

UNA SOCIETÀ SENZA ESPRESSIONI

Giulia Annicchiarico

1. Espressioni e società nei primati

La nostra caratterizzazione di esseri fondamentalmente sociali è stata sospesa e incrinata dall'obbligatorio periodo di quarantena intrapreso per contrastare la diffusione del virus, che ha posto in crisi la possibilità di condividere attraverso modalità consuete. La socialità è intrinseca nella nostra natura, che mal sopporta l'idea di vivere in solitudine, seppure solo per qualche mese, ed evoca nell'immagine della cella d'isolamento una delle punizioni più feroci che la comunità possa imporre. È per mezzo della comunicazione che gestiamo efficacemente le interazioni nel quotidiano. Distanziamento sociale e utilizzo della mascherina sono stati gli imperativi che hanno caratterizzato lo scenario di quest'azione di contrasto alla pandemia, e la loro adozione massiccia ha di certo condizionato e ancora condizionerà i nostri comportamenti. La mascherina in particolare, che si pone come obiettivo quello di difendere le vie respiratorie dalla minaccia esterna del contagio e a questo scopo copre una parte del nostro viso, e occulta del tutto le nostre espressioni facciali. Potremmo forse denominare la forma della società con la quale ci troviamo a fare i conti "una società senza espressioni". Il motivo principale per il quale i segnali facciali sono così importanti nelle nostre interazioni sociali ci viene mostrato dall'osservazione dei comportamenti dei primati, per i quali le espressioni facciali sono da sempre una componente importante della comunicazione e servono a trasmettere le informazioni sociali, modulare le intenzioni e comunicare i propri stati emotivi (Parr et al., 2005; Florkiewicz et al., 2018). In poche parole, sembra che esse svolgano un ruolo efficace nel comunicare le proprie intenzioni (o capire quelle altrui) così come nel comunicare e nell'intendere gli stati emotivi – anche se il confine tra comunicazione intenzionale ed emozionale non è in realtà ancora molto chiaro (Demuru et al., 2015).

Gli studi scientifici riguardanti le espressioni facciali risalgono alla metà del diciannovesimo secolo, quando alcuni anatomisti tentarono di capire come la contrazione e il rilassamento dei muscoli producessero una variazione nelle espressioni facciali (Bell, 1824; Lavater & Holcroft 1853). Anche Darwin si interessò all'argomento, ma il suo specifico obiettivo era cercare di capire soprattutto perché gli organismi producessero espressioni facciali e se queste inoltre riflettessero gli stati emozionali interni di un individuo; nel 1872 Darwin pubblicò le *Espressioni delle emozioni nell'uomo e negli animali*, dove affermò che le espressioni facciali umane permettevano agli altri con i quali si entrava in relazione di simpatizzare con chi produceva un'espressione facciale e di comprendere le intenzioni altrui. Darwin fu quindi il primo a rendersi conto dell'influenza delle espressioni facciali sul comportamento dei conspecifici e del fatto che le espressioni facciali umane mostrano delle somiglianze con quelle degli altri animali, anche nel senso che riflettono lo stato emozionale di chi le produce. I segnali facciali sono dunque importanti non solo per l'uomo, ma sembrano essere un tratto che si è

conservato durante il corso dell'evoluzione e che viene utilizzato da tante specie per esprimere emozionalità e intenzionalità. Addirittura è stato scoperto che due simili espressioni facciali nello scimpanzè, il *silent-bared-teeth* e la *play face*, potrebbero essere omologhe al sorriso e alla risata nell'uomo e dividerne la funzione nei legami sociali (Preuschoft & van Hooff, 1995).

Questo dimostra che molto probabilmente le espressioni facciali costituiscono un tratto altamente conservato nei primati, e l'uso e la comprensione dei segnali facciali potrebbe aver giocato un ruolo chiave nella formazione di relazioni sociali complesse e a lungo termine nei nostri recenti antenati ominidi (Panksepp, 2005; Waller & Dunbar, 2005). Le espressioni, come abbiamo detto, sono importanti nelle interazioni per comunicare il proprio stato emotivo: quando si vuole ingaggiare un altro individuo per giocare, ad esempio, bisogna essere sicuri che anche l'altro sia nello stesso *mood* positivo. E i segnali facciali possono essere un buon indizio a tal proposito. Ma per quanto questi siano molto importanti, c'è un fenomeno che funziona in modo ancor più sorprendente: la mimica. La mimica si mette in azione ogni qualvolta un soggetto ride e un altro ride di conseguenza, senza che ci sia necessità di sapere il motivo della risata, in quanto si viene semplicemente trascinati dal *mood* positivo. La mimica facciale fa sì due individui si possano connettere tra di loro da un punto di vista emotivo e li mette entrambi nello stesso "stato mentale/stato emotivo" (positivo o negativo che sia). Quando si mima inconsciamente un'espressione altrui si attivano non solo le parti del cervello deputate al movimento della muscolatura facciale, ma anche le parti connesse con gli stati emotivi. Nel mimare l'espressione facciale di un altro si prova anche il suo stesso stato emotivo. Questo serve ad evitare che vi siano *misunderstanding* durante le interazioni; la mimica facciale quindi (*Rapid Facial Mimicry*) è molto importante, come si diceva prima, per avere una connessione, ed è ciò che poi rafforza di fatto la relazione. L'ambito che è stato maggiormente analizzato riguardo alle espressioni facciali è quello relativo al comportamento di gioco, in quanto è un contesto rilassato, positivo, dove gli individui testano le loro abilità cooperative. Le espressioni che più frequentemente vengono utilizzate in questo contesto sono le cosiddette "*Play face*" o "*Full Play Face*", le quali forniscono informazioni sullo stato emozionale positivo dei giocatori, che può essere trasmesso e sollecitare le stesse emozioni nel ricevente *via mimicry* (Palagi & Scopa, 2017).

2. Il contagio emotivo

L'inconscia e involontaria tendenza a replicare gli stessi *pattern* emozionali, come un'espressione facciale, si differenzia dalla mera imitazione, che richiede il riconoscimento dell'obiettivo quando viene copiata l'azione (Whiten et al., 2009; Hess & Fischer, 2014). Specificamente, la mimica facciale si verifica quando un individuo replica la stessa espressione facciale di un altro soggetto, e la percezione dell'espressione spesso induce nell'osservatore non solo l'attivazione degli stessi programmi motori, ma anche dello stesso stato emozionale (Wicker B et al. 2003; Pfeifer et al., 2008). La risposta è considerata inconscia e automatica quando è particolarmente rapida (Mancini et al., 2013b); negli umani la mimica facciale rapida o "*Rapid Facial Mimicry*" (RFM) avviene

nel giro di un secondo dopo la percezione dello stimolo. Quando la risposta è ritardata (DFM), quando cioè avviene tra il primo e il quinto secondo dopo la percezione dello stimolo, viene considerata meno automatica e più intenzionale (Hess & Fischer, 2014; Palagi et al., 2015). In accordo con la “*Facial feedback hypothesis*”, quando una specifica espressione facciale viene percepita il ricevente spontaneamente riproduce la stessa espressione, la quale induce nel *performer* la stessa emozione che sottostà a tale espressione (Buck 1980; Adelman & Zajonc, 1989). Per tale motivo studi precedenti hanno dimostrato che il fenomeno dell’RFM, a causa della sua velocità, può essere considerato una forma di “mimica emozionale”, basata sul meccanismo di percezione-azione mediato dai neuroni specchio (di Pellegrino et al., 1992; Ferrari et al., 2009; Ferrari et al., 2003; Preston & de Waal, 2002). L’RFM è presente anche in primati non-umani (orangutans: Ross et al., 2008; chimpanzees: Davila Ross et al., 2011; geladas: Mancini et al., 2013a; macachi: Scopa & Palagi, 2016) e cani (Palagi et al., 2015). Negli umani la mimica facciale evoca nel ricevente non solo un’espressione facciale simile ma anche il corrispondente stato emozionale positivo (*emotional resonance*) (Decety & Meyer 2008; Palagi & Mancini, 2011). Questa condivisione senso-motoria ed emozionale è un prerequisito per evitare qualsiasi *misunderstanding*, per gestire in modo corretto le sessioni di gioco, per promuovere l’affiliazione sociale e incrementare i livelli di cooperazione (Palagi, 2008; Pellis & Pellis, 2009; Iacoboni, 2009). La mimica emozionale è fortemente correlata a contesti sociali ed affiliativi e potrebbe indurre uno scambio emozionale particolarmente alto tra quegli individui che condividono una forte relazione (Hess & Fischer, 2014).

L’RFM può quindi essere considerata una forma primitiva di “contagio emozionale”, uno dei concetti capisaldi del processo empatico. Se l’empatia può essere definita come l’abilità di percepire correttamente le emozioni degli altri e reagire in modo emotivo condividendone la stessa esperienza emozionale (Hatfield et al., 1992), numerosi studi sugli umani hanno dimostrato che sia l’intensità che la velocità della replicazione facciale varia considerevolmente tra persone con punteggi alti o bassi di empatia (Dimberg & Thunberg, 2012). Nel processo del gioco l’RFM promuove la cooperazione incrementando la coordinazione delle azioni e rinforzando i legami sociali attraverso un continuo scambio emotivo tra i giocatori (Scopa & Palagi, 2016; Florkiewicz et al., 2018). Altri studi in primati non umani hanno dimostrato che la frequenza di RFM durante una sessione di gioco può essere correlata alla qualità della relazione tra i giocatori. Ad esempio, una recente ricerca condotta sui gelada in cattività ha dimostrato che l’RFM durante il gioco sociale era più frequente tra membri del gruppo caratterizzati da legami sociali più forti come la madre e la sua prole (Mancini et al., 2013b). Inoltre, altri studi hanno suggerito che la frequenza di RFM può anche essere correlata al tipo di sistema sociale, come dimostrato in un recente studio effettuato su due specie differenti di macachi. La presenza di RFM in questo caso era ristretta solo alla specie più egalitaria macaca di Tonkean, confermando che il grado di tolleranza all’interno di una specie è correlata alla predisposizione alla cooperazione e alla costruzione di legami sociali (Scopa & Palagi, 2016). Difatti, le specie tolleranti sono caratterizzate da un’alta variabilità delle interazioni che coinvolgono un gran numero di soggetti che agiscono spesso insieme in

vari contesti differenti; l'alto grado di libertà che caratterizza le relazioni sociali di queste specie crea un alto grado di incertezza; quando le relazioni sono incerte, negoziabili e imprevedibili devono essere gestite. Per questo motivo è necessario avere un complesso sistema comunicativo e la capacità di leggere i segnali nel modo appropriato per limitare qualsiasi *misunderstanding*. Come predetto dalla “*social intelligence hypothesis*”, nei sistemi sociali più tolleranti bisogna fare affidamento su più sofisticate capacità comunicative (Whiten & Byrne, 1988; Humphrey, 1976). Inoltre nelle specie egalitarie il potere è equamente distribuito e l'asimmetria della relazione è più debole (Butovskaya, 2004; Flack & de Waal, 2004; Preuschoft, 2004); nelle specie despotiche invece il potere è confinato nelle mani di pochi individui dominanti (Flack & de Waal, 2004) che limitano il repertorio comunicativo. Studi comparativi hanno di fatto dimostrato che il gioco è più frequente e liberamente espresso in specie egalitarie rispetto alle dispotiche (Antonacci et al., 2010; Ciani et al., 2012; Palagi, 2006; Palagi & Cordoni, 2012) e le espressioni facciali hanno di certo un importante ruolo nel gestire le sessioni di gioco.

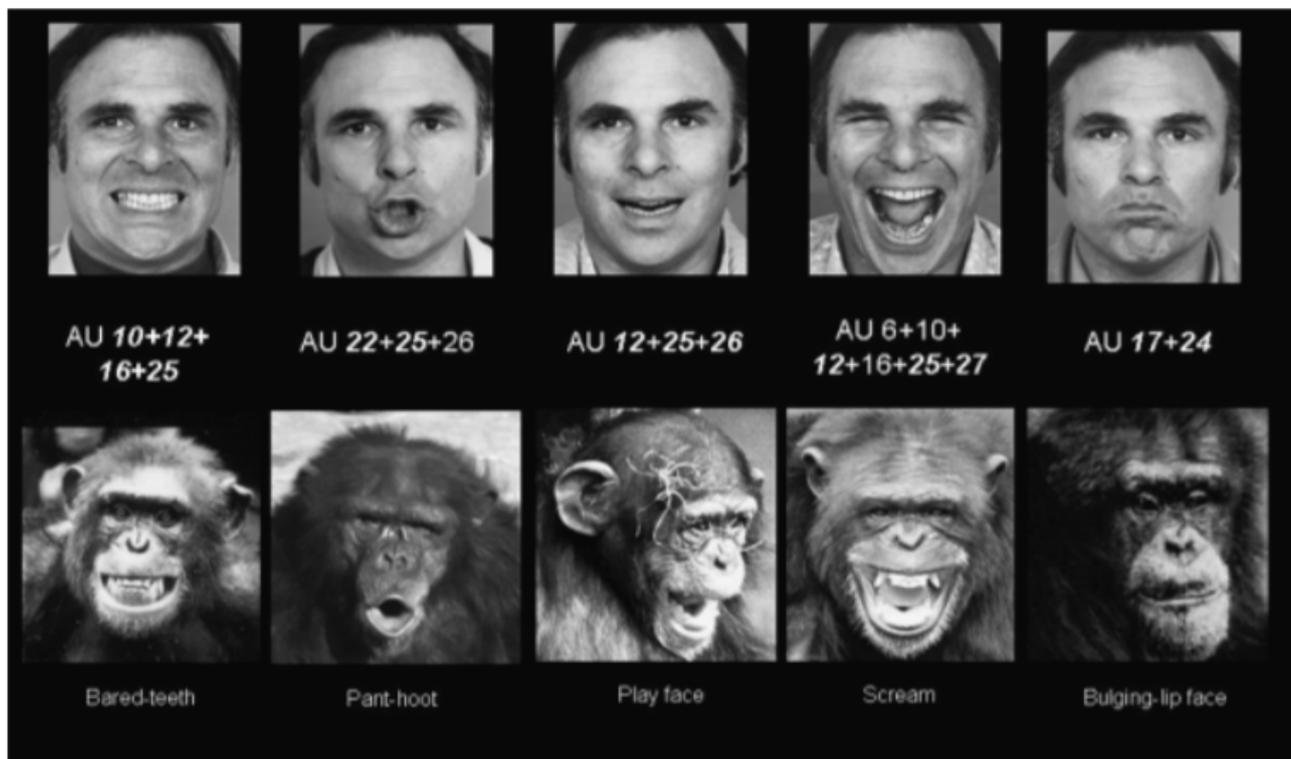
In conclusione, l'RFM grazie al suo potenziale di condividere emozioni positive può rappresentare un fattore addizionale coinvolto nel mantenimento della motivazione del gioco (Demuru et al., 2015; Scopa & Palagi, 2016; Palagi & Scopa, 2017), che è un esempio particolarmente utile perché è prototipo di un comportamento che richiede collaborazione e intesa e che serve a rinforzare i legami proprio attraverso la mimica.

3. Mascherine e occultamento sociale

La comparazione tra comportamento dei primati e comportamento umano segnala dunque l'importanza di alcuni tratti, in questo caso le espressioni facciali, che si sono probabilmente conservati nel corso dell'evoluzione perché hanno dimostrato di avere un forte potere sociale. La mimica facciale è di fatto uno dei livelli più bassi – ma fondamentali – del processo empatico, che permette di capire e quindi entrare in relazione con un altro soggetto solo se a questo ci si può emotivamente connettere. Come fa una società delle espressioni – se tale è la società umana- a sospendere l'uso delle espressioni senza averne ripercussioni?

Questo è possibile solo rinunciando parzialmente all'interazione sociale. È infatti proprio in questo contesto che è stato suggerito che le espressioni facciali potrebbero essersi evolute. La “*social complexity hypothesis*” offre una possibile spiegazione per l'evoluzione di complessi segnali comunicativi tramite espressioni facciali perché, all'aumentare della complessità dell'ambiente sociale in cui un individuo vive, aumenta anche il bisogno di comunicare (Florkiewicz et al., 2018). Vivere in grandi gruppi richiede un'alta competenza sociale individuale rispetto alla vita in gruppi piccoli; viceversa, la complessità sociale ha portato a un maggior bisogno nell'uso dei segnali comunicativi (*complex communication hypothesis*: Freeberg, Dunbar, & Ord, 2012), come le espressioni facciali che facilitano la coesione del gruppo e la coordinazione in molte interazioni sociali (Schmidt & Cohn, 2001). Inoltre specie che vivono in società tolleranti e/o in gruppi grandi mostrano una maggiore variabilità e flessibilità nell'uso dei segnali comunicativi rispetto a quelle che vivono in società dispotiche e/o in piccoli gruppi (Maestripietri 1999; McComb & Semple 2005; Parr et al. 2005; Ciani et al. 2012).

I primati utilizzano una varietà di espressioni facciali che sono state descritte in dettaglio (Darwin, 1872; Chevalier-Skolnik-off 1973; Goodall, 1986). Tinbergen nel 1952 è stato il primo a descrivere il processo per cui le espressioni facciali sono diventate ritualizzate e si sono separate dalla loro funzione originale per assolvere una nuova funzione. Attraverso questa trasformazione le espressioni sono diventate stereotipate e facili da riconoscere dai riceventi; di conseguenza, il messaggio comunicativo viene massimizzato (Bradbury & Vehrencamp, 1998). Partendo dal presupposto che le espressioni facciali sono molto ben conservate nei primati, un interessante approccio per studiare e classificare le espressioni facciali nello scimpanzè è la creazione del “Chimpanzee Facial Action Coding System” meglio conosciuto come ChimpFACS (Vick et al., 2007), un sistema basato su dati anatomici e creato per descrivere le espressioni facciali degli scimpanzè e compararle con il FACS umano (Ekman & Friesen, 1978).



Il lavoro di Ekman fu un'ispirazione per i primatologi, che crearono un sistema comparativo nei primati guidati dall'evidenza che la muscolatura facciale di umani e scimpanzè è altamente comparabile (Burrows et al., 2006; Waller et al., 2006). I dati del ChimpFACS provengono principalmente dal database di espressioni facciali negli scimpanzè di Lisa A. Parr al Yerkes National Primate Research Center. Waller e Dunbar inoltre (2005) e hanno dimostrato che l'uso e la comprensione dei segnali facciali potrebbe aver giocato un ruolo chiave nella formazione di relazioni sociali complesse e a lungo termine nei nostri recenti antenati ominidi (Panksepp, 2005).

L'abilità di utilizzare informazioni contenute in segnali visivi (postura del corpo, movimenti, espressioni facciali) e di rispondere in modo appropriato deve essere stato un momento critico per l'evoluzione della comunicazione negli animali sociali (Andrew, 1963; Bradbury & Vehrencamp 1998; Tomasello & Zuberbuhler 2002).

L'adozione della mascherina si rivela strettamente correlata all'imposizione del cosiddetto distanziamento sociale, perché costituisce un rafforzamento del messaggio consistente nello scoraggiamento dei rapporti interpersonali. Bloccare le espressioni facciali interrompe il flusso di comunicazione che rende agevole e consigliato il rapporto con gli altri, soprattutto perché indebolisce e complica la comunicazione non verbale, essenziale in tutte le specie sociali. Naturalmente, al di là della profonda differenza delle motivazioni che ne inducono l'adozione, tutte le forme di occultamento delle espressioni, tra le quali anche burka, niqab, etc. provocano come ricaduta anche l'annullamento della relazione sociale e della possibilità di riconoscere nell'altro segnali comunicativi che dicono qualcosa anche sulla percezione che il soggetto ha di se stesso all'interno di un gruppo.

[online 16.06.2020]

Bibliografia:

- Adelmann, P. K., & Zajonc, R. B. (1989). Facial efference and the experience of emotion. *Annual review of psychology*, 40(1), 249-280.
- Andrew, R. J. (1963). Evolution of facial expression. *Science*, 142(3595), 1034-1041.
- Antonacci, D., Norscia, I., & Palagi, E. (2010). Stranger to familiar: wild strepsirrhines manage xenophobia by playing. *Plos one*, 5(10).
- Bell Ch. (1824). *Essays on the anatomy of expression in painting. Essays on the anatomy and philosophy of expression..* John Murray.
- Bradbury, J. W., & Vehrencamp, S. L. (1998). Principles of animal communication.
- Buck, R. (1980). Nonverbal behavior and the theory of emotion: the facial feedback hypothesis. *Journal of Personality and social Psychology*, 38(5), 811.
- Burrows, A. M., Waller, B. M., Parr, L. A., & Bonar, C. J. (2006). Muscles of facial expression in the chimpanzee (*Pan troglodytes*): descriptive, comparative and phylogenetic contexts. *Journal of anatomy*, 208(2), 153-167.
- Butovskaya, M. (2004). Social space and degrees of freedom. In *Macaque societies: A model for the study of social organization* (pp. 182-186).
- Chevalier-Skolnikoff, S. (1973). Facial expression of emotion in nonhuman primates. Darwin and facial expression: A century of research in review, 11-89.
- Ciani, F., Dall'Olio, S., Stanyon, R., & Palagi, E. (2012). Social tolerance and adult play in macaque societies: a comparison with different human cultures. *Animal Behaviour*, 84(6), 1313-1322.
- Darwin, C. (1872). The expression of emotions in animals and man. London: Murray, 11.

- Davila Ross, M., Menzler, S., & Zimmermann, E. (2008). Rapid facial mimicry in orangutan play. *Biology letters*, 4(1), 27-30.
- Davila-Ross, M., Allcock, B., Thomas, C., & Bard, K. A. (2011). Aping expressions? Chimpanzees produce distinct laugh types when responding to laughter of others. *Emotion*, 11(5), 1013.
- Decety, J., & Meyer, M. (2008). From emotion resonance to empathic understanding: A social developmental neuroscience account. *Development and psychopathology*, 20(4), 1053-1080.
- Demuru, E., Ferrari, P. F., & Palagi, E. (2015). Emotionality and intentionality in bonobo playful communication. *Animal Cognition*, 18(1), 333-344.
- Dimberg, U., & Thunberg, M. (2012). Empathy, emotional contagion, and rapid facial reactions to angry and happy facial expressions. *PsyCh Journal*, 1(2), 118-127
- Di Pellegrino, G., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., & Rizzolatti, G. (1992). Understanding motor events: a neurophysiological study. *Experimental brain research*, 91(1), 176-180.
- Ekman, P., & Friesen, W. V. (1978). Facial action coding systems. Consulting Psychologists Press.
- Ferrari, P. F., Gallese, V., Rizzolatti, G., & Fogassi, L. (2003). Mirror neurons responding to the observation of ingestive and communicative mouth actions in the monkey ventral premotor cortex. *European journal of neuroscience*, 17(8), 1703-1714.
- Ferrari, P. F., Bonini, L., & Fogassi, L. (2009). From monkey mirror neurons to primate behaviours: possible 'direct' and 'indirect' pathways. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1528), 2311-2323.
- Flack, J. C., & De Waal, F. B. (2004). Dominance style, social power, and conflict management: a conceptual framework. *Cambridge Studies in Biological and Evolutionary Anthropology*, 157-181.
- Florkiewicz, B., Skollar, G., & Reichard, U. H. (2018). Facial expressions and pair bonds in hylobatids. *American journal of physical anthropology*, 167(1), 108-123.
- Freeberg, T. M., Dunbar, R. I., & Ord, T. J. (2012). Social complexity as a proximate and ultimate factor in communicative complexity.
- Goodall, J. (1986). The chimpanzees of Gombe: Patterns of behavior. Cambridge Mass.
- Hatfield, E., Cacioppo, J. T., & Rapson, R. L. (1992). Primitive emotional contagion. *Review of personality and social psychology*, 14, 151-177.
- Hess, U., & Fischer, A. (2014). Emotional mimicry: Why and when we mimic emotions. *Social and Personality Psychology Compass*, 8(2), 45-57.
- Humphrey, N. K. (1976). The social function of intellect. In *Growing points in ethology* (pp. 303-317). Cambridge University Press.
- Jacoboni, M. (2009). Imitation, empathy, and mirror neurons. *Annual review of psychology*, 60, 653-670.
- Lavater, J. C., & Holcroft, T. (1853). *Essays on Physiognomy: Designed to promote the knowledge and the love of mankind*. William Tegg & Company.
- Mancini, G., Ferrari, P. F. & Palagi, E. (2013a). Rapid facial mimicry in geladas. *Scientific Reports* 3, Article number: 1527.
- Mancini, G., Ferrari, P. F., & Palagi, E. (2013b). In play we trust. Rapid facial mimicry predicts the duration of playful interactions in geladas. *PloS one*, 8(6).

- Maestripieri, D. (1999). Primate social organization, gestural repertoire size, and communication dynamics: a comparative study of macaques. *The evolution of language: Assessing the evidence from nonhuman primates*.
- McComb, K., & Semple, S. (2005). Coevolution of vocal communication and sociality in primates. *Biology letters*, 1(4), 381-385.
- Palagi, E. (2006). Social play in bonobos (*Pan paniscus*) and chimpanzees (*Pan troglodytes*): Implications for natural social systems and interindividual relationships. *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists*, 129(3), 418-426.
- Palagi, E. (2008). Sharing the motivation to play: the use of signals in adult bonobos. *Animal Behaviour*, 75(3), 887-896.
- Palagi, E., & Mancini, G. (2011). Play and primates: Social, communicative, and cognitive aspects of one of the most puzzling behaviour. *Atti della Società Toscana di Scienze Naturali Serie B*, 118, 121-128.
- Palagi, E., & Cordoni, G. (2012). The right time to happen: play developmental divergence in the two Pan species. *PLoS One*, 7(12).
- Palagi, E., Nicotra, V., & Cordoni, G. (2015). Rapid mimicry and emotional contagion in domestic dogs. *Royal Society open science*, 2(12), 150505.
- Palagi, E., & Scopa, C. (2017). Integrating Tinbergen's inquiries: Mimicry and play in humans and other social mammals. *Learning & behavior*, 45(4), 378-389.
- Panksepp, J. (2005). Affective consciousness: Core emotional feelings in animals and humans. *Consciousness and cognition*, 14(1), 30-80.
- Parr, L. A., Waller, B. M., & Fugate, J. (2005). Emotional communication in primates: implications for neurobiology. *Current opinion in neurobiology*, 15(6), 716-720.
- Parr, L. A., Cohen, M., & De Waal, F. (2005). Influence of social context on the use of blended and graded facial displays in chimpanzees. *International Journal of Primatology*, 26(1), 73-103.
- Pellis, S., & Pellis, V. (2009). The playful brain: venturing to the limits of neuroscience. *Oneworld*.
- Pfeifer, J. H., Iacoboni, M., Mazziotta, J. C., & Dapretto, M. (2008). Mirroring others' emotions relates to empathy and interpersonal competence in children. *Neuroimage*, 39(4), 2076-2085.
- Preston, S. D., & De Waal, F. B. (2002). Empathy: Its ultimate and proximate bases. *Behavioral and brain sciences*, 25(1), 1-20.
- Preuschoft, S. (2004). Box 3 Power and communication. *Cambridge Studies in Biological Studies in Biological and evolutionary Anthropology*, 56-60.
- Preuschoft, S., & van Hooff, J. A. (1995). Homologizing primate facial displays: A critical review of methods. *Folia Primatologica*, 65(3), 121-137.
- Schmidt, K. L., & Cohn, J. F. (2001). Human facial expressions as adaptations: Evolutionary questions in facial expression research. *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists*, 116(S33), 3-24.
- Scopa, C., & Palagi, E. (2016). Mimic me while playing! Social tolerance and rapid facial mimicry in macaques (*Macaca tonkeana* and *Macaca fuscata*). *Journal of Comparative Psychology*, 130(2), 153.
- Tomasello, M., & Zuberbühler, K. (2002). Primate vocal and gestural communication.
- Vick, S. J., Waller, B. M., Parr, L. A., Pasqualini, M. C. S., & Bard, K. A. (2007). A cross-species comparison of facial morphology and movement in humans and chimpanzees using the facial action coding system (FACS). *Journal of nonverbal behavior*, 31(1), 1-20.

Waller, B. M., & Dunbar, R. I. (2005). Differential behavioural effects of silent bared teeth display and relaxed open mouth display in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Ethology*, *111*(2), 129-142.

Waller, B. M., Vick, S. J., Parr, L. A., Bard, K. A., Pasqualini, M. C. S., Gothard, K. M., & Fuglevand, A. J. (2006). Intramuscular electrical stimulation of facial muscles in humans and chimpanzees: Duchenne revisited and extended. *Emotion*, *6*(3), 367.

Whiten, A., & Byrne, R. W. (1988). The Machiavellian intelligence hypotheses.

Whiten, A., McGuigan, N., Marshall-Pescini, S., & Hopper, L. M. (2009). Emulation, imitation, over-imitation and the scope of culture for child and chimpanzee. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *364*(1528), 2417-2428.

Wicker, B., Keysers, C., Plailly, J., Royet, J. P., Gallese, V., & Rizzolatti, G. (2003). Both of us disgusted in My insula: the common neural basis of seeing and feeling disgust. *Neuron*, *40*(3), 655-664.