el missatge

factors genètics en la determinació de l'estructura acústica de les crides. Experiments a llarg termini amb grups mixtos de mones captives mostren la capacitat d'associar nous significats a senyals extraespecífiques, però sense variar-ne mai els patrons vocals (Gautier, 1988). Molts d'aquests senyals, que són patrons d'acció fixos, no semblen que depenguin de l'aprenentatge individual i, per tant, no són usats d'una manera flexible, amb una presa de decisió que inclogui un procés cognitiu.

S'ha observat que, sobretot en les crides d'alarma dels *C. aethiops* (Seyfert & Cheney, 1986) o dels *Papio cynocephalus ursinus* (Fisher *et al.*, 2000) i les crides de reclutament dels macacs (Gonzoules *et al.*, 1984), tot i tenir paràmetres fixos en l'articulació física, depenen en cert grau de l'aprenentatge si tenim en compte les apropiades condicions ecològiques i socials que comporta la seva emissió. Hi ha evidències clares que els senyals vocals han estat apresos, com a mínim pel que fa a la seva comprensió i l'ús en circumstàncies escaients. Ja de ben petits els *C. aethiops* són capaços de distingir i classificar entre predadors terrestres i predadors aeris com a mútuament excloents, tot i que confonen qui és realment perillós. Del reforç que rebin dels adults, en dependrà l'èxit de l'aprenentatge. Com més experiència tinguin en un determinat predador, abans aprendran a contextualitzar la crida.

1.3 LA COMUNICACIÓ VOCAL DELS PRIMATS NO HUMANS I EL LLENGUATGE DELS PRIMATS HUMANS: EL CONTROL VOLUNTARI DE LA PARLA VERSUS EL CONTROL EN L'EMISSIÓ DE LES VOCALITZACIONS

L'escola de lingüistes de Noam Chomsky propugna que no hi ha un enllaç evolutiu directe entre els mecanismes cerebrals que regulen la comunicació vocal entre els primats i els mecanismes cerebrals que regulen el llenguatge i l'ús de la sintaxi en els humans. Consideren que el llenguatge humà es produeix sobre una base voluntària mentre que les vocalitzacions dels primats van lligades a un estat emocional concret. Segons aquest corrent, el llenguatge humà no pot haver evolucionat mitjançant els processos proposats per Darwin.

Lieberman (1995) proposa una perspectiva evolucionista, ja que hi ha similituds fisiològiques entre la parla humana i les capacitats de producció de sons dels primats. Pensa que els processos pels quals els homínids van adquirir aquells mecanismes neurals que fan únic el llenguatge humà i la sintaxi van evolucionar en etapes a causa de les adaptacions dels mecanismes neurals que regulen o modulen les relacions que hi ha entre els estats emocionals i les respectives vocalitzacions. El vincle entre un estat emocional i una particular vocalització es va anar desfent en associar-se aquella vocalització amb un estat afectiu diferent, i es va arribar a modular primer amb senyals visuals i després amb canvis en la vocalització.

Els diversos estudis mostren que els primats no tenen un control voluntari de *l'output* vocal, similar a la formació de noves seqüències de parla humana a partir de la combinació de fonemes per a formar noves paraules que no siguin una resposta estereotipada lligada a un estat emocional, o a un esdeveniment o objecte. Tot i que diferents estudis mostren la capacitat dels ximpanzés de produir sons similars als fonemes humans ([p], [b], [i], [u], [ae],...), sembla que no en tenen el control voluntari. Així doncs, les vocalitzacions estereotipades dels ximpanzés incorporen elements que s'aproximen a paraules humanes, però no són capaços d'usar i combinar aquests elements per tal de produir parla voluntària.

Segons Fisher *et al.* (2000), en termes de producció vocal, les diferències entre els primats humans i no humans són extremes. Mentre que els humans podem articular centenars de milers de paraules, els nostres cosins en l'evolució tenen un repertori molt concret des del naixement, que mostra modificacions limitades. Pel que fa a la comprensió, hi hauria algunes similituds, ja que els primats no humans aprenen a contextualitzar les crides (les seves pròpies i les d'altres espècies). Els estudis sobre l'aprenentatge del context d'emissió de les crides en *C. aethiops* (Cheney & Seyfarth, 1989) i en macacs (Hauser, 1989) mostren que almenys algunes crides no són estrictament estereotipades. Tanmateix, els estudis sobre els diferents dialectes en les vocalitzacions del ximpanzés mostrarien certa maleabilitat en el seu sistema de comunicació vocal. També se sap que alguns primats poden inhibir certes crides. Tenint en compte aquestes proves, podem admetre un cert control sobre les vocalitzacions. Cal més informació per tal d'establir els diferents i possibles graus de control de les vocalitzacions fins arribar al grau de control voluntari de la parla humana. Segons, Lieberman (1995), es podrien trobar pistes sobre un cert control voluntari parcial en els contorns de la freqüència fonamental comparant aquests tipus de crides. Calen més estudis sobre neurofisiologia comparada en primats humans i no humans, sobre els trets acústics i articuladoris per determinar la naturalesa i el curs dels processos evolutius que van afavorir la capacitat humana per a la parla voluntària.

1.4 EL TRACTE VOCAL DELS PRIMATS. IMPLICACIONS PER A LA PRODUCCIÓ DEL SO.

Schön Ybarra (1995) fa una minuciosa anàlisi del tracte vocal dels primats. Separa la morfologia del tracte vocal (descripció de l'aparell fonador) de la morfologia funcional de determinades parts. Conclou que el tracte vocal dels primats té facultats morfològiques intrínseques per produir, modular i intensificar un ampli abast d'excitacions de la glotis; algunes vocalitzacions són inestables i d'altres '*not finely tuned*' (no són tan precises com en els humans); l'emissió oral precisa de la suspensió de la posició intranial passiva de la laringe; el tracte vocal dels primats pot articular oralment, sense arribar a les articulacions específiques vocals humanes, ni a transicions dels formants.

Pel que fa a la morfologia i funcions del tracte vocal, hem de considerar els següents aspectes:

- Cordes vocals: les tres cordes vocals dels primats tenen un embolcall distensat o lliure a la part final (si el comparem amb l'interior fibromusculós). Les vibracions d'aquests límits no són sempre *fine-tuned*. Aquesta vàlvula penjant podria ser la base de la inestabilitat de la F0 identificada en primats. En relació amb els humans, els primats tenen una laringe amb més abast fonatori, però menys precisió. És concebible que els primats utilitzin la diversitat de la freqüència fonamental per confirmar el repertori comunicatiu vocal basat en els seus contrastos, més que no en els patrons dels formants i transicions.

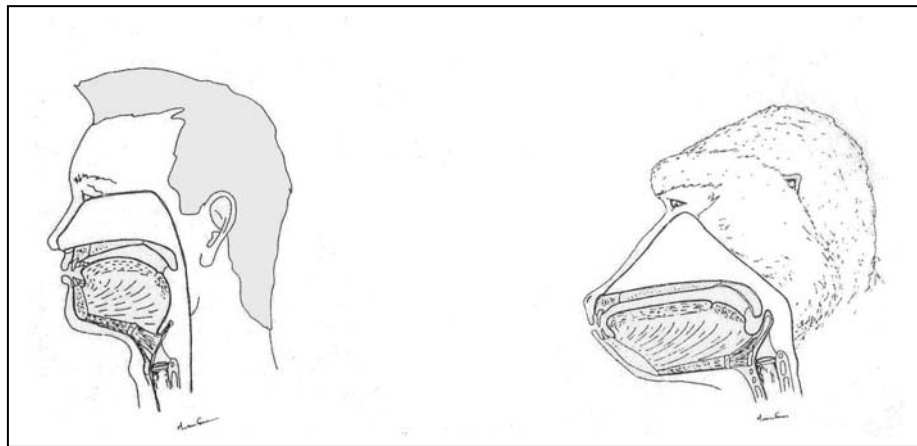


Figura. Perfil sagital de l'*Homo sapiens* i el *Papio anubis* (Dibuixos de Michael Graham, extrets d'Owren & Linker, 1995)

- Sacs d'aire: en alguns primats de l'*Old world monkeys* s'ha vist un paper important dels sacs d'aire superomedial que té a veure amb la intensitat (propagació) i qualitat del so.
- Entrada de la laringe i vestibul: és un altre mecanisme per fer pressió i amplificar '*the glottal source*', però també afegeix turbulència en l'*output* com a conseqüència de llançar aire ràpidament a les estructures luminals del vestibul. Con en el punt anterior, incrementa la transmissió de les crides, d'aquí la possible localització de la font d'emissió de la selva tropical, on els senyals acústics són degradats per l'entorn.
- Llengua: per la seva disposició, la gesticulació està més restringida. Sembla que justificaria morfològicament la incapacitat dels primats de produir transicions de formants i determinades vocals.
- Musculatura circumlabial: s'observa una progressiva i cada cop més elaborada capacitat de maniobra dels llavis des dels prosimis cap als grans simis, així com de modificació del tracte bucolabial. Els grans simis poden tenir *lower basic formant patterns* allargant la longitud d'aquest tracte, o elevar els patrons bàsics dels formants, retraient els llavis. Si contrauen l'apertura interlabial, poden passar a una baixada pronunciada del primer formant i una fina freqüència fonamental.
- Longitud del tracte glotolabial: subjectes grans produeixen vocalitzacions amb una freqüència dominant més baixa que les vocalitzacions produïdes per individus petits. Aquest patró serviria per a tots els primats, excepte els *howler monkeys* (mones udoladores).

En un estudi sobre el paper de l'articulació en *Macaca mulatta*, Hauser *et al* (1993), conclouen que la variació de la morfologia dels senyals acústics ve donat per:

- Canvis en l'estat motivacional
- Canvis en l'activitat respiratòria
- Canvis en la configuració del tracte vocal a causa de la configuració de la mandíbula, la posició de la llengua (possiblement associada amb les '*trilled*' vocalitzacions -refilets) i la posició dels llavis. Aquest últim punt podria ser un senyal multimodal, associat al canal visual, ja que tradicionalment és acceptat que els llavis enrere (*fear grimace*) pertanyen a l'animal atacat i els llavis que sobresurten a l'animal agressor.

1.5 NEUROFISIOLOGIA DE LA PARLA HUMANA VERSUS LA DE LES VOCALITZACIONS DELS PRIMATS

Les estructures cerebrals involucrades en la parla humana són els circuits subcorticals que connecten l'àrea de Brocca amb les parts del cervell que controlen directament els músculs i el lòbul prefrontal. Les lesions a la càpsula interna (la que connecta el neocòrtex amb el cervell mig), el putamen i els nuclis caudats (algunes de les estructures dels ganglis bassals) provoquen dèficits en la producció de la parla i agramatisme, així com dèficits cognitius.

En els primats, se sap que lesions massives al neocòrtex cerebral en una àrea homòloga a la de Brocca en els humans, no n'afecten l'emissió de les vocalitzacions. Així doncs, aquestes no estan regulades per estructures neocorticals. Sembla que estan controlades pel còrtex cingulat, l'"antic" còrtex motor que va evolucionar en els antics mamífers, els ganglis bassals i estructures del cervell mig.

En l'evolució de les estructures cerebrals, s'ha observat que quan el còrtex s'expandeix, també ho fan els ganglis bassals. Avançant en l'evolució, veiem com esdevé més gran el còrtex prefrontal en el cervell dels mamífers. Sembla raonable proposar que el control voluntari de la parla dels humans podria raure en l'engrandiment i l'elaboració del còrtex cerebral i dels circuits dels ganglis bassals que els connecten amb altres àrees del cervell (Lieberman, 1995).

1.6 ANTECEDENTS D'ESTUDIS DE COMUNICACIÓ VOCAL EN DRILS (*MANDRILLUS LEUCOPHAEUS*) I MANDRILS (*MANDRILLUS SPHINX*)

Troblem tres referents en l'estudi de vocalitzacions en drils (*Mandrillus leucophaeus*): al camp, els estudis de Struhsaker (1969) i Gartlan (1970); i, en captivitat, Hearn *et al.* (1988) les enumeren dins l'etograma que elaboren i Böer (1987) les defineix a l'*Studbook*. Gartlan, completant les tres que dona Struhsaker, en diferencia cinc, de les quals només tres tenen un suport sonogràfic. La majoria de les que aporta es donen en un context agressiu entre els drils i els observadors i, atès que no va poder habituar el grup als observadors després de 14 mesos a causa de l'excessiva pressió de cacera que suporten, les vocalitzacions que es poden donar en

context afiliatiu no hi figuren. Així doncs, estipula les vocalitzacions de marxa, canvi de sentit i les agressives i d'alarma.

Pel que fa als estudis en captivitat només comptem amb la identificació de 8 vocalitzacions, feta per Hearn *et al.*(1988) i amb el vague intent de definició, feta per Böer (1987). De tota manera, no n'expliquen la metodologia, ni en què es basen per estipular-les i no s'acompanyen d'una anàlisi espectrogràfica.

Pel que fa a mandrils, trobem una mica més d'informació. Sabater Pi (1972) i Jouventin (1975), distingeixen tres senyals sonors efectuats per mandrils, espècie molt propera als drils. Però és H. Kudo, l'any 1987, qui fa un recull més complet de les vocalitzacions efectuades per mandrils en un estudi de camp fet al Camerun durant 14 mesos. Obté 2.699 vocalitzacions en 89,6 hores de contacte. Distingeix entre crides de llarga distància i crides de curta distància i obté un repertori d'onze vocalitzacions, establint-ne les freqüències i cadenes de vocalitzacions. En aquest estudi conclou que, tot i que el repertori vocal dels mandrils es correspon bastant amb els dels papions, difereix en algunes característiques, com ara el desenvolupament de crides a llarga distància i en algunes diferències en les vocalitzacions entre classes d'edat i sexe. La comunicació vocal entre el grup està relacionada amb els canvis en la distribució espacial dels membres del grup i les dues vocalitzacions més comunes tenen la funció de crides de contacte.

Una altra vegada, però, hi trobem a faltar les vocalitzacions o senyals comunicatius que s'intercanvien en les relacions interindividuals dins d'un grup. Així doncs, aquesta és una vessant que no està estudiada. Una altra vegada, Kudo com Gartlan, no va poder habitar el grup a la presència dels observadors i els registres que gravaven eren d'una distància mínima de 20 metres.

Tanmateix, el fet que els drils habitin a la selva densa, ens fa pensar que aquests animals deuen tenir un sistema comunicatiu via canal auditori molt més ric si el comparem amb d'altres espècies properes que habitin a la sabana (*Papio sp*).

La recerca en la conducta dels primats no humans pot abocar llum sobre els nostres orígens en múltiples aspectes, incloent-hi l'origen del llenguatge humà i la cognició. Els primats no són una foto acurada i completa dels nostres avantpassats, però en la comparació de conductes similars entre ells i nosaltres podem trobar els mecanismes que hi ha de base (*underlying mechanism*). Una perspectiva evolucionista ens fa adonar de les moltes aparents similituds entre ambdues conductes. L'objectiu, però, ha de ser trobar on aquestes similituds es van trencar i van afavorir l'evolució de l'home.

Els investigadors, per tal de descobrir els nostres orígens, usen les pistes que l'arqueologia, l'antropologia i l'autoecologia ens aporten per entendre què vam ser. Però, com que la conducta humana no es fossilitza, les úniques pistes evolutives per explicar-ne la procedència, passen per l'estudi de la conducta animal. Ja va sent hora que desterrem el mite de la racionalitat humana i analitzem la informació tan valuosa i complementària que ens dóna l'etologia per entendre'ns i acceptar qui som.