



UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA

Dipartimento di Psicologia Generale

Corso di laurea Magistrale in Psicologia Cognitiva Applicata

Tesi di laurea Magistrale

La percezione del moto biologico negli animali

Biological motion perception in animals

Relatrice

Prof.ssa Lucia Regolin

Correlatore esterno

Dott. Massimo De Agrò

Laureando: Leonardo

Rassouli Baghi

Matricola: 1233562

Anno Accademico 2021/2022

INDICE

CAPITOLO 1: INTRODUZIONE	5
1.1 Gunnar Johansson e i primi studi	6
1.1.1 Utilizzo dei punti luminosi	6
1.2 Gli esperimenti di Johansson	9
1.2.1 I limiti temporali della percezione del moto biologico	12
1.3 Cosa significa moto biologico?	13
CAPITOLO 2: I QUATTRO LIVELLI DI ELABORAZIONE DEL MOTO BIOLOGICO	15
2.1 Un dibattito: informazioni globali o locali?	15
2.1.1 <i>Masking</i>	17
2.1.2 Una spiegazione alternativa	18
2.2 <i>Life detector</i>	19
2.2.1 <i>Life detector</i> come meccanismo innato	24
2.3 <i>Structure from motion</i>	28
2.4 <i>Action Recognition</i>	29
2.5 <i>Style recognition</i>	30
2.5.1 Identità	31
2.5.2 Genere	32
CAPITOLO 3: LA PERCEZIONE DEL MOTO BIOLOGICO NEGLI ANIMALI NON UMANI	34
3.1 I gatti di Blake	36
3.2 Primati non umani	39
3.2.1 I babbuini della Guinea	39
3.2.2 Gli uistiti e le differenze determinate dal sesso	42
3.3 Altri mammiferi	46

3.3.1 Cani.....	46
3.3.2 I ratti e il water maze task.....	48
3.3.3 Topi e preferenza spontanea.....	51
3.4 Uccelli	53
3.4.1 <i>Gallus gallus</i>.....	53
3.4.2 I piccioni utilizzano informazioni globali o locali?.....	54
3.5 I pesci sociali e lo shoaling	56
3.6 La percezione del moto biologico negli invertebrati	59
DISCUSSIONE.....	64
CONCLUSIONE.....	70
RIFERIMENTI BIBLIOGRAFICI	73

CAPITOLO 1: INTRODUZIONE

Il movimento degli organismi viventi rappresenta una tipologia particolare di moto fisico. Gli esseri umani e molte altre specie animali sono particolarmente sensibili a questi schemi di moto. I pattern di movimento esibiti dagli esseri viventi sono definiti “moto biologico” e forniscono un'ampia gamma di informazioni visive a chi li osserva. Quando viene percepito visivamente un essere vivente, tuttavia, vengono utilizzate molte altre tipologie di informazione visiva come colore, forma e profondità. Per studiare le informazioni contenute nel movimento biologico occorre separarle da altri segnali. Un metodo tradizionale per isolare il moto biologico da altre fonti di informazione nei contesti sperimentali consiste nel paradigma dei punti-luce in movimento: la procedura consiste nell'applicazione di piccole fonti di luce sopra le principali articolazioni (caviglie, ginocchia, anche, gomiti, polsi e spalle) di un attore (Johansson, 1973). Dopodichè, l'attore viene videoregistrato mentre cammina al buio. Manipolando la registrazione in modo che del camminatore rimangano visibili solo i punti connessi alle articolazioni principali si ottiene uno stimolo video raffigurante dei punti luminosi che si muovono su uno schermo nero, descrivendo la camminata umana. La percezione del moto biologico si indaga sottoponendo degli osservatori alla visione di questi stimoli. Lo studio della percezione del moto biologico consiste nell'indagine dei meccanismi cognitivi mediante i quali gli osservatori elaborano le informazioni fornite dal movimento dei punti-luce. Il tema centrale di questo elaborato è lo studio di questi meccanismi cognitivi negli animali non umani. Nel primo capitolo verrà introdotto l'argomento mostrando brevemente la storia dello studio della percezione del moto biologico. Nel secondo capitolo verrà introdotto un modello teorico che suddivide la percezione del moto biologico in quattro diversi livelli di elaborazione (Troje, 2008). Nel terzo capitolo saranno affrontati direttamente gli studi che coinvolgono animali non umani, fornendo una panoramica sui diversi paradigmi sperimentali utilizzati per studiare la percezione del moto biologico nelle diverse specie.

1.1 Gunnar Johansson e i primi studi

Il primo studioso che si occupò della percezione del moto biologico fu lo psicofisico svedese Gunnar Johansson. Questo autore, prima degli anni settanta, si era occupato principalmente di come gli esseri umani percepissero visivamente il movimento (non biologico) di figure semplici, come linee che cambiavano direzione e lunghezza durante il proprio tragitto (Johansson & Jansson, 1968). Nel 1973, l'interesse di Johansson si spostò verso un altro fenomeno psicologico riguardante la percezione del movimento: l'autore si chiese se la visione umana fosse in grado di rilevare, oltre alla direzione del moto, anche le differenze tra diversi tipi di movimento degli arti. L'intuizione alla base di questo ragionamento era che l'essere umano sarebbe stato in grado di distinguere immediatamente una persona che sta camminando da una che sta correndo o ballando, anche nel caso in cui queste tre azioni fossero eseguite con la stessa velocità. Inoltre, l'apparato visivo umano, secondo Johansson, sarebbe molto sensibile a eventuali piccole variazioni di questi pattern di movimento (Johansson, 1973). Partendo da questi presupposti, Johansson organizzò una serie di esperimenti che posero le basi per indagare il fenomeno psicologico della percezione del moto biologico. Prima di questi lavori, la ricerca si era concentrata su come il moto biologico venisse *generato* e non su come venisse *percepito*. Per analizzare questi fenomeni, Johansson decise di eliminare ogni indizio pittorico dai corpi in movimento percepiti dagli osservatori (colori, forme, profondità) e per farlo utilizzò la tecnica dei punti-luce in movimento.

1.1.1 Utilizzo dei punti luminosi

Ispirato dalla legge gestaltista "del destino comune" di Wertheimer (1923), dal lavoro di Green, (1961) e da un suo stesso studio del 1950 (Configurations in event perception), Johansson decise di utilizzare punti luminosi come vettori di movimenti di elementi in schemi di moto complesso, per studiare la percezione

del movimento biologico. La legge “del destino comune” di Wertheimer spiegava che, quando in una “*Gestalt*” statica costituita da uno schema di punti, alcuni si muovono in modo unitario, la forma statica viene “scomposta” e i punti in movimento andranno a formare una nuova unità. Questa legge sarà la base teorica su cui si fonderanno gli esperimenti che seguono. Johansson (1973) spiegò che due punti luminosi visti in movimento su uno sfondo senza struttura sono percepiti come punti finali su un’asta mobile, invisibile e rigida, così come quattro punti che rappresentano gli angoli di un quadrato forniscono informazioni visive sul movimento di tale quadrato rigido (Börjesson & von Hofsten, 1973; Johansson, 1950; Johansson & Jansson, 1968). Ispirato da queste leggi, Johansson (1973) fece notare che, da un punto di vista meccanico, le articolazioni del corpo umano altro non sono che punti terminali di ossa a lunghezza costante e, allo stesso tempo, punti di connessioni tra tali unità di movimento. La camminata umana, ad esempio, così come i movimenti di molti animali può essere descritta con la combinazione di diversi movimenti “simil-pendolo” (o movimento semirigido, vedi Vallortigara et al., 2005) delle estremità delle articolazioni (Johansson, 1973). Questi movimenti sono spesso combinati con la flessione della colonna vertebrale e le relazioni temporali nella serie di movimenti ripetuti del “pendolo” sono molto regolari (Johansson, 1973). Di conseguenza, furono selezionate le tracce di movimento delle articolazioni principali del corpo umano (caviglie, ginocchia, anche, gomiti, polsi e spalle) come elementi di movimento rappresentativi. L’idea di Johansson era che questi elementi di movimento, una volta isolati in assenza di indizi pittorici (forme, colori, profondità), sarebbero stati sufficienti ad evocare nell’osservatore la percezione visiva di un essere umano in movimento. Per ottenere questo effetto, Johansson avrebbe dovuto ideare degli stimoli che rispettassero questi requisiti. A tal proposito, lo scienziato, aveva pensato a due metodi simili tra loro per generare lo schema di movimento dei punti: una tecnica cinematografica (basata su lampadine attaccate alle articolazioni, che per problemi tecnici è stata scartata) e una tecnica video, che sarà effettivamente utilizzata negli esperimenti. Questa tecnica consisteva nella videoregistrazione di una persona che camminava con dei piccoli pezzi (15mm) di nastro adesivo

retroreflettente attaccati alle articolazioni principali (come si è detto sopra: caviglie, ginocchia, anche, gomiti, polsi e spalle), davanti a uno o due proiettori (1.000 – 4.000 W) montati molto vicino all’obiettivo della telecamera, in modo che quasi tutta la luce che avrebbe colpito il nastro sarebbe stata ripresa in video. Il risultato era un elevato contrasto di luminosità tra il nastro riflettente e lo sfondo. Il contrasto fu poi a sua volta massimizzato, così da ottenere un “supercontrasto”, con lo scopo di amplificare la differenza di luminosità tra i punti riflessi e il corpo del camminatore. Il controllo della luminosità era impostato vicino al minimo. Queste impostazioni di controllo determinano il blocco di tutti i segnali a eccezione di quelli ad alta intensità dei nastri riflettenti. Ciò che si ottenne da questa procedura fu rappresentato da una serie di punti luminosi con contorni netti che si spostavano su uno sfondo completamente scuro (Johansson, 1973). Tutti gli esperimenti sulla percezione del moto biologico fino ai giorni nostri si basano su questi punti luminosi che delineano una figura in movimento. Una volta creati questi stimoli, a Johansson non rimaneva che esporli a degli osservatori con l’idea di dimostrare che, tali soggetti, sarebbero stati in grado di identificare un essere umano in movimento anche senza indizi pittorici come forma, colori e profondità (Johansson, 1973).

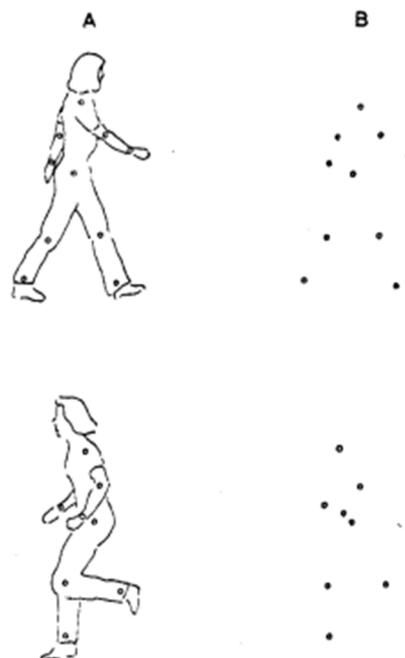


Figura 1 Contorni di un deambulatore (A); configurazione in punti-luce (B). Immagine da Johansson, 1973

1.2 Gli esperimenti di Johansson

Per dimostrare che un essere umano fosse realmente in grado di identificare un deambulatore umano senza l'aiuto di indizi pittorici, Johansson sottopose un gruppo di osservatori alla visione di filmati raffiguranti i display di punti-luce sopracitati. Gli stimoli rappresentavano un attore che camminava sulla scena da destra verso sinistra e viceversa, in una direzione fronto-parallela rispetto all'obiettivo della telecamera. La telecamera riprendeva circa otto passi dell'attore (avanti e indietro). L'inizio della deambulazione e il cambio di direzione erano al di fuori dell'angolo di registrazione, quindi sembrava che l'attore stesse entrando e uscendo dal campo visivo (Johansson, 1973). Una volta sottoposti alla visione di questi stimoli, tutti gli osservatori riferirono di aver visto un essere umano che camminava:

<<It always evokes the same spontaneous response after the first one or two steps: this is a walking human being!>> (Johansson, 1973)

Johansson affermò che l'osservatore non aveva la "libertà" né di combinare i punti in movimento in altri raggruppamenti con un atto di concentrazione, né di vedere questi elementi solo come una serie di punti non correlati tra loro. In un secondo esperimento, fu mostrato un attore (sempre sottoforma di punti-luce) che camminava verso l'obiettivo della telecamera in direzioni comprese tra gli 80 e i 45 gradi rispetto al piano fronto-parallelo (in altre parole il camminatore si spostava "in obliquo" rispetto alla telecamera). L'elaborazione dello stimolo, in questo caso, era geometricamente più complessa rispetto al precedente esperimento: in questa condizione, le distanze tra le articolazioni (costanti nel primo esperimento) variavano continuamente a mano a mano che il camminatore si avvicinava all'obiettivo della telecamera. Dopo la visione dei filmati che raffiguravano questi stimoli, analogamente al primo esperimento, ogni osservatore riferì di aver visto un essere umano che camminava. In un terzo esperimento, Johansson si chiese se gli osservatori fossero in grado di riconoscere una camminata umana anche quando il numero di elementi rappresentanti lo stimolo fosse ridotto. Nelle presentazioni standard i punti

raffiguranti il camminatore erano 10, in questo esperimento Johansson ne utilizzò solo 5 (raffiguranti le anche e le gambe). Ancora una volta, ogni osservatore riferì di aver visto un essere umano nell'atto di camminare (in particolare gli osservatori descrissero ciò che avevano visto come due gambe che camminavano o, talvolta, come le spalle di un uomo che camminava).

Come accennato sopra, Johansson, prima di occuparsi della percezione del moto biologico, per anni, si era impegnato nella ricerca sulla percezione visiva del movimento. I risultati di queste ricerche furono successivamente condensati in un modello per la percezione del movimento e dello spazio, ovvero il modello di analisi vettoriale. Il sistema geometrico di riferimento scelto per questa analisi, tuttavia, non era quello euclideo rappresentato da coordinate cartesiane, bensì la geometria proiettiva. Questo modello, che inizialmente era stato elaborato per studi sulla semplice percezione del movimento meccanico, fu utilizzato da Johansson anche per studiare e teorizzare i modelli di percezione del movimento biologico. Impiegando questo tipo di analisi, lo scienziato mostrò che nei pattern di movimento dei 10 punti-luce era presente una componente comune, ovvero il movimento oscillatorio dell'anca (e della spalla). In altre parole, la caviglia descrive un movimento oscillatorio relativo al movimento del ginocchio, che, a sua volta, descrive un movimento oscillatorio relativo all'anca, in una "gerarchia di sistemi di riferimento". L'anca, invece, descrive un movimento traslatorio rispetto al suolo. Un ragionamento analogo si potrebbe applicare alla gerarchia spalla-gomito-polso.

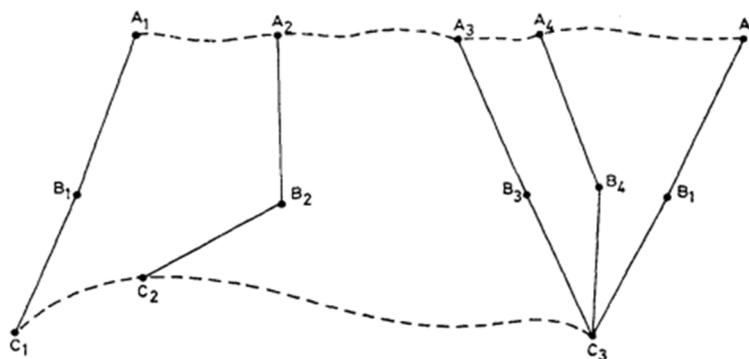


Figura 1 Analisi grafica del moto della gamba durante la camminata: sono raffigurate le traiettorie dell'anca (A), del ginocchio (B) e della caviglia (C). Immagine da Johansson, 1973.

Johansson utilizzò queste osservazioni per testare la validità del modello di analisi vettoriale applicato al moto biologico. Lo studioso si chiese se il riconoscimento della deambulazione umana a partire da 10 punti-luce fosse indipendente dal movimento di una componente traslatoria comune a tutti i punti-luce di un camminatore. Come mostrato in figura 3, le traiettorie dei punti-luce descrivono delle oscillazioni. L'oscillazione dei punti corrispondenti all'anca (e alla spalla) può essere considerata come composta da due componenti: una componente maggiore, che si sposta orizzontalmente e una minore, che si sposta verticalmente. Secondo Johansson, la componente maggiore comune a tutti e i 10 punti, non ha alcun ruolo decisivo per l'identificazione di questo modello da parte di un osservatore. Partendo a questa ipotesi, lo scienziato introdusse drastiche manipolazioni sperimentali nei display di punti-luce, allestendo tre esperimenti.

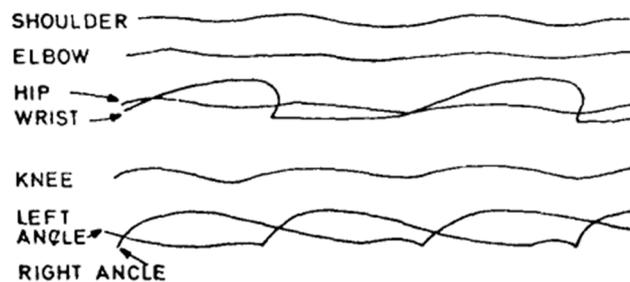


Figura 2 Traiettorie di tutti i punti-luce raffiguranti il deambulatore. Immagine da Johansson, 1973.

Il primo esperimento fu progettato per studiare l'effetto della sottrazione della componente traslatoria comune dai punti-luce dei display raffiguranti un camminatore. Nell'esperimento, venne sottratta solo la componente traslatoria orizzontale, lasciando il movimento "su e giù" come un piccolo residuo di movimento comune. Il risultato di questa manipolazione era uno stimolo raffigurante un essere umano che sembrava camminare sul posto. Tutti gli osservatori sottoposti alla visione di questo stimolo, riferirono immediatamente di aver riconosciuto una persona che camminava dai punti-luce. Alcuni osservatori riportarono l'impressione che l'uomo camminasse su una sorta di tapis roulant. Il terreno (invisibile agli osservatori) era percepito come un

movimento all'indietro (Johansson, 1973). Le risposte di riconoscimento corrette al 100% dell'esperimento 1 resero necessaria l'ulteriore manipolazione della quantità di informazioni fornite ai soggetti. Nel primo esperimento infatti, agli osservatori era stato mostrato un ciclo di deambulazione di dieci passi, quindi molto ripetitivo. Nel secondo esperimento, Johansson, con l'uso di un tachistoscopio, decise di mostrare la figura del camminatore per un lasso di tempo di 1.0 secondi (in termini di deambulazione rappresentava poco meno di un passo). Questa "frazione di passo" era stata estratta casualmente durante la camminata di un attore. Nonostante la durata limitata dell'esposizione, tutti gli osservatori riportarono di aver riconosciuto la figura di un essere umano dai punti-luce. Nel terzo esperimento, invece di sottrarre una componente di movimento comune, al deambulatore ne venne aggiunta una: al movimento iniziale di ogni punto-luce venne aggiunto un movimento extra. Questa componente aggiuntiva consisteva in un movimento circolare che copriva circa un terzo della distanza tra il piede e gli elementi della spalla. Anche in questo caso, tutti gli osservatori riportarono di aver visto un uomo camminare, anche se in modo strano, "ondulatorio" (Johansson, 1973).

I risultati dei tre esperimenti suggerivano che la sottrazione o l'aggiunta di componenti comuni ai movimenti degli punti-luce non disturbavano l'identificazione del camminatore da parte degli osservatori (Johansson, 1973).

1.2.1 I limiti temporali della percezione del moto biologico

I risultati ottenuti nel secondo degli ultimi tre esperimenti citati (l'esperimento con il tachistoscopio), spinsero Johansson a indagare ulteriormente gli aspetti temporali della percezione del moto biologico. Nel 1976, lo scienziato, dedicò uno studio dettagliato e un'analisi teorica proprio a questi aspetti. Johansson si chiese quale fosse l'intervallo di tempo limite per riconoscere un camminatore. L'esperimento consisteva, ancora una volta, nell'esposizione di un gruppo di osservatori a schermi raffiguranti dei display di punti-luce ritraenti un deambulatore. In questo caso, però, fu chiesto agli osservatori di fissare il centro dello schermo non appena veniva fornito un segnale. I tempi di

esposizione erano rispettivamente di 0.1, 0.2, 0.3 e 0.5 secondi. I “frammenti” di camminata erano stati selezionati casualmente da una registrazione continua, quindi la “porzione” del ciclo della camminata variava casualmente da esposizione a esposizione. Le videoregistrazioni vennero esposte in ordine crescente, partendo dal tempo di esposizione più breve (0.1 sec). I feedback verbali degli osservatori erano stati audioregistrati. Agli osservatori veniva comunicato solo che sarebbe stato mostrato loro “qualcosa” che si muoveva per un periodo di tempo molto breve. I risultati mostrarono che ogni osservatore era in grado di identificare una figura umana intenta a camminare quando il tempo di esposizione era di 0.2 secondi. Quando il tempo di esposizione era di 0.1 secondi, invece, solo quattro osservatori su dieci invece riportarono la risposta corretta, il che suggerisce che tale lasso di tempo rappresenti una sorta di soglia critica per la percezione di questo tipo di pattern. Questi risultati indicano che la sensibilità del sistema di analisi del moto biologico è molto alta e che è sufficiente un minimo spostamento coordinato nel flusso ottico per organizzare immediatamente i punti-luce in strutture percettive coerenti (Johansson, 1976).

1.3 Cosa significa moto biologico?

Nel corso degli anni, dagli esperimenti di Johansson (1973; 1976) in poi, il termine “movimento biologico” assunse significati molto diversi. Johansson (1973), ovviamente, utilizzò questo termine nel titolo del suo primo articolo sulla percezione del movimento umano. Utilizzando il termine “biologico” Johansson intendeva separarlo da altri tipi di movimenti, presumendo che il movimento umano fosse rappresentativo della tipologia di moto esibita da tutti i vertebrati (J. Cutting, 2013). Per molto tempo, i ricercatori nell’ambito della visione hanno comunemente usato il termine “movimento biologico” per riferirsi a display di punti-luce raffiguranti esclusivamente il movimento umano (Chouhourelou et al., 2013). Tuttavia, Johansson affermò esplicitamente in diverse occasioni che stava cercando un meccanismo cognitivo che analizzasse tutte le categorie di

movimento semirigido allo stesso modo (ad esempio, Johansson, 1976). In altre parole, il fine di Johansson era di indagare la percezione del movimento animale, in generale. Nonostante Johansson (1973) utilizzò il termine “movimento biologico” per riferirsi ai movimenti di tutti gli animali viventi (sia umani che non umani), i ricercatori nell’ambito della visione usarono questo termine, il più delle volte, per riferirsi a display raffiguranti esclusivamente esseri umani. Di conseguenza, in molti articoli successivi al lavoro di Johansson (1973), risulta poco chiaro se i ricercatori credano che i risultati dei loro esperimenti basati sulla tecnica dei punti-luce siano specifici per la percezione del movimento umano o riguardino la percezione visiva di ogni organismo vivente. Pertanto, il significato attuale del termine "movimento biologico" sembra mostrare delle ambiguità (Chouchourelou et al., 2013).

In questo elaborato, con “movimento biologico”, si intenderà “moto semirigido”, ovvero il tipo di movimento oscillatorio dei punti-luce tipico di tutti i vertebrati e di alcuni invertebrati (De Agrò et al., 2021). Nel moto semirigido alcuni punti mantengono una distanza fissa l'uno dall'altro (es. due punti posti vicini sullo stesso arto), ma possono comunque variare la loro distanza rispetto ad altri punti (ad esempio rispetto a punti posti sul busto, Vallortigara et al., 2005).

CAPITOLO 2: I QUATTRO LIVELLI DI ELABORAZIONE DEL MOTO BIOLOGICO

Finora si è parlato di percezione del moto biologico come di un fenomeno unitario: Johansson (1973; 1976), con i suoi esperimenti, ha indagato come il sistema visivo umano riesca ad integrare le informazioni fornite dai punti-luce in strutture coerenti. Tuttavia, la percezione del movimento biologico non consiste solo in questo tipo di processo. In questo capitolo verrà affrontata una teoria formulata dallo psicologo Nikolaus Troje (2008) che suddivide la percezione del moto biologico in quattro livelli di elaborazione completamente indipendenti tra loro.

2.1 Un dibattito: informazioni globali o locali?

Il paradigma sperimentale basato sui punti-luce ideato da Gunnar Johansson (1973) fu utilizzato in numerosi studi per indagare la percezione del moto biologico che, dagli anni ottanta circa, divenne una vera e propria branca della psicologia cognitiva. Come in tutti i campi del sapere, tuttavia, sorsero molti dibattiti riguardanti i meccanismi relativi alle complesse abilità visive coinvolte nella percezione del moto biologico. In particolare, si cercò di rispondere alla domanda: “fino a che punto la percezione del movimento biologico è guidata dall'elaborazione della struttura globale e fino a che punto invece è basata sull'elaborazione del movimento locale?” (Troje, 2008). Prima di affrontare direttamente le implicazioni di questa domanda occorre specificare che cosa si intenda con informazioni globali e locali:

- Le informazioni **globali** sono quelle provenienti dalla forma estratta dal movimento della totalità dei punti-luce. Quando l'osservatore è esposto a un classico display raffigurante un essere vivente in movimento, estrae una struttura sottostante ai punti-luce e, secondo diversi autori, si basa sulle informazioni ricavate da questa struttura per affrontare compiti di identificazione

o discriminazione. Ad esempio, in un classico compito di riconoscimento della direzione, il deambulatore puntiforme viene privato del movimento traslatorio globale (in altre parole, sembra che cammini su un tapis roulant). In questo caso, la struttura del deambulatore, fornisce informazioni sull'orientamento del deambulatore stesso nello spazio. Questa direzionalità, tuttavia, non è contenuta direttamente nel movimento ma piuttosto nella forma *estratta* dal movimento (Hirai et al., 2011). Come si vedrà in seguito, al contrario dei processi locali, i processi di elaborazione globale sono di natura acquisita e non innata (Troje, 2008).

- Le informazione **locali**, invece, sono fornite dalle relazioni tra i singoli punti-luce e dalle loro traiettorie simil-pendolo (semirigide) descritte da Johansson (1973). I meccanismi per l'elaborazione delle informazioni locali (oltre ad essere presenti ancestralmente negli animali, Vallortigara et al., 2005) hanno il ruolo di guidare l'attenzione sui movimenti animati e, di conseguenza, si ipotizza siano di natura pre-attentiva (Chang, 2009). Come verrà spiegato in seguito, in molte specie animali esiste un meccanismo che funge da "*rilevatore*" di organismi viventi che si basa proprio su queste informazioni, in via del tutto indipendente dalla configurazione globale (Troje & Westhoff, 2006).

Mentre alcuni autori credevano che l'elaborazione delle informazioni si basasse principalmente su segnali di movimento locali (ad esempio (Mather et al., 1992 o lo stesso Johansson, 1973), altri sottolineavano la centralità dei processi globali, relativi all'organizzazione spazio-temporale di tutti i punti-luce dei display (ad esempio, Beintema & Lappe, 2002; Bertenthal & Pinto, 1994). Un ruolo cruciale per i processi locali è stato evidenziato da Mather e colleghi (1992) che dimostrarono che le prestazioni nei compiti di discriminazione della direzione erano affidabili solo quando l'intervallo tra i fotogrammi dei punti-luce era di breve durata. Questa dimostrazione supportava l'idea di una preponderanza delle relazioni locali, in quanto, una volta compromesse, l'osservatore non era più in grado di ricevere informazioni dal display. In questo paragrafo tuttavia, ci si soffermerà sugli esperimenti condotti dai sostenitori dei processi globali, in quanto all'interno di questo quadro teorico è stata ideata una

tecnica di manipolazione dei punti-luce ancora oggi ampiamente utilizzata dalla ricerca. Gli autori che hanno evidenziato la rilevanza delle analisi globali per la percezione del movimento biologico, infatti, si sono serviti della tecnica del *masking*.

2.1.1 Masking

Negli esperimenti sulla percezione del moto biologico, l'utilizzo di "maschere" consiste nell'aggiunta di punti luminosi (statici o in movimento) con l'intento di "disturbare" la percezione del camminatore in movimento. Tramite l'uso di queste maschere si annulla la valenza informativa delle relazioni locali tra i punti agli occhi dell'osservatore, con il fine di evidenziare la centralità della forma globale del camminatore nel fornire informazioni riguardo l'identificazione della figura in movimento. In altre parole, il deambulatore target era incorporato in una serie di punti aggiuntivi posizionati casualmente (vedi figura 4). Questa tecnica è stata ampiamente impiegata dalla ricerca (Bertenthal & Pinto, 1994; Pinto & Shiffrar, 1999; Shipley, 2003). Bertenthal e Pinto (1994), ad esempio, utilizzarono questa tecnica per verificare se la struttura globale della disposizione dei punti-luce raffigurante una forma umana potesse essere percepita a prescindere dalle relazioni locali che formavano tale la struttura. In un primo momento i partecipanti venivano sottoposti alla visione di camminatori, orientati canonicamente e capovolti, in display che comprendevano la presenza di 60 punti aggiuntivi (maschere). Coerentemente con gli altri studi sull'effetto inversione (di cui si parlerà più diffusamente in seguito), il camminatore veniva individuato solo quando non era capovolto. Un secondo esperimento era designato a investigare ulteriormente se il rilevamento dei target del primo esperimento potesse essere attribuibile alla struttura globale o alle relazioni locali che erano presenti nei target e non nelle maschere. Sebbene questa interpretazione era già stata resa invalida dal fallimento nell'individuare camminatori capovolti (che contenevano le stesse relazioni locali dei target non capovolti), rimaneva possibile che il rilevamento delle relazioni globali interagisse con l'orientamento dei punti. Per valutare più direttamente questa possibilità furono manipolate le maschere cosicché le relazioni locali non

fossero più le uniche presenti. (Bertenthal & Pinto, 1994). Furono applicati tre tipi di maschere: maschere singole, triadi di arti (maschere che mantenevano le relazioni locali tipiche di braccia e gambe umane) e triadi casuali. Il rilevamento avvenne in presenza di triadi di arti, ma in tutte e tre le condizioni i risultati erano significativi, dimostrando che le prestazioni in questi compiti non dipendevano dal rilevamento di relazioni locali nei target in cui non sono presenti maschere (Bertenthal & Pinto, 1994).

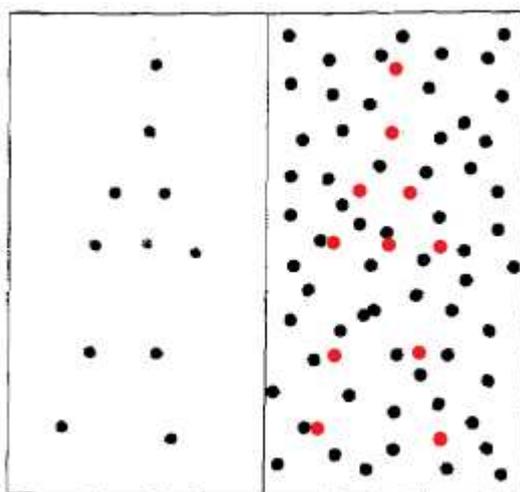


Figura 3 Esempio di masking. A sinistra un camminatore puntiforme e a destra una sua versione (in rosso) "mascherata" da altri punti (la colorazione rossa dei punti è stata aggiunta per fini esplicativi, non è presente nello stimolo originale). Immagine modificata da Bertenthal e Pinto, 1994.

2.1.2 Una spiegazione alternativa

Sebbene i sostenitori dell'elaborazione locale o globale ritengano cruciali meccanismi molto diversi, hanno in comune l'assunto che la percezione del movimento biologico sia un fenomeno unitario. Di recente, tuttavia, è risultato evidente che questo approccio dovrebbe essere abbandonato a favore di una visione multi-livello del fenomeno che potrebbe conciliare i ruoli di informazioni locali e globali (Chang & Troje, 2008; Troje, 2008). Il tema centrale di questo capitolo è proprio questo approccio teorizzato da uno dei ricercatori più prolifici all'interno del campo della percezione del moto biologico, lo psicologo Nikolaus Troje. Quest'ultimo infatti, sostiene che queste controversie possano essere

risolte solo riconoscendo che la percezione del movimento biologico non sia un fenomeno singolo, ma consista in diversi livelli di elaborazione che devono essere accuratamente distinti, sia concettualmente che sperimentalmente. Secondo Troje (2008), infatti, compiti come il rilevamento di un deambulatore puntiforme in un esperimento di *masking* (ad esempio Bertenthal & Pinto, 1994) o il riconoscimento della direzione verso cui si sposta un deambulatore (ad esempio Troje & Westhoff, 2006) potrebbero riguardare stadi di elaborazione molto diversi e non sono intercambiabili tra loro (Rutherford & Kuhlmeier, 2013). Come si vedrà nelle prossime righe, l'adozione di questa teoria porta con sé svariate implicazioni riguardanti la comprensione della percezione del movimento biologico e sembra ovviare ai problemi derivati dal dibattito sopra menzionato. Inoltre, l'applicazione di questa teoria, genera nuove ipotesi sullo sviluppo della percezione del movimento biologico, sia ontogeneticamente che evolutivamente (Troje, 2008). Nei prossimi paragrafi saranno analizzati i quattro livelli di elaborazione con cui Troje ha suddiviso il fenomeno della percezione del moto biologico. In ordine: *life detector*, *structure from motion*, *action recognition* e *style recognition*.

2.2 Life detector

Come accennato nel precedente paragrafo, informazioni globali e informazioni locali, secondo la visione di Troje, sarebbero elaborate da meccanismi cognitivi indipendenti tra loro e, di conseguenza, presentano caratteristiche differenti (Rutherford & Kuhlmeier, 2013). Secondo Troje, dal meccanismo responsabile dell'elaborazione locale, dipenderebbe un filtro visivo in grado di rilevare organismi viventi, ossia attribuire *animacy* a uno stimolo di movimento (Johnson, 2006). Questo filtro visivo, chiamato "*life detector*" è molto sensibile alle oscillazioni dei punti-luce tipiche del movimento semirigido. Prima di parlare direttamente di questo livello di elaborazione, tuttavia, occorre introdurre due tecniche sperimentali necessarie per dimostrarne l'esistenza:

- Lo ***scrambling*** è una tecnica di manipolazione dei punti luminosi che scompone la figura del camminatore, mantenendo l'oscillazione dei punti tipica

del moto semirigido. Ricombinando casualmente questi punti si ottiene una figura in movimento che non può essere ricondotta alla forma di nessun animale esistente. Questo stimolo sperimentale permette quindi di mantenere le relazioni locali tra punti (le traiettorie a pendolo descritte da Johansson) compromettendo tuttavia la struttura globale del camminatore. Di conseguenza, gli osservatori percepiscono un movimento di tipo biologico (semirigido) senza tuttavia riconoscere la figura semovente sottostante (Blake, 1993; Simion et al., 2008; Vallortigara et al., 2005).

- Il **capovolgimento del display** consiste nel mostrare un deambulatore puntiforme capovolto, in condizioni gravitazionali non familiari all'osservatore. Anche questa tecnica, come lo *scrambling* e il *masking* è nata con l'idea di contribuire alla risoluzione del dibattito "locale vs globale". In un display raffigurante un deambulatore capovolto, infatti, vengono preservate le relazioni locali tra i punti ma la struttura globale è rappresentata in una situazione di non-familiarità nei confronti dell'osservatore (Chang, 2009; Troje & Westhoff, 2006). Il capovolgimento del display sembra disturbare gravemente la percezione del moto biologico da parte degli osservatori (Simion et al., 2008). Questa compromissione è chiamata "effetto inversione" e influenza compiti come il rilevamento di un deambulatore "*mascherato*" (Bertenthal & Pinto, 1994) e la discriminazione della direzione (Bertenthal & Pinto, 1994).

In un lavoro del 2006 Troje e Westhoff utilizzarono queste due tecniche per indagare l'esistenza di questo "*life detector*". L'ipotesi di partenza era che gli osservatori esposti a display capovolti sarebbero stati in grado di rilevare la direzione del camminatore anche nel caso in cui le informazioni globali risultassero compromesse (*scrambled*) in quanto l'informazione sulla direzione, così come l'effetto inversione associato, è interamente trasportata dalle informazioni locali contenute nei piedi. Troje e Westhoff fecero notare che anche se il movimento di un corpo umano è generalmente non rigido, molte delle sue parti si muovono rigidamente. Le informazioni globali sono collegate alla struttura sottostante i punti-luce e alle distanze costanti tra le articolazioni. Il fatto che l'effetto inversione persista nei compiti di rilevamento che utilizzano

maschere (Bertenthal & Pinto, 1994) che renderebbero inutili tutte le informazioni locali, sottende un ruolo preponderante delle informazioni globali. Non sorprende, quindi, che l'effetto inversione nel movimento biologico sia stato attribuito a una compromissione dell'elaborazione globale. Consapevoli dell'importanza dell'elaborazione globale nel provocare l'effetto inversione nel movimento biologico, gli autori si impegnarono a dimostrare che esisteva una seconda causa, completamente indipendente dalla prima nel provocare questo fenomeno. Nel primo esperimento, gli autori confrontarono l'effetto inversione con l'effetto dovuto allo *scrambling*. Nei display *scrambled*, come si è spiegato, il movimento locale viene mantenuto intatto ma le traiettorie dei singoli punti vengono spostate casualmente all'interno dell'area del display, interrompendo completamente la coerenza strutturale della figura. Di conseguenza, il display *scrambled* non contiene informazioni globali. L'ipotesi degli autori era la seguente:

<< If the inversion effect is due to configural information processing, no inversion effect should be observed with scrambled biological motion. Here, we show that this is not the case, and we discuss an alternative explanation of the inversion effect in biological motion..>> (Troje & Westhoff, 2006)

Fu ideato un compito in cui ai partecipanti veniva chiesto di riportare la direzione percepita di un deambulatore puntiforme che camminava privo di componente traslatoria (sembrava che camminasse su una sorta di tapis roulant). Per dimostrare che i risultati ottenuti non erano limitati alla deambulazione umana, vennero utilizzati anche i display di un gatto e di un piccione che camminavano. In questo esperimento i display potevano essere orientati canonicamente oppure capovolti e la struttura dei camminatori poteva essere coerente o *scrambled*. I risultati mostrarono che la correlazione tra i due effetti (*scrambling* e effetto inversione) non era significativa: il calo delle prestazioni provocato dal capovolgimento era simile per i display con struttura coerente e *scrambled*. In altre parole, confrontando gli effetti provocati dallo *scrambling* e dal capovolgimento, emerse che i camminatori *scrambled* non capovolti contenevano informazioni sulla direzione. Considerando che i display

scrambled contenevano solo informazioni locali, questo fatto era incompatibile con la visione che l'effetto inversione fosse dovuto alla compromissione della struttura globale. Sulla base dell'ipotesi che le traiettorie locali dei punti contenessero informazioni rilevanti sulla direzione dei camminatori, Troje e Westhoff (2006) indagarono, in un altro esperimento, il ruolo specifico dei punti fissati nella posizione dei piedi nel fornire informazioni: una parte considerevole dell'effetto inversione, infatti, era trasportata da informazioni di tipo locale piuttosto che da configurazioni globali. Gli autori spiegano che il capovolgimento di un display consiste sostanzialmente in un ribaltamento speculare attorno ad un asse orizzontale e quindi interessa solo la componente verticale delle traiettorie dei punti-luce. Di conseguenza, gli autori si aspettavano che l'effetto inversione fosse principalmente veicolato da punti che mostravano un movimento verticale significativo. Nella deambulazione i punti-luce rappresentanti i piedi descrivono un movimento verticale maggiore rispetto agli altri punti. In questo esperimento venne quindi esaminata l'importanza informativa dei piedi, che influirebbero maggiormente sul movimento verticale di tutti i punti della struttura del camminatore. Oltre alle condizioni utilizzate nell'esperimento precedente, furono aggiunti più livelli al fattore inversione. Nella prima condizione furono capovolti solo i piedi mentre nella seconda furono capovolti tutti i punti tranne quelli che rappresentano i piedi. Le prestazioni registrate nelle prime quattro condizioni confermarono i risultati dell'Esperimento 1 (vedi figura 5). Dai risultati emerse che gli effetti provocati dall'inversione e dallo *scrambling* (quest'ultimo con tutti e quattro i livelli: niente, tutto, solo piedi, tutto tranne piedi) erano significativi e non interagivano tra loro. Inoltre, il capovolgimento dei soli piedi provocava un effetto molto più forte rispetto al capovolgimento di tutti i punti tranne i piedi (questo effetto è molto più forte negli stimoli *scrambled*).

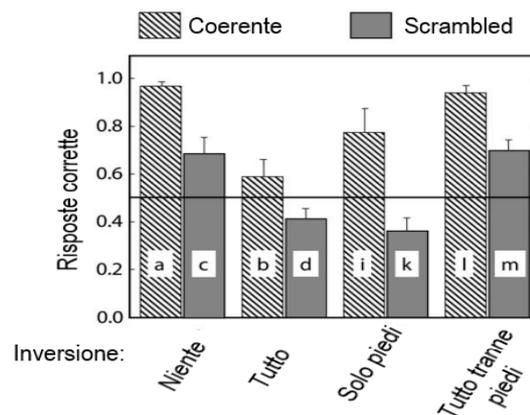


Figura 4 Tabella dei risultati dell' esperimento 3. Immagine tradotta da Troje e Westhoff, 2006.

Alla luce di questi risultati, secondo Troje e Westhoff (2006) l'effetto inversione potrebbe non essere un fenomeno unitario, ma operare su almeno due livelli di elaborazione, differenti e indipendenti tra loro: uno di questi livelli è basato su informazioni globali e sulla familiarità dell'orientamento della figura. A questo livello, la struttura capovolta di un display è più difficile da abbinare a un modello basato sull'esperienza rispetto a una struttura non capovolta. In questo livello di elaborazione, il movimento avrebbe solo il ruolo di collegare tra loro i punti-luce del display per formare la struttura del corpo, svolgendo una funzione analoga ai bastoncini che compongono uno "stickman" (Troje & Westhoff, 2006). Come si discuterà in seguito, questo livello di elaborazione è chiamato "structure from motion" e consiste nell'estrarre una struttura coerente dal movimento dei punti-luce (Troje, 2008). Oltre a un effetto inversione di questo tipo, secondo gli autori, ne esisterebbe un secondo, che opera in modo completamente indipendente rispetto alla coerenza della struttura del camminatore e dipende solo dal movimento oscillatorio dei punti-luce rappresentanti i piedi: la deambulazione di un animale terrestre, consiste nel sollevare i propri arti e, assecondando la forza di gravità, lasciarli ricadere. Secondo Troje e Westhoff (2006), questo tipo di pattern di movimento, dipendente dalla gravità, può rappresentare un'indizio affidabile per il rilevamento di un animale nel campo visivo di potenziali prede o predatori. In uno studio (Shipley, 2003) fu dimostrato che un display raffigurante una ginnasta che camminava sulle mani (e quindi a testa in giù) era facilmente riconoscibile dagli osservatori, mentre il riconoscimento risultava compromesso

se lo stesso display era presentato capovolto. Questo risultato suggerisce che gli indizi forniti dalla gravità sono utilizzati per interpretare il movimento biologico e hanno un ruolo cruciale nell'effetto inversione. Inoltre, come si vedrà nel prossimo sottoparagrafo, è stato dimostrato che i neonati umani e i pulcini appena nati mostrano una preferenza innata per il movimento biologico rispetto a punti-luce che si muovono rigidamente e ad altri stimoli di controllo (Simion et al., 2008; Vallortigara et al., 2005). Questi risultati supportano l'esistenza di un meccanismo innato presente sia nei sistemi visivi umano che in quelli di altri animali. Secondo Troje e Westhoff (2006), il fatto che sia relativamente facile avvicinarsi agli animali selvatici a bordo di un mezzo di trasporto, potrebbe essere dovuto all'assenza del tipico movimento dei piedi (o delle zampe, se si parla di animali non umani). Allo stesso modo, il movimento raso terra di un gatto a caccia può essere interpretato in termini di camuffamento della traiettoria verticale delle zampe (Troje & Westhoff, 2006).

2.2.1 Life detector come meccanismo innato

Per anni, uno dei principali problemi relativi alla ricerca sulla percezione del moto biologico ha riguardato la sua natura ontogenetica. Molti ricercatori si sono domandati se questo fenomeno fosse di natura innata o acquisito attraverso l'esperienza (Simion et al., 2008). Già nel 1973, nel suo primo paper riguardante la percezione del moto biologico, Johansson si chiedeva quanto fosse cruciale il ruolo dell'esperienza:

<< We would guess that there exists a heavy overlearning in seeing human walking, which makes it natural for us to see this motion pattern of the joints' motion as representing a walking man. Surely, experience plays a certain role, perhaps also a rather important role. We can, for instance, state that the identification of the perceived motion constellations as representing human walking must be an effect of previous experience. But saying that the perceptual grouping of elements is made meaningful by previous visual experience of

walking is not the same as saying that the grouping is determined by experience.>> (Johansson, 1973).

Adottando la visione multi-livello della percezione del moto biologico proposta da Troje (2008), tuttavia, occorre scomporre questo fenomeno in sotto-stadi se si intende indagare la sua origine. I diversi livelli di elaborazione del moto biologico si basano su informazioni diverse (locali o globali) e occorre affrontare ogni livello in modo indipendente se si intende indagarne l'origine.

Recentemente, due studi (Simion et al., 2008; Vallortigara et al., 2005), si sono occupati direttamente di verificare se il *life detector* sia una facoltà cognitiva innata o determinata dall'esperienza.

Lo studio dei pulcini appena nati e addestrati al buio ha fornito una ricca fonte di informazioni sulle predisposizioni presenti nel sistema visivo di questi animali alla nascita. In una serie di studi, è stato dimostrato che i pulcini hanno una predisposizione a prestare attenzione alla regione della testa e del collo delle galline (Johnson & Horn, 1988) e che nell'ambiente naturale questa predisposizione indirizza l'imprinting verso una specifica chiocciola (Horn, 2004). Sorprendentemente, tuttavia, questa predisposizione non era diretta solo a conspecifici: anche la testa e il collo di predatori di dimensioni simili a quelle di conspecifici rappresenterebbero stimoli salienti per i pulcini (Johnson, 2006). Se l'ipotesi che questo sia un meccanismo per rilevare altri organismi viventi fosse corretta, tuttavia, ci si potrebbe aspettare che sia presente prima di qualsiasi esperienza visiva (Johnson, 2006). Questa idea venne testata in uno studio che impiegava la tecnica dei punti-luce in cui i partecipanti erano pulcini appena nati allevati al buio (Johnson, 2006). Vallortigara e colleghi, nel 2005, testarono pulcini appena nati, privi di qualsiasi precedente esperienza visiva, con lo scopo di indagare se questi animali mostrassero una preferenza spontanea nei confronti di stimoli che rappresentavano un moto semirigido piuttosto che altri tipi di moto. I display di punti-luce raffiguravano rispettivamente una "gallina deambulante", un "movimento rigido", un "movimento casuale" e una "gallina *scrambled*" (Vallortigara et al., 2005).

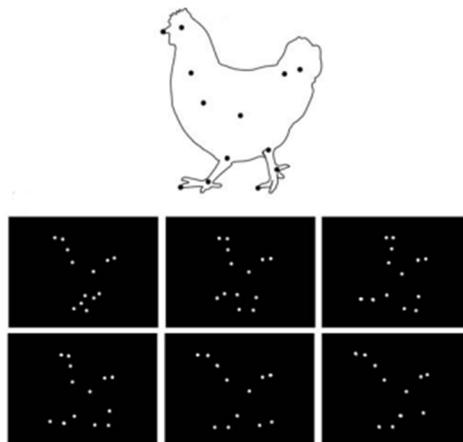


Figura 5 In alto: una rappresentazione grafica dei punti-luce sul corpo di una gallina. In basso: gli stimoli di moto biologico utilizzati nell'esperimento. Immagine da Vallortigara et. al., 2005.

Ogni pulcino venne sottoposto a un test di preferenza spontanea in cui l'animale veniva posizionato tra a due schermi che riproducevano due degli stimoli sopra citati. Durante ogni esposizione veniva misurato il tempo passato dal pulcino a prestare attenzione ai due schermi. In questo modo, accoppiando i diversi stimoli tra loro e confrontando il tempo di osservazione di ognuno di essi, si sarebbero ottenuti dati sulla preferenza del pulcino nei confronti di uno stimolo rispetto a un altro. Quando furono presentati simultaneamente i display "gallina deambulante" e "movimento rigido", i pulcini mostrarono una preferenza in termini di attenzione rispetto al display "gallina deambulante". Si osservarono risultati simili quando questo stimolo fu accoppiato con il "movimento casuale". Non emersero differenze tra la sequenza "gallina deambulante" e "gallina *scrambled*". I risultati mostrarono che i pulcini avevano nette preferenze nell'interagire con determinati tipi di movimenti: questi animali sembravano investire maggiore attenzione verso i display raffiguranti un moto semirigido (gallina deambulante e gallina *scrambled*) piuttosto che una preferenza specifica per la struttura della gallina. Lo stimolo "gallina deambulante" venne selezionata dai pulcini con la stessa frequenza della "gallina *scrambled*".

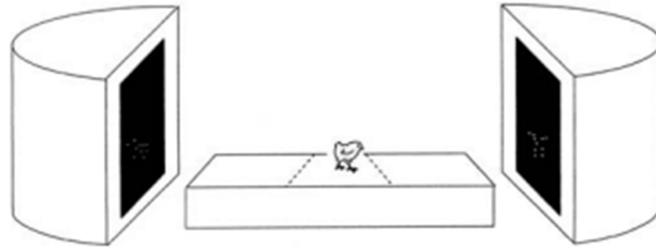


Figura 6 Rappresentazione schematica dell'apparato. Immagine da Vallortigara et. al., 2005.

Come controllo per questa ipotesi, fu utilizzato un display di punti-luce raffigurante un gatto, un potenziale predatore per i pulcini. Come previsto dagli autori, i pulcini, non mostrarono alcuna preferenza tra la gallina e il gatto, sebbene preferissero quest'ultimo alle sequenze di movimento casuali e rigide (Vallortigara et al., 2005). Questo fatto forniva un'ulteriore evidenza che i pulcini erano attratti esclusivamente dal moto oscillatorio locale dei punti-luce e non dalla struttura degli animali raffigurati nei display. Il fatto che i pulcini di questo esperimento fossero appena nati e allevati al buio, inoltre, suggerisce che questi animali possiedano già alla nascita (e quindi senza esperienze visive pregresse) un filtro visivo tale da permettergli di rilevare l'*animacy* da display di punti-luce. Secondo Vallortigara e colleghi (2005), è probabile che una tale predisposizione influisca sul tipo di stimolo su cui è più probabile che l'animale si "imprima" nel suo ambiente naturale. Infatti, la preferenza non era specifica per il movimento di una gallina, ma estesa a display raffiguranti il movimento di altri animali dotati di arti, persino potenziali predatori come i gatti (Vallortigara et al., 2005).

Nel 2008, Simion e colleghi, indagarono la presenza del *life detector* negli esseri umani alla nascita. Gli stessi display utilizzati per testare i pulcini appena nati negli studi sopracitati (animazioni di galline deambulanti), vennero presentati a neonati di due giorni di età. Per questo esperimento furono selezionati stimoli raffiguranti galline piuttosto che display di camminatori umani per escludere ogni possibilità che i neonati potessero aver avuto precedenti esperienze visive con il tipo di movimento rappresentato dagli display utilizzati (Simion et al., 2008). I neonati di questo studio reagirono in modo molto simile ai pulcini di Vallortigara e colleghi (2005), mostrando una preferenza spontanea

nei confronti di stimoli raffiguranti il movimento semirigido rispetto ad altri tipi di movimento. Inoltre, quando i display ritraenti le galline erano accoppiati con una loro versione capovolta, i neonati preferivano la versione originale. Questo fatto è in accordo con la teoria di Troje e Westoff (2006) affrontata nel precedente paragrafo, secondo cui esistono almeno due effetti inversione dovuti al capovolgimento del display: il primo è basato sulla familiarità del contenuto del display e veicolato da informazioni globali mentre il secondo si basa sull'orientamento della gravità ed è contenuto dalle informazioni locali (principalmente quelle contenute nei punti-luce rappresentanti i piedi). L'effetto inversione all'opera in questo caso è chiaramente del secondo tipo. Considerando l'età dei partecipanti (due giorni) e la non familiarità degli stimoli utilizzati, è improbabile che i risultati ottenuti da questo studio siano dovuti all'apprendimento. Sembra piuttosto che i neonati umani, come i pulcini, possiedano già alla nascita un filtro visivo in grado di rilevare l'*animacy* da display di punti-luce raffiguranti un movimento di tipo semirigido (Simion et al., 2008). Questi due studi (Simion et al., 2008; Vallortigara et al., 2005) forniscono forti evidenze relative alla natura innata del meccanismo di *life detection* nei vertebrati. Inoltre, come si approfondirà nel prossimo paragrafo, il fatto che i pulcini non abbiano mostrato preferenze tra il moto biologico di una gallina e quello di un gatto, suggerisce che la capacità di estrarre la struttura dal movimento dei punti sia un'abilità che si acquisisce con l'esperienza.

2.3 Structure from motion

I due studi citati nel precedente paragrafo, dimostrano che neonati umani e pulcini appena nati sono in grado di discriminare, in termini di preferenza visiva, il moto semirigido da altri tipi di movimento non biologico. Tuttavia, questi soggetti, non mostrarono preferenze tra un display semirigido raffigurante un essere vivente e una sua versione dalla struttura biologicamente non plausibile (*scrambled*) o display raffiguranti un potenziale predatore (un gatto, nel caso dei pulcini). In altre parole, questi animali, alla nascita, non sono in grado di

elaborare il *contenuto* dei display. Già con esperimenti di Johansson (1973; 1976), tuttavia, è stata dimostrata la capacità di osservatori (adulti) di estrarre una struttura coerente da display raffiguranti camminatori umani. Questo livello di elaborazione del moto biologico è stato definito “*structure from motion*” (Troje, 2008) e consiste nell'utilizzare informazioni provenienti dal movimento dei punti-luce per estrarre la struttura delineata dai punti. Nei display di Johansson, infatti, il movimento rappresenta l'unico indizio circa la natura dei camminatori raffigurati dai punti. Se si osservasse un frame statico dall'animazione di un camminatore puntiforme, il riconoscimento della struttura sottostante i punti risulterebbe compromesso (Johansson, 1973). Inoltre, le informazioni utilizzate dagli osservatori per estrarre la struttura dal movimento dei punti-luce, riguardano la conformazione corporea globale del camminatore (Rutherford & Kuhlmeier, 2013). Una volta individuata una creatura vivente (tramite informazioni locali, *life detection*), i suoi movimenti possono essere utilizzati per organizzare percettivamente una struttura corporea coerente e articolata mediante l'elaborazione globale del display (Troje, 2008). Il motivo per cui bambini e pulcini appena nati non mostravano preferenze tra diversi tipi di display, è dato dal fatto che lo stadio di *structure from motion*, al contrario del *life detector*, richiede apprendimento ed esperienza individuale (Jastorff et al., 2006; Troje, 2008). Infine, questo stadio di elaborazione è anche soggetto un effetto inversione, che però è indipendente rispetto quello che opera sul meccanismo di *life detection* ed è legato alla dipendenza dall'orientamento dell'elaborazione globale (Troje, 2008; Troje & Westhoff, 2006). Di questo livello di elaborazione si parlerà più ampiamente nel capitolo 3 di questo elaborato.

2.4 Action Recognition

A questo livello, le informazioni strutturali e cinematiche sono integrate in un sistema che classifica e categorizza l'azione (Troje, 2008). Già nel suo studio del 1973, Johansson, aveva sottoposto i suoi osservatori alla visione di display raffiguranti persone intente a svolgere azioni diverse dalla deambulazione (corsa, ciclismo, arrampicata, danza in coppia, ecc.). Dittirch, in uno studio del

1993, si occupò più da vicino del sistema di *action recognition*. In questo studio furono registrate dodici diverse azioni, che mostravano tre tipi di movimento:

-*Azioni locomotorie*: camminare (da sinistra a destra); salire le scale; saltare: saltare in avanti con i piedi uniti; saltare su una gamba sola.

-*Azioni strumentali*: martellare (colpire ripetutamente un chiodo con un martello); far rimbalzare una palla; mescolare (in una ciotola); sollevare una scatola dal pavimento (durante l'esecuzione delle azioni strumentali gli strumenti non erano visibili) (Dittrich, 1993).

-*Azioni sociali*: danza (una coppia che balla il valzer); boxe: (combattimento in coppia); saluto (una coppia che si stringe la mano); minaccia (una coppia che agita i propri pugni) (Dittrich, 1993).

I movimenti furono registrati in tre condizioni: in una prima condizione i punti-luce erano stati fissati nella posizione delle articolazioni; in una seconda condizione i punti-luce venivano fissati a metà strada tra le articolazioni (*inter-joint*); la terza condizione era identica alla prima ma i display erano presentati capovolti. Durante la presentazione degli stimoli, gli osservatori avevano il compito di premere un pulsante non appena avevano l'impressione di riconoscere un movimento. Inoltre, dovevano comunicare immediatamente che tipo di movimento avevano rilevato. Venne quindi misurato il tempo impiegato dagli osservatori a fornire una risposta verbale e la percentuale di correttezza del riconoscimento delle azioni. I risultati mostrarono che le azioni locomotorie furono riconosciute in minor tempo e con una percentuale di correttezza maggiore rispetto alle azioni sociali. Inoltre, le azioni strumentali sembravano più difficili da riconoscere rispetto alle altre due categorie di azioni. L'effetto della condizione *inter-joint* non influì in modo significativo sul riconoscimento. Al contrario, il livello delle prestazioni degli osservatori calava drasticamente quando i display erano presentati capovolti (coerentemente con altri studi sull'effetto inversione, vedi ad esempio Troje & Westhoff, 2006). Per interpretare questi risultati, l'autore suggerì che i diversi vincoli che si applicano alla percezione del movimento come l'analisi delle proprietà globali, le relazioni

temporali tra i punti e le informazioni di tipo semantico (riguardanti le rappresentazioni concettuali delle azioni), debbano essere integrati in un unico concetto (Dittrich, 1993). Secondo Dittrich, il processo di codifica dell'azione da un display di punti-luce coinvolge anche una codifica semantica che avviene nelle fasi iniziali dell'elaborazione delle informazioni sul movimento. In altre parole, secondo l'autore, l'estrazione della struttura delle azioni dai punti-luce e l'attribuzione di un significato, avvengono contemporaneamente nei sistemi cognitivi degli osservatori (Dittrich, 1993).

2.5 Style recognition

Una volta identificati sia l'agente (*structure from motion*) che l'azione (*action recognition*), questo livello di elaborazione consente agli osservatori di elaborare ulteriori informazioni dai display di punti-luce (Troje, 2008). Il meccanismo di *style recognition* ha la funzione di estrarre dal movimento informazioni come l'età, lo stato emotivo, il genere, i tratti della personalità e l'identità del camminatore (Troje, 2008). I seguenti studi (Cutting & Kozlowski, 1977; Kozlowski & Cutting, 1977) si riferiscono rispettivamente al riconoscimento dell'identità e del genere.

2.5.1 Identità

In uno studio del 1977 Cutting e Kozlowski, esposero sei osservatori a dei display di punti-luce ritraenti loro stessi. In altre parole, i display raffiguravano le camminate degli osservatori stessi. Ogni osservatore aveva il compito di visionare tutte e sei le camminate e riconoscere l'identità dei soggetti che camminavano. Gli osservatori dovevano anche fornire un giudizio sulla fiducia che nutrivano nei confronti della propria rilevazione. Emerse che il miglior osservatore era una ballerina ed era anche la seconda camminatrice più facile da riconoscere. Sebbene non sia stato fornito alcun feedback da parte degli sperimentatori, le prestazioni migliorarono nel corso dell'esperimento. Le risposte corrette aumentarono dal 27% per le prime tre presentazioni di

ciascuno dei sei camminatori, al 59% per le ultime tre. I giudizi di fiducia riflettevano il fatto che gli osservatori avevano consapevolezza di ciò che stavano facendo: quando erano completamente sicuri della loro risposta, fornivano risposte corrette nel 75% dei casi mentre quando mostravano incertezza, le risposte erano corrette solo al 24%. Gli autori si chiesero se questi risultati fossero determinati da una percezione diretta o da un problem solving cosciente: fin dalla prima prova, gli osservatori non avevano avuto difficoltà a individuare una persona che camminava nel display. La percezione sembrava essere diretta e immediata, come suggeriva Johansson (1973). Ciò che si chiesero Cutting e Kozlowski era se gli osservatori riconoscessero effettivamente l'identità del camminatore oppure basassero le proprie risposte sulla familiarità (crescente di prova in prova) nei confronti dei display di punti-luce. Di conseguenza, sperimentatori, chiesero agli osservatori *come* avessero riconosciuto i camminatori. A questa domanda nessun osservatore si riferì direttamente all'identità del camminatore: in altre parole, nessuno fornì risposte come <<Sembrava semplicemente che Marty camminasse>> o <<Ho visto Elaine camminare>>, sebbene le caratteristiche della domanda potessero aver portato a tale tendenza. Invece, gli osservatori tendevano a citare come indizi alcune caratteristiche critiche della configurazione dei display, come la velocità, l'elasticità, il ritmo dell'andatura, la quantità di oscillazione del braccio e la lunghezza dei passi. Ciò convinse gli autori che gli osservatori agissero in gran parte come risolutori di problemi consapevoli piuttosto che come "percettori diretti" di particolari individui che camminavano (J. E. Cutting & Kozlowski, 1977).

2.5.2 Genere

Gli stessi autori dello studio citato appena sopra (Kozlowski & Cutting), sempre nel 1977, si interessarono al fenomeno del riconoscimento del genere del camminatore, tramite il classico paradigma dei punti-luce. Nel primo esperimento vennero sottoposti degli osservatori dei display di punti-luce

raffiguranti sei camminatori: tre di genere maschile e tre di genere femminile. Gli osservatori avevano il compito di indicare il genere dei camminatori raffigurati nei display, presentati in ordine casuale. I risultati mostrarono che gli osservatori erano in grado di riconoscere il genere di un deambulatore da un display di punti-luce: fornite informazioni su spalla, gomiti, polsi, fianchi, ginocchia e caviglie, la percentuale di risposte corrette si aggirava intorno al 70%. In due esperimenti successivi fu dimostrato che esisteva una certa "grammatica" nell'andatura di ogni camminatore e che la perturbazione di questo schema diminuiva l'identificabilità del genere. Ad esempio, i camminatori di sesso femminile mostravano un'oscillazione maggiore delle braccia e si spostavano a maggior velocità rispetto ai camminatori di sesso maschile. La manipolazione del movimento delle braccia durante la deambulazione ridurrebbe quindi il riconoscimento del genere del deambulatore. In un altro esperimento gli autori si chiesero quali articolazioni erano necessarie per l'identificazione del sesso di un deambulatore e quali, in caso, sarebbero state sufficienti. Dai display furono sottratte diverse articolazioni sia dalla parte superiore del camminatore (spalla, gomito, polso) che dalla parte inferiore (anca, ginocchio, caviglia). In ciascuna delle condizioni gli osservatori furono in grado di identificare correttamente i camminatori. Sembrerebbe che qualsiasi punto-luce sulle articolazioni della parte superiore o inferiore del corpo sia sufficiente ma non necessario per il riconoscimento del genere di un camminatore (Kozlowski & Cutting, 1977).

CAPITOLO 3: LA PERCEZIONE DEL MOTO BIOLOGICO NEGLI ANIMALI NON UMANI

Fatta eccezione per l'esperimento sui pulcini (Vallortigara et al., 2005), tutte le ricerche affrontate finora si sono concentrate su come il moto biologico sia percepito dagli esseri umani. Esiste, tuttavia, tutta una serie di studi volti ad indagare questo fenomeno negli animali non umani.

Gli studi sulla percezione del moto biologico negli animali si possono suddividere in esperimenti di **condizionamento** e di **preferenza spontanea**. Negli studi che comportano un condizionamento, l'animale viene addestrato ad eseguire un compito che preveda la discriminazione tra display di punti-luce. Come si vedrà in seguito, gli esperimenti di condizionamento comportano diversi problemi metodologici: istruendo un animale a svolgere un compito, ad esempio tramite la somministrazione di ricompense, non si può controllare quale sia l'abilità che l'animale stia effettivamente apprendendo (ovviamente gli animali non possono fornire feedback verbali agli sperimentatori). L'animale, per superare una prova di discriminazione e ottenere la ricompensa, potrebbe affidarsi a strategie che non prevedano l'utilizzo dell'abilità che si sta indagando (ad esempio la memorizzazione dei singoli display). Invece, nei compiti di preferenza spontanea, di norma, non si forza l'animale nello svolgere un compito e si misurano, ad esempio, i tempi impiegati di fronte a un display come indice di preferenza (come nell'esperimento sui pulcini di Vallortigara e colleghi, 2005). Nel corso di questo capitolo verranno affrontati entrambi i tipi di esperimenti riguardanti gran parte delle specie animali testate negli ultimi 30 anni, facendo riferimento alla teoria multi-livello proposta da Troje (2008) discussa nel precedente capitolo. In particolare, ci si concentrerà sui meccanismi di **life detection** e **structure from motion**. Come già detto, questi meccanismi cognitivi agiscono in modo del tutto indipendente tra loro e presentano sostanziali differenze. Inoltre, per indagare la presenza di queste due funzioni cognitive negli animali, si utilizzano tecniche diverse:

- Il *life detector* è una funzione cognitiva di natura innata che permette agli animali di rilevare *animacy* da un display di moto biologico. Occorre ricordare che il *life detector* consiste nella sensibilità alle oscillazioni *simil-pendolo* (Johansson, 1973), tipiche dei punti-luce raffiguranti il movimento degli animali dotati di arti. È importante sottolineare che questo meccanismo sfrutta solo informazioni locali. Un animale dimostra di possedere questa capacità quando è in grado di discriminare il moto semirigido da altri tipi di moto non biologico. Tuttavia, questo rilevatore di *animacy* non consente all'animale di discriminare un display di moto biologico dalla sua versione *scrambled* o da un display di moto biologico raffigurante un altro soggetto (si veda Vallortigara et. al. 2005).
- Il meccanismo di *structure from motion* è la capacità di estrarre la forma di un essere vivente dal movimento dei punti-luce che lo rappresentano. Per dimostrare la presenza di questa abilità, occorre che l'animale sia in grado di discriminare tra loro i movimenti semirigidi di display raffiguranti soggetti diversi. A tal proposito, uno strumento molto utile è lo *scrambling*. Per discriminare un display di moto biologico dalla sua versione *scrambled*, infatti, necessario che l'animale sia in grado di estrarre la struttura dal movimento dei punti-luce, usufruendo di informazioni globali.

L'ordine di presentazione degli esperimenti trattati è legato alla vicinanza (o lontananza) filogenetica dell'animale in esame rispetto all'essere umano, partendo dai primati non-umani fino ad arrivare ai ragni saltatori, con il fine di fornire un'idea su come questo fenomeno si sia evoluto (o sia apparso più volte in modo indipendente), di specie in specie. Tuttavia, per introdurre l'argomento, nel prossimo paragrafo, verrà affrontato il primo studio che indagò la percezione del moto biologico negli animali non umani.

3.1 I gatti di Blake

Il primo autore che si occupò della percezione del moto biologico in animali non umani fu uno psicologo di nome Randolph Blake, che nel 1993 ideò diversi esperimenti con lo scopo di analizzare questo fenomeno nei gatti (*Felis silvestris catus*). Tramite tecniche di condizionamento operante, addestrò due gatti a selezionare una sequenza di animazione raffigurante il movimento biologico premendo con il naso uno dei due tasti situati in linea con due schermi. In ogni prova, ai gatti vennero mostrati due monitor raffiguranti delle sequenze animate contenenti 14 punti-luce. Uno dei due monitor rappresentava una sequenza raffigurante un gatto che camminava (moto biologico) mentre l'altra mostrava una delle numerose sequenze di animazione di controllo (Blake le chiamò "foil"). Queste sequenze *foil* rappresentavano diversi tipi di movimenti, via via più simili al moto biologico:

- *Random motion*: 14 punti che si muovevano in direzioni casuali (Blake, 1993);
- *Brownian motion*: 14 punti che si muovevano in direzioni casuali, con l'estensione spaziale del movimento da un fotogramma all'altro corrispondente a quella rappresentata nella sequenza originale ritraente un gatto deambulante (Blake, 1993);
- *Positionally scrambled motion*: i punti mantenevano esattamente gli stessi movimenti del display del gatto che cammina, ma con le posizioni di partenza spazialmente randomizzate. Questa sequenza conservava intatte le relazioni locali dei punti sconvolgendo la struttura globale. Se il gatto fosse stato in grado di discriminare questo stimolo dal moto biologico avrebbe dimostrato di essere in grado di estrarre la struttura dal movimento dei punti (Blake, 1993);
- *Phase-scrambled motion*: i punti mantenevano le stesse posizioni spaziali del gatto deambulante e solo le fasi iniziali della camminata erano *scrambled*. Questa sequenza ricordava un gatto zoppicante, che muoveva gli arti con una "sincronia innaturale" (Blake, 1993).

Una fase di condizionamento iniziale prevedeva la presentazione della sequenza di movimento biologico accoppiata a uno stimolo di controllo raffigurante dei punti statici. Dopo aver imparato questo compito, i gatti dovettero discriminare la sequenza di moto biologico accoppiata di volta in volta con uno degli stimoli *foil* precedentemente elencati.

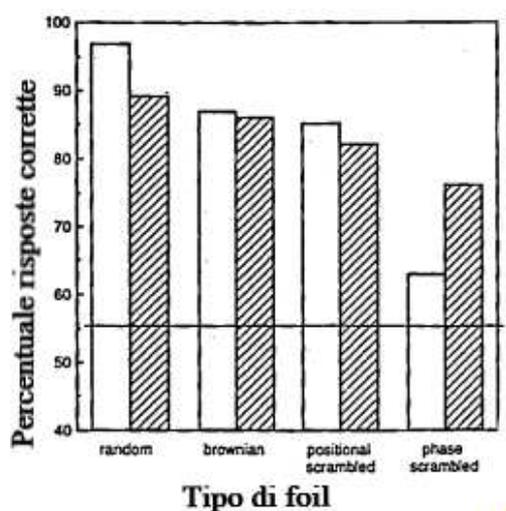


Figura 8 rappresentazione grafica dei risultati del compito di discriminazione. I colori differenti delle barre rappresentano i due diversi gatti. Immagine tradotta da Blake, 1993.

Come mostrato nella figura 8, i gatti riuscirono a discriminare il moto biologico da tutti i *foil* con cui venne accoppiato. Il fatto che i gatti riuscissero a discriminare i display di moto biologico da quelli *positionally scrambled* e *phase scrambled* sembra suggerire che questi animali utilizzino informazioni globali per superare il compito. In altre parole, i gatti sembrano essere in grado di estrarre la struttura dal movimento dei punti-luce (*structure from motion*). In un secondo momento, Blake (1993), indagò ulteriormente questo aspetto testando uno dei due gatti in compiti di discriminazione tra diversi stimoli di moto biologico e le corrispettive versioni *positionally scrambled*: per dimostrare che l'apprendimento del compito non riguardava la memorizzazione di una particolare sequenza di movimento, ma piuttosto l'elaborazione della struttura globale del moto biologico, Blake, invertì la direzione della camminata dello stimolo biologico (da destra a sinistra, direzione opposta agli stimoli standard). Il gatto riuscì a discriminare con successo lo stimolo dalla sua versione *positionally scrambled*. Per verificare se il gatto fosse in grado di trasferire il

riconoscimento del moto biologico a un'attività diversa dalla camminata, venne generato lo stimolo di un gatto in corsa. Anche in questo caso il gatto riuscì a discriminarlo dalla sua controparte *scrambled*. Blake, inoltre, testò l'abilità di discriminare un display capovolto di un gatto che camminava da una sua versione *positionally scrambled*. I risultati mostrarono che in questo caso i gatti risposero casualmente. Questo risultato fornisce un'ulteriore prova riguardo al fatto che i gatti utilizzino informazioni globali: infatti, se il display è presentato con un orientamento capovolto (e quindi non familiare) l'estrazione della struttura dal movimento risulta compromessa. Da questo punto di vista i gatti si comportano in modo simile agli esseri umani (vedi capitolo 2; Bertenthal & Pinto, 1994; Sumi, 1984). Il gatto, infine, venne testato su un altro display di punti-luce biologicamente non plausibile raffigurante un gatto che camminava a una velocità 3 volte superiore a quella appropriata per la deambulazione (camminava con la velocità che avrebbe un gatto in corsa). Anche in questa condizione le risposte corrette non superarono la soglia del caso. La spiegazione è dovuta al fatto che la velocità dello stimolo non era coerente con la sua struttura. Questo risultato sembrava fornire un'ulteriore prova a favore del fatto che i gatti non avessero memorizzato la disposizione dei singoli punti ma si fossero basati sulla loro plausibilità biologica (basata in questo caso sulla coerenza tra velocità e struttura estratta dal movimento).

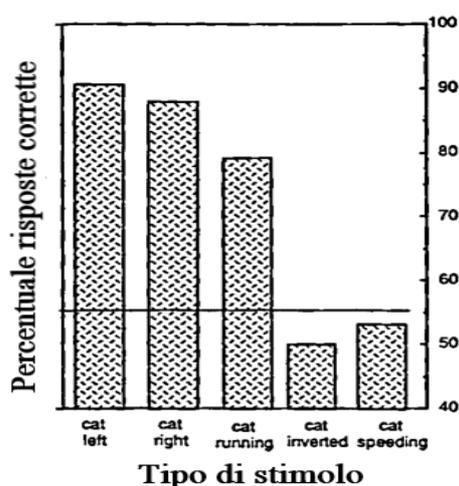


Figura 9 Rappresentazione grafica dei risultati ottenuti dal gatto nei compiti di discriminazione tra i diversi tipi di stimoli e le loro versioni *positionally scrambled*. Immagine tradotta da Blake, 1993.

Tutti questi risultati (vedi figura 9), portarono alla conclusione che i gatti siano in grado di percepire il movimento biologico da sequenze di punti-luce e che per farlo si siano serviti di informazioni globali. Sembrava che i gatti percepissero il movimento biologico in termini di connessione delle articolazioni in una gerarchia di sistemi di riferimento (ad esempio, la zampa si muove in base al movimento della gamba, vedi Johansson, 1973). L'importanza della gerarchia era evidenziata dalla relativa difficoltà di discriminare il *Phase-scrambled motion* dal movimento biologico standard. Questa particolare sequenza *scrambled* preservava le connessioni e disturbava solo i collegamenti cinematici tra vettori di movimento adiacenti. L'orientamento della gerarchia, inoltre, sembrava essere un fattore cruciale, poiché il gatto testato falliva nella discriminazione nella condizione di capovolgimento del display (Blake, 1993). I risultati di questi esperimenti furono le prime evidenze di percezione del moto biologico in animali non umani. Lo studio di Blake fu il primo di una lunga serie di lavori riguardanti questo fenomeno.

3.2 Primati non umani

Il primo gruppo di animali che sarà affrontato, è quello dei primati, gruppo di cui anche l'essere umano fa parte. Intuitivamente si potrebbe pensare che le scimmie, nei compiti di percezione del moto biologico, siano tra gli animali più simili all'uomo tra quelli testati, essendo "*i nostri parenti più prossimi*". Esistono relativamente pochi esperimenti che indagano questo fenomeno nei primati non umani, ma tutti hanno fornito risultati inaspettati rispetto a specie più *lontane* dall'uomo.

3.2.1 I babuini della Guinea

Nel 2007, Parron e colleghi, esaminarono la percezione del moto biologico in 4 babuini della Guinea (*Papio papio*) tramite compiti di discriminazione forzata tra due display di punti-luce. L'ipotesi di partenza degli autori era che le informazioni globali dei punti-luce fossero un fattore critico per il riconoscimento del contenuto biologico del display e, di conseguenza, venne studiato il

contributo di questo tipo di informazioni durante compiti di discriminazione tra display di moto biologico e le rispettive versioni *scrambled*. Come già detto, lo *scrambling* annulla la valenza informativa dei segnali globali, mantenendo le relazioni locali tra i punti (Simion et al., 2008; Troje & Westhoff, 2006). Di conseguenza, il mancato riconoscimento di un display di moto biologico da un display *scrambled* suggerisce che l'animale non stia interpretando la struttura globale fornita dal movimento dei punti-luce (*structure from motion*). Partendo da questo presupposto, Parron e colleghi (2007) idearono tre esperimenti. Tramite tecniche di condizionamento operante (basato sulla somministrazione di ricompense alimentari), gli autori addestrarono i babbuini a discriminare un display di moto biologico raffigurante un essere umano che camminava, dalla sua versione *scrambled*. Quando tutti gli esemplari raggiunsero il criterio di prestazione (80% di risposte corrette), furono esposti a tre nuovi tipi di display di punti-luce raffiguranti rispettivamente un essere umano che danzava, un essere umano che spingeva un oggetto e un babbuino che camminava. I risultati mostrarono che i babbuini non riuscirono a discriminare questi tre nuovi tipi di stimoli dalle loro rispettive versioni *scrambled*. Gli autori ipotizzarono che questa mancanza di generalizzazione era dovuta al fatto che i babbuini non codificavano la dimensione biologica degli stimoli e quindi non erano in grado di trasferire la discriminazione ai nuovi stimoli biologici presentati. In un secondo esperimento, Parron e colleghi (2007), confrontarono le prestazioni di discriminazione tra un display di moto biologico di un camminatore e la sua versione *scrambled* nelle condizioni in cui entrambi i display erano presentati capovolti o con un orientamento canonico. L'ipotesi era che l'elaborazione del contenuto dei display potesse dipendere da due fonti di esperienza indipendenti: la familiarità con i soggetti reali rappresentati dai display (gli esseri umani in carne ed ossa che i babbuini incontravano quotidianamente) e la familiarità con i display stessi, dovuta alle presentazioni ripetute durante il training. Se con il capovolgimento dei display l'effetto inversione fosse stato più accentuato per lo stimolo di moto biologico rispetto a quello *scrambled*, l'orientamento canonico del camminatore rappresenterebbe uno stimolo saliente per i babbuini dimostrando che gli animali, riuscirebbero in qualche

misura a percepire la struttura dell'uomo all'interno del display. Se invece con la presentazione dei due stimoli capovolti l'effetto inversione avesse influenzato la percezione dei display allo stesso modo, avrebbe significato che gli animali non erano in grado di elaborare il contenuto biologico degli stimoli. In altre parole, il confronto degli effetti inversione tra i display biologici e *scrambled* avrebbe fornito indicazioni sulla percezione da parte dei babbuini del reale contenuto biologico dei punti-luce. I babbuini mostrarono una chiara riduzione delle prestazioni quando gli stimoli vennero presentati capovolti. Inoltre, l'effetto inversione non era più forte per gli stimoli biologici rispetto agli stimoli *scrambled*. Questo risultato sembra fornire un'ulteriore evidenza riguardo al fatto che i babbuini non siano in grado di elaborare il contenuto biologico dei punti-luce. In un terzo esperimento, venne utilizzata una nuova procedura in cui gli stimoli utilizzati nei test di trasferimento consistevano in punti-luce standard e *scrambled* in cui metà inferiore del display (le gambe) era presentata sopra la metà superiore (il busto). Questo tipo di stimolo è chiamato "*shifted*". È importante sottolineare che questa manipolazione avrebbe interrotto la struttura generale della configurazione corporea senza alterare la cinematica e le relazioni spaziali dei punti che compongono ciascuna parte. Gli stimoli *shifted* vennero utilizzati per testare l'ipotesi che i babbuini ricordassero le configurazioni nel loro insieme. L'uso di questa strategia sarebbe stato appropriato nel caso in cui il riconoscimento fosse impossibile per entrambi i display (standard e *scrambled*) *shifted*, perché la condizione di *shifting* altererebbe drasticamente la struttura complessiva di ciascun display. Dai risultati di questo esperimento emerse che i babbuini erano in grado di discriminare i display standard dai display *scrambled* anche in condizione di *shifting*. L'insieme dei risultati escludeva l'ipotesi che i babbuini avessero memorizzato gli stimoli nel loro insieme, poiché, in quel caso, questi animali avrebbero fornito risposte casuali. L'ipotesi di Parron e colleghi era che, piuttosto, i babbuini abbiano adottato una modalità di elaborazione globale che è stata applicata alle sotto-configurazioni piuttosto che agli stimoli nel loro insieme. Questa idea è coerente con i risultati dei primi due esperimenti: nel primo esperimento, la mancanza di generalizzazione a nuovi display può

essere spiegata da un'elaborazione basata su informazioni globali. Infatti, le strutture globali (e le sotto-configurazioni) dei display non familiari erano molto diverse rispetto agli stimoli di training. Il fatto che nel secondo esperimento l'effetto inversione abbia influenzato in misura simile i display standard e *scrambled*, sembra avvalorare ulteriormente questa ipotesi (Parron et al., 2007). Interpretando questi risultati nel quadro teorico proposto da Troje (2008), sembrerebbe che i sistemi visivi dei babbuini non includano un meccanismo di *structure from motion*, non riuscendo a interpretare il contenuto dei punti-luce. Nonostante questi animali interpretino il moto biologico utilizzando informazioni globali, sembrano in grado di raggruppare tra loro solo delle sotto-configurazioni di punti-luce e di basarsi su questa strategia per svolgere il compito di discriminazione.

3.2.2 Gli uistiti e le differenze determinate dal sesso

Parron e colleghi (2007), testando i babbuini, dimostrarono che, sebbene i soggetti potessero discriminare il movimento biologico dal movimento non biologico, non erano necessariamente in grado di riconoscere la natura gli stimoli del movimento biologico. Tuttavia, era possibile che le procedure metodologiche utilizzate non avessero consentito una valutazione accurata della sensibilità dei soggetti al contenuto biologico degli stimoli. Nello studio di Parron e colleghi (2007) fu utilizzata una procedura di condizionamento e questo potrebbe aver influenzato l'elaborazione delle caratteristiche degli stimoli su cui i soggetti basavano la discriminazione (Brown et al., 2010). Negli esperimenti di condizionamento, come si è detto a inizio capitolo, è molto difficile controllare quale abilità l'animale stia effettivamente apprendendo, in quanto non può comunicare direttamente con lo sperimentatore. In un lavoro del 2010, Brown e colleghi, analizzarono la percezione del moto biologico nello uistiti comune (*Callithrix jacchus*), una specie di scimmia del Nuovo Mondo di piccole dimensioni (la lunghezza del corpo è di circa 14 cm). Questi primati si adattano bene alle condizioni di cattività, alla manipolazione, al campionamento

e alle procedure sperimentali e sono facili da mantenere in gruppi familiari in cattività, ovviando al problema dello stress talvolta riscontrabile nei macachi e nei babuini più grandi che spesso vengono tenuti in gabbia singolarmente (Hearn, 1983).



Figura 10 Due esemplari di *Callitrix jacchus*. Immagine da Brown et. al., 2010.

Brown e colleghi, per indagare la percezione del moto biologico negli uistiti, sottoposero 14 esemplari (7 maschi e 7 femmine) a prove non premiate in un apparato ideato per adattarsi alle caratteristiche comportamentali di questa specie. Questo apparato (vedi figura 11) consisteva nel monitor di un computer il cui schermo era completamente ricoperto da un foglio di cartone nero, ad eccezione di una piccola area circolare situata metà inferiore dello schermo. Gli stimoli apparivano sul monitor all'interno di un'area circolare. Sull'area visibile dello schermo, da un lato fu montato un contenitore cavo per la visualizzazione senza base né coperchio e, dall'altro lato, venne realizzato un coperchio rimovibile che copriva il completamente contenitore. Era quindi necessaria la rimozione del coperchio per visualizzare lo schermo. Prima del test, gli uistiti furono addestrati a rimuovere il coperchio dal contenitore con il fine di cercare vermi della farina. Nell'area visibile del monitor venivano trasmesse cinque diverse sequenze di punti-luce: un modello di una gallina deambulante, una struttura statica dei punti rappresentanti la gallina e delle sue versioni capovolte, *scrambled* e rotanti (rigide). Venne utilizzato il modello di una gallina perché nessuno degli uistiti aveva avuto precedenti esperienze visive di questo

animale (né ovviamente della sua rappresentazione puntiforme). Il display capovolto venne utilizzato per indagare l'importanza dell'orientamento della gravità nella percezione del moto biologico da parte degli uistiti. Lo stimolo *scrambled* fu utilizzato per testare la sensibilità degli uistiti alla coerenza biologica del display. Infine, fu utilizzato uno stimolo statico rotante della gallina, prodotto selezionando casualmente un fotogramma dello stimolo della gallina deambulante e facendolo roteare rigidamente attorno al proprio asse verticale (il risultato era un oggetto con la struttura di una gallina che non conteneva informazioni rilevanti sul movimento). Questo modello fu utilizzato per escludere ogni possibilità che gli uistiti fossero sensibili a movimenti che non fossero di natura semirigida (Brown et al., 2010).



Figura 11 Uistiti che si avvicina all'apparato (1) e dopo aver rimosso il coperchio (2) visiona il contenuto del tubo (3) ispezionandolo al suo interno (4). Immagine da Brown et. al. 2010.

Gli sperimentatori videoregistrarono tutte le sessioni di test e il comportamento degli uistiti venne valutato sulla base dei criteri di visualizzazione (il tempo passato con lo sguardo diretto verso l'area visibile del monitor) e di ispezione attiva dello schermo. I risultati rivelarono che le femmine di uistiti preferivano (in termini di tempo e attenzione) i display di moto biologico rispetto a tutte le altre condizioni: Essendo in grado di distinguere il modello di moto biologico dalla sua versione statica rotante, dimostrarono di essere in grado di elaborare anche la rilevanza biologica del movimento semirigido. Inoltre, poiché mostrarono preferenze verso il modello di moto biologico rispetto alla sua versione capovolta, dimostrarono di essere sensibili all'orientamento gravitazionale dei

display. Infine, la preferenza nei confronti dei modelli di moto biologico rispetto agli stimoli *scrambled*, dimostrò che le femmine di uistiti riuscirono a elaborare anche le informazioni riguardanti la struttura globale di un display. La discriminazione di quest'ultimo stimolo era particolarmente importante perché richiedeva che gli uistiti fossero sensibili sia alla cinematica locale dei punti dello stimolo (*life detector*) che alle informazioni globali dei punti-luce (*structure from motion*). Inoltre, in presenza di display di moto biologico, le femmine avvicinavano il proprio muso fino a 1-2 cm dallo schermo, probabilmente per raccogliere informazioni olfattive dallo stimolo biologicamente saliente (gli uistiti fanno molto affidamento sull'olfatto, Lazaro-Perea, 2001). Le femmine di uistiti non si comportarono in questo modo con nessun altro stimolo. Dopo il pattern di moto biologico, lo stimolo capovolto ricevette il maggior numero di ispezioni da parte delle femmine ottenendo significativamente più movimenti della testa rispetto al frame statico. Poiché i movimenti della testa sono considerati una forma di esplorazione visiva utilizzata per raccogliere informazioni sulla profondità, questi risultati suggerirono che gli uistiti potrebbero aver cercato di interpretare il display capovolto. Secondo gli autori, considerando che gli uistiti sono una specie arborea e che nella colonia venivano spesso osservati appesi a testa in giù, potrebbe essere che abbiano avuto precedenti esperienze visive con modelli di moto biologico (cioè assistenti umani e altri uistiti) con questo orientamento gravitazionale, ma solo quando i segnali vestibolari indicavano che l'osservatore era capovolto. Di conseguenza, l'incompatibilità tra segnale vestibolare e informazioni visive potrebbe aver indotto l'ispezione attiva dello schermo. Tutti i comportamenti elencati finora, tuttavia, sono stati osservati solo nelle femmine di questa specie. Nei maschi di uistiti testati non emersero differenze significative a livello di preferenza nei confronti dei diversi display. Brown e colleghi (2010) spiegarono questo fenomeno riferendosi alle differenze comportamentali tra sessi nei primati: le femmine dei primati acquisiscono più facilmente nuovi modelli di comportamento (Bachevalier et al., 1989), risolvono più rapidamente nuovi compiti alimentari (Yamamoto et al., 2004) e sono più reattive nei confronti di oggetti nuovi rispetto ai maschi (Rouff et al., 2005). È possibile che la differenza riscontrata in questo studio possano essere dovute a

una differenza di sesso nella risposta a oggetti non familiari. Considerando che la differenza di sesso era significativa solo per lo stimolo di moto biologico, sembrerebbe che livelli di curiosità più elevati nelle femmine rispetto ai maschi siano specifici per il rilevamento di organismi viventi non familiari (Brown et al., 2010).

3.3 Altri mammiferi

3.3.1 Cani

Essendo le scimmie molto vicine all'essere umano da un punto di vista filogenetico, rappresentano una sorta di canale preferenziale per la ricerca nell'ambito della psicologia comparata. Tuttavia, tra le specie non umane, anche i cani (*Canis lupus familiaris*) rappresentano un modello animale ideale per esaminare questi problemi (Ishikawa et al., 2018). I cani da compagnia hanno frequenti interazioni sociali con altri cani e esseri umani, sono molto sensibili nei confronti di segnali sociali e comunicativi umani (sguardo, direzione della testa e gesti di indicazione, Hare & Tomasello, 2005) e possono riconoscere visivamente l'identità di un individuo (Racca et al., 2010), le sue espressioni facciali (Müller et al., 2015) e le sue emozioni (Albuquerque et al., 2016). I cani, inoltre, sembrano presentare diverse personalità che ricordano i tipi di personalità umana (Gosling et al., 2003) e possono essere caratterizzate lungo le dimensioni di nevroticismo, estroversione, gradevolezza e apertura (Kovács et al., 2016). Per questo motivo, in diversi esperimenti riguardanti la percezione del moto biologico nei cani, questi animali sono stati sottoposti alla visione di display ritraenti esseri umani (Eatherington et al., 2019; Ishikawa et al., 2018; Kovács et al., 2016). Già nel 2016, uno studio (Kovács et al.) dimostrò che i cani mostrano una certa sensibilità nei confronti del movimento biologico, ma non vennero indagati i ruoli di informazioni globali e locali nell'elaborazione dei display di punti-luce. Intenzionati ad approfondire questi aspetti, Eatherington e colleghi, nel 2019, sottoposero 24 cani alla visione di

display di punti-luce raffiguranti sia esseri umani che cani. L'intenzione degli autori era di stabilire quali processi di elaborazione dei punti-luce entrassero in gioco quando i cani erano esposti a display ritraenti specie diverse con differenti strutture corporee. A tal proposito, manipolando gli stimoli raffiguranti le due diverse specie (esseri umani e cani), furono generati degli stimoli *scrambled* e capovolti. Si ricorda che lo *scrambling* e il capovolgimento del display annullano la valenza informativa rispettivamente della struttura globale e della cinematica dei punti locali. Ai cani furono presentate le diverse condizioni degli stimoli (orientamento e configurazione) appaiate tra loro. Gli stimoli raffiguranti esseri umani e cani erano quindi presentati nelle seguenti combinazioni:

- Orientamento canonico non-*scrambled* vs capovolto non-*scrambled*
- Orientamento canonico *scrambled* vs capovolto non-*scrambled*
- Capovolto non-*scrambled* vs capovolto non-*scrambled*
- Capovolto *scrambled* vs capovolto non-*scrambled*
- Orientamento canonico non-*scrambled* vs orientamento canonico *scrambled*
- Orientamento canonico non-*scrambled* vs capovolto *scrambled*

Per valutare la preferenza dei cani venne misurato il tempo di visualizzazione impiegato dagli animali nei confronti degli stimoli.



Figura 12 Rappresentazione del setup sperimentale. Immagine da Eatherington et. al., 2019.

I risultati mostrarono che i cani prestavano maggior attenzione a display raffiguranti conspecifici orientati canonicamente a prescindere dallo *scrambling*. Inoltre non furono riportate preferenze da parte dei cani rispetto a nessuna condizione dei display raffiguranti esseri umani. Questi risultati suggeriscono che i sistemi cognitivi dei cani elaborino solo informazioni locali: il fatto che i cani non abbiano mostrato preferenze tra display *scrambled* e non *scrambled* suggerisce che non abbiano estratto la struttura globale di questi display dal movimento dei punti-luce (*structure from motion*). Al contrario, preferendo i display a orientamento canonico a quelli capovolti, i cani si dimostrarono in grado di elaborare informazioni locali. Come accennato nel capitolo 2 (si veda Simion et al., 2008), la sensibilità all'orientamento della gravità è una delle capacità innate facenti parte del meccanismo di *life detection*. Un'ulteriore prova dell'esistenza del *life detector* nei sistemi visivi dei cani sta nel fatto che questi animali non mostrarono preferenze tra display raffiguranti esseri umani nelle condizioni di capovolgimento e orientamento canonico. Secondo Eatherington e colleghi (2019), ciò è dovuto al ruolo delle informazioni locali veicolate dai piedi nel processo di *life detection* (Troje & Westhoff, 2006). Il *life detector* presente nel sistema cognitivo dei cani, potrebbe infatti essere "sintonizzato" sul movimento delle zampe specifico dei quadrupedi e non dei bipedi. Nonostante i cani abbiano avuto molte esperienze visive relative alla deambulazione umana, da questi risultati sembra che non siano attratti dall'andatura bipede. Questo fatto sembra supportare ulteriormente l'idea che il *life detector* sia un meccanismo innato e totalmente indipendente dall'apprendimento (Eatherington et al., 2019).

3.3.2 I ratti e il water maze task

Ispirati dal già citato studio di Troje & Westhoff del 2006 (in cui si dimostrò che il movimento locale dei piedi, legato all'orientamento della gravità, fornisce informazioni cruciali per il rilevamento della direzione del movimento), MacKinnon e colleghi, nel 2010, indagarono la percezione del moto biologico in sei ratti (*Rattus norvegicus domestica*), esaminando quali strategie potessero utilizzare questi animali per discriminare la direzione di un camminatore

puntiforme. L'apparato consisteva in un labirinto d'acqua modificato (per informazioni sul water maze task si veda Morris, 2008), costituito da una vasca circolare e da un inserto in plexiglas a forma di Y. In una estremità dell'inserto a Y venne posizionato un divisorio in plexiglas nero, che divideva l'inserto in due bracci. Uno di questi bracci conduceva a una piattaforma di fuga in plexiglas trasparente. La vasca era stata riempita d'acqua miscelata con vernice bianca atossica per garantire che i ratti non potessero vedere la posizione della piattaforma. I display di punti-luce venivano trasmessi su un monitor posto vicino alle estremità dei due bracci (vedi figura 13). L'esperimento consisteva nel collocare i ratti nella vasca (nella zona opposta al monitor) con il compito di nuotare verso i due bracci, uno dei quali portava alla piattaforma di fuga. Per raggiungere la piattaforma, i ratti avrebbero dovuto orientarsi basandosi su diversi tipi di segnali visivi che apparivano sul monitor. Questi segnali fungevano da indicazioni per segnalare ai ratti la posizione della piattaforma, di prova in prova.

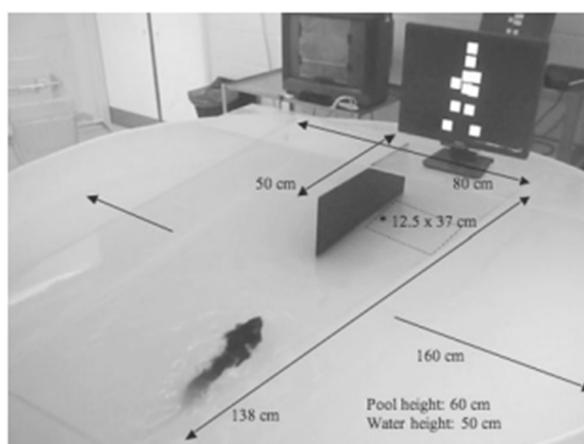


Figura 13 Labirinto d'acqua modificato per l'esperimento. Immagine da Mackinnon et. al., 2010.

Il raggiungimento della piattaforma di fuga decretava la conclusione di ogni prova. Nel caso in cui il ratto non fosse riuscito a raggiungere la piattaforma, la prova sarebbe stata considerata conclusa una volta trascorsi 60 secondi. L'esperimento consisteva in un training composto da 4 fasi (in cui il ratto avrebbe imparato a discriminare le direzioni dei camminatori) e in 2 test. Durante la prima fase di training, i ratti impararono a utilizzare il monitor del computer come segnale visivo che indicava la posizione della piattaforma. In

una seconda fase, il segnale che indicava la piattaforma era fornito dall'illuminazione del monitor (nero o bianco). Durante la fase 3, lo schermo o era completamente nero o mostrava un display di 11 punti-luce raffiguranti un camminatore umano (senza componente traslatoria, come se camminasse su un tapis roulant). Una metà dei ratti fu esposta a un deambulatore che camminava verso sinistra, mentre l'altra metà a un deambulatore che camminava verso destra. Durante la fase finale di training, in ogni prova, ai ratti venne presentato uno dei due camminatori che si spostava verso sinistra o verso destra. Per metà degli animali, la piattaforma era situata nel braccio sinistro e destro rispettivamente per le direzioni della camminata sinistra e destra. L'altra metà dei ratti fu addestrata con l'associazione opposta tra posizione della piattaforma e direzione del camminatore. Alla fine del training, tutti i ratti furono in grado di raggiungere la piattaforma di fuga e quindi di utilizzare le informazioni di movimento contenute nei display di punti-luce per discriminare con successo la direzione del movimento dei camminatori. MacKinnon e colleghi, una volta raggiunto il criterio di prestazione da parte di ogni ratto (70% di prove corrette), sostituirono il camminatore della quarta fase di training con un essere umano che camminava all'indietro (privo di movimento traslatorio). In questi display, la struttura globale estratta dal movimento e le informazioni locali dei singoli punti-luce (ad esempio i punti posti sui piedi) fornivano segnali contrastanti riguardo alla direzione del movimento. Lo scopo di questo test era di verificare se i ratti utilizzassero solo informazioni globali estratte dal movimento (*structure from motion*) o piuttosto informazioni contenute nel movimento locale dei piedi (*life detector*) per riconoscere la direzione di un camminatore. In un secondo test, gli sperimentatori sostituirono di nuovo il camminatore umano con un display di punti-luce raffigurante un gatto. Gli autori ipotizzarono che la sensibilità alle oscillazioni semirigide dei punti che costituivano le zampe del gatto avrebbero potuto fornire indizi sulla direzione dell'animale. Si ricorda, le informazioni locali contenute nelle zampe degli animali, forniscono indizi direzionali completamente indipendenti rispetto alla struttura globale dei display (Troje & Westhoff, 2006). Pertanto, venne ipotizzato che i ratti sarebbero stati in grado di trasferire il riconoscimento della

direzione di un essere umano a quella di un gatto. In entrambi i test, i ratti non furono in grado di discriminare la direzione veicolata dai nuovi stimoli. In altre parole, i ratti non riuscirono a discriminare la direzione quando le informazioni contenute nel movimento locale dei piedi e nella configurazione globale fornirono loro informazioni contrastanti sulla direzione del camminatore. Inoltre non furono in grado di riconoscere la direzione quando venne presentata loro a una struttura corporea non familiare (un display raffigurante un gatto). Secondo MacKinnon e colleghi, le informazioni locali contenute nelle zampe, non erano sufficienti per i ratti per estrarre la direzione dal movimento. Sembra piuttosto che, per i ratti, sia necessario integrare sia le informazioni locali delle zampe (o piedi) che le informazioni sulla struttura globale per discriminare la direzione di un camminatore. Questo esperimento dimostra che i ratti possono effettivamente percepire il movimento biologico, in quanto possono imparare a rilevare la direzione del movimento contenuta nei punti-luce di un camminatore privo di componente traslatoria. I risultati, tuttavia, dimostrano che i topi non riescano a trasferire questa capacità a display con una struttura globale non familiare. In altre parole, i topi non sono riusciti ad estrarre una “regola” generale che gli permettesse di elaborare la direzione di display nuovi (MacKinnon et al., 2010).

3.3.3 Topi e preferenza spontanea

Come già discusso sopra, i compiti di condizionamento e di scelta forzata, si sono dimostrati non ottimali nella ricerca sulla percezione del moto biologico (Brown et al., 2010). Oltre al ratto, un altro roditore venne esaminato riguardo la percezione del moto biologico, ma questa volta in esperimenti di preferenza spontanea. Nel 2018, Atsumi e colleghi, esaminarono 24 topi (*Mus musculus*) chiedendosi se questi animali fossero in grado di discriminare, senza alcun addestramento, display raffiguranti dei conspecifici da stimoli di controllo. Gli autori adoperarono un test di socialità a tre camere per roditori (si veda ad esempio Moy et al., 2004). Questo apparato rappresenta un test standardizzato utilizzato per esaminare il fenotipo comportamentale relativo alla capacità di comunicazione sociale in una determinata razza di topo. Attraverso questo test,

viene misurato il tempo trascorso nella camera in presenza di un conspecifico familiare o estraneo rispetto al soggetto. In questo esperimento, l'apparato consisteva in una scatola rettangolare a tre camere. Le pareti divisorie erano realizzate in plexiglass trasparente, con piccole aperture rettangolari, che consentivano l'accesso in ciascuna camera. Per presentare gli stimoli visivi ai topi, fu montato un piccolo monitor a parete (vedi figura 14).

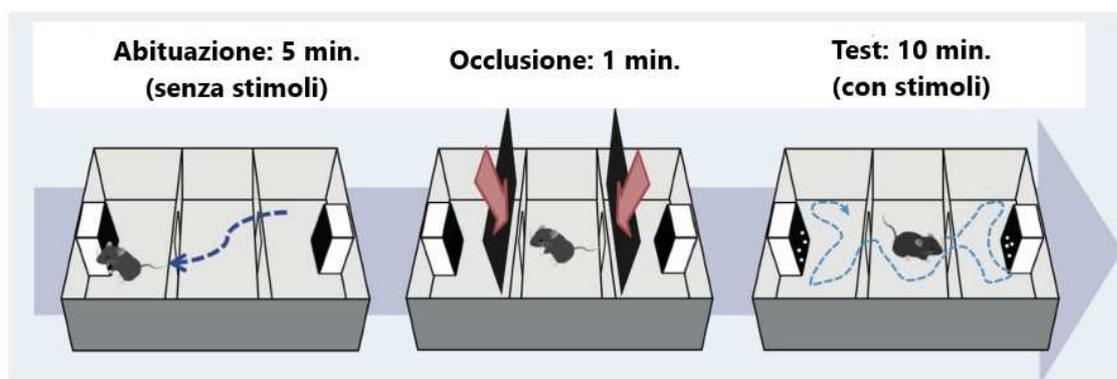


Figura 14 Rappresentazione dell'apparato e della procedura di test. Immagine tradotta da Astumi et. al., 2018

In questo esperimento, una metà dei topi fu sottoposta a un “*movie test*” mentre l’altra metà degli individui a uno “*static image test*”. Il movie test consisteva nel riprodurre nei monitor delle camere dell’apparato rispettivamente uno stimolo di moto biologico (un topo che camminava) e la sua versione *scrambled*. Due monitor trasmettevano simultaneamente lo stimolo di moto biologico e lo stimolo *scrambled*. L’ipotesi degli autori era che se i topi fossero stati in grado di estrarre la struttura dal movimento dei punti-luce (*structure from motion*), avrebbero trascorso una quantità di tempo significativamente diversa nella camera che riproduceva l’animazione di moto biologico rispetto alla camera degli stimoli *scrambled*. Lo static image test invece, prevedeva la riproduzione delle versioni statiche degli stessi item utilizzati nel movie test e la sua utilità era di determinare se la disposizione dei punti potesse influenzare il comportamento dei topi. Ciò che emerse dai risultati del movie test fu che i topi passavano più tempo nella camera con gli stimoli *scrambled* piuttosto che in quella con gli stimoli standard. Secondo Atsumi e colleghi, questo risultato derivava dal fatto che i topi avevano estratto informazioni sul movimento corporeo dei conspecifici dai display di moto biologico ma la relativa novità dei

display *scrambled* suscitò maggior interesse in loro, portandoli a passare più tempo in quelle camere. È riportato che i topi mostrano preferenze nei confronti di conspecifici sconosciuti, rispetto a individui familiari (Moy et al., 2004). Considerando i risultati di questo esperimento, i topi avevano maggior familiarità con le strutture globali dei display raffiguranti conspecifici non *scrambled*. La preferenza dei topi nei confronti dei display *scrambled*, quindi, può essere spiegata da una preferenza generale dei topi nei confronti di stimoli nuovi. Inoltre, il fatto che i topi abbiano mostrato una preferenza tra due display di moto semirigido, significa che questi animali abbiano elaborato le informazioni provenienti dalla struttura globale piuttosto che locale. La capacità di elaborare informazioni globali suggerisce che i topi possiedano un meccanismo di *structure from motion* che gli permetta di decodificare il contenuto dei display mediante l'elaborazione del movimento dei punti-luce.

3.4 Uccelli

3.4.1 *Gallus gallus*

I pulcini degli uccelli dell'ordine dei galliformi rappresentano un gruppo animale d'elezione riguardo le indagini sulla predisposizione sociale in quanto offrono vantaggi come la presenza di un sistema senso-motorio complesso e di meccanismi di apprendimento rapido già alla nascita (imprinting filiale, vedi Rosa-Salva et al., 2021). Come già detto, la percezione del moto biologico è una funzione cognitiva con svariate implicazioni sociali. Di conseguenza, i pulcini rappresentano la specie animale (dopo l'essere umano) che vanta il maggior numero di studi dedicati a tale fenomeno. Uno studio riguardo la percezione del moto biologico nei pulcini (*Gallus gallus domesticus*) è già stato citato nel capitolo 2 di questo elaborato (Vallortigara et al., 2005).

Ricapitolando, nello studio di Vallortigara e colleghi, venne dimostrato che pulcini appena nati senza alcuna precedente esperienza visiva, alla loro prima esposizione a display di punti-luce, mostravano una preferenza spontanea nell'avvicinarsi ai modelli di movimento biologico, suggerendo una predisposizione e una preferenza innata nei confronti di questo genere di stimoli

(Vallortigara et al., 2005). In uno studio successivo (2006), Vallortigara e Regolin indagarono l'influenza dell'orientamento della gravità dei display sulle preferenze di pulcini appena nati. I ricercatori sottoposero questi animali alla visione di display raffiguranti galline deambulanti orientate in modo canonico o capovolte (entrambi gli stimoli erano privi di movimento traslatorio). A metà dell'esposizione dei display, la direzione verso cui le galline puntiformi camminavano venne invertita (sia nelle animazioni a orientamento canonico, sia in quelle capovolte). Ciò che emerse da questo esperimento fu che i pulcini allinearono i loro corpi con la direzione del movimento della gallina che camminava (orientamento canonico) e si ri-allinearono seguendo il cambiamento di direzione dello stimolo. Tuttavia, di fronte all'animazione della gallina capovolta, i pulcini orientarono i loro corpi in modo casuale rispetto allo stimolo. Questi risultati suggeriscono che i pulcini nascono con una predisposizione innata nei confronti dell'orientamento della gravità. Secondo Vallortigara e Regolin, questa sensibilità innata nei confronti delle relazioni dinamiche specificate dalla cinematica del movimento sarebbe di grande importanza per elaborare il movimento degli oggetti visivi. Inoltre, la predisposizione all'orientamento gravitazionale riscontrata in questi esperimenti sembra essere in linea con l'idea che il movimento locale delle zampe fornisca informazioni cruciali per il funzionamento del *life detector*, presente già alla nascita nei pulcini (Troje & Westhoff, 2006; Vallortigara et al., 2005)

3.4.2 I piccioni utilizzano informazioni globali o locali?

La percezione del moto biologico nei piccioni fu indagata nel 1998 da Dittrich e colleghi in un esperimento in cui questi animali impararono, tramite un training, a discriminare diversi display di punti-luce tra loro. Nell'esperimento, una classe di stimoli consisteva in display di piccioni che beccavano e l'altra in display raffiguranti altri movimenti (Dittrich et al., 1998). Nonostante non sia chiaro se i piccioni abbiano utilizzato meccanismi di "*action recognition*", questo esperimento dimostra che i piccioni possono essere addestrati a discriminare

due display di punti-luce raffiguranti configurazioni diverse. Troje e Aust, nel 2013, si interessarono direttamente alla questione relativa alle strategie utilizzate dai piccioni per estrarre informazioni dai display, interrogandosi, in particolare, su quali tipi di informazioni (globali o locali) utilizzassero i piccioni per interpretare la direzione di un camminatore. 8 piccioni viaggiatori (*Columba livia*) furono addestrati e testati all'interno di una Skinner box modificata per l'esperimento. Prima dell'esperimento i piccioni furono sottoposti a un training: l'addestramento iniziò con una procedura standard di autoshaping che fu utilizzata per addestrare i piccioni a beccare un cerchio che appariva sullo schermo. In una seconda fase, i piccioni furono istruiti in un compito di discriminazione di forme statiche: lo stesso cerchio veniva presentato insieme a un quadrato. In una fase successiva, il cerchio e il quadrato furono sostituiti con una croce (premiata) e un triangolo (non premiata), con lo scopo di trasferire la discriminazione a forme nuove. Infine, per istruire gli animali a discriminare la direzione dei camminatori, ai piccioni vennero presentati contemporaneamente un camminatore rivolto a sinistra e uno rivolto a destra. Tutti i piccioni impararono a discriminare la direzione del camminatore (decretando la fine del training) e passarono alla fase di test vera e propria. Durante la fase di test, gli stimoli presentati ai piccioni erano identici all'ultima fase di training. Tuttavia, insieme a questi stimoli, vennero presentati randomicamente dei display che raffiguravano dei deambulatori che camminavano all'indietro: un camminatore era rivolto a sinistra ma si muoveva come se camminasse verso destra e l'altro era una sua versione speculare (rivolto a destra ma si muoveva verso sinistra). Entrambi i camminatori erano privi di movimento traslatorio (camminavano sul posto, come su una sorta di tapis roulant). In questo esperimento, informazioni globali e locali erano in contrasto tra loro: le informazioni globali indicavano la direzione verso cui il camminatore era *rivolto* mentre le informazioni locali indicavano verso quale direzione il camminatore fosse *diretto*. Occorre sottolineare che non esisteva una vera e propria risposta "corretta" da parte dei piccioni. In questo studio, ciò che interessava agli sperimentatori era l'utilizzo coerente da parte dei piccioni di una strategia basata su segnali globali piuttosto che locali nel fornire una risposta. Dai risultati emerse che tutti gli

uccelli risposero in modo significativamente al di sopra del livello del caso. Sei degli otto esemplari risposero al movimento locale dei punti-luce, mentre due piccioni basarono le proprie risposte su informazioni globali. Secondo Troje e Aust (2013), ogni piccione sarebbe in grado di utilizzare entrambi i tipi di informazioni (sia globali che locali) in un compito di discriminazione della direzione. Tuttavia, il fatto che la direzione del camminatore fosse ambigua e basata su segnali contraddittori tra loro, ha portato i piccioni a dover “scegliere” di utilizzare una strategia piuttosto che un’altra. Il fatto che una strategia escludesse l’altra, inoltre, fornisce un’ulteriore prova del fatto che informazioni locali e globali siano elaborate da meccanismi totalmente indipendenti tra loro. Sembra che i meccanismi di *life detection* (basati sulle oscillazioni semirigide dei punti locali) e di *structure from motion* (basati sulla struttura globale) possono essere utilizzati arbitrariamente dai piccioni in compiti di discriminazione della direzione.

3.5 I pesci sociali e lo *shoaling*

In molte specie di pesci teleostei, la formazione di aggregazioni sociali (o banchi) fornisce numerosi vantaggi, tra cui una riduzione del rischio di predazione (Landeau & Terborgh, 1986) e maggiori opportunità di alimentazione (Morgan & Colgan, 1987). Molti studi si sono concentrati sull’influenza che hanno i segnali visivi sui pesci nella scelta dei compagni “di banco”. È stato dimostrato che i pesci, nello scegliere i propri compagni, si basano sul sesso (Agrillo et al., 2008; Ruhl & McRobert, 2005), sulla colorazione (McRobert & Bradner, 1998), sulla familiarità (Lachlan et al., 1998) e sulle dimensioni (Lachlan et al., 1998) degli individui appartenenti a un determinato banco. Nakayasu e Watanabe, nel 2014, si chiesero se, oltre a informazioni di tipo morfologico, anche segnali visivi relativi al movimento potessero essere coinvolti nel comportamento di banco (o *shoaling*). A tal proposito, questi autori, studiarono questo comportamento nei pesci del riso (*Oryzias latipes*), tramite l’esposizione a diversi tipi di display di punti-luce. Per

questa serie di esperimenti, fu selezionata questa specie per via della propria elevata acuità visiva (Carvalho et al., 2002; Matsunaga & Watanabe, 2010) e per una forte tendenza a formare banchi (Imada et al., 2010). Durante gli esperimenti, i pesci venivano posizionati all'interno di un acquario di cui tre lati su quattro erano oscurati e sul lato rimanente era riprodotto su un monitor un'animazione di punti-luce. In tutti gli esperimenti, i pesci vennero divisi in due gruppi con lo stesso numero di partecipanti. Ciascun gruppo veniva esposto a un diverso display puntiforme e lo *shoaling* fu valutato attraverso la misurazione del tempo durante il quale i pesci sostavano in prossimità dello schermo. La quantità di tempo passata dai pesci nei pressi dello schermo e l'attenzione rivolta al display, fungevano da indice di preferenza.

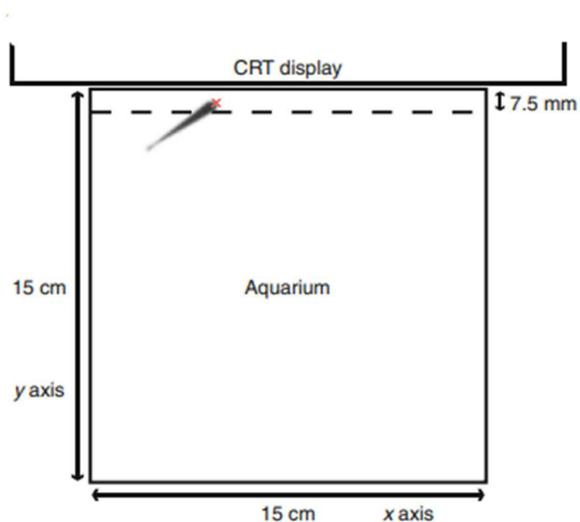


Figura 15 Rappresentazione grafica dell'apparato visto dall'alto. Immagine da Nakayasu e Watanabe, 2014.

In un primo esperimento vennero confrontati gli effetti degli stimoli di movimento biologico (6 punti rappresentanti un pesce del riso) e non biologico (6 punti grigi posti a distanze fisse che si spostavano a una velocità costante in una direzione costante) sullo *shoaling*: un gruppo di pesci venne quindi esposto a stimoli biologici e un secondo gruppo a stimoli non biologici. Una volta confrontato il tempo di permanenza dei due gruppi in prossimità degli stimoli, emerse che i pesci trascorrevano in media più tempo vicino allo schermo quando veniva presentato un display di movimento biologico rispetto un display di movimento non biologico. Questa preferenza, come si è visto in altri esperimenti, è dovuta

al fatto che grazie al meccanismo di *life detection* i pesci hanno interpretato le traiettorie semirigide dei punti-luce del display di moto biologico come stimoli biologicamente salienti.

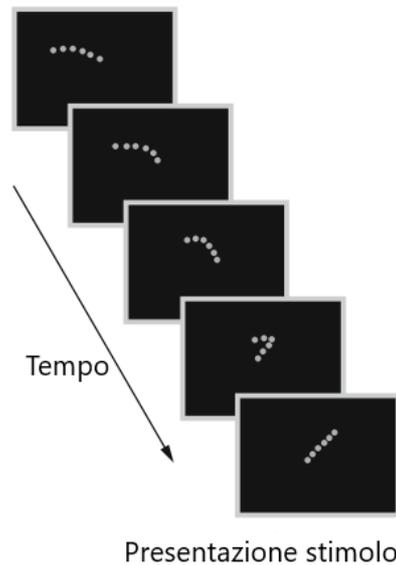


Figura 16 Punti-luce rappresentanti il movimento del pesce del riso. Immagine tradotta da Nakayasu e Watanabe, 2014.

In un secondo esperimento, Nakayasu e Watanabe (2014), si domandarono se sottoposti alla visione di altre specie, avrebbero preferito prestare attenzione a display raffiguranti conspecifici. Nel primo esperimento i pesci del riso avevano mostrato una preferenza per il moto semirigido rispetto al movimento non-rigido dei punti. In questo esperimento i due gruppi di pesci erano entrambi sottoposti alla visione di due display di moto biologico, raffiguranti specie diverse (e quindi aventi diverse strutture corporee). Gli autori decisero di utilizzare un display di punti-luce raffigurante un essere umano, in quanto rappresentativo della complessità del movimento biologico (complessità intesa come presenza di arti). Ai due gruppi di pesci vennero quindi presentati rispettivamente un display raffigurante un conspecifico e un display raffigurante un camminatore umano. Confrontando il tempo trascorso in media dai due gruppi in prossimità degli schermi, fu osservato un maggior comportamento di *shoaling* in presenza di display raffiguranti conspecifici, rispetto agli stimoli di controllo. Questo risultato dimostrò che i pesci, oltre ad essere sensibili al moto semirigido, sono in grado di estrarre la forma dei display elaborando informazioni relative alla sua

struttura globale. Questo esperimento dimostrò che questi animali sono in grado di interpretare il contenuto biologico dei display utilizzando un meccanismo di *structure from motion*. In un terzo esperimento, Nakayasu e Watanabe (2014), misero ulteriormente alla prova questa funzione cognitiva: in un terzo esperimento, i pesci vennero smistati in cinque gruppi e ad ogni gruppo venne mostrato un display di un conspecifico di cui venivano manipolati gli FPS. Solo un display su cinque manteneva il movimento originale (60 FPS), mentre gli altri esibivano un movimento “a scatti” (rispettivamente 15, 10, 5, 1 FPS). I risultati mostrarono che i pesci sottoposti allo stimolo originale (60 FPS) passarono significativamente più tempo nei pressi del display rispetto agli altri gruppi. In altre parole, la degradazione delle informazioni sul movimento riduceva lo *shoaling* nei pesci. In altri due esperimenti (Nakayasu e Watanabe 2014), il tempo passato dai pesci a prestare attenzione al display originale fu confrontato in due nuove condizioni: nella prima, venne manipolata la velocità dello stimolo di controllo (riprodotto a velocità dimezzata e raddoppiata) e nella seconda lo stimolo di controllo venne riprodotto in “reverse”. Anche in questi due casi, i pesci del riso mostrarono un maggior comportamento di *shoaling* in presenza dello stimolo originale. Tutti questi risultati mostrano che oltre a segnali visivi di tipo morfologico (colore, dimensione ecc.), questi pesci si affidano a un fine meccanismo di *structure from motion* per estrarre informazioni dal movimento dei conspecifici e formare banchi.

3.6 La percezione del moto biologico negli invertebrati

Tutti gli animali che sono stati affrontati finora sono vertebrati appartenenti al phylum dei cordati, a cui appartiene anche l'essere umano. Inoltre, si è sempre trattato di specie sociali e, in molti esperimenti citati, tramite lo studio della percezione del moto biologico, si andavano proprio a esaminare la socialità e le sue origini (ad esempio Ishikawa et al., 2018; Vallortigara et al., 2005).

Utilizzando come esempio i pulcini, la ricerca nel campo dell'imprinting filiale, associa la percezione del moto biologico (in particolare il *life detector*) a un meccanismo fondamentale per la ricerca della chioccia. La sensibilità innata al movimento semirigido da parte dei pulcini, fornirebbe a questi animali un

vantaggio per quanto riguarda il rilevamento di organismi in grado di fornire loro cure parentali (Vallortigara, 2012). Recentemente, tuttavia, la percezione del moto biologico, è stata studiata anche in specie non sociali, come i ragni. Nel 2021, De Agrò e colleghi, sottoposero dei ragni saltatori (*Menemerus semilimbatus*) alla visione di display di punti-luce, chiedendosi se la percezione del moto biologico fosse una abilità presente anche in una specie non sociale appartenente al phylum degli artropodi. Come per i vertebrati, la struttura corporea di molte specie di artropodi è composta da componenti rigide collegate tra loro tramite articolazioni. Di conseguenza, il movimento esibito dalla maggior parte artropodi è di tipo semirigido (De Agrò et al., 2021). In questo studio venne selezionata una specie appartenente alla famiglia dei salticidi (*Salticidae*), per via dell'elevata acuità visiva di questi animali (Harland et al., 2012). Prima di affrontare l'esperimento, occorre introdurre brevemente il funzionamento del sistema visivo di questi animali. Questi ragni possiedono un sistema visivo formato da otto occhi divisi in coppie specializzate in diverse funzioni visuo-spaziali: gli occhi mediali anteriori (AME o occhi primari) sono rivolti in avanti, vantano un'acuità visiva molto elevata e coprono un campo visivo ristretto (Harland et al., 2012). Le altre tre coppie sono chiamate "occhi secondari" (ALE, PME e PLE), possiedono un'acuità visiva meno elevata rispetto agli occhi primari ma ricoprono un campo visivo molto più ampio. La funzione degli occhi secondari (in particolare le coppie ALE e PME) consiste nel rilevamento del movimento di oggetti nello spazio. Una volta che la presenza del bersaglio è stata rilevata, la funzione degli occhi primari (dotati di maggior acuità visiva) sarà quella di visualizzare più dettagliatamente la figura rilevata (Jakob et al., 2018; Land, 1969; Zurek & Nelson, 2012). Il passaggio da occhi primari a occhi secondari avviene in un lasso di tempo brevissimo e per questo è chiamato saccade, analogamente ai movimenti oculari umani (Land, 1972). Inoltre i sistemi visivi dei ragni salticidi, sembrano includere un meccanismo selettivo che indirizza l'attenzione solo verso determinati stimoli all'interno del campo visivo dell'animale (Spano et al., 2012). Nell'esperimento di De Agrò e colleghi (2021), i ragni (60 esemplari) erano posizionati sopra una sfera di polistirene in modo che le proprie gambe potessero entrare in contatto con essa,

mentre la sfera era sostenuta e lasciata ruotare liberamente da un flusso costante di aria compressa dal basso. Nei ragni, le gambe sono attaccate al cefalotorace (la testa), quindi, durante l'esperimento, il ragno rimaneva in una posizione fissa e manteneva un orientamento fisso della testa, ma era in grado di muovere le gambe liberamente, trasferendo le azioni locomotorie alla sfera di polistirene. Tramite questa procedura, De Agrò e colleghi (2021) utilizzarono le saccadi dei ragni come indice di preferenza. I passaggi funzionali da occhi secondari a occhi primari determinavano un cambiamento della posizione del cefalotorace e delle gambe e venivano registrati tramite il tracciamento dei movimenti della sfera di polistirene.

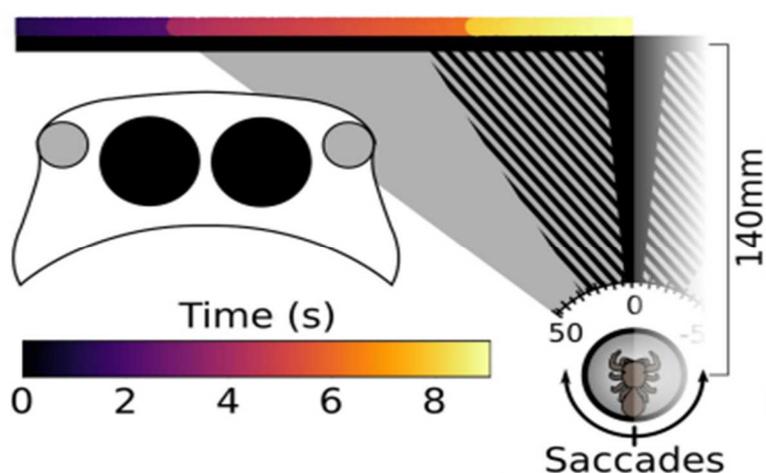


Figura 17 Rappresentazione schematica dell'apparato e del campo visivo dei diversi occhi. In nero, il campo visivo coperto dagli occhi primari. L'area tratteggiata rappresenta il campo visivo esteso degli occhi primari durante le saccadi. In grigio, il campo visivo degli occhi secondari. Immagine da De Agrò et al., 2021.

Ai ragni furono presentati diversi tipi di stimoli (due alla volta) su un monitor di computer. I ragni erano sottoposti ai seguenti stimoli:

- *Movimento biologico* (un display di punti-luce raffigurante un ragno che camminava visto da una prospettiva laterale);
- *Scrambled* (una versione dello stimolo di movimento biologico in cui è stata annullata la valenza informativa della struttura locale ma sono state preservate le relazioni locali tra i punti.);

- *Movimento casuale* (stesso numero di punti rispetto allo stimolo di movimento biologico che si muovevano con la sua stessa velocità ma in direzioni casuali);
- *Silhouette* (una sagoma nera del ragno realizzata sulla base dello stimolo di movimento biologico);
- *Ellisse* (una ellisse con lo stesso numero di pixel neri dello stimolo *silhouette*).

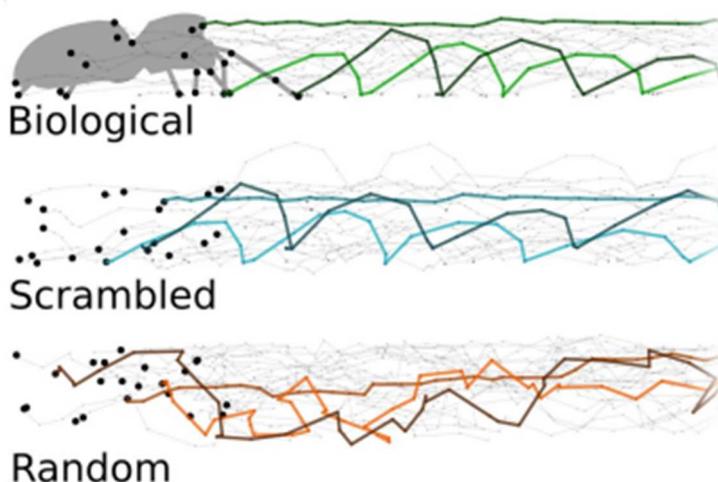


Figura 18 Rappresentazione delle traiettorie dei punti-luce degli stimoli. Immagine da De Agrò et al., 2021.

Nelle condizioni 1 e 2, il display di movimento casuale venne accoppiato rispettivamente con i display di movimento biologico e *scrambled* per osservare le preferenze dei ragni tra movimento semirigido e movimento non biologico. Nella condizione 3, lo stimolo biologico era accoppiato allo stimolo *scrambled*. Il confronto tra questi stimoli era utile per testare se le preferenze dei ragni riguardo a due display (entrambi di tipo semirigido) con strutture globali differenti. Nella condizione 4, la sagoma del ragno venne accoppiata all'ellisse, una condizione di controllo per osservare se le preferenze relative a un determinato stimolo dipendessero dalla quantità di dettagli presenti nello stimolo stesso. Nelle prime due condizioni i ragni rivolsero maggiormente la propria attenzione verso stimoli di movimento casuale piuttosto che il movimento biologico o *scrambled*. Questo risultato suggerisce che i ragni sono in grado di discriminare spontaneamente tra moto semirigido e non rigido. In altre parole, questo esperimento dimostra che il sistema visivo dei ragni include

un meccanismo di *life detection*. Nella condizione 3 emerse che i ragni non mostrarono preferenze tra movimento biologico e *scrambled*. Questa mancanza di preferenze tra due display di moto semirigido dimostra che i ragni non possiedono meccanismi per estrarre la struttura dal movimento dei punti-luce (*structure from motion*). Infine, nella condizione 4, i ragni preferirono l'ellisse alla silhouette. In generale, i ragni mostrarono una tendenza a preferire gli stimoli "meno biologici", fatta eccezione per gli stimoli di moto biologico e *scrambled*, che interessarono i ragni in ugual misura. Il motivo per cui i ragni preferivano rivolgersi a stimoli non biologici, secondo De Agrò e colleghi (2021), dipenderebbe dalla specializzazione funzionale delle coppie di occhi che compongono il sistema visivo dei salticidi: come spiegato sopra, gli occhi primari hanno la funzione di identificare la figura in movimento rilevata dagli occhi secondari. Il fatto che i ragni abbiano focalizzato gli occhi primari sugli stimoli di minor rilevanza biologica, sembra suggerire che i ragni abbiano "etichettato" gli stimoli biologici come tali tramite gli occhi secondari. In altre parole, gli occhi secondari sono stati sufficienti a decodificare il movimento dei display semirigidi, permettendo ai ragni di ispezionare gli stimoli non biologici grazie agli occhi primari (De Agrò et al., 2021). Questo esperimento dimostra che il sistema visivo dei ragni saltatori include un sistema di *life detection*. Tuttavia, nei ragni questo meccanismo sembra avere funzioni diverse rispetto a specie sociali come i pulcini accennati all'inizio di questo paragrafo.

DISCUSSIONE

Interpretazione degli esperimenti attraverso la teoria multi-livello

Come discusso nel capitolo 2, il quadro teorico proposto da Troje (2008), suddivide la percezione del moto biologico in quattro livelli di elaborazione (*life detector*, *structure from motion*, *action recognition* e *style recognition*). Durante il capitolo 3 è stato osservato che molti animali utilizzano meccanismi di *life detection* e *structure from motion* per elaborare le informazioni visive fornite dai display di punti-luce. In questo paragrafo, verranno interpretati i risultati degli esperimenti affrontati nel capitolo 3, con l'intento di collocarli all'interno del modello teorico proposto da Troje (2008).

Riguardo ai babbuini (Parron et al., 2007) e ai ratti (MacKinnon et al., 2010), è stato dimostrato che questi animali sono sensibili al moto semirigido. In altre parole, babbuini e ratti riescono a elaborare le informazioni locali dei punti-luce abbastanza efficientemente da riuscire a discriminare il movimento biologico dal movimento non biologico. Questo fatto dimostra che questi animali facciano affidamento a meccanismi di *life detection*. Si ricorda infatti che il *life detector* consiste nell'elaborazione delle informazioni locali dei punti-luce e nella capacità di discriminare il moto semirigido rispetto al moto non rigido. In entrambi gli studi, tuttavia, è stato dimostrato che gli animali non sono in grado di trasferire di interpretare il contenuto biologico degli stimoli (*structure from motion*). La causa di questi risultati probabilmente risiede, come fanno notare diversi autori (ad esempio Atsumi et al., 2018; Brown et al., 2010) nella natura della metodologia sperimentale utilizzata. Entrambi gli studi, infatti, erano basati sul condizionamento e ciò comportava che per ottenere ricompense gli animali avrebbero dovuto superare un compito. Tuttavia, esiste la possibilità che per superare tali compiti, questi animali si siano affidati a strategie che non riguardavano la facoltà cognitiva d'interesse. Vista l'impossibilità da parte degli animali di fornire feedback diretti agli sperimentatori, risulta problematico determinare con precisione quale abilità gli animali stessero effettivamente imparando tramite condizionamento. Di conseguenza, è possibile che babbuini

e ratti siano in grado di elaborare, oltre che le informazioni locali anche quelle globali e che quindi possiedano un sistema di *structure from motion*. La presenza di meccanismi di *structure from motion* è stata dimostrata in altre due specie appartenenti rispettivamente all'ordine dei primati e dei roditori: uistiti (Brown et al., 2010) e topi (Atsumi et al., 2018) si dimostrarono in grado di estrarre la struttura delle figure dal movimento dei punti-luce (*structure from motion*). La metodologia utilizzata negli esperimenti con questi animali era basata sulla preferenza spontanea: sia uistiti che topi vennero sottoposti alla visione di display di moto biologico e *scrambled* (entrambi stimoli biologicamente salienti dal punto di vista della semirigidità dei punti-luce). In questo genere di compiti, tipicamente si misura il tempo passato dagli animali a osservare uno stimolo piuttosto che un altro, come indice di preferenza. Sia uistiti che topi mostrarono una preferenza verso i display di moto biologico non *scrambled*). A differenza degli esperimenti di condizionamento, nei compiti di preferenza spontanea gli animali non forniscono risposte strumentali e non sono influenzati dalla natura del compito. Sembra quindi essere una metodologia sperimentale appropriata per indagare direttamente una determinata funzione cognitiva. Di conseguenza, non è da escludere che la metodologia utilizzata negli esperimenti sui babuini e sui ratti abbia influenzato il comportamento degli animali e i risultati ottenuti. Meccanismi di *life detection* e *structure from motion* sono stati osservati anche nei gatti (Blake, 1993). Questi animali, tramite condizionamento operante, sono riusciti a discriminare un display raffigurante moto semirigido da altri tipi di movimento (*life detector*). I diversi esperimenti di controllo, inoltre, hanno dimostrato che uno dei due gatti era in grado di trasferire l'abilità di discriminare la direzione anche in display ritraenti strutture globali di altra natura (*structure from motion*). Per quanto riguarda i piccioni, Troje e Aust (2013) dimostrarono che questi uccelli sono in grado di svolgere un compito di riconoscimento della direzione scegliendo coerentemente se utilizzare una strategia basata su informazioni globali piuttosto che locali. Questo fatto suggerisce che, per svolgere un compito, questi animali possano "decidere" se elaborare la direzione tramite *life detector* (basato su traiettorie semirigide locali) o *structure from motion* (basato sulla

struttura globale del display). I pesci del riso (Nakayasu & Watanabe, 2014), in un esperimento di preferenza spontanea, rivolsero maggiormente la propria attenzione verso display raffiguranti dei conspecifici rispetto a stimoli ritraenti altri tipi di movimento. Questa preferenza è stata rilevata anche rispetto a stimoli biologici con una differente struttura globale (raffiguranti esseri umani). Ciò dimostra che i pesci, oltre a differenziare stimoli biologici da stimoli non biologici (*life detector*), sembrano affidarsi a un fine sistema di *structure from motion* per riconoscere i conspecifici. Per quanto riguarda i pulcini (nati e allevati al buio, Vallortigara et al., 2005), sembra che siano sensibili solo a informazioni locali (non erano in grado di distinguere il moto biologico di una gallina da quello di un potenziale predatore) dimostrando la natura innata del *life detector*. Inoltre, con l'esperimento di Vallortigara e Regolin del 2006, è stato dimostrato che i pulcini mostrano preferenze innate nei confronti di display orientati canonicamente rispetto alle condizioni di capovolgimento. Questo fatto è in linea con le dimostrazioni di Troje e Westhoff (2006), secondo cui la sensibilità al moto delle zampe faccia parte del meccanismo di *life detection*. Questa teoria è ulteriormente supportata dai risultati ottenuti dai cani, nell'esperimento di Eatherington e colleghi (2019). Questi animali hanno mostrato una preferenza spontanea nei confronti display raffiguranti conspecifici orientati canonicamente rispetto alla condizione di capovolgimento. Questa preferenza non è stata osservata quando venivano confrontati display raffiguranti esseri umani. Ciò può essere dovuto al fatto che il *life detector* dei cani elabori informazioni locali provenienti esclusivamente da quadrupedi. Inoltre, questi animali sembrano non elaborare il contenuto dei display di punti-luce: l'assenza di preferenza tra stimoli *scrambled* e non *scrambled* suggerisce che i sistemi visivi dei cani non includano meccanismi di *structure from motion*. Infine, è stato dimostrato che i ragni saltatori mostravano una preferenza nei confronti di stimoli di natura non biologica rispetto a stimoli biologicamente salienti (De Agrò et al., 2021). Tuttavia, quando erano esposti contemporaneamente a display di punti-luce semirigidi con diverse strutture corporee, prestavano attenzione a questi stimoli in ugual misura. Collocando

questo fatto all'interno della teoria multi-livello, si può dire che il sistema visivo dei ragni comprenda il *life detector* ma non lo *structure from motion*.

Tutti questi risultati sembrano supportare l'idea che *life detector* e *structure from motion* siano sistemi indipendenti e con funzioni completamente diverse. Una possibile interpretazione di queste funzioni potrebbe essere la seguente: il *life detector* è utile all'animale dal punto di vista della sopravvivenza, soprattutto nei primi stadi dello sviluppo. Nei pulcini è stato dimostrato che l'utilità di questo meccanismo risiede nella facilitazione dell'imprinting (Rosa-Salva et al., 2021). In altri animali invece, considerata la natura pre-attentiva di questo meccanismo (Chang, 2009), potrebbe permettere di rilevare rapidamente i movimenti di potenziali predatori (si veda la sensibilità al movimento dei piedi). Lo *structure from motion*, invece, come si è detto, si acquisisce con l'esperienza. Questo meccanismo potrebbe essere legato, ad esempio, ad attività che l'animale svolgerà in età più avanzata, come la ricerca di un partner sessuale.

La filogenesi della percezione del movimento biologico

La percezione del moto biologico sembra essere un fenomeno ampiamente diffuso nel regno animale. Ma come si è evoluto questo fenomeno rispetto alle diverse specie? Considerando che per visualizzare i punti-luce di un display occorre possedere un'elevata acuità visiva (Nakayasu & Watanabe, 2014), per analizzare l'origine filogenetica di questa facoltà cognitiva occorre chiedersi come si sia evoluta la visione ad alta risoluzione. Lo zoologo Dan-Erik Nilsson (2013), partendo dal presupposto che l'evoluzione degli occhi fosse una conseguenza dell'evoluzione dei comportamenti visivamente guidati, li suddivise in quattro classi comportamentali, connesse alle principali innovazioni funzionali che comportarono (si veda anche Land & Nilsson, 2012):

Fotorecezione non-direzionale (classe I): consiste nel monitoraggio dell'intensità della luce. La funzione di questa tipologia di fotorecezione consiste ad esempio nel fornire input a un orologio circadiano. Questo tipo di

fotorecezione, inoltre, consente ad alcune specie animali di misurare la propria posizione nella colonna d'acqua (Nilsson, 2013);

Fotorecezione direzionale (classe II): consiste nel rilevamento della luce in alcune direzioni ma non in altre. È utile per determinare la direzione dalla luce rispetto a un animale in movimento. La direzionalità del fotorecettore in combinazione con i cambiamenti nell'orientamento del corpo fornisce un segnale utile all'animale per muoversi verso una fonte di luce (Nilsson, 2013);

Visione a bassa risoluzione (classe III): consiste in una serie di fotorecettori direzionali, come quelli negli occhi a fossa o a coppa. La funzione di questo tipo di visione consiste nell'elaborazione simultanea della luminosità proveniente da diverse direzioni. Anche con una risoluzione molto grossolana, tali informazioni possono rivelarsi utili in diversi comportamenti come l'evitamento di oggetti (anticollisione) e la ricerca di un habitat adatto (Nilsson, 2013);

Visione ad alta risoluzione (classe IV): aumentando la risoluzione spaziale, è possibile rilevare, inseguire e comunicare con altri animali. A distanze maggiori, predatori, prede e conspecifici occuperanno solo piccoli angoli visivi, ma le informazioni su altri animali all'interno del raggio di movimento consentiranno una vasta gamma di comportamenti visivamente guidati. Questi comportamenti comprendono il rilevamento e l'inseguimento della preda, la fuga dai predatori e il riconoscimento dei conspecifici (Nilsson, 2013). La percezione del moto biologico sembra appartenere a questa classe di comportamento in quanto una visione di classe III non consentirebbe una risoluzione abbastanza dettagliata per percepire i punti-luce.

Occhi che permettono una visione ad alta risoluzione, si sono evoluti solo in pochi gruppi di animali: vertebrati, cefalopodi e artropodi. Possono essere sia del tipo "a camera" (tipico dei vertebrati e dei polpi) che del tipo "composto" (presente negli artropodi), ma hanno in comune il fatto che si basano tutti sull'ottica della messa a fuoco (Nilsson, 2013). Tornando alla domanda iniziale, ci si può chiedere come si sia evoluta la percezione del moto biologico all'interno del gruppo dei vertebrati: questi animali, comprendono una prima

divisione senza mascelle (*Agnathan*), i cui unici esempi viventi sono le lamprede, e un secondo gruppo, dotato di mascelle, gli gnatostomi, che include tutti i vertebrati affrontati in questo elaborato (Lamb et al., 2007). È molto probabile che l'ultimo antenato comune di agnati e gnatostomi possedesse già un occhio simile a quello di agnati e gnatostomi oggi esistenti. Di conseguenza, un occhio dotato di visione ad alta risoluzione deve essere stato presente nei vertebrati nel momento in cui le linee evolutive di questi due gruppi si sono separate (Lamb et al., 2007). Considerata l'importanza fondamentale della percezione del moto biologico per quanto riguarda la sopravvivenza e le interazioni (sia di tipo sociale sia dinamiche predatore-preda), è probabile che questa facoltà percettiva si sia sviluppata relativamente presto nei sistemi visivi degli animali dotati di visione di classe IV. È quindi molto probabile che la percezione del moto biologico nei vertebrati derivi da un antenato comune. Tuttavia, è stata dimostrata la presenza di meccanismi di percezione del moto biologico anche nei ragni saltatori (*Salticidae*) (De Agrò et al., 2021). La sensibilità al movimento semirigido sembra essere presente sia nei vertebrati (cordati) che negli invertebrati (artropodi). Ma come si è evoluto questo tipo di sensibilità rispetto ai due diversi phyla? L'antenato comune degli animali con simmetria bilaterale (e quindi di artropodi, molluschi e cordati) è *Urbilateria* (Arendt & Wittbrodt, 2001), presente sulla Terra nel periodo Ediacarano (570 milioni di anni fa). L'analisi funzionale suggerisce che questo animale avesse un semplice insieme di recettori rabdomerici e ciliari utilizzati per la fotorecezione direzionale, un comportamento di classe II nella classificazione di Nilsson (2013). Pertanto, risulta difficile pensare che la percezione del moto biologico si sia evoluta a partire da un antenato comune nei diversi phyla. Sembra piuttosto un caso di convergenza evolutiva. Sarebbe interessante indagare la presenza di questo tipo di sensibilità sottoponendo alla visione di display punti luce anche animali appartenenti alla classe dei cefalopodi, come i polpi. Questi animali, infatti, hanno sviluppato occhi a camera e una visione ad alta risoluzione simili a quelli presenti nei vertebrati, pur appartenendo al phylum dei molluschi. Un interrogativo affascinante sarebbe chiedersi come un polpo possa reagire alla visione di un display di moto semirigido (e quindi raffigurante un animale con

una struttura scheletrica sottostante, di cui esso stesso è privo) o, in alternativa, creare display ad hoc privi di componenti rigide.

CONCLUSIONE

Il presente elaborato si è focalizzato su una visione alternativa del fenomeno della percezione del moto biologico negli animali non umani. Secondo la teoria multi-livello proposta da Troje, per studiare questa funzione cognitiva, occorre suddividerla in quattro livelli di elaborazione: *life detector*, *structure from motion*, *action recognition* e *style recognition*. Questa teoria, tuttavia, è stata applicata principalmente nello studio della percezione del movimento biologico negli esseri umani. Adottare il quadro teorico proposto da Troje (2008) nell'ambito della cognizione animale, può aiutare a comprendere quale sia l'importanza del ruolo del movimento degli organismi viventi nei sistemi visivi di diverse specie animali. Negli animali non umani è stata dimostrata l'esistenza dei primi due livelli teorizzati da Troje (*life detector* e *structure from motion*). Diversi autori (Johnson, 2006; Vallortigara et al., 2005) sostengono che il *life detector* sia presente sin dalla nascita nei sistemi cognitivi di tutti gli animali dotati di visione ad alta risoluzione. Questa idea suggerisce che il movimento degli esseri viventi rappresenti una tipologia di stimolo percettivo di fondamentale importanza per quanto riguarda la sopravvivenza. La ricerca nelle neuroscienze cognitive (vedi Vallortigara, 2012), associa la percezione del moto biologico ad altri meccanismi cognitivi disponibili già alla nascita nel cervello dei vertebrati, fondamentali per distinguere il dominio degli oggetti inanimati dagli oggetti animati. Ad esempio, è stata dimostrata una preferenza innata da parte di pulcini, tartarughe e scimmie verso volti (o configurazioni simili ai volti) rispetto ad altri stimoli visivi (Di Giorgio et al., 2017; Sugita, 2008; Versace et al., 2020). Altri segnali visivi biologicamente salienti consistono in stimoli simili a teste e colli (vedi Rosa Salva et al., 2015). L'importanza di stimoli visivi di questo tipo, suggerisce che il *life detector* faccia parte di un sistema di funzioni cognitive più ampio, fondamentale per gli animali per distinguere oggetti animati da oggetti inanimati. Il sistema di *structure from motion*, al contrario del *life detector*, è una funzione cognitiva acquisita tramite esperienza e potrebbe non essere presente

in tutti i sistemi nervosi degli animali. Questo livello di elaborazione consiste nell'estrarre una struttura dal movimento di un oggetto animato. Se la funzione del *life detector* consiste nel *rilevare* un organismo vivente, lo *structure from motion* consente di *ricoscerlo*, esclusivamente tramite l'elaborazione del movimento. Se si intende studiare la percezione del moto biologico negli animali non umani, una netta distinzione tra questi due livelli di elaborazione è di fondamentale importanza in quanto ogni livello implica diverse premesse teoriche e differenti metodi di indagine.

RIFERIMENTI BIBLIOGRAFICI

- Agrillo, C., Dadda, M., Serena, G., & Bisazza, A. (2008). Do fish count? Spontaneous discrimination of quantity in female mosquitofish. *Animal Cognition*, *11*(3), 495–503. <https://doi.org/10.1007/s10071-008-0140-9>
- Agrò, M. D., Rößler, D. C., Kim, K., & Shamble, P. S. (2021b). Perception of biological motion by jumping spiders. *PLOS Biology*, *19*(7), e3001172. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3001172>
- Albuquerque, N., Guo, K., Wilkinson, A., Savalli, C., Otta, E., & Mills, D. (2016). Dogs recognize dog and human emotions. *Biology Letters*, *12*(1), 20150883. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0883>
- Arendt, D., & Wittbrodt, J. (2001). Reconstructing the Eyes of Urbilateria. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, *356*(1414), 1545–1563.
- Atsumi, T., Ide, M., & Wada, M. (2018). Spontaneous Discriminative Response to the Biological Motion Displays Involving a Walking Conspecific in Mice. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, *12*. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2018.00263>
- Bachevalier, J., Hagger, C., & Bercu, B. B. (1989). Gender differences in visual habit formation in 3-month-old rhesus monkeys. *Developmental Psychobiology*, *22*(6), 585–599. <https://doi.org/10.1002/dev.420220605>
- Beintema, J. A., & Lappe, M. (2002). Perception of biological motion without local image motion. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *99*(8), 5661–5663. <https://doi.org/10.1073/pnas.082483699>
- Bertenthal, B. I., & Pinto, J. (1994). Global Processing of Biological Motions. *Psychological Science*, *5*(4), 221–225. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9280.1994.tb00504.x>
- Blake, R. (1993). Cats Perceive Biological Motion. *Psychological Science*, *4*(1), 54–57. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9280.1993.tb00557.x>

Börjesson, E., & von Hofsten, C. (1973). Visual perception of motion in depth: Application of a vector model to three-dot motion patterns. *Perception & Psychophysics*, *13*(2), 169–179. <https://doi.org/10.3758/BF03214123>

Brown, J., Kaplan, G., Rogers, L. J., & Vallortigara, G. (2010). Perception of biological motion in common marmosets (*Callithrix jacchus*): By females only. *Animal Cognition*, *13*(3), 555–564. <https://doi.org/10.1007/s10071-009-0306-0>

Carvalho, P. S. M., Noltie, D. B., & Tillitt, D. E. (2002). Ontogenetic improvement of visual function in the medaka *Oryzias latipes* based on an optomotor testing system for larval and adult fish. *Animal Behaviour*, *64*(1), 1–10. <https://doi.org/10.1006/anbe.2002.3028>

Chang, D. H. F. (2009). Characterizing global and local mechanisms in biological motion perception. *Journal of Vision*, *9*(12), 1–10. <https://doi.org/10.1167/9.12.1>

Chang, D. H. F., & Troje, N. F. (2008). Perception of animacy and direction from local biological motion signals. *Journal of Vision*, *8*(5), 3. <https://doi.org/10.1167/8.5.3>

Chouchourelou, A., Golden, A., & Shiffrar, M. (2013). What does «biological motion» really mean? Differentiating visual percepts of human, animal, and nonbiological motions. In *People watching: Social, perceptual, and neurophysiological studies of body perception* (pagg. 63–81). Oxford University Press.

Cutting, J. (2013). Gunnar Johansson, Events, and Biological Motion. In *People Watching: Social, Perceptual, and Neurophysiological Studies of Body Perception* (pagg. 11–21). <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780195393705.003.0002>

Cutting, J. E., & Kozlowski, L. T. (1977). Recognizing friends by their walk: Gait perception without familiarity cues. *Bulletin of the Psychonomic Society*, *9*(5), 353–356. <https://doi.org/10.3758/BF03337021>

Di Giorgio, E., Loveland, J. L., Mayer, U., Rosa-Salva, O., Versace, E., & Vallortigara, G. (2017). Filial responses as predisposed and learned preferences: Early attachment in chicks and babies. *Behavioural Brain Research*, *325*, 90–104. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2016.09.018>

- Dittrich, W. H. (1993). Action Categories and the Perception of Biological Motion. *Perception*, 22(1), 15–22.
<https://doi.org/10.1068/p220015>
- Dittrich, W. H., Lea, S. E. G., Barrett, J., & Gurr, P. R. (1998). Categorization of Natural Movements by Pigeons: Visual Concept Discrimination and Biological Motion. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 70(3), 281–299.
<https://doi.org/10.1901/jeab.1998.70-281>
- Dittrich, W. H., Troscianko, T., Lea, S. E. G., & Morgan, D. (1996). Perception of Emotion from Dynamic Point-Light Displays Represented in Dance. *Perception*, 25(6), 727–738.
<https://doi.org/10.1068/p250727>
- Eatherington, C. J., Marinelli, L., Lööke, M., Battaglini, L., & Mongillo, P. (2019). Local Dot Motion, Not Global Configuration, Determines Dogs' Preference for Point-Light Displays. *Animals*, 9(9), 661. <https://doi.org/10.3390/ani9090661>
- Gosling, S. D., Kwan, V. S. Y., & John, O. P. (2003). A Dog's Got Personality: A Cross-Species Comparative Approach to Personality Judgments in Dogs and Humans. *Journal of Personality and Social Psychology*, 85(6), 1161–1169. <https://doi.org/10.1037/0022-3514.85.6.1161>
- Green, B. F. (1961). Figure coherence in the kinetic depth effect. *Journal of Experimental Psychology*, 62(3), 272–282.
<https://doi.org/10.1037/h0045622>
- Hare, B., & Tomasello, M. (2005). Human-like social skills in dogs? *Trends in Cognitive Sciences*, 9(9), 439–444.
<https://doi.org/10.1016/j.tics.2005.07.003>
- Harland, D. P., Li, D., & Jackson, R. R. (2012). How jumping spiders see the world. In *How animals see the world: Comparative behavior, biology, and evolution of vision* (pagg. 133–163). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780195334654.003.0010>
- Hearn, J. P. (1983). The Common Marmoset (*Callithrix jacchus*). In J. P. Hearn (A c. Di), *Reproduction in New World Primates: New Models in Medical Science* (pagg. 181–215). Springer Netherlands.
https://doi.org/10.1007/978-94-009-7322-0_6

Hirai, M., Saunders, D. R., & Troje, N. F. (2011). Allocation of attention to biological motion: Local motion dominates global shape. *Journal of Vision*, *11*(3), 4. <https://doi.org/10.1167/11.3.4>

Horn, G. (2004). Pathways of the past: The imprint of memory. *Nature Reviews Neuroscience*, *5*(2), 108–120. <https://doi.org/10.1038/nrn1324>

Imada, H., Hoki, M., Suehiro, Y., Okuyama, T., Kurabayashi, D., Shimada, A., Naruse, K., Takeda, H., Kubo, T., & Takeuchi, H. (2010). Coordinated and Cohesive Movement of Two Small Conspecific Fish Induced by Eliciting a Simultaneous Optomotor Response. *PLOS ONE*, *5*(6), e11248. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011248>

Ishikawa, Y., Mills, D., Willmott, A., Mullineaux, D., & Guo, K. (2018). Sociability modifies dogs' sensitivity to biological motion of different social relevance. *Animal Cognition*, *21*(2), 245–252. <https://doi.org/10.1007/s10071-018-1160-8>

Jakob, E. M., Long, S. M., Harland, D. P., Jackson, R. R., Carey, A., Searles, M. E., Porter, A. H., Canavesi, C., & Rolland, J. P. (2018). Lateral eyes direct principal eyes as jumping spiders track objects. *Current Biology*, *28*(18), R1092–R1093. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.07.065>

Jastorff, J., Kourtzi, Z., & Giese, M. A. (2006). Learning to discriminate complex movements: Biological versus artificial trajectories. *Journal of Vision*, *6*(8), 3–3. <https://doi.org/10.1167/6.8.3>

Johansson, G. (1950). *Configurations in event perception; an experimental study* (pag. 226). Almquist & Wiksells.

Johansson, G. (1973). Visual perception of biological motion and a model for its analysis. *Perception & Psychophysics*, *14*(2), 201–211. <https://doi.org/10.3758/BF03212378>

Johansson, G. (1976). Spatio-temporal differentiation and integration in visual motion perception. *Psychological Research*, *38*(4), 379–393. <https://doi.org/10.1007/BF00309043>

Johansson, G., & Jansson, G. (1968). Perceived rotary motion from changes in a straight line. *Perception & Psychophysics*, 4(3), 165–170. <https://doi.org/10.3758/BF03210461>

Johnson, M. H. (2006). Biological Motion: A Perceptual Life Detector? *Current Biology*, 16(10), R376–R377. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.04.008>

Johnson, M. H., & Horn, G. (1988). Development of filial preferences in dark-reared chicks. *Animal Behaviour*, 36(3), 675–683. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(88\)80150-7](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(88)80150-7)

Kovács, K., Kis, A., Kanizsár, O., Hernádi, A., Gácsi, M., & Topál, J. (2016). The effect of oxytocin on biological motion perception in dogs (*Canis familiaris*). *Animal Cognition*, 19(3), 513–522. <https://doi.org/10.1007/s10071-015-0951-4>

Kozlowski, L. T., & Cutting, J. E. (1977). Recognizing the sex of a walker from a dynamic point-light display. *Perception & Psychophysics*, 21(6), 575–580. <https://doi.org/10.3758/BF03198740>

Lachlan, R. F., Crooks, L., & Laland, K. N. (1998). Who follows whom? Shoaling preferences and social learning of foraging information in guppies. *Animal Behaviour*, 56(1), 181–190. <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0760>

Lamb, T. D., Collin, S. P., & Pugh, E. N. (2007). Evolution of the vertebrate eye: Opsins, photoreceptors, retina and eye cup. *Nature Reviews Neuroscience*, 8(12), 960–976. <https://doi.org/10.1038/nrn2283>

Land, M. F. (1969). Movements of the retinæ of jumping spiders (Salticidae: Dendryphantinae) in response to visual stimuli. *The Journal of Experimental Biology*, 51(2), 471–493.

Land, M. F. (1972). Mechanisms of Orientation and Pattern Recognition by Jumping Spiders (Salticidae). In R. Wehner (A c. Di), *Information Processing in the Visual Systems of Arthropods: Symposium Held at the Department of Zoology, University of Zurich, March 6–9, 1972* (pagg. 231–247). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-65477-0_34

Land, M. F., & Nilsson, D.-E. (2012). *Animal Eyes*. OUP Oxford.

Landeau, L., & Terborgh, J. (1986). Oddity and the 'confusion effect' in predation. *Animal Behaviour*, *34*(5), 1372–1380. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(86\)80208-1](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(86)80208-1)

Lazaro-Perea, C. (2001). Intergroup interactions in wild common marmosets, *Callithrix jacchus*: Territorial defence and assessment of neighbours. *Animal Behaviour*, *62*(1), 11–21. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1726>

MacKinnon, L. M., Troje, N. F., & Dringenberg, H. C. (2010). Do rats (*Rattus norvegicus*) perceive biological motion? *Experimental Brain Research*, *205*(4), 571–576. <https://doi.org/10.1007/s00221-010-2378-0>

Mather, G., Radford, K., & West, S. (1992). Low-Level Visual Processing of Biological Motion. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, *249*, 149–155.

Matsunaga, W., & Watanabe, E. (2010). Habituation of medaka (*Oryzias latipes*) demonstrated by open-field testing. *Behavioural Processes*, *85*(2), 142–150. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2010.06.019>

McROBERT, S. P., & Bradner, J. (1998). The influence of body coloration on shoaling preferences in fish. *Animal Behaviour*, *56*(3), 611–615. <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0846>

Morgan, M. J., & Colgan, P. W. (1987). The effects of predator presence and shoal size on foraging in bluntnose minnows, *Pimephales notatus*. *Environmental Biology of Fishes*, *20*(2), 105–111. <https://doi.org/10.1007/BF00005290>

Morris, R. G. M. (2008). Morris water maze. *Scholarpedia*, *3*(8), 6315. <https://doi.org/10.4249/scholarpedia.6315>

Moy, S. S., Nadler, J. J., Perez, A., Barbaro, R. P., Johns, J. M., Magnuson, T. R., Piven, J., & Crawley, J. N. (2004). Sociability and preference for social novelty in five inbred strains: An approach to assess autistic-like behavior in mice. *Genes, Brain and Behavior*, *3*(5), 287–302. <https://doi.org/10.1111/j.1601-1848.2004.00076.x>

Müller, C. A., Schmitt, K., Barber, A. L. A., & Huber, L. (2015). Dogs Can Discriminate Emotional Expressions of Human Faces. *Current Biology*, *25*(5), 601–605. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.12.055>

Nakayasu, T., & Watanabe, E. (2014). Biological motion stimuli are attractive to medaka fish. *Animal Cognition*, *17*(3), 559–575. <https://doi.org/10.1007/s10071-013-0687-y>

Nilsson, D.-E. (2013). Eye evolution and its functional basis. *Visual Neuroscience*, *30*(1–2), 5–20. <https://doi.org/10.1017/S0952523813000035>

Parron, C., Deruelle, C., & Fagot, J. (2007). Processing of Biological Motion Point-Light Displays by Baboons (*Papio papio*). *Journal of experimental psychology. Animal behavior processes*, *33*, 381–391. <https://doi.org/10.1037/0097-7403.33.4.381>

Pinto, J., & Shiffrar, M. (1999). Subconfigurations of the human form in the perception of biological motion displays. *Acta Psychologica*, *102*(2), 293–318. [https://doi.org/10.1016/S0001-6918\(99\)00028-1](https://doi.org/10.1016/S0001-6918(99)00028-1)

Racca, A., Amadei, E., Ligout, S., Guo, K., Meints, K., & Mills, D. (2010). Discrimination of human and dog faces and inversion responses in domestic dogs (*Canis familiaris*). *Animal Cognition*, *13*(3), 525–533. <https://doi.org/10.1007/s10071-009-0303-3>

Rosa Salva, O., Mayer, U., & Vallortigara, G. (2015). Roots of a social brain: Developmental models of emerging animacy-detection mechanisms. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *50*, 150–168. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2014.12.015>

Rosa-Salva, O., Mayer, U., Versace, E., Hébert, M., Lemaire, B. S., & Vallortigara, G. (2021). Sensitive periods for social development: Interactions between predisposed and learned mechanisms. *Cognition*, 104552. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2020.104552>

Rouff, J. H., Sussman, R. W., & Strube, M. J. (2005). Personality traits in captive lion-tailed macaques (*Macaca silenus*). *American Journal of Primatology*, *67*(2), 177–198. <https://doi.org/10.1002/ajp.20176>

Ruhl, N., & McRobert, S. P. (2005). The effect of sex and shoal size on shoaling behaviour in *Danio rerio*. *Journal of Fish Biology*, *67*(5), 1318–1326. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2005.00826.x>

Rutherford, M. D., & Kuhlmeier, V. A. (2013). *Social Perception: Detection and Interpretation of Animacy, Agency, and Intention*. MIT Press.

Shibai, A., Arimoto, T., Yoshinaga, T., Tsuchizawa, Y., Khureltulga, D., Brown, Z. P., Kakizuka, T., & Hosoda, K. (2018). Attraction of posture and motion-trajectory elements of conspecific biological motion in medaka fish. *Scientific Reports*, *8*(1), 8589. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-26186-x>

Shipley, T. F. (2003). The Effect of Object and Event Orientation on Perception of Biological Motion. *Psychological Science*, *14*(4), 377–380. <https://doi.org/10.1111/1467-9280.24471>

Simion, F., Regolin, L., & Bulf, H. (2008). A predisposition for biological motion in the newborn baby. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *105*(2), 809–813. <https://doi.org/10.1073/pnas.0707021105>

Spano, L., Long, S. M., & Jakob, E. M. (2012). Secondary eyes mediate the response to looming objects in jumping spiders (*Phidippus audax*, Salticidae). *Biology Letters*, *8*(6), 949–951. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2012.0716>

Sugita, Y. (2008). Face perception in monkeys reared with no exposure to faces. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *105*(1), 394–398. <https://doi.org/10.1073/pnas.0706079105>

Sumi, S. (1984). Upside-down Presentation of the Johansson Moving Light-Spot Pattern. *Perception*, *13*(3), 283–286. <https://doi.org/10.1068/p130283>

Troje, N. F. (2008). Biological motion perception. *He Senses: A Comprehensive Reference* *2*, 18.

Troje, N. F., & Aust, U. (2013). What do you mean with “direction”? Local and global cues to biological motion perception in pigeons. *Vision Research*, *79*, 47–55. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2013.01.002>

Troje, N. F., & Westhoff, C. (2006). The Inversion Effect in Biological Motion Perception: Evidence for a “Life Detector”? *Current Biology*, *16*(8), 821–824. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.03.022>

Vallortigara, G. (2012). Aristotle and the Chicken: Animacy and the Origins of Beliefs. In A. Fasolo (A c. Di), *The Theory of Evolution*

and Its Impact (pagg. 189–199). Springer Milan.
https://doi.org/10.1007/978-88-470-1974-4_12

Vallortigara, G., & Regolin, L. (2006). Gravity bias in the interpretation of biological motion by inexperienced chicks. *Current Biology*, *16*(8), R279–R280.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.03.052>

Vallortigara, G., Regolin, L., & Marconato, F. (2005). Visually Inexperienced Chicks Exhibit Spontaneous Preference for Biological Motion Patterns. *PLOS Biology*, *3*(7), e208.
<https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0030208>

Versace, E., Damini, S., & Stancher, G. (2020). Early preference for face-like stimuli in solitary species as revealed by tortoise hatchlings. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *117*(39), 24047–24049.
<https://doi.org/10.1073/pnas.2011453117>

Wertheimer, M. (1923). Laws of Organization in Perceptual Forms. *Psychologische Forschung*, *4*, 301–350.

Yamamoto, M. E., Domeniconi, C., & Box, H. (2004). Sex differences in common Marmosets (*Callithrix jacchus*) in response to an unfamiliar food task. *Primates*, *45*(4), 249–254.
<https://doi.org/10.1007/s10329-004-0088-6>

Zurek, D. B., & Nelson, X. J. (2012). Saccadic tracking of targets mediated by the anterior-lateral eyes of jumping spiders. *Journal of Comparative Physiology A*, *198*(6), 411–417.
<https://doi.org/10.1007/s00359-012-0719-0>