

## Comunicazione e cognizione animali: l'eco-localizzazione dei pipistrelli come caso studio

**Costanza Norci**

Sapienza Università di Roma  
costanza.norci@uniroma1.it

**Abstract.** Cognitive ethology studies animal cognition from a comparative, neo-Darwinian perspective. Empirical research on animal behaviour conducted within this field provides the opportunity to re-think the mind and its role in communication in terms of evolutionary continuity. Echolocation is a behaviour used by some animal species, such as bats and dolphins, to navigate in their environment through emission and refraction of sound waves. Since its discovery in the 1940s, it has raised interesting theoretical questions about the different modalities by which non-human organisms experience the world. More recently, empirical evidence on the social role of echolocation in bats has led to the hypothesis that it has a communicative function, in addition to the perceptual one (detecting food and avoiding obstacles). This paper will analyse whether this phenomenon fulfils the criteria for being communicative according to the three most influential frameworks used in the scientific literature – biological, informational and intentional. Through this analysis, some theoretical advantages and limitations of the three models of animal communication will be highlighted. Finally, some reflections will be made regarding the philosophical and linguistic challenges a completely different way of making sense of the world poses to a traditional understanding of communication.

**Keywords:** nonhuman communication; echolocation; bats; cognitive ethology; animal communication accounts

Received 22/04/2025; accepted 08/09/2025.

### 0. Introduzione

Cos'è la comunicazione e come si articola il suo legame con la cognizione? Quali sono le condizioni per definire – in senso biologicamente ed evolucionisticamente fondato – un comportamento come comunicativo? La declinazione di questi interrogativi filosofici in riferimento agli animali non umani è avvenuta a partire dall'inaugurazione del paradigma dell'etologia cognitiva, delineato da Donald Griffin nel 1976. Sugerendo che anche nelle altre specie fosse possibile riscontrare uno stretto legame tra comunicazione e cognizione, Griffin ha dato avvio ad un nuovo e stimolante ambito di ricerca, nel quale studi provenienti da discipline differenti si sono trovati a convergere e dialogare. Da allora, i tentativi di inquadrare i comportamenti comunicativi animali e i loro risvolti cognitivi si sono moltiplicati, dando vita ad una molteplicità eterogenea di modelli teorici, con presupposti e metodologie differenti e spesso in contrasto tra loro.

All'interno di questo articolo, i più influenti tra questi modelli verranno utilizzati per valutare il caso-studio dell'eco-localizzazione nei pipistrelli, della quale è stata recentemente suggerita una funzione comunicativa. Dopo una ricostruzione storica della scoperta del comportamento di eco-localizzazione e una breve spiegazione del suo funzionamento (§ 1), si passeranno in rassegna i principali studi che hanno portato a ipotizzarne una possibile funzione comunicativa (§ 2). Si cercherà di valutare la validità di tale ipotesi inquadrando l'eco-localizzazione all'interno dei tre principali modelli teorici di comunicazione animale (§ 3). Si cercherà così di mostrare come il caso studio dell'eco-localizzazione consenta di mettere in luce alcuni vantaggi e limitazioni teoriche di tali modelli (§ 4), delineando in conclusione un possibile ruolo per la riflessione filosofico-linguistica all'interno di simili indagini interdisciplinari (§ 5).

### **1. Il 'pozzo magico'**

Alla fine del XVIII secolo, in cima al campanile della cattedrale di Pavia, l'abate Lazzaro Spallanzani guardava sbigottito la conferma dell'inspiegabile: i quattro pipistrelli da lui accecati e lasciati liberi alcuni giorni prima non solo erano tornati, ma, come ebbe modo di scoprire poco dopo esaminandone l'intestino, erano riusciti a catturare e nutrirsi dello stesso numero di insetti presente nello stomaco dei loro compagni vedenti. La dimostrazione empirica della sua intuizione, ovvero che questi animali fossero in grado di orientarsi grazie all'udito e non alla vista, non forniva però all'abate alcun indizio sul come l'apparato uditivo dei pipistrelli fosse in grado di funzionare al pari di occhi. Denigrato e messo in ridicolo dalla comunità scientifica del tempo per aver avanzato una simile ipotesi senza riuscire a spiegarla, Spallanzani morì lasciando ai posteri il compito di risolvere il mistero svelato dai suoi esperimenti. È stato solamente oltre un secolo dopo, intorno agli anni Quaranta del Novecento, che Donald Griffin ha trovato una risposta a quello che nel frattempo era stato tramandato come lo 'Spallanzani bat problem'. Esaminando alcuni pipistrelli con l'apparecchio sviluppato in quegli anni dal fisico G. W. Pierce per registrare gli ultrasuoni, Griffin ha scoperto che questi animali emettono costantemente dei suoni, ma ad una frequenza troppo alta per essere percepita dall'orecchio umano (Griffin 1958). L'intuizione di Spallanzani risultava dunque fondata: i pipistrelli sono in grado di 'vedere' e di orientarsi nello spazio proprio grazie all'udito, ascoltando gli echi dei propri richiami ultrasonici. Griffin (1944) ha dato il nome di 'eco-localizzazione' a questo comportamento, paragonandone il funzionamento a quello di un radar, in cui la distanza di un oggetto viene calcolata misurando il tempo che intercorre tra l'emissione di un'onda e la sua ricezione. Alcuni anni dopo, ulteriori esperimenti di Griffin e colleghi (1960) hanno condotto alla scoperta del funzionamento estremamente preciso di questo comportamento, attraverso il quale gli animali sono in grado di cercare, individuare, discriminare e raggiungere le proprie prede, costituite solitamente da insetti – anche molto piccoli – in movimento. A partire dagli anni Sessanta, il comportamento di eco-localizzazione è stato individuato negli odontoceti (delfini e balene), in alcune specie di uccelli e, più recentemente, in alcuni toporagno e tenrecidi (Simard e Fenton 2022).

Riprendendo l'espressione utilizzata dal premio Nobel Karl von Frisch a proposito del sistema comunicativo delle api, Griffin (1994) ha definito l'eco-localizzazione un 'pozzo magico', dal quale sembra sia possibile 'estrarre' qualcosa di nuovo ogni volta che ci si immerge. L'accuratezza di questa espressione è testimoniata dal fatto che, oltre a far compiere notevoli avanzamenti nei campi della bioacustica e dell'etologia, l'eco-localizzazione abbia costituito una delle scoperte fondamentali intorno alle quali si è articolato il fecondo dialogo interdisciplinare che ha condotto all'inaugurazione del paradigma di ricerca dell'etologia cognitiva. In particolare, questo comportamento ha

portato ad emersione due elementi teorici fondamentali: da un lato la presenza, in animali la cui cognizione è stata tradizionalmente considerata elementare, di rappresentazioni spaziali estremamente accurate del proprio ambiente; dall'altro, l'assoluta alterità della percezione e dell'esperienza del mondo che mammiferi come i pipistrelli hanno rispetto alla nostra specie. È significativo che, all'interno del celebre articolo del 1974, *What is it like to be a bat?*, questi due elementi vengano saldati da Thomas Nagel alla più ampia interrogazione filosofica intorno alla natura degli stati mentali e dell'esperienza soggettiva. In particolare, l'esempio dei pipistrelli viene utilizzato da Nagel per illustrare la difficoltà di una descrizione in termini oggettivi del vissuto esperienziale della prima persona, di quel nucleo apparentemente irriducibile che è *essere* quell'individuo (umano o meno). Infatti, sebbene l'eco-localizzazione indichi la presenza, negli animali che la utilizzano, di una qualche forma di vissuto esperienziale, il suo funzionamento rende arduo qualsiasi tentativo umano di formarsi anche solo una vaga immagine della natura di quest'ultimo. Queste considerazioni – le quali vanno naturalmente ben oltre il caso dei pipistrelli – vengono declinate da Nagel anche in riferimento alla questione della natura del rapporto mente/corpo, nella quale non ci si addenterà in questa sede; si vorrebbe tuttavia notare come egli offra una suggestione teorica fondamentale, che verrà ripresa e applicata da Griffin agli animali non umani, come egli stesso ricorda nella *Prefazione* del testo inaugurale dell'etologia cognitiva del 1976. Si tratta del suggerimento, delineato nelle ultime pagine di *What is it like to be a bat?*, della possibilità di una descrizione oggettiva di quei caratteri pubblici e intersoggettivamente accessibili degli stati mentali esperiti in prima persona. Si potrebbe dire che il tentativo dell'etologia cognitiva consista proprio nel porre le basi per una simile descrizione, il cui oggetto è però costituito dalle esperienze mentali delle altre specie. La sfida che l'etologia – quella cognitiva quanto quella classica – si propone di affrontare riguarda più in generale l'accesso a quella che il biologo e fisiologo estone Jakob von Uexküll definiva l'*Umwelt* (letteralmente 'ambiente') degli animali, umani e non<sup>1</sup>. Si tratta del 'mondo', strutturato secondo coordinate spazio-temporali e costituito da elementi percettivi specie-specifici, nel quale ciascun organismo è immerso. La nozione viene illustrata da Uexküll attraverso l'esempio, divenuto celebre, della femmina della zecca. L'*Umwelt* di questo animale è scandito temporalmente da tre momenti – la selezione della preda, la nutrizione e la deposizione delle uova, in seguito alla quale l'animale muore – e costituito da tre stimoli percettivi: l'acido butirrico, prodotto dai follicoli sebacei dei mammiferi sui quali essa si lascia cadere; l'urto della caduta, che segnala l'effettivo atterraggio sulla preda; il calore del sangue, più forte nella zona priva di peli dell'animale, dove la zecca può cominciare a nutrirsi (Uexküll 2010: 49-50). Dunque «l'intero, ricco mondo della zecca si contrae su se stesso per ridursi a una struttura elementare» (Uexküll 2010: 51). La nozione di *Umwelt* sottolinea la pluralità di 'prospettive' presenti in natura: uno stesso spazio (una radura, un albero, una caverna) si dà, infatti, in maniera differente a ciascuna specie, la quale seleziona, tra tutti quelli presenti, solamente gli elementi che risultano per lei percettivamente e operativamente rilevanti. Come si può intuire, si tratta di un assunto dal valore profondamente anti-antropocentrico, fondamentale per comprendere il comportamento, la comunicazione e la cognizione delle specie non umane – in particolare di quelle, come i pipistrelli, il cui mondo-ambiente è strutturato in maniera così diversa dal nostro.

Prima di prendere in esame la possibile dimensione comunicativa del 'pozzo magico' dell'eco-localizzazione, se ne vorrebbero specificare alcuni caratteri generali. Solitamente definita come una forma di auto-comunicazione in cui mittente e destinatario sono lo stesso individuo, l'eco-localizzazione consiste nell'emissione di segnali a frequenza

---

<sup>1</sup> La nozione è stata infatti esplicitamente ripresa da Konrad Lorenz, il 'padre' dell'etologia, seppur con alcune critiche: per un'analisi del rapporto tra Uexküll e Lorenz cfr. Brentari (2009).

differenziata e nell'ascolto delle onde sonore di rifrazione, sia nell'acqua sia nell'aria (Simard e Fenton 2022). Correlando i segnali agli echi, gli animali sono in grado di estrarre informazioni riguardo alla posizione, alla dimensione, al movimento, alla consistenza degli oggetti. Occorre inoltre specificare che, come già notato da Griffin (1958), non tutti i richiami di eco-localizzazione sono ultrasonici. Nei pipistrelli, questi ultimi non sono presenti nel repertorio di tutte le specie; tra quelle che lo utilizzano, i segnali variano notevolmente in termini di caratteristiche acustiche (intensità, ampiezza e modulazione della frequenza) e modalità di produzione (lingua, laringe o naso). La varietà dei richiami riflette, infatti, la varietà degli ambienti e le specifiche necessità adattive che questi presentano agli animali. Nel corso della rassegna di evidenze empiriche proposta di seguito, tale varietà verrà necessariamente tralasciata per ragioni di spazio, cercando di presentare quegli aspetti che risultano più rilevanti per delle considerazioni di carattere teorico.

## **2. La funzione comunicativa dell'eco-localizzazione: alcune evidenze empiriche**

Per inquadrare le principali evidenze empiriche che hanno portato ad avanzare l'ipotesi di una funzione comunicativa dell'eco-localizzazione, è opportuno delineare brevemente alcuni aspetti del sistema comunicativo dei pipistrelli, tenendo a mente che la conoscenza di questi animali e del loro repertorio comunicativo è ancora piuttosto limitata rispetto a quella di altre specie sociali più 'canoniche' come delfini, primati o uccelli (Chaverri *et al.* 2018). Un primo elemento fondamentale che occorre ricordare è che la maggior parte di questi animali è altamente gregaria e forma delle strutture sociali che rimangono coese e stabili nel tempo: questo implica che la maggior parte delle attività (reperimento delle risorse, cura dei piccoli, consumo dei pasti) vengano svolte in gruppo, rendendo dunque fondamentale la comunicazione tra gli individui. Inoltre, date le abitudini notturne dei pipistrelli – e il loro senso della vista scarsamente sviluppato – la modalità comunicativa più sfruttata è quella vocale: i pipistrelli hanno un repertorio di segnali vocali definiti 'sociali' (*social calls*), i quali rispetto a quelli di eco-localizzazione hanno una durata più lunga, sono di frequenza più bassa e presentano una struttura acustica più complessa, solitamente scomponibile in 'sillabe' (Bohn e Gillan 2018). Questi segnali, oltre a mediare le interazioni nei vari contesti di vita associata (chiedere aiuto in situazione di pericolo, segnalare la presenza di un predatore, cacciare e così via), veicolano numerose informazioni relative al mittente, quali genere, età e gruppo di appartenenza (Chaverri *et al.* 2018); sembrerebbe inoltre che la produzione e l'uso dei richiami abbia una componente di apprendimento (Knörnschild e Fernandez 2020). Dove si colloca allora l'eco-localizzazione rispetto al ricco repertorio di segnali vocali con il quale i pipistrelli sono già perfettamente in grado di far fronte alle proprie necessità comunicative? A suggerire l'esistenza di un *continuum* tra le due tipologie di segnali erano stati già Griffin e colleghi (1960), a partire dalla presenza di un fenomeno largamente diffuso nel mondo animale, al quale ci si riferisce nella letteratura solitamente come *eavesdropping*. Quest'ultimo consiste, come il nome suggerisce, nell'origliare (anche se non è limitato ai richiami vocali) i segnali indirizzati ad altri individui o emessi a fini non strettamente comunicativi, estraendone informazioni e sfruttandole a proprio vantaggio. Come si può intuire, nel caso dell'eco-localizzazione le informazioni 'origliabili' riguardano in primo luogo la presenza e la posizione dell'individuo che sta emettendo il richiamo e, in secondo luogo, l'attività che questi sta svolgendo – ad esempio, se un pipistrello sta eco-localizzando un gruppo di insetti e il suo richiamo è udibile da un conspecifico che si trova nei paraggi, quest'ultimo potrebbe 'origliare' il luogo e la quantità di prede disponibili. Un'altra strategia di *eavesdropping* sembrerebbe essere il silenzio, usato non solo

per evitare le interferenze tra gli echi di ritorno (il cosiddetto ‘traffico acustico’), ma anche per lasciarsi ‘guidare’ dalle informazioni ambientali estraibili dai richiami di un altro individuo (Chiu *et al.* 2008). Il comportamento di eco-localizzazione sembrerebbe dunque essere qualcosa di più di una forma di auto-comunicazione, limitata al singolo organismo, possedendo anche una dimensione inter-individuale. Se si considera che i pipistrelli emettono costantemente richiami di eco-localizzazione, oltre alle ‘social calls’ ricordate sopra, sembra naturale che i primi possano essere sfruttati attivamente anche all’interno di specifici contesti interazionali – e, in questo senso, che ci sia un *continuum* tra i due tipi di vocalizzazioni (Fenton 2003).

Le principali evidenze a sostegno di questa ipotesi recentemente avanzata all’interno della letteratura riguardano la presenza, all’interno dei segnali di eco-localizzazione, di frequenze che sembrerebbero contenere precise informazioni relative all’identità, al genere, alla specie e al gruppo di appartenenza del mittente. Si tratta di un aspetto sorprendente poiché, essendo in movimento, i pipistrelli devono continuamente modificare le frequenze dei propri richiami per continuare a ricevere un’immagine ‘esatta’ degli elementi dell’ambiente; le frequenze individuali, invece, si mantengono costanti anche durante gli spostamenti. Per illustrare come queste frequenze o ‘signatures’ individuali svolgano un ruolo determinante in alcuni contesti, si può considerare uno studio di Knörnschild *et al.* (2012), all’interno del quale è stato dimostrato come i maschi adulti della specie *Saccopteryx Bilineata* siano in grado di distinguere il genere – maschile o femminile – degli individui in avvicinamento sulla sola base dei loro richiami di eco-localizzazione: se si tratta di individui di sesso maschile, i pipistrelli reagiscono aggressivamente; nel caso di individui di sesso femminile, invece, emettono dei richiami di corteggiamento. Simili risultati emergono dallo studio di Finger e colleghi (2017), i quali hanno mostrato che, oltre a distinguere il genere, i pipistrelli della specie *Rhinolophus clivosus* sono in grado di individuare i singoli conspecifici, i cui richiami di eco-localizzazione contengono una specifica frequenza che sembrerebbe essere attivamente modificata per consentire il riconoscimento individuale – fondamentale nello svolgimento di attività condivise, come la caccia, in cui è necessario mantenere il contatto tra i conspecifici e la coesione del gruppo (Kohles *et al.* 2020). Questi studi sembrano suggerire che una funzione comunicativa dell’eco-localizzazione sia stata selezionata, nel corso dell’evoluzione, in virtù dei vantaggi adattivi derivanti dalla possibilità di individuare i conspecifici all’interno di contesti cooperativi. È quanto suggeriscono ad esempio Finger e colleghi (2017), secondo i quali la duplice funzione dell’eco-localizzazione consentirebbe di sfruttare un’unica modalità di produzione del segnale – senza dover quindi emettere un ulteriore richiamo vocale – per veicolare informazioni socialmente ‘utili’ e, contemporaneamente, orientarsi nello spazio. L’eco-localizzazione si sarebbe dunque evoluta primariamente a fini di orientamento e di predazione, venendo poi utilizzata per agevolare in maniera ‘immediata’ la comunicazione di informazioni rilevanti a livello inter-individuale e intra-specifico – come dimostra l’uso di bande di frequenze ‘private’ da parte di una stessa specie (Jones e Siemers 2011). Il fatto che l’eco-localizzazione svolga due funzioni, delle quali quella comunicativa rimane ‘secondaria’ da un punto di vista biologico-evoluzionistico, influirebbe inoltre sulla quantità e sul tipo di informazioni che è possibile veicolare: la struttura acustica del segnale – e la flessibilità con cui questa può essere modificata – risultano, infatti, fortemente vincolate alle variabili ecologiche presentate dall’ambiente.

Questa breve rassegna consente di mettere immediatamente in luce alcuni aspetti relativi al modo in cui la nozione di ‘comunicazione’, riferita all’eco-localizzazione, viene utilizzata all’interno della letteratura scientifica. Limitandosi al piano squisitamente terminologico, all’interno degli studi citati la funzione comunicativa dell’eco-localizzazione insiste

principalmente su due aspetti: la dimensione inter-individuale e il tipo di informazione trasmessa. Ad esempio, Knörnschild *et al.* (2012: 7) distinguono le informazioni relative all'attività svolta dal mittente da quelle 'personali' (identità, genere ecc.), definendo 'sociali' queste ultime; Jones e Siemers (2011: 454), invece, definiscono 'pubblica' l'informazione che può essere originata dagli altri animali. In quasi tutta la letteratura, il riferimento alla funzione comunicativa è svolto specificando la dimensione 'sociale' e 'inter-individuale' (Barclay e Jacobson 2023: 128) di quest'ultima. Questa specifica viene inserita, come si è accennato, per distinguere la nozione di 'auto-comunicazione', cui solitamente l'eco-localizzazione è associata, da quella di 'comunicazione' vera e propria, che può essere intesa in senso ampio come fenomeno che coinvolge più di un individuo. In ultima analisi, la letteratura scientifica sembra porsi il seguente quesito: se pure i segnali di eco-localizzazione veicolano un certo tipo di informazioni (definite sociali o pubbliche), queste influiscono effettivamente, e in che misura, sul comportamento degli altri animali?

### **3. Come inquadrare il comportamento di eco-localizzazione?**

I vari modelli che, all'interno della letteratura scientifica, sono stati proposti e utilizzati per inquadrare il fenomeno della comunicazione animale selezionano come rilevanti, ciascuno a seconda della tradizione e della metodologia disciplinare di riferimento, aspetti e proprietà differenti. L'eterogeneità e la frammentarietà delle prospettive teoriche sul tema derivano sicuramente dalla natura intrinsecamente interdisciplinare di quest'ultimo, il quale viene indagato, anche all'interno della sola etologia, con obiettivi e metodi differenti. Tuttavia, occorre anche ricordare come il dialogo tra ricerca empirica e riflessione filosofico-linguistica si sia svolto in maniera tutt'altro che lineare: promosso negli anni Sessanta da Thomas Sebeok con l'inaugurazione del paradigma zoosemiotico, esso si è di fatto arrestato pochi anni dopo; la comunicazione animale è stata messa al centro dell'agenda di ricerca dell'etologia cognitiva intorno agli anni Ottanta, promuovendo un rinnovato confronto interdisciplinare del quale si è fatta inizialmente carico la filosofia della mente di matrice prevalentemente anglosassone (cfr. Gensini 2020). La letteratura contemporanea inquadrabile come 'studi sulla comunicazione animale' si è sviluppata principalmente in seno a questa tradizione; all'interno della semiotica, invece, la riflessione zoosemiotica ha assunto un ruolo piuttosto marginale (Falzone 2012: 24-25; Gensini 2018). Per questo motivo, l'analisi che segue si concentrerà sui modelli teorici presenti all'interno della prima letteratura, mentre si farà riferimento ad alcune proposte zoosemiotiche nel corso del paragrafo successivo. Ad oggi, i principali approcci alla comunicazione animale possono essere suddivisi all'interno di tre gruppi: biologici, informativi e intenzionali (Andrews 2020). Prima di vedere se e in quali termini, all'interno di ciascuno di essi, l'eco-localizzazione sia inquadrabile come fenomeno comunicativo, li si illustrerà brevemente di seguito.

#### **3.1 I tre principali modelli di comunicazione animale utilizzati dalla letteratura scientifica**

Un primo insieme di modelli di comunicazione animale riunisce gli approcci cosiddetti 'biologici', i quali nella loro formulazione essenziale possono essere fatti risalire al modello 'manipolativo' della comunicazione proposto da Richard Dawkins e John Krebs (1978). Secondo questi ultimi, vi sarebbe comunicazione ogni volta che un organismo produce un'azione volta a modificare il comportamento di un altro individuo, al fine di ottenere un beneficio in termini di *fitness*. Questo processo di 'manipolazione' o 'influenza' del comportamento, a carattere completamente istintuale e inconsapevole, sarebbe

descrivibile come il risultato, evolutivamente adattivo, degli effetti fisiologici che i segni producono sugli organismi. La versione di Dawkins e Krebs (1978) è stata rivisitata numerose volte nel corso degli anni (ad es. Owren e Rendall 2001; Maynard-Smith e Harper 2003); attualmente, una delle versioni più accreditate all'interno della letteratura è quella della 'co-adapted influence' proposta da Scott-Phillips (2008). Quest'ultimo inquadra la comunicazione nei termini di uno scambio di risposte e segnali, così definiti:

Response: Any act or structure that (i) is the effect of some act or structure of another organism; (ii) evolved to be affected by that act or structure; and (iii) which is affected because the other act or structure (the signal) has evolved to affect this act or structure. Signal: Any act or structure that (i) affects the behaviour of other organisms; (ii) evolved because of those effects; and (iii) which is effective because the effect (the response) has evolved to be affected by the act or structure. (2008: 388)

Questa formulazione consente di mettere in luce una distinzione operata all'interno di quasi tutti i modelli biologici tra segnali e *cues*: questi ultimi sono indizi non comunicativi (il colore del piumaggio, ad esempio) definibili come quegli 'acts or structures' i quali, pur influenzando il comportamento di un altro organismo, si sono evoluti per altri fini adattivi. Inoltre, occorre notare che gli approcci biologici inquadrano la comunicazione all'interno dei processi evolutivi con cui la selezione naturale ha favorito l'adozione di un determinato segnale o un determinato comportamento rispetto ad altri, concentrandosi dunque sulle 'cause ultime' del comportamento (Kalkman 2019).

I modelli biologici vengono solitamente utilizzati in contrapposizione agli approcci informativi, i quali si distinguono, come si può evincere già dalla loro denominazione, in virtù della centralità attribuita alla nozione di 'informazione' (Seyfarth *et al.* 2010: 1). In questa prospettiva, la comunicazione viene definita sulla scia del modello ingegneristico di Shannon e Weaver (1949), ovvero come un processo di trasmissione di informazione attraverso dei segnali, il quale prevede la codifica da parte di un mittente e la rispettiva decodifica da parte di un destinatario. Sebbene la nozione di informazione non abbia, all'interno di questi modelli, una definizione univoca – anzi si può dire che si tratta di uno dei concetti più dibattuti all'interno della letteratura (Scarantino 2013) – una delle sue accezioni più diffuse è quella di 'riduzione dell'incertezza' rispetto ad uno stato di cose. In questo senso 'predittivo' (utilizzato ad esempio da Seyfarth *et al.* 2010, Fischer 2011, Scarantino 2013) l'informazione sarebbe ciò che consente al destinatario di modificare la propria conoscenza del mondo – e quindi il proprio comportamento – in virtù della probabile correlazione tra il segnale e il verificarsi di un evento o uno stato di cose. Seyfarth e colleghi (2010) sostengono che, così intesa, la nozione di informazione possiede un fondamentale valore euristico, in quanto consente di inquadrare, sul piano empirico, quelle risposte comportamentali che non risultano direttamente deducibili dalla struttura acustica e dagli effetti fisiologici che i segnali avrebbero sugli organismi. Occorre inoltre notare che, sebbene venga spesso utilizzata anche all'interno dei modelli biologici, la nozione di 'informazione' possiede in questi ultimi un valore esplicativo ultimo, limitato cioè alle cause evolutive del comportamento; negli approcci informativi, invece, la trasmissione di informazione è ciò che consente di inquadrare gli scambi comunicativi in tempo reale – tanto che, all'interno di alcune formulazioni come quella di Seyfarth e Cheney (2003), questa è utilizzata come sinonimo di rappresentazione.

Infine, il terzo insieme di modelli teorici utilizzati all'interno della letteratura è costituito dagli approcci 'intenzionali' alla comunicazione. Questi ultimi sono solitamente derivati da quadri teorici elaborati in primo luogo per la comunicazione umana e impiegati in riferimento ad altre specie – principalmente scimmie antropomorfe – in prospettiva comparata. Per questa ragione, le diverse formulazioni intenzionali della comunicazione risultano ancora più eterogenee di quelle biologiche e informative: se ne possono

isolare tre caratteristiche fondamentali presenti in maniera trasversale. In primo luogo, in un suo inquadramento intenzionale, la comunicazione deve avere una dimensione psicologica. Questo aspetto è stato formulato e reso ‘operativo’ all’interno degli studi sulla comunicazione animale per la prima volta da Daniel Dennett (1983), al quale si deve la proposta di uno schema interpretativo graduale, il quale identifica vari livelli in cui gli stati mentali intenzionali (caratterizzati dalla proprietà di riferirsi, rappresentandoli, a stati di cose) possono essere identificati nelle altre specie. Attualmente, i modelli intenzionali si differenziano in base a quali capacità cognitive si ritiene siano necessarie all’espressione e alla comprensione di segnali comunicativi: i modelli di impianto griceano (ad esempio, quello della pertinenza di Sperber e Wilson 1986) pongono come requisito fondamentale il possesso di una Teoria della Mente, ovvero della capacità di leggere e interpretare il comportamento altrui sulla base dell’attribuzione di stati mentali; vi sono poi dei modelli intermedi (ad es. Moore 2017) che riformulano l’intenzionalità griceana in termini ‘minimali’; infine, la dimensione psicologica viene declinata (ad es. da Bar-On 2021) come capacità ‘non-teoretica’ di riconoscere e rappresentare gli stati mentali altrui<sup>2</sup>. Un secondo elemento fondamentale riconosciuto dagli approcci intenzionali è il carattere volontario dell’uso dei segni comunicativi. Si tratta anche in questo caso di un aspetto non facilmente identificabile, intorno al quale si ritrovano infatti posizioni contrapposte: molti dei repertori animali sono infatti geneticamente determinati nella struttura e nel contenuto informativo; tuttavia, come nota Bar-On (2021: 10) la natura ‘inflessibile’ di un segno non ne preclude un uso caratterizzabile invece come flessibile e volontario. Infine, il comportamento comunicativo deve essere eseguito in vista di un obiettivo che includa un altro individuo ed essere dunque descrivibile, in senso ampio, come sociale. La presenza di questi tre elementi risulta particolarmente difficile da individuare sul piano empirico, come è possibile immaginare, specialmente all’interno di specie molto diverse dalla nostra. Recentemente sono dunque stati proposti dei tentativi di rendere ‘operativi’ alcuni caratteri intenzionali della comunicazione rendendone così possibile la verifica sul campo: si può ricordare quello di Townsend *et al.* (2017), i quali elencano tra quelli che vengono definiti dei ‘marcatori’ empirici di intenzionalità comportamenti come la sensibilità alla presenza di un *audience*, la manipolazione dello stato attentivo del ricevente, oppure la direzione dello sguardo.

### **3.2 L’eco-localizzazione all’interno dei modelli biologici, informativi e intenzionali di comunicazione**

Sulla base delle evidenze empiriche presentate nel secondo paragrafo, si può a questo punto valutare se, secondo i tre modelli presentati sopra, l’eco-localizzazione sia inquadrabile come una forma di comunicazione animale. Partendo dai modelli biologici, si è visto come risulti centrale, al fine di definire la funzione comunicativa di un comportamento, il fatto che questo si sia evoluto per avere degli effetti su un altro organismo, la risposta del quale è stata a sua volta selezionata per essere influenzata da quel comportamento. Inoltre, i segnali comunicativi dovrebbero presentare dei benefici adattivi sia per il mittente sia per il ricevente per essere mantenuti stabili nel corso dell’evoluzione – al contrario dei *cues*, l’impatto dei quali rispetto ai riceventi può risultare anche nullo, in quanto si tratta di strutture morfologiche o comportamentali con altre

---

<sup>2</sup> Il requisito della dimensione psicologica della comunicazione rimanda al più ampio dibattito intorno alla natura delle rappresentazioni mentali (se esse abbiano carattere astratto e proposizionale, ad esempio), specialmente negli animali non linguistici. Non potendo approfondire tale dibattito in queste sedi, si rimanda ad Andrews e Beck (2018) e ad Andrews (2020) per una panoramica delle principali posizioni teoriche nell’ambito della filosofia della mente animale e dei relativi studi empirici di etologia cognitiva.

funzioni adattive. Si è visto come i richiami di eco-localizzazione siano stati selezionati dall'evoluzione primariamente per scopi di orientamento e predazione: il loro utilizzo comunicativo risulta dunque controverso, per un inquadramento in senso biologico della comunicazione, in quanto costituirebbe un adattamento secondario. In effetti, anche all'interno degli studi empirici, i richiami vengono categorizzati talvolta come segnali, talvolta come *cues*: significativamente, Chaverri *et al.* (2018: 4) affermano a questo proposito che «both social calls and echolocation are known to be used by bats for social communication, yet mounting evidence suggests that echolocation can be used more frequently as a cue». A rendere ambiguo lo statuto dell'eco-localizzazione vi sarebbero due aspetti: in primo luogo, la trasmissione volontaria, da parte del mittente, delle informazioni contenute nei richiami (per cui queste non sarebbero solamente 'origliate' dai conspecifici, ma attivamente veicolate); in secondo luogo, la presenza di un beneficio adattivo per i riceventi – ovvero, se l'estrapolazione di informazione risulti, per questi ultimi, evolutivamente determinante. Rispetto al primo punto, le evidenze intorno all'utilizzo volontario dei richiami in senso comunicativo risultano ancora insufficienti, nonostante dallo studio di Finger *et al.* (2017) sembrerebbe emergere che le frequenze contenenti le informazioni individuali vengano attivamente modificate dal mittente. Rispetto al secondo punto, si è visto come in alcuni casi (ad es. quello illustrato da Knörnschild *et al.* 2012) i riceventi modifichino il proprio comportamento sulla sola base dei richiami di eco-localizzazione prodotti dai conspecifici: questo sembrerebbe supportare l'ipotesi di una duplice funzione dei richiami, mantenendo fermo che quella comunicativa rimanga 'secondaria' rispetto a quella di orientamento e predazione. Si potrebbe dunque affermare che, inquadrato secondo un approccio biologico alla comunicazione, il comportamento di eco-localizzazione sia tutto sommato definibile come comunicativo, rimandando tuttavia una valutazione conclusiva ad ulteriori evidenze intorno ai due aspetti controversi considerati sopra.

All'interno dei quadri teorici informativi, invece, il comportamento di eco-localizzazione sembrerebbe rientrare all'interno della definizione essenziale di comunicazione come processo di trasmissione di informazione. Nonostante rimanga anche in questo caso controverso se il mittente codifichi attivamente le informazioni, queste ultime sembrerebbero comunque essere utilizzate da parte dei riceventi nella valutazione degli eventi e del successivo comportamento dei conspecifici. Soprattutto, nei contesti presentati da Knörnschild *et al.* (2012) e da Finger *et al.* (2017), le informazioni veicolate dell'eco-localizzazione sembrerebbero essere l'elemento essenziale in base al quale i pipistrelli modificano le proprie azioni e risposte comportamentali (le quali non risulterebbero determinate da altri *cues*, quali la presenza di stimoli olfattivi o visivi). In questo senso, dunque, ovvero in quanto veicolano informazioni sfruttate dai riceventi per ridurre la propria incertezza rispetto al verificarsi di cambiamenti negli stati di cose del mondo, i richiami di eco-localizzazione si può affermare che svolgano, secondo una prospettiva informativa, una funzione comunicativa.

Infine, come è possibile intuire, l'eco-localizzazione non costituisce un caso di comunicazione animale all'interno delle prospettive intenzionali. Come si è visto, il criterio sulla base del quale è possibile inquadrare un comportamento come comunicativo è costituito, all'interno di queste ultime, dal carattere innanzitutto psicologico della comunicazione. Tuttavia, determinare la presenza o l'assenza di quest'ultimo nei richiami di eco-localizzazione – e, si potrebbe aggiungere, nelle *social calls* – dei pipistrelli non costituisce l'obiettivo degli studi presenti in letteratura. In altri termini, l'indagine dei meccanismi cognitivi alla base della produzione e della ricezione dei segnali non è stata ancora affrontata empiricamente, nonostante ne venga spesso sottolineata l'importanza (ad es. da Finger *et al.* 2017 e Barclay e Jacobs 2023) – soprattutto in relazione al carattere

volontario dell'eventuale modifica delle frequenze dei richiami che veicolano informazioni 'sociali'. L'impossibilità di determinare se vi sia una dimensione psicologica nella produzione e nella ricezione dei segnali di eco-localizzazione implica che anche intorno agli altri criteri – il carattere volontario e l'obiettivo sociale – l'analisi di questo comportamento vada sospesa in attesa di ulteriori evidenze.

#### **4. Vantaggi e limiti teorici dei modelli di comunicazione animale alla luce dell'inquadramento dell'eco-localizzazione**

Il tentativo di inquadrare la potenziale funzione comunicativa dell'eco-localizzazione consente di mostrare alcuni dei vantaggi e delle limitazioni teoriche presentate dai tre principali modelli di comunicazione animale. Per quanto riguarda le prospettive biologiche, si può notare innanzitutto come la nozione di 'influenza del comportamento' sia particolarmente efficace nel mettere al centro la natura pragmatica della comunicazione (Adornetti 2024): i segnali, in questa prospettiva, servono a *fare* cose, sulla base delle esigenze adattive specie-specifiche degli utenti; questo aspetto è centrale per inquadrare, sul piano funzionale, qualsiasi sistema comunicativo. Un altro elemento teoreticamente rilevante all'interno degli approcci biologici è la circoscrizione del fenomeno della comunicazione ad alcune fattispecie di comportamenti e segnali: infatti, la chiara identificazione di questi ultimi rispetto ai *cues*, sulla base dei criteri visti sopra, risponde all'esigenza – sottesa anche all'intuizione del senso comune – di inquadrare diversamente un comportamento come l'*eavesdropping*, ad esempio, da un richiamo vocale rivolto a un conspecifico. Tuttavia, la definizione di comunicazione come 'co-adapted influence' presenta delle limitazioni rispetto a quei casi in cui gli animali sembrerebbero sfruttare, come accade con l'eco-localizzazione, segnali con una differente funzione adattiva primaria per fini comunicativi e sociali. Sebbene gran parte dei segnali animali sia biologicamente determinata rispetto alla produzione, al contesto d'uso e alla risposta comportamentale evocata (i richiami di allarme, ad esempio, vengono emessi in contesti di pericolo e sollecitano una risposta adattiva nel destinatario), risulta riduttivo inquadrare l'interesse degli scambi comunicativi da un punto di vista unicamente funzionale (Palazzolo in corso di pubblicazione). Questa criticità emerge in particolare nella considerazione di aspetto fondamentale della comunicazione messo in luce da Cimatti (1998), ovvero la presenza di un processo interpretativo nella determinazione del contenuto del segnale: tornando all'esempio dei richiami di allarme, il generale contesto di 'pericolo' presenta di volta in volta delle variabili (identità del mittente, configurazione spaziale dell'ambiente e così via) che richiedono di precisare e fissare il senso del segnale al fine di selezionare il comportamento adattivo più appropriato. In altri termini, per inquadrare adeguatamente uno scambio comunicativo è necessario includere l'analisi dei processi che ne guidano lo svolgimento nelle concrete situazioni in tempo reale, oltre alla determinazione del valore funzionale e adattivo della corrispondenza di segnali e risposte. Per quanto riguarda invece le prospettive informazionali, queste presentano il vantaggio di possedere un grande potere esplicativo: l'eco-localizzazione costituisce un esempio paradigmatico in cui le reazioni dei conspecifici non sarebbero inquadrabili se non si tenesse conto delle informazioni veicolate dal segnale. Tuttavia, la sola presenza di trasmissione di informazione non è sufficiente a determinare il valore comunicativo di un comportamento, come testimonia la difficoltà, presente negli studi empirici passati in rassegna, nel definire il passaggio da una forma di auto-comunicazione alla comunicazione vera e propria. Come sottolineato da Palazzolo (in corso di pubblicazione), l'assenza di criteri per identificare i meccanismi sottostanti la correlazione tra il segnale e il verificarsi di uno stato di cose rende gli approcci informazionali eccessivamente ampi, estendendo

la nozione di ‘comunicazione’ potenzialmente a qualsiasi comportamento o struttura morfologica. Si vorrebbe ricordare, inoltre, che il modello ingegneristico di Shannon alla base degli approcci informazionali era stato applicato alla comunicazione animale poiché presentava il vantaggio di svincolare l’analisi da paragoni eccessivamente ingombranti con il linguaggio umano: questo vantaggio metodologico si è trasformato nel tempo nell’assunzione, spesso acritica, della nozione di ‘informazione’ come elemento necessario e sufficiente per descrivere gli scambi comunicativi degli organismi viventi. Una proposta che si vorrebbe segnalare è quella di applicare alla comunicazione animale la riformulazione di Jakobson (1966) del modello di Shannon, avanzata prima da Sebeok (1965) e ripresa successivamente da Cimatti (1998): l’analisi delle funzioni comunicative consente, infatti, di mettere in luce gli elementi che di volta in volta assumono maggiore rilievo, senza però appiattire su una singola dimensione – quella referenziale, quella conativa ecc. – il rapporto tra segnale, utenti e contesto, come invece rischiano talvolta di fare le prospettive biologiche e informazionali.

Infine, si è potuto notare come i meccanismi di produzione segnica da parte del mittente, e in particolar modo il loro carattere volontario, non vengano inquadrati all’interno dei modelli biologici e informazionali, mentre vengono messi al centro dell’analisi di quelli intenzionali. Si tratta di un aspetto fondamentale, l’assenza del quale, nella letteratura empirica, impedisce in ultima analisi di determinare quale ruolo svolga l’eco-localizzazione all’interno del sistema comunicativo dei pipistrelli. Tuttavia, la prospettiva intenzionale è utilizzata soprattutto in riferimento ai primati, filogeneticamente più vicini alla nostra specie, la cognizione dei quali risulta di fatto più accessibile da un punto di vista empirico-sperimentale. Si pone dunque il quesito se, nel caso di specie come i pipistrelli, i modelli intenzionali non risultino eccessivamente limitanti: infatti, i ‘marcatori empirici di intenzionalità’ proposti ad esempio da Townsend *et al.* (2017), per non parlare di dispositivi cognitivi più sofisticati come la Teoria della Mente, escludono dall’ambito di ciò che può essere definito come comunicativo anche segnali – quelli di eco-localizzazione, ma anche molti richiami delle scimmie antropomorfe – che potrebbero potenzialmente esserlo. Se si assume, con le prospettive intenzionali, che la comunicazione implichi una dimensione cognitiva – e che anzi, come sosteneva Griffin (1995b), la prima apra una ‘finestra’ sulla mente animale – quest’ultima andrebbe allora definita attraverso un approccio propriamente *bottom-up*. Solitamente, i processi di ricezione sono più facilmente inquadrabili in questo senso: ad esempio, nella definizione di Cimatti (1998) di interazione semiotica – e quindi classificabile come comunicativa – la dimensione cognitiva riguarda primariamente il processo interpretativo messo in atto dal ricevente nel determinare il senso del segnale; questo processo, secondo Cimatti, è mentale in quanto implica un’operazione di classificazione e contestualizzazione del segno, la quale a sua volta «richiede il ricorso a schemi cognitivi astratti» (1998: 36). In questa come in altre riflessioni (ad es. Wheeler e Fischer 2012; Seyfarth e Cheney 2003), il ricevente assume un ruolo centrale poiché le risposte comportamentali costituiscono il dato oggettivamente osservabile a partire dal quale indagare la presenza o meno di processi cognitivi. Sicuramente, la centralità della dimensione psicologica rende complesso, data l’eterogeneità delle forme di cognizione animali, dare conto in maniera unitaria degli scambi comunicativi delle diverse specie: si tratta allora di capire se pluralizzare la nozione di ‘comunicazione’ lungo un *continuum* o se distinguerne qualitativamente diverse accezioni.

## 5. Conclusioni

È dunque possibile definire l'eco-localizzazione come una forma di comunicazione animale? A questa domanda, come si è cercato di mostrare, non è possibile dare una risposta univoca: a seconda del modello teorico preso in considerazione, l'eco-localizzazione si profila ora come un comportamento di orientamento, ora come un *cue*, ora come una trasmissione 'sociale' di informazione. Tutti questi aspetti riflettono il modo differente in cui ciascuna prospettiva teorica inquadra le diverse sfaccettature della nozione di 'comunicazione', le quali non risultano, in ultima analisi, componibili all'interno di una e una sola definizione. L'ambiguità di tale risposta, si vorrebbe suggerire, costituisce non la conclusione, ma il punto di partenza per ulteriori riflessioni. All'interno della letteratura scientifica passata in rassegna, si è visto come la nozione di 'comunicazione' venga utilizzata per inquadrare quei caratteri empiricamente indagabili e oggettivamente descrivibili dell'eco-localizzazione nei pipistrelli. Il tentativo di accedere alle *Umwelten* non umane sembra sia stato – legittimamente – preso in carico dall'etologia e dalla biologia evoluzionistica e declinato all'interno del paradigma proprio delle scienze naturali. È significativo che, nell'introdurre il proprio studio, Barclay e Jacobs (2023: 128) rimandino al lettore la decisione di valutare se il termine 'comunicazione' possa essere riferito anche al comportamento di eco-localizzazione con cui i pipistrelli percepiscono il proprio ambiente. Si è cercato di mostrare come una simile valutazione, lungi dall'essere immediata, richieda la comparazione e l'analisi della tenuta teorica di modelli eterogenei, oltre a implicare una più ampia interrogazione intorno alla natura e ai limiti della stessa nozione di 'comunicazione' riferita ad altre specie. Si vorrebbe dunque stimolare la riflessione filosofico-linguistica ad occupare tale spazio di valutazione, accogliendo la sfida che i pipistrelli e gli altri animali, con la loro esperienza assolutamente *altra* del mondo, presentano per i nostri tradizionali sistemi categoriali.

## Bibliografia

Adornetti, Ines (2024), *Animal signalling between informing and influencing. Setting the stage for a pragmatic-rhetorical model of communication*, in Adornetti, Ines e Ferretti, Francesco (a cura di), *Introducing evolutionary pragmatics. How language emerged from use*, London, Routledge, pp. 23-38.

Andrews, Kristin (2020), *The animal mind. An introduction to the philosophy of animal cognition*, London, Routledge.

Andrews, Kristin e Beck, Jacob (2018) (a cura di), *The Routledge handbook of philosophy of animal minds*, Oxon-New York, Routledge.

Barclay, Robert M. R. e Jacobs, David S. (2023), «Interindividual communication by bats via echolocation», in *Canadian Journal of Zoology*, vol. 101, pp. 128-143.

Bar-On, Dorit (2021), «How to do things with nonwords: pragmatics, biosemantics, and origins of language in animal communication», in *Biology & Philosophy*, vol. 3, n. 6, pp. 1-25.

Bohn, Kirsten M. e Gillam, Erin H. (2018), «In-flight social calls: a primer for biologists and managers studying echolocation», in *Canadian Journal of Zoology*, vol. 96, n. 8, pp. 787-800.

Brentari, Carlo (2009), «Konrad Lorenz's epistemological criticism towards Jakob von Uexküll», in *Sign System Studies*, vol. 37, n. 3/4, pp. 637-662.

Chaverri, Gloriana, Ancillotto, Leonardo e Russo, Danilo (2018), «Social communication in bats», in *Biological Reviews*, vol. 93, n. 4, pp. 1938-1954.

Chiu, Chen, Xian, W Wei e Moss, Cynthia F. (2008), «Flying in silence: Echolocating bats vocalizing to avoid sonar jamming», in *PNAS*, vol. 105, n. 35, pp. 13116-13121.

Cimatti, Felice (1998), *Mente e linguaggio negli animali. Introduzione alla zoosemiotica cognitiva*, Roma, Carocci.

Dawkins, Robert e Krebs, John R. (1978), *Animal signals: information or manipulation?*, in Krebs, John R. e Davies, Nicholas B. (a cura di), *Behavioural ecology: an evolutionary approach*, Oxford, Blackwell Publishing, pp. 282-309.

Dennett, Daniel C. (1983), «Intentional systems in cognitive ethology: the 'Panglossian paradigm' defended», in *The behavioral and brain sciences*, vol. 6, pp. 343-390.

Falzone, Alessandra (2012), *Evoluzionismo e comunicazione. Nuove ipotesi sulla selezione naturale nei linguaggi animali e umani*, Messina-Roma, Corisco.

Fenton, Brock M. (2003), «Eavesdropping on the echolocation and social calls of bats», in *Mammal Review*, vol. 33, n. 3, pp. 193-204.

Fenton, Brock M. (2013), «Questions, ideas and tools: lessons from bat echolocation», in *Animal Behaviour*, vol. 85, pp. 869-879.

Finger, Nikita M., Bastian, Anna e Jacobs, David S. (2017), «To seek or speak? Dual function of an acoustic signal limits its versatility in communication», in *Animal Behaviour*, vol. 127, pp. 135-152.

Fischer, Julia (2011), *Where is the information in animal communication?*, in Menzel, Randolph e Fischer, Julia (a cura di), *Animal thinking: contemporary issues in comparative cognition*, Cambridge, Mass., The MIT Press, pp. 151-161.

Gensini, Stefano (2018), *A proposito di zoosemiotica: l'inizio della storia*, in Bruno, Marcello W., Chiricò, Donata, Cimatti, Felice, Cosenza, Giuseppe, De Marco, Anna, Fadda, Emanuele, Lo Feudo, Giorgio, Mazzeo, Marco e Stancati, Claudia (a cura di), *Linguistica e filosofia del linguaggio. Studi in onore di Daniele Gambarara*, Milano-Udine, Mimesis, pp. 263-282.

Gensini, Stefano (2020), *Dalla zoosemiotica all'etologia cognitiva*, in Id. (a cura di), *La voce e il logos*, Pisa, Ets.

Griffin, Donald R. (1944), «Echolocation by blind men and radar», in *Science*, vol. 100, n. 2609, pp. 589-590.

Griffin, Donald R. (1958), *Listening in the dark*, New Haven, Yale University Press, Connecticut.

Griffin, Donald R. (1976), *The Question of animal awareness. Evolutionary continuity of mental experience*, The Rockefeller University Press, New York.

Griffin, Donald R. (1995a), «The magic well of bat echolocation», in *Le Rhinolophe*, vol. 11, pp. 11-15.

Griffin, Donald R. (1995b), «Windows on animal minds», in *Consciousness and Cognition*, vol. 4, pp. 194-204.

Griffin, Donald R., Webster, Frederic A. e Michael, Charles R. (1960), «The echolocation of flying insects by bats», in *Animal Behaviour*, vol. 8, pp. 141-154.

Jakobson, Roman (1966), *Saggi di linguistica generale*, Milano, Feltrinelli.

Jones, Gareth e Siemers, Björn M. (2011), «The communicative potential of bat echolocation pulses», in *Journal of Comparative Physiology A*, vol. 197, pp. 447-457.

Kalkman, David (2019), «New problems for defining animal communication in informational terms», in *Synthese*, vol. 196, n. 8, pp. 3319-3336.

Knörnschild, Mirjam e Fernandez, Ahana A. (2020), «Do bats have the necessary prerequisites for symbolic communication?», in *Frontiers in Psychology*, vol. 11, 571678, pp. 1-9.

Knörnschild, Mirjam, Jung, Kirsten, Nagy, Martina, Metz, Marcus e Kalko, Elizabeth (2012), «Bat echolocation calls facilitate social communication», *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. 279, pp. 4827-4835.

Kohles, Jenna E., Carter, Gerald D., Page, Rachel A. e Dechmann, Dina K. M. (2020), «Socially foraging bats discriminate between group members based on search-phase echolocation calls», in *Behavioral Ecology*, vol. 31, n. 5, pp. 1103-1112.

Maynard-Smith, John e Harper, David (2003), *Animal signals*, Oxford, Oxford University Press.

Moore, Richard (2017), «Gricean communication and cognitive development», in *The Philosophical Quarterly*, vol. 67, n. 267, pp. 303-326.

Owren, Michael J. e Rendall, Drew (2001), «Sound on the rebound: bringing form and function back to the forefront in understanding nonhuman primate vocal signaling», in *Evolutionary Anthropology*, vol. 10, pp. 58-71.

Palazzolo, Giulia (in corso di pubblicazione), «What is animal communication?», in *Ergo*.

Scarantino, Andrea (2013), *Animal communication as information mediated influence*, in Stegmann, Ulrich (a cura di), *Animal communication theory: Information and influence*, Cambridge, Cambridge University Press, pp. 63-81.

Scott-Phillips, Thomas C. (2008), «Defining biological communication», in *Journal of Evolutionary Biology*, vol. 21, pp. 387-395.

Sebeok, Thomas A. (1965), «Animal communication», in *Science*, vol. 147, pp. 1006-1014.

Seyfarth, Robert M. e Cheney, Dorothy L. (2003), «Signalers and receivers in animal communication», in *Annual Review of Psychology*, vol. 54, pp. 145–173.

Seyfarth, Robert M., Cheney, Dorothy L., Bergman, Thore, Fischer, Julia, Zuberbühler, Klaus e Hammerschmidt, Kurt (2010), «The central importance of information in studies of animal communication», in *Animal Behaviour*, vol. 80, pp. 3-8.

Shannon, Claude E. e Weaver, Warren (1949), *The mathematical theory of information*, Urbana, University of Illinois Press.

Simard, Peter e Fenton, Brock M. (2022), «Echolocation», in Vonk, Jennifer e Shackelford, Todd K. (a cura di), *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior*, Springer, Cham, pp. 2184-2192.

Sperber, Dan e Wilson, Deirdre (1986), *Relevance: Communication and cognition*, Cambridge, Harvard University Press.

Townsend, Simon W., Koski, Sonja E., Byrne, Richard W., Slocombe, Katie E., Bickel, Blathasar, Boeckle, Markus, Goncalves, Ines B., Burkart, Judith M., Flower, Tom, Gaunet, Florence, Glock, Hans J., Gruber, Thibaud, Jansen, David A. W. A. M., Liebal, Katja, Linke, Angelika, Miklósi, Ádám, Moore, Richard, van Schaik, Carel P., Stoll, Sabine, Vail, Alex, Waller, Bridget M., Wild, Markus, Zuberbühler, Klaus e Manser, Marta B. (2017), «Exorcising Grice's ghost: an empirical approach to studying intentional communication in animals», in *Biological Reviews*, vol. 92, pp. 1427-1433.

Uexküll von, Jakob (2010), *Ambienti animali e ambienti umani. Una passeggiata in mondi sconosciuti e invisibili*, Macerata, Quodlibet.

Wheeler, Brandon C. e Fischer, Julia (2012), «Functionally referential signals: a promising paradigm whose time has passed», in *Evolutionary Anthropology*, vol. 21, pp. 195-205.