



UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI TRIESTE

Sede Amministrativa: Università degli Studi di Trieste

SCUOLA DI DOTTORATO DI RICERCA IN

NEUROSCIENZE E SCIENZE COGNITIVE

INDIRIZZO NEUROBIOLOGIA

(XXII CICLO)

LA COGNIZIONE NUMERICA NELLE SPECIE ANIMALI: ABILITA' PROTO-MATEMATICHE NELL'ANFIBIO ANURO *Bombina orientalis*

RESPONSABILE DOTTORATO DI RICERCA: Ch.mo Prof. Piero Paolo Battaglini

RELATORE: Ch.mo Prof. Piero Paolo Battaglini, Università degli Studi di Trieste

SUPERVISORE: Ch.mo Prof. Giorgio Vallortigara, Università degli Studi di Trento

DOTTORANDO: Gionata Stancher

Anno accademico 2009/2010

INDICE

INTRODUZIONE

| | |
|--|----|
| 1. Il problema teorico della continuità intellettuale delle specie animali..... | 1 |
| 2. Saggiare l'ipotesi relativa alle abilità proto-matematiche nelle specie animali | 3 |
| 3. Le abilità proto-matematiche spontanee negli animali: metodi di indagine utilizzati e contesti ecologici di espressione | 7 |
| 3.1 Rappresentazione spontanea di piccole quantità..... | 13 |
| 3.2 Rappresentazione spontanea di grandi quantità..... | 16 |
| 3.3 Meccanismi cognitivi coinvolti nella rappresentazione di quantità: evidenze da dati comportamentali e fisiologici..... | 18 |
| 3.4 Controllo delle variabili | 26 |
| 4. Caratteristiche della rappresentazione del numero | 32 |
| 4.1 Ipotesi della Last-resort-strategy | 32 |
| 4.2 Abilità proto-aritmetiche: combinare le rappresentazioni del numero..... | 33 |
| 4.3 Trasferimento a nuove modalità sensoriali ('transfer intermodale') e generalizzazione | 37 |
| 4.4 Astrazione e manipolazione di simboli numerici | 39 |
| 5. Aspetti neurofisiologici della rappresentazione di quantità nei Vertebrati e nell'uomo | 42 |
| 5.1 'Number neurons' | 46 |
| 6. Neuroetologia del comportamento di predazione degli anfibi anuri: integrazione tra aspetti fisiologici e comportamentali | 50 |
| 6.1 Visione ed organizzazione della retina negli anfibi anuri..... | 54 |

| | |
|--|-----|
| PARTE SPERIMENTALE: ABILITA' PROTO-MATEMATICHE NEL COMPORTAMENTO DI PREDAZIONE NELL'ANFIBIO ANURO <i>BOMBINA ORIENTALIS</i> | 59 |
| 1. La specie sperimentale | 60 |
| 2. Materiali e metodi..... | 62 |
| 2.1 Soggetti | 62 |
| 2.2 Apparato..... | 64 |
| 2.3 Procedura comune agli esperimenti | 65 |
| 3. Prima serie di esperimenti: discriminazione di quantità fino a 4 unità | 67 |
| 3.1 Confronto 1 vs. 2 (Esperimento 1.1) | 68 |
| 3.2 Confronto 2 vs. 3 (Esperimento 1.2) | 70 |
| 3.3 Confronto 3 vs. 4 (Esperimento 1.3) | 74 |
| 3.4 Discussione | 76 |
| 4. Seconda serie di esperimenti: discriminazione tra quantità maggiori di 4 unità..... | 78 |
| 4.1 Confronto 3 vs. 6 (Esperimento 2.1) | 78 |
| 4.2 Confronto 4 vs. 8 (Esperimento 2.2) | 81 |
| 4.3 Confronto 4 vs. 6 (Esperimento 2.3) | 83 |
| 4.4 Discussione | 85 |
| 4.5 Analisi dei confronti con rapporto pari a $\frac{1}{2}$ | 87 |
| 5. Terza serie di esperimenti: controllo delle variabili continue..... | 89 |
| 5.1 Confronto 1 vs. 2 con peso eguagliato tra i due gruppi (Esperimento 3.1) | 90 |
| 5.2 Confronto 4 vs. 8 con peso eguagliato tra i due gruppi (Esperimento 3.2) | 94 |
| 5.3 Analisi del controllo sul peso (confronti 1 vs. 2 e 4 vs. 8) | 97 |
| 5.4 Confronto 1 vs. 1 (Esperimento 3.3) | 98 |
| 5.5 Confronto 2 vs. 3 con controllo della densità (Esperimento 3.4) | 101 |
| 5.6 Confronto 1 vs. 2 con controllo del movimento (Esperimento 3.5) | 104 |
| 5.7 Confronto 1 vs. 2 con controllo della frequenza di vibrazione (Esperimento 3.6) | 107 |
| 5.8 Confronto 1 vs. 2 con controllo del movimento (Esperimento 3.7) | 111 |
| 5.9 Analisi del controllo sul movimento degli stimoli | 115 |
| 5.10 Controllo di movimento e volume (Esperimento 3.8) | 116 |

6. Riepilogo degli esperimenti e conclusioni.....120

Bibliografia124

INTRODUZIONE

1. Il problema teorico della continuità intellettuale nelle specie animali

Il problema delle differenze tra le abilità intellettuali animali e quelle propriamente umane è stato sollevato per la prima volta da Charles Darwin nel 1871 (Darwin, 1871), nel contesto della sua celeberrima dissertazione sulla derivazione dell'essere umano da antenati non-umani. Darwin sostenne, in quella occasione, qualcosa sul quale a tutt'oggi gli studiosi stanno dibattendo: il fatto, cioè, che tali diversità, per grandi che siano, non sarebbero di tipo qualitativo ma si tratterebbe solamente di differenze "di grado". La prima, importante previsione che è possibile trarre da questa affermazione, le cui implicazioni di carattere etico si allargano alla definizione stessa del rapporto con la natura vivente che ci circonda, è la possibilità di individuare rudimenti o forme ancestrali di tutte le facoltà cognitive ed intellettive dell'essere umano, comprese quelle più gli sono più peculiari, nel mondo animale. Testare un'ipotesi di questo genere richiede innanzitutto un'ampia disponibilità di dati a disposizione riguardanti le capacità cognitive di molte specie animali, in modo tale da poterle mettere a confronto tra di loro e con le prestazioni umane per poter verificare l'attendibilità di un eventuale passaggio evolutivo graduale dall'una all'altra specie, oltre alla possibile derivazione comune delle stesse. Si tratta quindi di un lavoro che richiede l'impegno congiunto di psicologi e biologi evolucionisti in quanto le ipotesi sulla ricostruzione storica di qualsiasi carattere del fenotipo di un organismo, inclusi i caratteri comportamentali e le prestazioni cognitive, necessitano di essere saggiate alla luce di una solida teoria che giustifichi e spieghi il cambiamento di stato e il passaggio tra le specie viventi. Attualmente, l'unica teoria scientifica sul cambiamento biologico che spieghi allo stesso tempo anche *l'adattamento*, quindi la funzionalità di aspetti del fenotipo ai fini della sopravvivenza, è la teoria dell'evoluzione per selezione naturale (inclusi i fattori della teoria neodarwinista ad essa riconducibili), formulata da Darwin pochi anni prima della pubblicazione del libro contenente la celebre previsione relativa alla "continuità intellettuale". L'*omologia* in particolare, sia essa riferita a funzioni di organi o ad aspetti strettamente anatomici, si riferisce alla condivisione di un tratto del fenotipo tra due specie diverse; una similarità, questa, giustificata dal fatto di essere stata ereditata da un antenato comune. L'altra possibilità è che si tratti di un'*analogia* (o *omoplasia*), condizione che spiega la stessa convergenza con l'esistenza di risposte adattive simili a simili condizioni ambientali. Il fatto di riconoscere la presenza di un'omologia tra due o più specie ci

permette dunque di ascrivere l'insorgenza del *tratto* in questione ad uno specifico momento storico, che sarà tanto più antico quanto più indietro nel tempo ci si deve spostare lungo l'albero filogenetico per giungere alla prima comparsa del carattere in un qualche taxon animale. In tutto questo, è chiaro quanto la possibilità di ricondurre elementi della cosiddetta "specificità umana" ad un terreno comune con altre specie animali influenzi e modifichi in maniera sostanziale la nostra concezione di cosa significhi essere un "essere umano".

Non diversamente da quanto accade nel campo dell'anatomia comparata, anche le prestazioni cognitive devono essere, almeno inizialmente, circoscritte ed analizzate separatamente, l'una dopo l'altra, per poi essere confrontate tra specie diverse. La scelta inerente quali debbano essere sottoposte ad indagine comparata è legata ad alcune caratteristiche, tra queste la presenza di una forma diversa, e più complessa, entro quella specie nella quale è sospettata una discontinuità, ovvero la specie umana.

2. Saggiare l'ipotesi relativa alle abilità proto-matematiche negli animali e nei bambini in età pre-verbale

L'abilità di manipolare i simboli matematici astratti, che è strettamente legata alle facoltà linguistiche, sembra essere una prestazione sufficientemente integrata e sviluppata nella specie umana- e ritenuta assieme alla logica una delle forme più astratte di intelligenza - da essere adatta allo scopo della ricerca. Inoltre, la possibilità di misurare e quantificare gli elementi del mondo che ci circonda costituisce uno dei fattori primari che hanno contribuito a rendere possibile la modificazione della realtà esterna, nel senso per esempio della possibilità di trasformare e rinnovare le risorse di una popolazione umana in continua crescita. Il numero può essere quindi definito, in un'accezione di tipo pragmatico, come un parametro fondamentale che, emergendo assieme agli elementi del mondo naturale nel quale viviamo, ci permette di attribuire ad esso un senso e lo predispone, per così dire, alla manipolazione e alla modificazione da parte nostra.

La possibilità di disporre di *concetti* numerici richiede una fondamentale abilità la cui presenza in specie diverse da quella umana è attualmente dibattuta, ovvero la possibilità di costruire rappresentazioni simboliche e di etichettare vari elementi della realtà in modo da poter lavorare su questi simboli come se si trattasse degli elementi reali che essi descrivono, ivi inclusa l'attribuzione di nomi alle cose e la possibilità di costruire concetti che si riferiscono a gruppi di oggetti (Hauser, 2000; Pepperberg, 2006).

Una delle prestazioni che in quest'ottica è riconosciuta come tra le più semplici della matematica, ma fondamentale per tutte le altre, è il conteggio. Già a questo elementare livello è tuttavia richiesta una competenza di tipo linguistico, oltre ad un "addestramento" che, nella specie umana, si protrae per alcuni anni fondamentali dell'educazione scolastica: ogni elemento nella lista numerica deve essere infatti etichettato in maniera ordinata secondo una sequenza imparata precedentemente (Davis & Pérusse, 1988).

L'utilizzo appropriato del numero non si limita tuttavia alla capacità di contare oggetti, in quanto è richiesta anche una comprensione del principio dell'*invarianza* del numero stesso (Dehaene, 1997). Del fatto cioè che, ad esempio, il numero "tre" si riferisce ad una certa collezione di oggetti, indipendentemente dalle caratteristiche degli oggetti stessi, della loro disposizione nello spazio etc. Un'evidenza del fatto che i bambini fino ai quattro anni non posseggono una tale intuizione della proprietà di invarianza del numero, e che quindi di fatto

non comprendono il concetto di numero, deriverebbe dall'osservazione secondo la quale se viene chiesto loro di indicare tra due file di oggetti quella che ne contiene di più, questa risposta sembra essere influenzata in maniera decisiva dallo spazio occupato dagli oggetti stessi in quanto, nel caso di due file numericamente uguali ma occupanti estensioni diverse, la risposta cade frequentemente su quella nella quale gli oggetti sono più distanziati (Piaget & Szeminska, 1976). Piaget considera questa una prova del fatto che i bambini di quell'età non si rendono conto che il numero non cambia al variare della disposizione degli oggetti.

In un altro esperimento venne sottoposto a verifica sperimentale il possesso da parte dei bambini di 4-5 anni di una regola elementare dell'inclusione degli insiemi, che a sua volta costituisce uno dei fondamenti dell'aritmetica: dopo aver mostrato loro un gruppo composto da otto alberi di cui sei abeti e due querce, è stato chiesto se ci sono più abeti o più alberi. La risposta "ci sono più abeti" dimostrerebbe che i bambini confondono la categoria cui afferisce l'insieme con gli elementi ivi contenuti.

In base a questa e ad altre osservazioni, tutte che sembrano indicare un'acquisizione lenta e incerta delle proprietà fondamentali del numero, Piaget conclude che le conoscenze logiche e matematiche, comprese le universali regole di inferenza, anziché essere disponibili attraverso una comprensione intuitiva delle proprietà di oggetti ed eventi, si costruiscono nel bambino in maniera progressiva mediante l'osservazione e l'interiorizzazione delle regolarità del mondo, quindi attraverso la continua interazione con gli elementi che lo compongono e la registrazione delle regolarità che lo caratterizzano. Tale conclusione, pur non contrapponendosi apertamente, si pone su un piano diverso rispetto all'ipotesi - avanzata all'inizio di questo capitolo ed ispirata alla previsione di Darwin sulla continuità dell'intelletto tra uomo e animali - secondo la quale le facoltà mentali avrebbero non solo una componente genetica fondamentale, tale da influenzare ed indirizzare in maniera decisiva qualsiasi interazione con l'ambiente esterno, ma addirittura, nelle sue linee essenziali, condivisa con altre specie animali, prive di trasmissione culturale e nelle quali l'apporto dell'ambiente e dell'esperienza sulle facoltà cognitive e sui comportamenti è minore. Questa ipotesi presuppone che i meccanismi cognitivi di base per la rappresentazione degli aspetti rilevanti dell'ambiente dipendano dalla presenza di un "*core knowledge system*" – un set di strumenti cognitivi ad uso di ogni essere umano – che sia disponibile alla nascita e, in virtù della nostra derivazione filogenetica comune da progenitori non umani, presente anche in altre specie animali (Vallortigara et al., 2010).

Le conclusioni di Piaget hanno perso gran parte del loro peso a seguito di alcuni esperimenti (Mehler & Bever, 1967) che apportavano alcune semplici ma fondamentali variazioni alla procedura sperimentale: per esempio, quando gli oggetti che componevano gli insiemi precedentemente descritti erano caramelle e ai bambini veniva permesso di esprimere una risposta nella forma di scelta tra i due gruppi seguita dalla possibilità di accedervi e appropriarsi delle caramelle, anziché il forma linguistica, dimostravano di saper superare il test. Quanto più cioè la condizione sperimentale era “naturalistica”, simulando un banale problema di massimizzazione delle risorse alimentari, del tipo che ogni specie animale si trova a dover affrontare nel suo ambiente naturale, tanto più i comportamenti dei bambini sembravano rispecchiare una capacità di operare delle scelte sulla base del numero. Le argomentazioni che sono state avanzate a spiegazione di questo disallineamento tra le prestazioni espresse in forma linguistica e quelle espresse non verbalmente chiamano in gioco quelle che i bambini di 4 anni immaginano siano le aspettative dei genitori, in relazione al modo in cui la domanda viene posta (Dehaene, 1997). In ogni caso, emerge chiaramente che una condizione sperimentale nella quale la scelta viene espressa in forma non verbale consente un avvicinamento alla soluzione più diretto, in quanto privo delle complicazioni inerenti la posizione della domanda, la sua interpretazione e la formulazione della risposta.

D'altra parte, sottoporre a confronto le caratteristiche fisiche di semplici oggetti, come ad esempio la loro grandezza relativa, non richiede che vengano realizzati calcoli matematici (rientrano in questo caso il rilevamento del volume o del perimetro), tanto che anche specie non verbali riescono non solo a scegliere con grande facilità la maggiore tra due quantità di cibo, ma pure a mettere questa quantità in relazione con altri fattori come la distanza del luogo di foraggiamento dal nido (Alcock, 2001), seguendo in questo comportamento una curva che ricalca le previsioni che potrebbero essere formulate in forma matematica in base alle condizioni naturali nelle quali l'esemplare opera. Pare evidente quindi come la selezione naturale abbia fornito le specie animali di alcuni sistemi “intuitivi” che permettono loro di realizzare delle valutazioni, anche piuttosto accurate, sulle quali basare una scelta comportamentale che risulti adattativa in quel contesto ambientale. Tipiche situazioni nelle quali tali comportamenti vengono espressi con elevata frequenza sono quelli associati alla massimizzazione delle risorse alimentari e quelli legati alla scelta del partner. La teoria del foraggiamento ottimale (Stephens & Krebs, 1986) predice, ad esempio, che una specie animale tenderà a massimizzare il guadagno energetico netto, esprimendo in questo senso una serie di valutazioni e comportamenti che la conducono verso una scelta alimentare adattativa. D'altra

parte, la selezione sessuale su un maschio di una specie poligama dovrebbe spingerlo a sviluppare criteri di scelta in fatto di riproduzione che rispecchino le strategie sessuali tipiche della sua specie e del suo genere sessuale, quindi “massimizzando” il numero di femmine che riesce a fecondare (Carazo et al., 2009).

Sembrano quindi sussistere i presupposti perché le specie animali possano disporre di strumenti atti a quantizzare, forse sulla base del numero – ed è questo il punto centrale della presente analisi - certi elementi dell’ambiente circostante, ma senza l’ausilio del linguaggio verbale e delle rappresentazioni simboliche tipici della nostra specie. Il problema evolutivo relativo all’origine delle facoltà matematiche umane di tipo simbolico-linguistico deve quindi confrontarsi con la presenza di questo sistema di quantizzazione parallelo - al quale ci riferiamo qui coi termini generici di abilità proto-matematiche e proto-numeriche - al fine di decidere se esso possa dirsi o meno un precursore evolutivo del sistema, più sofisticato, che sottende l’abilità del fare di conto e la capacità di manipolare simboli numerici astratti nella nostra specie.

Nel corso dei prossimi capitoli verranno analizzate una serie di evidenze di natura comportamentale mentre, negli ultimi capitoli di questa parte introduttiva, verranno presi in considerazione i dati neuro-anatomici che derivano dall’osservazione del funzionamento del sistema nervoso quando il soggetto in esame è impegnato in specifici compiti in ambito matematico. Considerare *entrambi* questi aspetti che ineriscono un organismo – l’aspetto comportamentale del fenotipo e quello anatomico – è di fondamentale importanza in quanto, essendo ritenuto il primo causalmente conseguente al secondo, ma tuttavia impiegando, i due, metodologie ed approcci diversi, un’eventuale convergenza nelle conclusioni e nelle spiegazioni dei fenomeni osservati equivale ad un’accresciuta probabilità che siano corrette.

3. Le abilità proto-matematiche negli animali: metodi di indagine utilizzati e contesti ecologici di espressione

La capacità di utilizzare le quantità in maniera intuitiva e spontanea viene descritta genericamente come il possesso di un “senso del numero” (Dehaene, 1997): l’individuazione dei fondamenti biologici di tale facoltà e dei suoi rapporti col ragionamento logico e matematico ha rappresentato l’obiettivo di recenti ricerche che hanno visto coinvolte varie specie animali e l’essere umano in studi in ambito comportamentale e in altri indirizzati all’individuazione dei substrati neurali associati a questa forma di conoscenza non verbale. Da una prospettiva evolutiva, la ricerca del significato adattativo legato all’emersione delle abilità proto-matematiche è strettamente legata alla definizione dei contesti nei quali essa si manifesta.

Uno dei principali problemi, che costituisce anche uno dei punti che verranno trattati in questa tesi, riguarda il fatto che, in una data condizione ecologica – per esempio in quella che porta alla massimizzazione di una risorsa alimentare – la funzione valutativa può essere supportata da proprietà diverse dell’elemento che viene quantizzato: ad esempio il volume, il perimetro, o il numero. E’ possibile ipotizzare che, trattandosi di variabili che tendono a co-variare positivamente tra di loro, possa esservi stata una specifica pressione selettiva che, in un determinato contesto, abbia spinto l’emersione, nel sistema percettivo e cognitivo della specie in questione, di una di esse e quindi alla separazione dalle altre.

La nostra ipotesi è che il numero sia una di queste, e che le specie animali diverse da quella umana riescano in qualche modo a processare l’informazione numerica in assenza degli strumenti offerti dal linguaggio e parallelamente alle altre variabili fisiche continue, ma indipendentemente da esse. L’eventuale presenza di una tale prestazione permetterebbe finalmente di formulare una serie di interessanti spiegazioni circa l’emersione delle facoltà matematiche nella specie umana, e quindi di saggiare l’ipotesi darwiniana della continuità intellettuale in riferimento a questo contesto, quello matematico, che forse più di qualsiasi altro ha caratterizzato l’evoluzione non solo biologica ma anche culturale di *Homo sapiens*.

In aggiunta a questa prospettiva, e sulla base del legame tra ontogenesi e filogenesi descritta dalla legge di Haeckel che riconosce un parallelismo tra le tappe seguite dagli organismi viventi nel loro sviluppo ontogenetico e quelle seguite dalla loro filogenesi, e della sua rilettura alla luce delle moderne concezioni dell’*evo-devo* degli organismi (Minnelli, 2007), è stato possibile formulare una previsione sulla presenza di competenze matematiche simili a quelle animali

anche nei bambini della nostra specie in età preverbale, quindi quali precursori delle “elevate” prestazioni che emergeranno solo più tardi ed a seguito di un addestramento che si prolunga per tutta l’età scolare.

Diversamente dalle competenze linguistiche, che hanno storicamente ricevuto i favori e le attenzioni di una grande quantità di psicologi, biologi e filosofi, l’interesse per l’origine delle abilità matematiche nell’essere umano, e quindi la loro ricerca nelle specie animali, sembra essere emerso solo in anni recenti, nonostante le discussioni sul tema principale, cioè la loro presenza o meno nelle specie non verbali, abbiano scaldato i dibattiti scientifici da almeno 100 anni. I metodi di indagine volti ad evidenziare la presenza di abilità proto-matematiche negli animali si possono dividere in due grandi classi: quelli che richiedono procedure di addestramento e quelli che, invece, vengono espressi in assenza di addestramento, ad esempio simulando situazioni ecologiche tipiche dell’ambiente naturale dell’animale che si sospetta richiedano la rappresentazione delle quantità.

I primi sfortunati tentativi di dimostrare la presenza di abilità matematiche negli animali tramite addestramento – famoso è quello del cavallo Hans - sono serviti più che altro a riconoscere la necessità di severi controlli nell’esecuzione degli esperimenti, nella direzione di escludere da essi tutti gli indizi e le possibili variabili che potrebbero influenzare il risultato, comprese quelle introdotte involontariamente dallo sperimentatore. Hans, infatti, era in grado di “risolvere” complesse operazioni matematiche (il risultato veniva comunicato attraverso battiti dello zoccolo su una pedana) basandosi sui cambiamenti comportamentali della persona che lo interrogava, la quale inconsapevolmente gli suggeriva il risultato (Pfungst, 1907). Non sorprende quindi che Hans riuscisse nei compiti di matematica solo quando la persona che lo stava interrogando era ben visibile, e soprattutto quando lei stessa conosceva l’esito dell’operazione aritmetica.

Successive ricerche, compiute da Otto Koehler nel 1941 (Koehler, 1943), hanno testato le capacità di agire in base al numero da parte di diverse specie di uccelli, tra queste il pappagallo cenerino, il piccione, il corvo e i pappagallini ondulati. In un esperimento, ad esempio, ai piccioni veniva richiesto di effettuare una discriminazione numerica che consisteva nel scegliere, tra due gruppi, quello che conteneva un dato numero di grani, e solo la scelta corretta veniva rinforzata. In un altro esperimento, un corvo veniva sottoposto ad una procedura di “confronto col campione” (*matching-to-sample task*), in base al quale doveva osservare il numero di puntini disegnati su un foglio e scegliere successivamente tra diversi coperchi quello associato a quella numerosità (in base cioè ad un confronto col campione). Da

questi e da altri studi che coinvolgevano l'utilizzo di procedure di addestramento, Koehler concluse che gli uccelli disponevano di sistemi cognitivi per la discriminazione di oggetti o di eventi. Il controllo sugli indizi estranei e riconducibili allo sperimentatore o alla procedura di test veniva esercitato ponendo lo sperimentatore al di fuori della visuale dell'uccello, filmando il suo comportamento e somministrando punizioni e ricompense attraverso un meccanismo automatico. Nonostante queste attenzioni, il lavoro di Koehler fu accolto con scetticismo e criticato per la mancanza di controllo sugli indizi olfattivi e per le procedure di ricompensa (Wesley, 1961). Procedure di addestramento su alcune delle stesse specie animali oggetto dello storico studio di Koehler sono state utilizzate in anni più recenti da Emmerton e Delius (1993) e Pepperberg (2006). Nel primo studio (Emmerton & Delius, 1993) i piccioni (*Columba livia*) venivano addestrati a discriminare gruppi di puntini che differivano di un solo elemento, rinforzandoli quando beccavano quello contenente la numerosità maggiore. Irene Pepperberg addestrò invece un pappagallo cenerino (*Psittacus erithacus*) non solo a discriminare tra quantità diverse ma pure ad utilizzare etichette numeriche verbali a designare le quantità rilevate, riuscendo in questa operazione anche nel caso di collezioni di oggetti eterogenei per i quali era richiesto di riportare il numero corretto di elementi definiti da una combinazione di due caratteristiche (ad esempio, il numero di chiavi gialle in un insieme di oggetti che conteneva chiavi di altro colore e altri oggetti gialli).

Sempre in anni recenti, tra gli esperimenti che sono stati realizzati in assenza di procedure di addestramento vi sono quelli di scelta spontanea e di discriminazione numerica spontanea. Le procedure di addestramento, richiedendo un intenso e spesso "invasivo" intervento dello sperimentatore (Hauser et al., 2000), sono suscettibili di produrre comportamenti influenzati da un gran numero di variabili difficilmente controllabili che ineriscono la condizione sperimentale; inoltre, non riescono a fornirci informazioni circa l'accessibilità spontanea ad informazioni di tipo numerico da parte dei soggetti studiati (cfr. l'ipotesi della *last-resort-strategy*), se cioè il numero venga rappresentato dagli animali con la stessa spontaneità ed immediatezza delle informazioni riguardanti le dimensioni e la forma degli oggetti. Lo scopo di questi esperimenti, dunque, era quello di indagare il comportamento dei soggetti in condizioni che simulavano il più possibile un contesto naturale.

Nel contesto delle strategie riproduttive, ad esempio, sono stati condotti alcuni studi per verificare la capacità di discriminazione numerica spontanea nei pesci (*Gambusia holbrooki*) (Agrillo et al., 2006). In questo caso si è cercato di valutare le preferenze, da parte di femmine isolate, per due gruppi di pesci, sempre di sesso femminile ma di differente numerosità. In

questa specie gli esemplari di sesso maschile rappresentano un elevato fattore di stress per le loro compagne, a causa dei continui tentativi di copula cui sono sottoposte (comportamento definito di *harrassment*; in questa specie la copula è interna e viene realizzata per mezzo delle pinna ventrale del maschio, modificata e chiamata gonopodio). Per questa ragione ci si aspetta che le femmine tendano a scegliere il gruppo maggiore di loro conspecifiche. L' "effetto diluizione" predice infatti che la probabilità di essere oggetto di predazione o, in questo caso, delle attenzioni sessuali di un maschio, sono minori quanto maggiore è il gruppo nel quale ci si trova. Anche in questo caso, dunque, è stata fornita ai soggetti una motivazione sufficiente, e tratta da un contesto naturalistico, per compiere una discriminazione numerica. Utilizzando un paradigma simile, che però chiamava in gioco l' "effetto diluizione" in un contesto di strategia antipredatoria, è stato dimostrato nella specie ittica *Semotilus atromaculatus*, (Krause et al., 1997) che la capacità di discriminazione aumentava all'aumentare della distanza numerica tra i gruppi confrontati, mentre il tempo di risposta diminuiva. Anche pesci della specie *Xiphophorus helleri* mostrano una preferenza per il gruppo sociale più numeroso, in particolare quando il rapporto è pari a 1:2; quando il rapporto è invece 1.5:2 non mostrano alcuna preferenza (Buckingham et al., 2007).

Un esempio di procedura sperimentale priva di addestramento in grado di mettere in luce varie abilità proto-matematiche in specie non verbali, tra cui competenze proto-aritmetiche e quelle di discriminazione tra quantità, è quella definita "del tempo di fissazione" (*looking time method*).

Le scimmie rhesus (*Macaca mulatta*), ad esempio, sono state sottoposte a test da Mark Hauser e Susan Carey (2003) sulla loro capacità di realizzare semplici operazioni matematiche (1+1 e 2-1) utilizzando una versione modificata del paradigma della violazione dell'aspettativa già utilizzato dalla Wynn con i neonati (Wynn, 1992). Il procedimento si basa sulla registrazione del tempo di fissazione di un particolare stimolo o evento da parte dei soggetti, tempo che si sa essere maggiore nel caso di un evento inatteso. Tipicamente, dopo essere stati esposti per alcuni minuti ad un dato stimolo, l'attenzione dei neonati decresce indicando l'avvenuta abitazione allo stimolo stesso. Se a questo punto lo stimolo viene sostituito con uno diverso, il tempo di fissazione aumenta. Questo paradigma si prestava quindi ad essere utilizzato anche per valutare le aspettative *innate* in soggetti che non fossero stati precedentemente esposti ad alcuno degli stimoli presentati al test, per uno studio il cui scopo fosse per esempio quello di verificare la presenza di abilità matematiche spontanee nelle scimmie utilizzando un paradigma che escludesse l'apprendimento. Ogni soggetto veniva dunque testato una sola

volta e assisteva al posizionamento sequenziale di due melanzane dietro uno schermo opaco, che veniva poi abbassato rivelando uno di due possibili esiti. Nel primo caso venivano presentate due melanzane, nel secondo caso, una sola melanzana. Come suggerito dal paradigma della violazione dell'aspettativa, i soggetti osservavano più a lungo la melanzana singola, proposta come risultato dell'aggiunta delle due melanzane da dietro lo schermo, dimostrando con ciò di considerare tale evento come inaspettato o impossibile, rispetto all'evento atteso di due melanzane. Questi risultati dimostrano che le scimmie sono in grado di padroneggiare l'esito di una semplice addizione ($1+1=2$) e, attraverso un adattamento della stessa procedura, anche una semplice sottrazione ($2-1=1$). Esperimenti successivi hanno permesso di escludere che i soggetti si basassero nelle loro valutazioni su variabili continue come la superficie degli stimoli. Risultati simili, applicando lo stesso paradigma sperimentale, sono stati successivamente ottenuti anche coi cani domestici adulti (West & Young, 2002) usando ciotole di cibo come stimolo che veniva nascosto dietro alla barriera.

Altri esperimenti hanno richiesto una manipolazione ancora minore delle condizioni sperimentali, tanto da essere stati condotti sul campo e dunque utilizzando come soggetti sperimentali animali allo stato selvatico. In quelli che hanno interessato la folaga americana (*Fulica americana*) (Lyon, 2003), lo sperimentatore si limitava a sottrarre uova dal nido delle femmine di folaga in cova per valutarne gli effetti sul numero di uova deposte successivamente. I risultati mostrano come le femmine di questa specie siano in grado di regolare lo sviluppo dei propri follicoli ovarici sulla base del numero di uova presenti nel nido, ovvero sulla base di una valutazione numerica realizzata attraverso una stimolazione tattile (contatto con le uova) o visiva. La sottrazione ad esempio di un uovo dal nido stimolava la maturazione di un follicolo ovarico e la deposizione di un uovo aggiuntivo. Questo comportamento risulta adattivo, in un contesto naturale, in riferimento al fenomeno del parassitismo da cova, comune in questa specie ed in base al quale le femmine di folaga tendono a deporre uova nei nidi non propri, al fine di massimizzare la propria fitness a scapito delle altre femmine. In questo caso, la capacità di valutare il numero di uova deposte nonché di regolare la deposizione di uova proprie e di espulsione dal nido di quelle non proprie ha una chiara valenza adattiva.

Alcuni lavori condotti sugli scimpanzé (*Pan troglodytes*) (Wilson et al., 2002) e sulle leonesse (*Panthera leo*) (Mc Comb et al., 1994) in ambiente naturale hanno dimostrato come gli episodi di attacco e le interazioni aggressive tra gruppi rivali fossero influenzati da una valutazione del numero dei componenti il gruppo opponente, realizzata in base al numero di richiami che

potavano udire. Se da una determinata zona provenivano tre richiami di tre esemplari differenti (riprodotti con l'ausilio di un registratore), le leonesse sceglievano di allontanarsi se si trovavano da sole, di perlustrare la zona se erano in un gruppo di quattro. Nel caso degli scimpanzé, la decisione di attaccare il gruppo rivale avveniva quando il rapporto numerico tra il proprio gruppo e quello rivale era di almeno 1.5. In particolare, la natura della risposta di un gruppo ai richiami di conspecifici sconosciuti (ancora riprodotti attraverso l'utilizzo di registrazioni) dipendeva dal numero di maschi adulti presenti. Gruppi con almeno tre maschi avvicinavano il registratore emettendo sonore vocalizzazioni, mentre gruppi con un minor numero di maschi adulti rimanevano silenziosi e si avvicinavano alla sorgente dei richiami meno frequentemente e più lentamente.

Un esempio di procedura che si situa a metà strada tra una condizione naturale e una di addestramento è quella utilizzata da Vallortigara e colleghi con il pulcino di pollo domestico (*Gallus gallus*) sottoposto a procedura di familiarizzazione con uno stimolo a mezzo di imprinting filiale (vedi ad es., Rugani et al., 2010). In questo caso, la manipolazione si limitava ad un intervento che tendeva ad indirizzare le preferenze sociali del pulcino su uno stimolo scelto dallo sperimentatore, in modo tale che le successive conclusioni in merito alle capacità cognitive e percettive dei soggetti potessero essere tratte da un test di discriminazione tra due versioni diverse dello stimolo stesso. Nel caso degli esperimenti sulla discriminazione numerica, i soggetti venivano esposti durante il periodo sensibile dell'imprinting ad un semplice stimolo (costituito da una pallina colorata) e successivamente, in fase di test, posto nelle condizioni di scegliere tra due quantità diverse dello stesso stimolo, o di versioni modificate dello stimolo d'imprinting. La tendenza sociale dei pulcini li porta a optare per la quantità maggiore di quello che, a seguito della procedura utilizzata, riconoscono come il loro compagno sociale, ammesso che sappiano discriminare le due numerosità. I risultati, che approfondiremo più avanti, dimostrano in maniera convincente che i pulcini sono in grado di compiere discriminazioni di numerosità.

Attraverso l'ausilio di procedure sperimentali poco invasive e che riproponevano il più fedelmente possibile contesti naturalistici, è stato riconosciuto alla discriminazione numerica un elevato valore adattativo in un ampio raggio di situazioni naturali, tra queste il foraggiamento e il procacciamento del cibo (Farnsworth & Smolinski, 2006), la formazione di gruppi sociali (Krause et al., 1997; Buckingham et al., 2007), la competizione tra gruppi sociali (McComb et al., 1994), le tattiche antipredatorie (Beuchamp, 2003), l'evitazione del parassitismo da cova (Lyon, 2003) e la competizione spermatica (Thomas & Simmons, 2009).

3.1 Rappresentazione spontanea di piccole quantità

Per abilità di discriminare tra differenti quantità si intende la capacità di emettere giudizi di non-eguaglianza di grandezza – ovvero di realizzare valutazioni del tipo “più di...” o “meno di...” - e di effettuare scelte coerenti con le informazioni così acquisite. La discriminazione di numerosità relative viene ritenuta la forma più elementare e antica di conoscenza numerica e viene pertanto definita proto-numerosità (Davis e Pérusse, 1988). Una tale discriminazione viene realizzata con oggetti visibili al momento della scelta; in caso di oggetti non visibili nel momento della risposta è richiesto che il soggetto esprima una scelta spontanea trattenendo tracce mnestiche relative alle quantità osservate al fine di porle a confronto tra di loro.

Tra le condizioni più naturalistiche che, come abbiamo discusso, si prestano ad essere utilizzate per trarre conclusioni sulle abilità proto-numeriche negli animali, vi sono quelle legate al comportamento di ricerca del cibo. Le previsioni in questi contesti sono descritte dalla Teoria del foraggiamento ottimale (Stephens & Krebs, 1986), secondo la quale gli animali tenderanno, in un dato contesto ambientale, a massimizzare il loro guadagno energetico. Il punto interessante, per il nostro esame, è la comprensione dei *meccanismi cognitivi* attraverso i quali questo risultato viene raggiunto e la rappresentazione di quali caratteristiche degli stimoli guidano la scelta.

Molte specie, poste di fronte a compiti che richiedevano la scelta tra due quantità di cibo nascoste entro dei contenitori opachi (*spontaneous choice task*), dimostrano di optare per la quantità maggiore: uno dei punti di forza di questa procedura è dunque la possibilità di essere utilizzata per specie molto diverse tra loro, come potrebbero esserlo le scimmie, i neonati della specie umana e gli elefanti.

Nei primi due casi, i soggetti venivano individualmente posti di fronte allo sperimentatore che nascondeva un certo numero di biscotti o pezzi di mela dentro una scatola, un numero differente in un'altra scatola. Ai soggetti veniva quindi chiesto di scegliere uno dei due contenitori. Se avessero saputo discriminare le due quantità (non visibili al momento della scelta), avrebbero selezionato la scatola che conteneva il numero maggiore, e questo accadeva, nel caso delle scimmie rhesus (*Macaca mulatta*, Hauser et al., 2000) per i confronti 1 vs.2, 2 vs. 3, 3 vs. 4 e 3 vs. 5. Aprivano invece una scatola a caso quando le quantità nascoste erano 4 vs. 5, 4 vs. 6, 4 vs. 8 e 3 vs. 8, indicando con ciò che l'esito di questo secondo gruppo di confronti era a loro inaccessibile. Nel caso dei bambini di 10 e 12 mesi si è trovato che erano in grado di discriminare i confronti 1 vs. 2 e 2 vs. 3 ma non 3 vs. 4 e 3 vs. 6 (Feigenson et al.,

2002a; Feigenson et al., 2002b), risultati almeno in parte sovrapponibili con quelli ottenuti con le scimmie.

Dooley & Gill (1977) e Call (2000) riportano che, rispettivamente, scimpanzé (*Pan troglodytes*) e oranghi (*Pongo pygmaeus*) sono in grado di discriminare, in un compito di scelta libera, tra differenti quantità di oggetti e di scegliere quella maggiore. Ai soggetti veniva permesso di alimentarsi del gruppo di cibo selezionato sia quando sceglievano la quantità maggiore che quando sceglievano quella minore. Lo scimpanzé Lana era stato testato con oggetti che erano visibili al momento della scelta mentre, nel caso degli oranghi, in alcuni test gli oggetti venivano coperti dopo che gli animali avevano avuto la possibilità di osservarli. Nonostante queste differenze procedurali, non sono state trovate differenze tra le due condizioni nella discriminazione di quantità comprese tra 1 e 6 (Call, 2000). In particolare, le loro prestazioni tendevano ad essere positivamente correlate con la distanza numerica tra le due quantità (per cui ad esempio il confronto 1 vs. 4 era più semplice del confronto 3 vs. 4) e negativamente correlate col rapporto tra le due quantità (2 vs. 3 – rapporto 0.6 - era più semplice di 5 vs. 6 – rapporto 0.8). Lo stesso effetto generale è stato osservato anche nei cani, nel corso di uno studio (Ward & Smuts, 2007) il cui scopo era quello di ricalcare le condizioni sperimentali utilizzate da Joseph Call con gli oranghi. Tuttavia, quando gli stimoli erano celati alla vista dei soggetti al momento della scelta, le discriminazioni di quantità separate da una sola unità (ad es.: 1 vs. 2, 2 vs. 3, 3 vs. 4) erano associate ad un calo delle prestazioni.

I cavalli (*Equus caballus*) hanno mostrato di essere in grado di scegliere la quantità maggiore di mele (artificiali, quindi prive di tracce olfattive), che venivano nascoste in due contenitori opachi, nel caso dei confronti 1 vs. 2 e 2 vs. 3 ma non 4 vs. 6, anche in presenza di un controllo sul volume (Uller & Lewis, 2009).

Lavorando con l'anfibio caudato *Plethodon cinereus* (Uller et al., 2003), la procedura è stata modificata cosicché gli stimoli da discriminare – che in questo caso erano dei moscerini della specie *Drosophila virilis* che si muovevano liberamente all'interno di due tubi di vetro posti di fronte ai soggetti – erano visibili per tutta la durata dell'esperimento ed in particolare al momento della scelta. Ai soggetti non veniva quindi richiesto di memorizzare le due quantità poste a confronto e la discriminazione era di natura percettiva. Tuttavia, i risultati ottenuti – discriminazione possibile per i confronti 1 vs. 2 e 2 vs. 3 - sono straordinariamente simili a quelli individuati nei neonati umani, soprattutto in considerazione dell'enorme distanza filogenetica tra le due specie.

In una serie di test successivi (Hauser et al., 2000) si è voluto verificare se le stesse scimmie coinvolte nell'esperimento descritto più sopra fossero in grado di effettuare discriminazioni *relative* di oggetti, ovvero considerando le caratteristiche degli stessi piuttosto che il gruppo nell'insieme. In questo caso si è quindi proceduto nascondendo nelle scatole sia pezzi di mela che sassi e si è potuto così verificare che le scelte dei soggetti erano anche in questo caso coerenti con le previsioni dettate dalla teoria del foraggiamento ottimale. Nel contesto di una diversa procedura sperimentale, quale è quella dell'imprinting filiale, si è potuto trarre le medesime conclusioni utilizzando il pulcino di pollo domestico: i soggetti erano in grado di compiere discriminazioni numeriche estraendo le proprietà degli elementi confrontati, per esempio discriminando due gruppi numericamente identici di palline d'imprinting (es: 4 vs. 4), sulla base del fatto che uno dei due gruppi conteneva un numero maggiore di palline del colore familiare (cioè il colore della pallina oggetto d'imprinting filiale) (Rugani et al., 2010).

A questo proposito, recenti studi sull'attivazione di aree cerebrali nell'essere umano come risposta alla visualizzazione di specifici oggetti (Izard et al., 2008) hanno potuto mettere in luce la presenza di una dissociazione tra il rilevamento dell'identità degli oggetti (con le loro specifiche caratteristiche) e la loro numerosità nei bambini di 3 mesi. In particolare, le aree attivate dai cambiamenti di identità degli oggetti presentati erano collocate nella corteccia temporale sinistra ("*ventral network*"), mentre le risposte ai cambiamenti del numero degli oggetti erano localizzate in una rete di neuroni parieto-prefrontali bilaterali ("*dorsal network*"). La procedura sperimentale consisteva nella presentazione di immagini contenenti gruppi di oggetti che potevano occasionalmente variare in riferimento alla loro identità o al loro numero, mentre venivano registrate le risposte elettrofisiologiche del cervello legate all'evento visivo. Tali evidenze supportano quelle rilevate in ambito comportamentale circa la codificazione di proprietà diverse degli oggetti (come forma e colore) da una parte e proprietà numeriche dall'altra, attraverso vie differenti.

Queste prime ricerche dunque, pur se condotte in assenza di uno stretto controllo sulle variabili quantitative ed in assenza di una standardizzazione delle procedure utilizzate, sembrano puntare l'attenzione sull'esistenza di un limite nella discriminazione di quantità consecutive posto attorno a 3 o 4 elementi, in qualche modo ubiquitario tra i Vertebrati: un probabile caso di omologia.

Una ricerca che ha avuto come soggetto sperimentale l'elefante asiatico (*Elephas maximus*) coinvolto nella scelta spontanea di quantità non visibili al momento della scelta ha dato risultati inattesi (Irie-Sugimoto et al., 2009). I test eseguiti su tutti i confronti analizzati,

compresi alcuni la cui discriminazione è risultata inaccessibile alle altre specie animali (come ad esempio 5 vs. 6 e 6 vs. 7), hanno mostrato la completa assenza di una correlazione dei risultati col rapporto tra le quantità confrontate o la grandezza totale. Gli elefanti, non addestrati per questo specifico compito, sono dunque in grado di discriminare tra quantità diverse di oggetti, superando ampiamente il limite individuato nella maggior parte delle altre specie animali. Degno di nota è il fatto che i soggetti potevano individuare il numero degli elementi nascosti solamente attraverso il suono prodotto dalla loro caduta all'interno di una scatola, oppure dai movimenti eseguiti da parte dello sperimentatore. Gli autori della ricerca suggeriscono che gli elefanti potrebbero utilizzare un meccanismo diverso da quello delle altre specie per rappresentare e confrontare le quantità e ipotizzano che tale peculiare abilità possa essere emersa in un contesto ecologico nel quale la valutazione delle dimensioni numeriche del proprio gruppo sociale o di un gruppo rivale è particolarmente importante.

Infine, pochi studi hanno avuto come protagonisti gli Invertebrati. Esperimenti condotti su soggetti adulti di sesso maschile del coleottero *Tenebrio molitor* impiegati nel rilevamento di tracce olfattive lasciate da quantità diverse di femmine hanno mostrato risultati significativi nel caso dei confronti aventi un rapporto inferiore a 1:2 (ad esempio, 1 vs. 4 e 1 vs. 3), mentre nel caso dei confronti 2 vs. 4 e 1 vs. 2 non sono state registrate preferenze significative (Carazo et al., 2008). Gli odori individuali rilasciati dalle femmine costituivano eventi temporalmente distinti in quanto venivano incontrati dai maschi in sequenza, e ciò al fine di ridurre la probabilità che essi venissero percepiti come una mescolanza. In questo studio, che dimostra la presenza di competenze proto-numeriche in una specie di Invertebrato, l'aspettativa che le tracce chimiche piuttosto che quelle visive potessero mediare la rappresentazione delle quantità era giustificata dal fatto che proprio tali indizi olfattivi rappresentano il principale mezzo di comunicazione nella specie utilizzata.

3.2 Rappresentazione spontanea di grandi quantità

Senza dover ricorrere ad alcun genere di addestramento e sottoponendo a test lo stesso soggetto una sola volta, Elizabeth Spelke e Fei Xu hanno utilizzato l'ipotesi che sta alla base del

metodo del tempo di fissazione per interrogare i neonati a proposito delle loro competenze proto-matematiche. I soggetti venivano tipicamente posti di fronte a delle immagini che rappresentavano puntini di differente numerosità; quando il tempo di fissazione diminuiva, indicando l'avvenuta abitudine allo stimolo, veniva presentata un'immagine contenente un numero diverso di punti e l'eventuale variazione nel tempo di fissazione registrato stava ad indicare che il soggetto valutava il nuovo stimolo come evento inaspettato, quindi diverso da quello sul quale si era abituato. Utilizzando questa tecnica è stato possibile dimostrare che i neonati di 6 mesi sono in grado di discriminare tra 4 e 8 stimoli, 8 e 16 stimoli ma non tra 8 e 12 stimoli (Xu & Spelke, 2000). Le prestazioni rimanevano elevate, e la discriminazione significativa, anche aumentando il numero degli stimoli di ciascun gruppo, a patto che il rapporto rimanesse lo stesso (e pari a 0.5), come nel caso del confronto 16 vs. 32, ma non del confronto 16 vs. 24.

Prestazioni simili sono state ottenute anche quando gli stimoli presentati, in fase di abitudine e successivamente in quella di test, non erano di natura visiva bensì uditiva: nello studio di Lipton e Spelke (2003) e in quello di Xu e Arriaga (2007) i bambini di 6 mesi erano in grado di discriminare tra 4 e 8 suoni, 8 e 16 suoni ma non 8 e 12 suoni. Fatto interessante, bambini di 4 mesi più grandi (cioè di 10 mesi) erano in grado di discriminare tra 8 e 12 stimoli, sia visivi che uditivi, quindi superando il limite del rapporto di 0.5 riscontrato nei bambini di 6 mesi, e fallendo tuttavia nel confronto 8 vs. 10. Questi studi dimostrano da una parte che le competenze proto-matematiche non sono ristrette a specifiche modalità sensoriali ma probabilmente ad esse ubiquitarie, quindi facenti capo ad un'organizzazione superiore, dall'altra che lo sviluppo fisico e cerebrale del bambino ha un'influenza sulle prestazioni, in particolare rendendo possibile la discriminazione di quantità con un rapporto numerico superiore. Vedremo più avanti, in un paragrafo dedicato, in che modo informazioni numeriche relative a diverse modalità sensoriali vengono computate nel formare una rappresentazione del numero di elementi presenti.

Un tentativo di controllo delle variabili continue che, come si è detto, è fondamentale al fine di poter riferire le competenze osservate al possesso di una qualche rappresentazione del numero, è stato messo in atto da Xu e Spelke (2000) con i neonati di 6 mesi utilizzando sempre il metodo del tempo di fissazione. In questi esperimenti gli stimoli presentati ai soggetti nel corso dell'abitudine contenevano una di due quantità (ad esempio 8 oppure 16, a seconda del gruppo sperimentale); più nello specifico, si trattava di una serie di pannelli contenenti sempre lo stesso numero di elementi, ma che variavano in quanto a dimensioni e posizione

degli stessi. Al momento del test, che consisteva nella presentazione di 6 stimoli in sequenza, ciascuno contenente 8 o 16 elementi alternati, veniva registrato il tempo di fissazione. Gli stimoli del test erano inoltre bilanciati nelle dimensioni e nella densità tra le due diverse numerosità, cosicché il tempo di fissazione maggiore sul nuovo stimolo non poteva dipendere dalle variabili continue o dalle differenze tra i due stimoli al test, ma doveva essere riconducibile ad un riconoscimento delle *numerosità*.

In conclusione, gli esperimenti condotti sulla discriminazione numerica di grandi quantità hanno messo in luce come il limite discriminativo di 3 o 4 elementi precedentemente rilevato (nel caso di piccole numerosità) possa essere superato aumentando il rapporto tra le quantità poste a confronto. La differenza tra la rappresentazione di piccole quantità e quella di grandi quantità starebbe dunque nel fatto che nel primo caso il limite discriminativo è assoluto e fissato attorno a 3 o 4 elementi, mentre nel secondo caso dipende dal rapporto tra i valori posti a confronto, secondo le previsioni dettate dalla legge di Weber (Gallistel & Gelman, 1992). La legge di Weber (vedi ad es. Jordan & Brennon, 2006) afferma che la capacità di riconoscere differenze nell'intensità di uno stimolo dipende dalla grandezza originale dello stimolo; nel nostro caso significa (Feigenson et al., 2002b) che la discriminabilità tra due quantità è una funzione del loro rapporto ("*ratio*"), il quale, definito come "grandezza del gruppo più piccolo / grandezza del gruppo più grande", tiene in considerazione tanto la distanza numerica tra i gruppi che le loro grandezze.

3.3 Meccanismi coinvolti nella rappresentazione di quantità: evidenze da dati comportamentali e fisiologici

La capacità di esprimere giudizi non verbali di numerosità viene identificata, nella specie umana, attraverso l'esposizione dei soggetti a differenti numerosità per un tempo (frazione di secondo: 200 ms) sufficientemente ridotto da garantire che la risposta relativa alle quantità presenti non dipenda da un conteggio delle stesse (Kaufman et al., 1949). Questa possibilità di realizzare una stima numerica in maniera rapida ed intuitiva è stata definita *subitizzazione*.

Questo termine, che deriva dal latino *subitus*, si riferisce alla possibilità di riconoscere il numero di elementi presenti in una scena visiva quando questi cadono nel cosiddetto “*subitizing range*”, ovvero il campo d’azione proprio della subitizzazione. In particolare, l’accuratezza e la velocità dei giudizi di numerosità si trovano in stretta relazione col numero di elementi da enumerare: valutazioni fino a 4 unità sono precise e rapide, mentre mano a mano che ci si allontana da questo valore le prestazioni subiscono un decremento che è stato quantificato temporalmente in 250-350 ms di ritardo per ogni oggetto aggiunto al di fuori del *subitizing range*, contro i 40-100 ms per oggetto all’interno del *subitizing range* (Trick & Pylyshyn, 1993).

L’analisi dei substrati cerebrali – per mezzo della tomografia ad emissione di positroni - coinvolti nella subitizzazione ne hanno evidenziato, nell’essere umano, una almeno parziale separazione dall’azione del contare, richiedendo in particolare quest’ultima, e solo quest’ultima, il coinvolgimento di substrati legati al linguaggio. Tuttavia, a livello della corteccia extrastriata occipitale e del lobo parietale superiore/solco intraparietale bilaterale si ha una parziale sovrapposizione di attivazioni nel “*counting*” e “*subitizing*” (Dehaene et al., 2003). Inoltre, e a conferma della separazione funzionale dei due processi, i pazienti affetti da simultanagnosia (sindrome di Balint), i quali presentano danni bilaterali ai lobi parietali associati a deficit nella localizzazione di oggetti nello spazio, compreso puntarli o riportare verbalmente la loro posizione, non riescono a contare e ad enumerare oggetti *al di fuori* del *subitizing range*, mentre le loro prestazioni sono normali *entro* questo intervallo (1-4 unità) (Dehaene & Cohen, 1994).

Data la natura di tale valutazione numerica, con particolare riferimento alla presenza di limiti molto simili a quelli riscontrati nelle specie non verbali coinvolte nel compito di discriminazione numerica, è stata avanzata l’ipotesi relativa ad una omologia tra le due, ovvero relativa alla loro derivazione, in senso filogenetico, da un antenato comune alle specie analizzate. L’indagine di questa possibilità risulta particolarmente interessante ed affascinante se prendiamo in considerazione la domanda che ci siamo posti all’inizio dell’Introduzione, ovvero quella legata all’esistenza nella specie umana di due meccanismi paralleli utilizzati per la quantizzazione, l’uno proprio delle specie non verbali e l’altro strettamente legato alla possibilità di accedere alle facoltà linguistiche (ovvero il conteggio).

La definizione dei meccanismi cognitivi che fanno capo alla quantizzazione e all’enumerazione di oggetti o eventi si complica tuttavia quando si pone l’attenzione ai *limiti* osservati nelle prestazioni delle specie animali non verbali o nei neonati. Nella fattispecie, è stata evidenziata

la presenza di un limite di tipo assoluto nella discriminazione di piccole numerosità e di un limite dipendente dal rapporto nel caso delle grandi numerosità (Feigenson et al., 2002). La rappresentazione di piccole numerosità risulta essere precisa e sembra avvenire grazie alla capacità del nostro sistema visivo di localizzare gli oggetti nello spazio: il procedimento di subitizzazione richiede ad esempio che gli oggetti occupino posizioni distinte, mentre nel caso della quantizzazione di oggetti sovrapposti come cerchi concentrici è necessario contarli uno per uno (Trick & Pylyshyn, 1993); si ritiene dunque che giochino un ruolo fondamentale le aree occipito-parietali, le quali estraggono rapidamente la posizione degli oggetti che ci circondano decomponendo lo spazio in oggetti discreti (Dehaene, 1997). La discriminazione tra grandi numerosità è invece meno precisa e fortemente influenzata dall'effetto distanza e dall'effetto grandezza. Il primo predice che la *performance* discriminativa debba decrescere al diminuire della distanza tra i due numeri confrontati (per cui distinguere 4 da 5 è più difficile che distinguere 5 da 8) e dipenderebbe dunque (Dehaene, 1997) dalla rappresentazione dei numeri sulla cosiddetta "linea mentale": su di essa i numeri vicini sono rappresentati da posizioni vicine ed è dunque più facile confonderli. Il secondo indica che, a parità di distanza, la discriminazione si complica all'aumentare del valore numerico (distinguere 4 da 5 è più facile che distinguere 25 da 26). Ciò dipenderebbe dal fatto che le quantità non sono distribuite in maniera regolare ed in particolare le grandi quantità sarebbero compresse in uno spazio limitato, come se si trattasse di una funzione logaritmica (ci si riferisce a ciò come alla "compressione mentale dei grandi numeri", Dehaene, 1997). Infine, la legge di Weber si riallaccia all'effetto distanza e all'effetto grandezza descrivendo la potenzialità discriminativa di due quantità come una funzione del loro rapporto.

Due distinti meccanismi cognitivi che lavorerebbero in sinergia nella rappresentazione di grandi e piccole quantità rispettivamente sono stati ipotizzati alla base delle prestazioni osservate nelle specie animali e negli infanti.

L' **Analog Magnitude System** (Feigenson et al., 2002b) è un meccanismo di quantificazione all'interno del quale il numero degli elementi in un gruppo viene rappresentato come una singola grandezza proporzionale alla numerosità (Fig. 2). Questa grandezza esibisce una variabilità di tipo scalare e quindi le performance discriminative che il sistema consente sono soggette alla legge di Weber. L'Analog Magnitude System verrebbe utilizzato per la discriminazione delle sole grandi quantità e, a differenza dell'Object-file System,

permetterebbe una rappresentazione imprecisa delle diverse quantità, che rende impossibile discriminare tra grandi quantità consecutive o comunque troppo vicine (ad es., 8 da 12).

L'Object File System (Feigenson et al., 2002b), il meccanismo cognitivo invocato per la rappresentazione di piccole quantità, sarebbe caratterizzato dalla possibilità di rappresentare ogni elemento di un insieme con un simbolo distinto; il confronto tra insiemi e quantità verrebbe quindi stabilito attraverso una corrispondenza uno-a-uno tra i file. Nel caso del confronto di oggetti non visibili nel momento della scelta, i file verrebbero computati in parallelo e mantenuti contemporaneamente in un magazzino di memoria provvisoria. Le evidenze sperimentali relative all'esistenza di questo sistema si riferiscono essenzialmente alla presenza di un limite nella discriminazione di piccole quantità, che può tuttavia essere superato qualora si passi alla discriminazione di quantità maggiori. Negli infanti di 6-12 mesi (Feigenson et al., 2002b; Xu, 2003) è stata ad esempio riconosciuta l'abilità di discriminare tra 1 e 2 elementi, 2 e 3 elementi ma non tra 3 e 4 elementi, a fronte della significatività individuata nel confronto 4 vs. 8 (Xu, 2003); il limite discriminativo può essere quindi facilmente superato aumentando la distanza tra i valori confrontati. L'evidenza più stringente della necessità di separare funzionalmente la discriminazione di piccole e grandi quantità deriva però dai risultati ottenuti da Feigenson & Carey (2005) (Fig. 1): i bambini di 12 mesi, quando posti di fronte a due scatole opache contenenti differenti quantità di biscotti, non riescono a discriminare 1 da 4 oggetti, e 2 da 4, nonostante il rapporto tra le due quantità sia altamente favorevole.

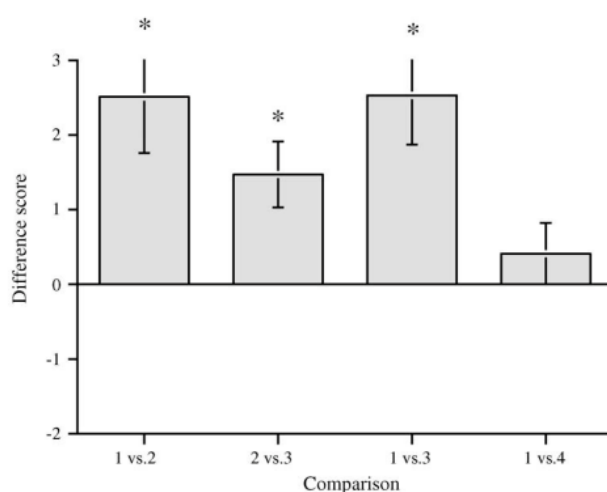


Fig. 1: Performance discriminative in bambini di 12 mesi (da Feigenson & Carey, 2005). Si noti la caduta delle prestazioni in corrispondenza del confronto 1 vs. 4.

Ogni file sembra inoltre contenere informazioni riguardanti le caratteristiche dell'oggetto, ad esempio forma, colore e dimensione. Quando le variabili continue (come ad esempio l'area) sono controllate o poste contro il numero, la scelta non si basa sul numero (Feigenson et al., 2002a; Xu, 2003), ma questo avviene solo nel caso di piccole numerosità, non coinvolgendo invece confronti come 8 vs. 16. Questi risultati non sembrano tuttavia dipendere da un'incapacità generalizzata di considerare il parametro numerico in quanto, sotto differenti condizioni sperimentali, per esempio quando il compito richiede di tenere una traccia delle caratteristiche individuali degli oggetti (ad esempio quando gli oggetti sono diversi tra loro e non di natura alimentare), i neonati rispondono al numero e non alle variabili continue (Feigenson, 2005).

Sembrerebbe quindi che le specie non verbali e i bambini in età pre-verbale siano in grado di rappresentare 1, 2 e 3 unità e di trattenerle in memoria, di porle a confronto, e tutto questo attraverso un sistema di tipo "Object-file". Rimane tuttavia da chiarire di che genere sia la rappresentazione di insiemi che superano le tre unità, che è il limite per la rappresentazione parallela di piccole quantità poste a confronto. Il fallimento nel discriminare 1 da 4 elementi (Feigenson & Carey, 2005) nei bambini di 12 mesi lascia infatti aperta la questione se i soggetti posseggano *una qualsiasi* rappresentazione delle quattro unità. Ci troviamo di fronte a due possibilità, entrambe coerenti coi risultati ottenuti: (1) che gli infanti rappresentino il box contenente i 4 biscotti come "vuoto", il che equivarrebbe all'assenza di una qualsiasi rappresentazione del numero 4; (2) che gli infanti dispongano di una rappresentazione di "una certa quantità" per il numero 4, senza alcuna ulteriore specificazione. Per disambiguare le due ipotesi è stato condotto un esperimento (Feigenson & Carey, 2005) nel corso del quale veniva chiesto ai soggetti di scegliere tra due box, l'uno contenente 4 biscotti e l'altro vuoto. L'idea è che, in assenza di una qualsiasi rappresentazione della quantità "quattro", i bambini non dovrebbero presentare alcuna preferenza. Per evitare che il tempo di attenzione dei soggetti potesse influenzare i risultati, anche in corrispondenza del box vuoto lo sperimentatore eseguiva quattro azioni, che consistevano in questo caso nella presentazione, per quattro volte, di mani non contenenti alcun oggetto. I risultati dimostrano una preferenza per il box contenente quattro biscotti, e quindi una differenza tra la rappresentazione della mancanza di elementi e quella del numero "quattro". Un ulteriore esperimento era teso a verificare se, modificando le caratteristiche degli stimoli, ed in particolare variandone la grandezza, i bambini erano in grado di riuscire nella discriminazione tra 1 e 4 elementi, che era impossibile,

come abbiamo visto, quando gli elementi erano invece identici tra i loro. Il successo nel confronto tra 1 biscotto piccolo e 4 biscotti grandi dimostra che i bambini dispongono di una rappresentazione delle proprietà degli oggetti presenti nell'insieme.

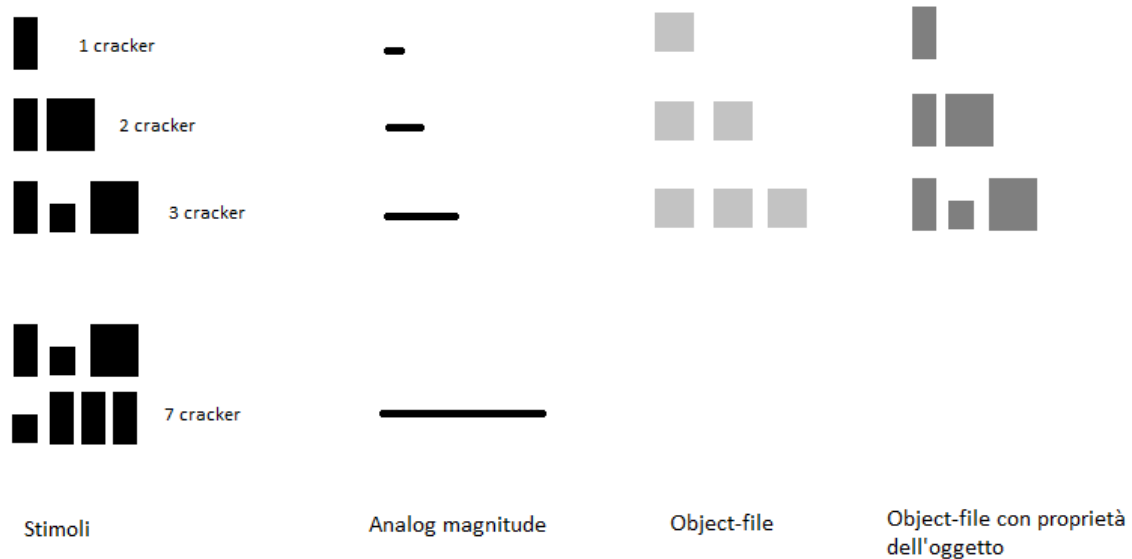


Fig. 2: Stimoli (a sinistra) e meccanismi di rappresentazione della loro numerosità (da Feigenson, Carey & Hauser, 2002, ridisegnato).

La presenza di due meccanismi separati per la rappresentazione di piccole numerosità e grandi numerosità è stata messa in dubbio da uno studio sul comportamento degli animali e soprattutto dalla registrazione dell'attività neurale che, nell'essere umano, soggiace alle prestazioni osservate. Michael Beran ha trovato (2007) che scimmie rhesus testate in condizioni di laboratorio e impegnate nell'identificazione del gruppo più numeroso tra due immagini presentate in sequenza sullo schermo di un calcolatore, non presentavano affatto discontinuità nelle loro prestazioni di discriminazione tra piccole e grandi numerosità che fossero comparabili a quelle individuate negli infanti. In particolare, non ha osservato alcun crollo delle prestazioni nel confronto 1 vs. 4 – crollo ritenuto uno delle maggiori evidenze sperimentali a favore dell'isolamento dell'Object File System rispetto all'Analog Magnitude System (Feigenson & Carey, 2005). Le due scimmie sottoposte al test hanno infatti ottenuto percentuali di prove corrette per il confronto 1 vs. 4 pari a 68.8 e 60.3, rispettivamente. Il calo

lineare delle prestazioni osservato passando dai confronti 1 vs. 6 (87.9, 80.7), a 1 vs. 5 (80.2, 73.4) e infine allo stesso 1 vs. 4 è risultato in linea con l'ipotesi di un loro decremento in funzione del rapporto, quindi in linea con la legge di Weber. In sostanza, l'autore non ha trovato alcun evidenza a supporto della presenza di limiti simili a quelli che costituiscono il fondamento del modello dell'Object-file (Beran, 2007).

Nel corso di un lavoro che vedeva congiuntamente esaminati dati comportamentali e fisiologici, Manuela Piazza e collaboratori (Piazza et al., 2004) hanno esposto alcuni pazienti ad una rapida successione di immagini rappresentanti degli insiemi di punti. All'insaputa dei soggetti, la forma ed il numero degli oggetti cambiavano occasionalmente, mentre tutte le altre variabili visuospatiali non numeriche, come la densità e la localizzazione, venivano controllate. Nel caso della registrazione dei dati comportamentali, ai soggetti veniva chiesto di riferire se le ultime quattro immagini contenevano lo stesso numero di punti. Durante l'fMRI invece, i partecipanti venivano esposti passivamente ai gruppi di stimoli "di abitudine" e a quelli "devianti". Le curve di attivazione registrate sono risultate delle funzioni gaussiane del rapporto logaritmico tra le due numerosità presentate; in particolare, l'attivazione indotta dai gruppi "devianti" risultava proporzionale all'ampiezza del cambiamento numerico occorso. Un risultato questo, sovrapponibile alle prestazioni ottenute dai soggetti nello stesso compito, il cui tasso di errore nelle risposte era inversamente proporzionale alla distanza numerica tra lo stimoli di abitudine e quello deviante, in accordo con la legge di Weber.

Le registrazioni dell'attività neuronale non hanno peraltro evidenziato alcun segno di discontinuità nelle risposte cerebrali al cambiamento numerico al confine tra piccole e grandi numerosità (Izard et al., 2008; Dehaene, 2002), ad esempio nei confronti 2 vs. 3 per le piccole quantità e 4 vs. 8 e 4 vs. 12 per le grandi quantità. Al contrario, i neuroni del solco intraparietale incrementavano la loro attività senza soluzione di continuità all'aumentare della numerosità da 1 a 30, quindi in accordo con la legge di Weber e senza evidenziare alcun segno di discontinuità tra numerosità inferiori o superiori a tre unità. Tuttavia, gli autori dello studio (Izard et al., 2008) fanno notare che un tale disallineamento tra dati comportamentali e registrazioni dai neuroni del solco intraparietale (chiamati "*number neurons*", vedi più avanti) potrebbe dipendere dal fatto che i loro esperimenti non erano stati strutturati apposta per individuare le basi neurali del meccanismo dell'Object File: ad esempio, il controllo delle variabili continue (dimensioni degli oggetti e densità) potrebbe aver soppresso la risposta del

sistema di riconoscimento delle piccole numerosità, cosa che è stata osservata in ambito comportamentale anche da Feigenson, Carey e Spelke (Feigenson et al., 2002a).

Un secondo meccanismo, che tuttavia può costituire una estensione del primo dei precedenti in quanto perfettamente in grado di integrare in esso la legge di Weber (Dehaene, 1997), è detto **“dell’accumulatore mentale”** (Meck & Church, 1983; Gallistel & Gelman, 1992; Gibbon, 1977). Tale definizione dipende dall’analogia del suo funzionamento con un sistema che prevede il passaggio di una corrente di impulsi, prodotti ad un tasso costante da parte di un pacemaker, attraverso un accumulatore, e la sua conseguente lettura in base al tempo trascorso. L’ipotesi qui è che ogni oggetto venga rappresentato sottoforma di impulsi del sistema nervoso centrale e che tali segnali vengano poi accumulati dal sistema cognitivo per trasferire l’informazione alla memoria a lungo termine, luogo dove verrebbe infine applicata un’etichetta al livello raggiunto. Numeri diversi sarebbero quindi rappresentati da livelli diversi. In questo modo, il numero verrebbe rappresentato come una grandezza continua che riflette in maniera diretta le quantità discrete che serve a rappresentare: per ogni oggetto vi è un incremento discreto del contenuto dell’accumulatore, un’operazione formalmente equivalente al versare una coppa di acqua entro un contenitore. Il limite di tale sistema è, come abbiamo già anticipato, legato al rapporto tra le quantità confrontate, descritto a sua volta dalla legge di Weber. Le evidenze sperimentali che supportano l’esistenza di tale sistema di detezione numerica pervengono dai risultati significativi ottenuti (Xu e Spelke, 2000) nella discriminazione di quantità superiori a 4 unità nei bambini di 6 mesi, ad esempio 8 vs. 16, e nella caduta delle prestazioni che si osserva quando la distanza tra le due quantità viene diminuita (la discriminazione tra 8 e 12 non è possibile). Gli esperimenti di controllo delle variabili continue dimostrano che la discriminazione di grandi quantità per mezzo del sistema dell’accumulatore rimane possibile; che il numero viene quindi rappresentato attraverso questo sistema anche in quelle condizioni nelle quali l’Object-file falliva.

Il modello dell’accumulatore proposto da Dehaene e Changeux (1993) ipotizza in particolare che il numero venga estratto dagli elementi del mondo esterno attraverso l’attivazione, nei lobi parietali, di mappe neurali per la localizzazione di oggetti salienti; l’informazione numerica così acquisita verrebbe poi trasmessa ai neuroni della corteccia prefrontale. Va sottolineato, a questo proposito, che i cosiddetti *“number neurons”*, ovvero i neuroni sensibili alle quantità numeriche, sono stati trovati tanto nella corteccia prefrontale che in quella parietale, in

proporzione variabile dal 30% al 14%, anche se non vi è accordo se siano più diffusi nell'una o nell'altra localizzazione (Dehaene, 2002).

Manuela Piazza e Véonique Izard (2009) ipotizzano che un sistema di tipo "accumulatore" possa trovare una corrispondenza a livello di substrati neurali nella riconosciuta divisione del Solco Intraparietale (IPS – una regione del lobo parietale sicuramente coinvolta nel processamento delle informazioni numeriche nell'essere umano e nelle scimmie, vedi par. 5) in due regioni, chiamate rispettivamente LIP e VIP. La prima è risultata sensibile alla numerosità degli elementi, rispondendo in maniera monotonica al numero degli elementi presenti; la seconda, invece, comprende gruppi di neuroni che presentano specifiche selettività per determinate numerosità. L'ipotesi avanzata è che l'azione dei neuroni LIP funzioni come un accumulatore che estrae le informazioni numeriche dallo stimolo sensoriale, informazioni che poi verrebbero inviate ai neuroni VIP.

Un'ulteriore ipotesi è detta Connectionist Timing Model (Church & Broadbent, 1990) e prevede l'intervento di una serie di oscillatori, con periodicità che va da millisecondi a centinaia di secondi, che servono come base per la temporizzazione in quanto ognuno di essi inizia a lavorare all'inizio di ogni stimolo. Un vettore combinerrebbe poi i risultati di diversi oscillatori e l'informazione temporale così ottenuta verrebbe rappresentata dai vettori stessi in matrici.

3.4 Controllo delle variabili

Gli esperimenti che hanno come oggetto l'individuazione e la definizione delle abilità cognitive nelle specie animali si trovano di fronte ad alcuni ostacoli, tra questi vi è l'impossibilità di trarre conclusioni definitive sulla base dell'assenza di una determinata prestazione o di un certo comportamento in un dato contesto sperimentale, laddove invece è la presenza soltanto ad essere conclusiva in questo senso. La risposta comportamentale è infatti influenzata non solo dal contesto sperimentale, per cui risulta indispensabile escludere qualsiasi possibile elemento che possa inficiare il risultato, ma risulta altresì determinata dalla *motivazione* dell'animale, poiché è chiaro che specie diverse esprimeranno le loro abilità cognitive solo laddove le circostanze lo renderanno indispensabile, o per lo meno utile, e ciò vale a dire in linea con il

significato adattativo del comportamento cui esse sono associate. In altre parole, è sempre possibile che un animale non esprima certe abilità (alle quali ha invece accesso), solo perché gli abbiamo posto la “domanda” sbagliata, o in una forma scorretta.

Un secondo problema è quello di riuscire a separare l’influenza delle variabili che sono manipolate dallo sperimentatore da quelle che non lo sono. In certi casi questo viene reso possibile attraverso la progettazione dell’esperimento stesso, per esempio, nel caso di esperimenti che riguardano la registrazione di preferenze tra due stimoli posti di fronte al soggetto, scambiando la posizione reciproca degli stimoli stessi in modo tale che ciascuno si trovi per un 50% del tempo sul lato destro e un 50% su quello sinistro. E’ infatti noto (Rogers & Andrew, 2002) che, soprattutto in contesti contraddistinti da un elevato valore adattativo come quelli della predazione e dell’accoppiamento, gli animali esprimono dei *bias* comportamentali legati a lateralizzazioni dei sistemi sensoriali, in virtù delle quali, ad esempio, potrebbero preferire avvicinarsi allo stimolo dal loro lato destro o da quello sinistro. Tali variabili devono quindi, necessariamente, essere escluse dalla procedura sperimentale.

In altri casi l’influenza delle variabili è più sottile in quanto dipende dalle proprietà fisiche degli stimoli. Ad esempio, dato il legame di natura matematica esistente tra volume, superficie e numerosità di stimoli tridimensionali, modificando uno solo di questi valori otteniamo automaticamente una variazione sugli altri. Se il nostro scopo è quello di definire in maniera precisa quale sia il fattore che influenza la risposta dell’animale posto sotto esame, ovvero quale caratteristica dello stimolo, diventa necessario ideare degli espedienti per consentire la variazione controllata di una sola delle componenti (ad esempio la numerosità), mantenendo invariate le altre (ad esempio, volume e superficie). Nel caso di specie che rispondono al movimento degli stimoli, e soprattutto in quelle nelle quali il movimento è essenziale al fine di stimolare la risposta comportamentale, è necessario porre sotto controllo pure questa variabile continua.

Il controllo delle variabili continue può essere dunque realizzato utilizzando il paradigma che si basa sul foraggiamento ottimale e bilanciando le variabili tra i due gruppi di stimoli presentati al test; per esempio, ponendo i soggetti di fronte a pezzetti di biscotti o di mela numericamente differenti tra i due gruppi, ma uguali come volume complessivo (Flombaum et al., 2004). In questo modo, una preferenza significativa per il gruppo numericamente maggiore sottintenderebbe la presenza di una capacità di considerare il numero e di rappresentarlo, in quanto unico elemento saliente che ancora distingue i due gruppi. D’altra parte, come

abbiamo detto, non è vero il reciproco: l'assenza di preferenze, ovvero una distribuzione casuale delle scelte tra i due gruppi, in una tale condizione, non permetterebbe di escludere che i soggetti siano in grado di rappresentare le numerosità, in quanto è sempre possibile che la particolare condizione ecologica considerata non richieda il processamento delle variabili numeriche. Ci aspettiamo che una specifica pressione selettiva abbia portato all'emersione della capacità di rappresentazione del numero nelle specie animali, ma le condizioni ecologiche nelle quali la prestazione ad essa legata si manifesta rimangono da definire.

Un contesto nel quale numero e variabili continue sembra essere entrambi processati per piccole numerosità è quello studiato da Wood et al. (2008). In questo caso ai soggetti, delle scimmie rhesus, era richiesto di compiere una scelta tra due contenitori all'interno dei quali venivano versate delle carote tagliate a pezzetti. Dato che le carote venivano versate in porzioni che corrispondevano ad altrettante azioni discrete da parte dello sperimentatore, e visibili dai soggetti, questi potevano basare le loro decisioni sul numero di azioni osservate o sulla quantità totale (supposta) di sostanza versata. Per verificare quale delle due informazioni venisse processata dalle scimmie, si è proceduto mettendo in contrasto numero di azioni e quantità versata. Nel primo esperimento (confronto 1 vs. 2), il numero di azioni correlava con la quantità di cibo versata; le scimmie sceglievano la quantità maggiore, ma non era possibile trarre conclusioni su quale delle due variabili venisse utilizzata. Nel secondo esperimento (confronto 1 vs. 2), la quantità totale di cibo versata dall'azione singola era il doppio della quantità versata da ciascuna delle due azioni; le scimmie sceglievano il contenitore che aveva ricevuto due porzioni, anche se si trattava di due mezze porzioni, dimostrando con ciò di processare il numero. Tuttavia, nel confronto 1 vs. 1 con manipolazione del volume (una porzione grande vs. una porzione piccola), i soggetti sceglievano la singola porzione grande, dimostrando con ciò di poter considerare anche l'informazione relativa al volume oltre al numero. Nell'ultimo esperimento, un confronto 2 vs. 2 nel quale la seconda porzione di uno dei gruppi era costituita da sabbia, anziché da pezzetti di carote, le scimmie confermavano con le loro scelte la capacità di considerare non solo il numero di azioni osservate ma anche le proprietà degli oggetti (diversamente, ci saremmo aspettati che fossero andate a caso).

In uno studio sui pulcini di pollo domestico di pochi giorni (Rugani et al., 2008), le caratteristiche fisiche di stimoli bidimensionali presentati in fase di test sono state manipolate al fine di verificare se i soggetti erano in grado, dopo essere stati addestrati alla discriminazione di gruppi di stimoli sulla base del loro numero, di conservare le abilità così acquisite anche dopo l'introduzione di tali variazioni. I risultati dimostrano che i pulcini

conservano la capacità di discriminare uno stimolo da due stimoli e due stimoli da tre stimoli anche quando in fase di test la loro posizione veniva modificata o la superficie ed in perimetro equilibrati. Il metodo utilizzato in questi esperimenti sfruttava il principio del completamento amodale, grazie al quale i pulcini possono ricostruire percettivamente l'immagine di oggetti parzialmente nascosti (Regolin & Vallortigara, 1995). Nel caso del confronto 1 vs. 2 con controllo dell'area, ad esempio, lo stimolo singolo era sostituito da un rettangolo nero che affiancava, senza coprirlo, un cerchio rosso; lo stimolo "doppio" era invece costituito da due cerchi rossi sui quali era stato giustapposto un rettangolo nero, cosicché l'area complessiva delle parti visibili fosse esattamente equivalente a quella del cerchio singolo (erano cioè nascosti per metà). I pulcini percepivano dunque, in virtù della loro capacità di completare gli oggetti parzialmente occlusi, un cerchio da una parte e due cerchi dall'altra, ma l'area totale visibile (in questo esempio, in un altro esperimento ne è stato controllato il perimetro) risultava equilibrata. I pulcini dovevano pertanto basare la loro discriminazione sull'informazione numerica.

Diversi lavori (Clearfield & Mix, 1999, Feigenson et al, 2002a; Xu, 2003; Xu et al., 2005) hanno tuttavia rilevato che, nel caso di piccole numerosità, gli infanti sembrano rispondere alle variabili continue e non al numero. Successivi approfondimenti (Feigenson, 2005) hanno dimostrato come, in effetti, la possibilità di effettuare rappresentazioni *numeriche* di piccole numerosità (in quanto contrapposte alle rappresentazioni *di quantità*, che non si basano necessariamente sul numero) dipenda dal contesto e dalla natura dello stimolo, ovvero, dalle condizioni ecologiche alle quali il soggetto si trova a dover rispondere. In particolare, quando gli stimoli tra i quali scegliere sono uguali o provengono da un dominio nel quale la quantità complessiva è importante (come nel caso del cibo), allora i soggetti basano la loro scelta sul volume complessivo o la superficie, trascurando l'informazione numerica. Quando invece gli elementi sono diversi tra di loro, e il soggetto è quindi spinto a registrare le loro caratteristiche individuali, la codificazione del numero prevale su quella delle variabili continue.

Questa interessante conclusione, che di fatto circoscrive l'accesso spontaneo alle variabili numeriche a precisi contesti ambientali, è emersa pure in un lavoro di Rugani e collaboratori (2010) sui pulcini di pollo domestico. Un primo gruppo di pulcini è stato allevato con due alternative numerosità di oggetti tridimensionali *identici* (ad esempio, una o tre palline) e successivamente sottoposto a test di scelta tra due differenti numerosità dello stesso stimolo (ad es., 1 vs. 3 palline) al fine di registrare la loro preferenza. Tanto i pulcini allevati con 3 stimoli che quelli allevati con uno stimolo dimostravano di preferire, al test, la numerosità

maggiore (ovvero, in questo caso, le tre palline) rispetto alla quantità familiare (questo stesso risultato è stato ottenuto con pulcini impegnati in un compito di discriminazione relativa, ovvero in un confronto 4 vs. 4 dove tre palline di un gruppo e una dell'altro erano del colore familiare). Un secondo gruppo di pulcini è stato allevato con diverse numerosità di stimoli *l'uno diverso dall'altro* (ad es., 1 vs. 3 oggetti differenti) e poi sottoposti a test di scelta tra due quantità di stimoli *mai visti prima*, cioè differenti in quanto a forma, colore e dimensioni rispetto a quelli di imprinting. Inoltre, i due gruppi di stimoli usati nel test avevano un'eguale volume ed area totale; ovvero, questi due gruppi di oggetti completamente nuovi differivano solo per la loro numerosità. I risultati dimostrano che, in queste condizioni, i pulcini preferiscono il gruppo contenente il numero di oggetti familiare, quello cioè col quale sono stati allevati. Pare quindi che la presenza di gruppi di oggetti omogenei favorisca il processamento delle variabili continue, che risulta nella preferenza per la quantità maggiore, indipendentemente dalle condizioni di allevamento, mentre la preferenza per il numero esatto di elementi compare quando vengono usati stimoli eterogenei durante la fase di imprinting e stimoli completamente nuovi al test (Rugani et al., 2010).

Sul versante della neurofisiologia, alcuni studi di visualizzazione tramite fMRI (Izard et al. 2008) suggeriscono che le informazioni relative alle caratteristiche fisiche degli stimoli e quelle sulla loro numerosità vengono processate indipendentemente, ovvero attraverso percorsi neurali separati, l'uno localizzato nella corteccia temporale sinistra e l'altro in aree intraparietali bilaterali. Inoltre, i cambiamenti nella numerosità degli stimoli producono un decremento nella risposta della corteccia temporale sinistra; in altre parole pare vi sia una relazione antagonista tra le aree che supportano le caratteristiche identificative degli oggetti da una parte e quelle per la loro numerosità e la loro localizzazione dall'altra. Ulteriori studi in ambito comportamentale (Mareschal & Johnson, 2003) hanno dimostrato, ad esempio, la presenza di una probabile competizione nella memoria tra le caratteristiche individuali degli oggetti e quelle spaziali, ciò in dipendenza dal tipo di stimolo utilizzato e dalla sua rilevanza per il soggetto nei due domini. La procedura sperimentale sfruttava la registrazione del tempo di fissazione (Wynn, 1992) in corrispondenza di modificazioni apportate allo stimolo di abituação. Quando gli stimoli erano facce, i bambini di 4 mesi riuscivano a riconoscere e registrare i cambiamenti nella loro identità, ma non nella loro posizione; quando invece si trattava di giocattoli che potevano essere manipolati, riconoscevano i cambiamenti di posizione ma non quelli di identità. Questi ultimi risultati vanno interpretati alla luce dello stretto legame tra la variabile relativa allo spazio e la cosiddetta "linea numerica", che pare

essere alla base della rappresentazione ordinale dei numeri nella specie umana (Hubbard et al., 2005).

Infine, gli studi sulla neurofisiologia del cervello condotti da Nieder e collaboratori che vedevano le scimmie addestrate a decidere se due campioni contenevano o meno lo stesso numero di elementi hanno potuto verificare che i neuroni sensibili alle quantità numeriche ("*number neurons*", vedi par. 5.1) continuavano a rispondere agli stimoli anche quando le loro differenze quanto a caratteristiche fisiche erano state livellate (Nieder et al., 2002).

4. Caratteristiche della rappresentazione del numero

Una volta definito che le specie animali sottoposte ad indagine sperimentale sono in grado di estrarre le numerosità presenti nell'ambiente e rappresentarle attraverso i meccanismi cognitivi precedentemente descritti, rimane da stabilire alcune ulteriori proprietà di tali rappresentazioni, per esempio il loro rapporto con la rappresentazione delle altre caratteristiche degli oggetti e le loro (eventuali) proprietà combinatorie.

4.1 Ipotesi della Last-resort-strategy

L'ipotesi della Last-resort-strategy, formulata da Davis e Pérusse nel 1988, fa riferimento all'osservazione secondo la quale le variabili numeriche verrebbero utilizzate dagli animali solo come conseguenza di lunghi periodi di addestramento o, in alternativa, quando tutte le altre variabili siano poste sotto controllo - in entrambi i casi nelle condizioni controllate del laboratorio - quindi come una sorta di "ultima risorsa" alla quale attingere qualora gli altri e più importanti elementi non siano disponibili o in tutti quei casi nei quali i soggetti siano stati specificamente indirizzati a farlo. Questa ipotesi non nega dunque che gli animali abbiano una fondamentale capacità di rappresentare il numero, ma toglie di fatto a questa abilità gran parte della sua importanza soprattutto in riferimento alle condizioni ecologiche naturali, confinandola però nel peggiore degli scenari al ruolo di mero artefatto prodotto dalle tecniche di addestramento. Le affermazioni di Davis e Pérusse sono supportate da alcune evidenze, tra queste quella che mostra come i ratti imparino ad utilizzare le proprietà temporali più rapidamente di quelle numeriche nel discriminare sequenze di toni (Breukelaar e Dalrymple-Alford, 1988). In un altro esperimento (Breukelaar e Dalrymple-Alford, 1988), i ratti addestrati a premere una leva come risposta ad un certo numero di toni, classificandoli come una sequenza "lunga" e una sequenza "corta", dimostravano di preferire l'utilizzo del parametro temporale quando questo era in contrasto con quello numerico (effetto ottenuto, ad esempio, aumentando la durata della sequenza di due toni). In altre parole, anche dopo essere stati specificamente addestrati sul numero, gli animali sembrano fare riferimento ad altri parametri non appena se ne presenta l'occasione, e quindi usare questi ultimi in maniera preferenziale.

Date queste premesse, Cantlon e Brennon (2007) hanno sottoposto delle scimmie rhesus ad una serie di test di confronto col campione (*matching-to-sample test*) con più di una risposta corretta. In altre parole, le scimmie potevano basare la loro scelta su una serie di proprietà degli stimoli, compresa quella numerica, per risolvere correttamente la prova. Quando ad esempio il campione era costituito da due cuori di colore rosso, gli stimoli tra i quali compiere una scelta potevano essere due cuori di colore blu o cinque cuori di colore rosso, nel primo caso essendo la risposta corretta basata sul numero, nel secondo caso sul colore. Nel corso dei “test-sonda” che precedevano il test, i soggetti venivano ricompensati per la loro scelta indipendentemente da quali stimoli scegliessero. I risultati ottenuti dimostrano che, quando le quantità sono semplici da discriminare, le scimmie basano la loro scelta sul numero. Ciò suggerisce, contrariamente all’ipotesi della Last-resort-strategy, che le scimmie considerano gli attributi numerici degli stimoli anche senza essere stati specificamente ricompensate per la discriminazione di tipo numerico, in alcuni casi anche “preferendoli” ad altre proprietà degli stimoli.

4.2 Abilità proto-aritmetiche: combinare le rappresentazioni del numero

L’ipotesi dell’esistenza di competenze proto-matematiche nelle specie non verbali, quali sono state descritte all’inizio dell’Introduzione, deve confrontarsi non solo con la possibilità di effettuare confronti di numerosità relative, come quelli che rientrano nella classe delle discriminazioni numeriche, ma anche con l’eventuale presenza di meccanismi cognitivi che permettano di realizzare semplici forme di *manipolazione* numerica, in qualche modo simili a quelle alle quali diamo il nome di aritmetica in tutti quei casi nei quali l’abilità viene realizzata in presenza di linguaggio verbale. In questo modo la possibilità di manipolare simboli numerici astratti si tradurrebbe, a livello di proto-aritmetica, nella capacità di intuire il risultato corretto derivante dall’aggiunta sequenziale di, ad esempio, due oggetti dello stesso tipo all’interno di un contenitore o dietro una partizione opaca, come nei casi delle scelte spontanee nelle quali sia richiesta la costruzione di rappresentazioni mnemoniche degli stimoli e il confronto tra rappresentazioni, non essendo gli stimoli visibili al momento della scelta.

Houndé e Tzourio-Mazoyer (2003) distinguono tra “*visuo-spatial arithmetic*” e “*simboli-linguistic arithmetic*” sulla base dell’ipotesi relativa al coinvolgimento di differenti substrati

cerebrali nei due tipi di computazione, rispettivamente il sistema visuospatiale della corteccia parietale e le aree del linguaggio.

La possibilità che i bambini in età pre-verbale dispongano di abilità proto-aritmetiche - abilità che sarebbero supportate dalla memoria di lavoro visuospatiale (Houndé & Tzourio-Mazoyer, 2003) - è stata sottoposta a verifica sperimentale in un famoso esperimento condotto dalla Wynn (1992) sui bambini di 5 mesi, poi replicato da Hauser e Carey (2003) con i macachi rhesus. Il paradigma sperimentale prevedeva che i soggetti venissero posti nella condizione di assistere al posizionamento sequenziale di due oggetti (pupazzi nel caso dei bambini, melanzane in quello delle scimmie) dietro una partizione opaca, per poi rivelare l'esito di tali eventi attraverso l'abbassamento della partizione stessa. L'esito poteva essere un evento aritmeticamente possibile (ad esempio, $1+1=2$) o impossibile ($1+1=1$) e le aspettative dei soggetti sperimentali in proposito venivano registrate tramite la valutazione del loro tempo di fissazione. I risultati ottenuti dimostrano che tanto i bambini di 5 mesi quanto le scimmie rhesus sono in grado di riconoscere il risultato corretto dell'operazione aritmetica $1+1=2$. Simili risultati sono stati ottenuti pure con l'operazione $2-1=1$ e anche con altre specie, come i tamarini (Uller & Hauser, 2001), i lemuri (Santos et al., 2005) e i cani (West et al., 2002).

A questo punto rimaneva da verificare quale fosse il tipo di rappresentazione che i soggetti si formavano quando gli stimoli erano dietro la partizione opaca, cioè non visibili, e ciò vale a dire quali tra le variabili continue e quelle numeriche venissero considerate nelle operazioni proto-aritmetiche. Per sottoporre a test l'ipotesi (alternativa) che le scimmie rappresentassero la quantità totale di colore viola piuttosto che il numero di melanzane, sono state sottoposte ad un esperimento che vedeva contrapposte due melanzane piccole contro una melanzana grande come risultato dell'aggiunta sequenziale di due melanzane piccole dietro lo schermo. I soggetti osservavano anche in questo caso l'evento corrispondente al risultato scorretto, mostrando con ciò di possedere una qualche forma di rappresentazione numerica relativa agli oggetti osservati (Hauser & Carey, 2003).

Flombaum e collaboratori (2004) hanno verificato la capacità di effettuare operazioni di addizione nei macachi rhesus con quantità maggiori e in alcuni casi in condizione di controllo delle variabili, ottenendo risultati positivi col paradigma della violazione dell'aspettativa nei confronti $3+1=8$ vs. $3+1=4$; $2+2=8$ vs. $2+2=4$ e $4+4=4$ vs. $4+4=8$. Non sono stati trovati risultati significativi invece nei confronti $4+4=8$ vs. $4+4=6$ e $2+2=4$ vs. $2+2=6$. In uno degli esperimenti, l'operazione $3+1$ è stata proposta ai soggetti manipolando le dimensioni degli oggetti presentati come risultato, in maniera tale che il volume e la superficie dell'evento possibile

(risultato "4") e di quello impossibile (risultato "8") fossero più o meno uguali, introducendo così un controllo sulle variabili percettive. Adoperando pezzi di limone per verificare l'ipotesi sperimentale, le scimmie hanno dimostrato di essere in grado di effettuare la discriminazione che, a questo punto, possiamo sospettare essere di tipo "numerico".

Un minor numero di esperimenti hanno interessato specie di Vertebrati non mammiferi, ma tra quelli che hanno ottenuto i risultati più sorprendenti c'è il lavoro sui pulcini di pochi giorni di Rugani e collaboratori (2009). Utilizzando il paradigma sperimentale dell'imprinting, che consisteva nel sottoporre il soggetto ad una procedura di familiarizzazione in presenza di uno stimolo costituito da una pallina colorata, gli sperimentatori hanno potuto verificare che i pulcini sono in grado di discriminare tra esiti aritmeticamente possibili e impossibili. La procedura sperimentale prevedeva che ciascun pulcino assistesse a due eventi sequenziali: nel corso del primo evento, veniva posizionata una pallina dietro una partizione opaca e quattro palline dietro una seconda partizione opaca (confronto 1 vs. 4). Il secondo evento rimescolava per così dire le carte: due palline venivano infatti trasferite dal gruppo di quattro a quello di due, cosicché quando al pulcino veniva richiesto di scegliere tra i due gruppi, v'erano 3 palline dietro una partizione e 2 dietro l'altra (confronto 3 vs. 2), e più specificamente risultava vi fossero, come risultato del secondo evento, un numero maggiore di palline laddove all'inizio ve n'erano di meno.

I pulcini dimostrano di riuscire a risolvere il problema, esprimendo una preferenza per il gruppo di palline numericamente maggiore, ciò in linea con le previsioni secondo le quali i pulcini dovrebbero, se in grado di risolvere il problema matematico, mostrare una preferenza per il gruppo numericamente più numeroso (Rugani et al., 2010)

Dato tuttavia che l'attenzione dei soggetti viene inevitabilmente guidata dallo sperimentatore e quindi spostata, nel corso dell'esperimento, dal primo evento al secondo, era possibile che la loro scelta dipendesse non dal numero delle palline presenti dietro lo schermo ma dalla partizione dietro alla quale era accaduto l'ultimo evento; ovvero, la partizione dietro alla quale erano state trasferite le due ultime palline. Per escludere questa ipotesi è stato condotto un esperimento di controllo nel quale veniva trasferita una sola pallina anziché due, cosicché il risultato del secondo evento presupponesse una scelta da parte dei pulcini identica, e non ribaltata, rispetto a quello del primo evento. I risultati dimostrano che, in questo confronto 2 vs. 3 derivante dallo spostamento di una sola pallina dal gruppo di quattro a quello di una, i pulcini esprimono una scelta per il gruppo numericamente maggiore e non per quello protagonista dell'ultimo evento.

Un'interessante serie di esperimenti volti a svelare le abilità di sottrarre piccole quantità nelle scimmie è stata condotta da Sulkowski e Hauser (2001). I test ai quali i macachi rhesus venivano sottoposti coinvolgevano sottrazioni singole e sottrazioni doppie, inoltre in alcuni test veniva richiesto di realizzare un'addizione e una sottrazione allo stesso tempo e di porre a confronto i risultati ottenuti al fine di scegliere la quantità maggiore di cibo, con una procedura simile a quella osservata nei pulcini.

Più nello specifico, il paradigma sperimentale prevedeva l'utilizzo di due partizioni opache che celavano, ciascuna, un numero di elementi noto ai soggetti (ad esempio, una noce e tre noci). Da una partizione o da entrambe veniva quindi rimosso un certo numero di oggetti (ad esempio, una noce dal gruppo di tre noci) e di conseguenza veniva registrata la scelta delle scimmie (ad esempio, tra la partizione che ora cela una noce e quella che ne cela due). Risultati significativi sono stati ottenuti per i confronti 1 vs. 1-1 e 1 vs. 3-1 (sottrazioni singole) e 2-1 vs. 1-1 (sottrazioni doppie). Inoltre, le scimmie hanno dimostrato di essere in grado di selezionare la quantità maggiore di noci anche quando l'azione eseguita in corrispondenza di uno dei due gruppi non sottraeva alcun elemento (cioè la mano dello sperimentatore era vuota), caso questo descritto nel confronto 2-0 vs. 2-1. Il fatto che scimmie prestassero attenzione alla natura degli oggetti che venivano addizionati o sottratti ai gruppi, e non solo alle azioni eseguite dallo sperimentatore, è ulteriormente avvalorata dai risultati ottenuti nel confronto 2-1 vs. 2-1, realizzato in questo caso utilizzando come stimoli iniziali una noce vera e una di metallo ("food" e "non-food") in ciascuno dei due gruppi ma asportando una noce vera da un gruppo e una noce di metallo dall'altro gruppo. Nonostante l'operazione desse come sito un elemento dietro ciascuna delle due partizioni, le scimmie sceglievano quella dietro alla quale era rimasta la noce vera.

Il confronto 3-1 vs. 1+1 sottoponeva a test la capacità di eseguire un'operazione di addizione e una di sottrazione che portavano ad uguaglianza, con la previsione (verificata) che i soggetti non presentassero alcuna preferenza (8 soggetti sceglievano il primo gruppo, 7 il secondo); infine, il confronto 0+1 vs. 1-1 vedeva i soggetti coinvolti in una operazione di addizione e una di sottrazione che prevedevano la rappresentazione dello "zero". Anche in questo caso le scimmie non hanno espresso alcuna preferenza significativa.

In conclusione, diverse specie di Vertebrati sembrano possedere non solo la capacità di discriminare tra quantità diverse di oggetti o di eventi, ma anche di manipolare le rappresentazioni così create al fine di realizzare semplici operazioni di confronto o aritmetiche di addizione o di sottrazione, *il tutto in assenza di capacità linguistiche.*

4.3 Trasferimento a nuove modalità sensoriali (“transfer intermodale”) e generalizzazione

La possibilità che gli animali posseggano un *concetto* di numero oltre che una rappresentazione delle numerosità (o *numerosity perception*) è vincolata all’identificazione di una sorta di invarianza tra le etichette numeriche attribuite ad elementi diversi dell’ambiente di eguale numerosità. In altre parole, è essenziale che essi riconoscano che una stessa etichetta numerica è attribuibile ad eventi diversi, quindi ad esempio ad eventi nuovi sui quali non sono mai stati in precedenza addestrati (Dehaene, 1997). La comprensione di questo principio “di invarianza” dei numeri è tradizionalmente ritenuto un’acquisizione recente, come testimonia la frase di Bertrand Russell (1919), secondo il quale:

«devono esserci voluti molti anni per comprendere che un paio di giorni e una coppia di fagiani sono entrambi esempi del numero due».

Tipicamente, il riconoscimento della presenza di una comprensione del concetto di numero da parte dei bambini è associata all’applicazione dell’etichetta imparata a *situazioni plurimodali multiple* (Dehaene, 1997), quindi non solo ad oggetti diversi facenti capo alla medesima modalità sensoriale (ad esempio l’identificazione visiva di quattro macchine e quattro cani), ma pure di input appartenenti a canali sensoriali diversi, ad esempio quello visivo e quello uditivo.

Quest’ultima, chiamata *transfer intermodale*, consiste nella capacità di trasferire a modalità sensoriali nuove la “regola” numerica imparata. Secondo Gelman e Gallistel (1978), se un ratto viene addestrato a ricevere del cibo quando preme per due volte una leva e riesce non solo ad acquisire questo criterio, ma dimostra di rispondere allo stesso modo in presenza di due suoni, ci troviamo allora di fronte ad un transfer dalla modalità visiva a quella uditiva e tale spostamento allo stimolo nuovo può essere assunto come prova dell’esistenza di una qualche forma di concetto numerico.

La necessità di un tale trasferimento dell’informazione numerica a modalità sensoriali diverse come prova dell’esistenza di un concetto di numero viene ribadita anche da Davis e Pérusse (1988).

Altre forme di generalizzazione dell'informazione numerica comprendono l'acquisizione di una regola relativa, ad esempio, ad un confronto tra numerosità differenti ed il suo trasferimento a quantità mai viste in precedenza o a configurazioni di stimoli completamente nuove. Otto Koehler addestrò ad esempio un piccione a scegliere il numero maggiore di stimoli bidimensionali, che venivano presentati come puntini bianchi su uno sfondo scuro. Una volta imparata la discriminazione per le quantità presentate, i piccioni dimostravano di essere in grado di applicarla anche a stimoli nuovi (Koehler, 1943). Ricerche successive (Emmertson & Delius 1993) hanno esteso i risultati ottenuti da Koehler addestrando i piccioni a discriminare tra quantità che differivano di un solo elemento (ad esempio 1 vs. 2, 2 vs. 3, 3 vs.4 etc.) ed anche in questo caso i soggetti erano in grado di applicare la regola così imparata a configurazioni di stimoli mai viste prima. Jaakkola et al. (2005) hanno infine addestrato i delfini a scegliere la minore tra le due numerosità presentate. In questo caso i soggetti si sono dimostrati in grado di generalizzare la regola basata sull'ordinalità attraverso la scelta corretta tra numerosità mai incontrate prima.

Da questi esperimenti sembra quindi che i soggetti esaminati non si limitassero ad imparare una procedura seguita dal rinforzo ma che apprendessero una vera e propria regola che coinvolgeva il rapporto tra i numeri e che risultava indipendente dal tipo di stimolo che veniva presentato.

Le ricerche in campo neurofisiologico (Piazza & Izard, 2009) hanno appurato che alcune popolazioni di neuroni che rispondono alle numerosità (i cosiddetti *number neurons*), e più nello specifico quelli che sono localizzati nella regione del Solco Intraparietale Ventrale ("VIP"), rispondono allo stesso modo a stimoli visivi che uditivi, estraendo da essi la sola proprietà numerica. In questo modo, la particolare risposta agli stimoli numerici propria di tali neuroni può rendere conto dei fenomeni della generalizzazione e del transfer intermodale osservati in ambito comportamentale.

4.4 Astrazione e manipolazione di simboli numerici

La manipolazione dei simboli numerici segue alcune regole fondamentali e una di queste è il fatto che i numeri vengono sommati secondo regole diverse da quelle di altre caratteristiche riconducibili agli oggetti dell'ambiente esterno (Dehaene, 1997). Se per esempio un ratto addestrato a premere la leva di sinistra alla vista di un quadrato e ancora a sinistra alla vista del colore rosso, si trovasse poi di fronte ad un quadrato di colore rosso ci aspetteremmo che premesse sempre la leva di sinistra, magari con maggiore insistenza, e certo non una leva diversa da quella alla quale ha imparato ad associare, indipendentemente, i due stimoli che ora si presentano "sommati". Nel caso delle numerosità – proprietà degli oggetti o di gruppi di oggetti - la sommazione delle caratteristiche numeriche non segue questo principio, che in un certo senso "conserva" le singole proprietà degli oggetti individuati. Si ha invece l'emersione di un elemento nuovo, *risultato* della somma delle proprietà numeriche individuali: ad esempio, la somma "2+2" fornisce come risultato "4", un elemento che non è classificabile univocamente come risultato di quell'operazione, ma che al contrario ha una propria indipendenza e caratterizzazione: ad esempio, come risultato di 3+1 o 4+0 (Dehaene, 1997). Un interessante esperimento spiega come gli animali, in questo caso ratti, affrontano il problema (Church & Meck 1984). Alcuni ratti chiusi all'interno di gabbie sono stati addestrati a premere un tasto posto a sinistra quando udivano una successione di due suoni. Lo stesso tasto di sinistra era associato a ricompensa anche nel caso di due stimoli visivi. Quando invece gli stimoli uditivi o visivi erano quattro, dovevano premere il tasto di destra. Per capire se le informazioni numeriche inerenti gli stimoli erano conoscenze indipendenti o se piuttosto dotate di quelle proprietà combinatorie delle quali stiamo qui discutendo, i ricercatori presentarono ai ratti un misto di segnali luminosi e di suoni in sequenza. Risultato: quando venivano presentati due segnali luminosi e due suoni i ratti premevano il tasto di destra, nonostante fossero stati addestrati a premere quello di sinistra quando stimolati da due stimoli visivi o due stimoli uditivi. In altre parole, i numeri 2 e 4 *non* erano legati ad un livello precoce di percezione visiva o uditiva; al contrario, gli stimoli visivi e uditivi venivano considerati come eventi dotati di quelle particolari proprietà combinatorie giustificabili sono sottintendendo una rappresentazione di ogni evento sensoriale come un'identica unità.

Nel caso appena descritto, l'esperimento era stato progettato appositamente per indagare il modo in cui i ratti rappresentano gli eventi da un punto di vista numerico. Un fatto interessante è che gli animali sembrano trattare i simboli numerici nella maniera appropriata e

coerente con le loro proprietà combinatorie anche in maniera del tutto spontanea, cioè quando opportunamente addestrati all'attribuzione di etichette numeriche ma non alla loro manipolazione (esempio: sommazione o sottrazione). Irene Pepperberg, ad esempio, riporta in forma aneddotica un episodio che ha visto come protagonista il suo pappagallo cenerino (*Psittacus erithacus*) Alex. Alex era stato addestrato ad etichettare numericamente gli oggetti e a riportarne la numerosità complessiva, cioè a contare. La stessa cosa stava ora cercando di fare con un altro pappagallo, Griffin, e al fine di ottenere il raggiungimento dell'addestramento era richiesta la presenza di un altro pappagallo, cioè Alex, coerentemente con la procedura di addestramento "per competizione dell'attenzione". Alex poteva dunque intervenire mentre la studiosa insegnava a Griffin l'attribuzione dell'etichetta "due" al numero corretto di segnali uditivi ("click-click"). Essendo stata ripetuta la sequenza due volte, Alex intervenne rispondendo "quattro", laddove la risposta richiesta era "due". Quando la sequenza fu ripetuta tre volte, Alex intervenne dicendo "sei". Con ciò suggerendo che aveva "sommato" il numero degli stimoli uditivi delle diverse sequenze. Esperimenti successivi portarono a concludere che Alex era in grado di sommare due quantità di oggetti eterogenei, presenti in diverse combinazioni (ad esempio, $4+2$, $5+1$, $6+0$), riportandone il risultato corretto senza che gli oggetti fossero visibili al momento della risposta (Pepperberg, 2006).

All'accesso, da parte di specie animali addestrate su un linguaggio simbolico umano, alle proprietà combinatorie di numeri interi si aggiunge la scoperta di abilità simili nel caso delle frazioni.

In una serie di esperimenti eseguiti da G. Woodruff e D. Premack (1981) uno scimpanzé venne inizialmente addestrato ad identificare, tra due oggetti, quello fisicamente identico ad un terzo oggetto. Ad esempio, a scegliere tra bicchieri riempiti di liquido a differenti livelli quello corrispondente ad un bicchiere pieno per metà di liquido azzurro, posto di fronte a lui. Successivamente, venne posto di fronte al seguente problema: scegliere, tra mezza mela e tre quarti di mela, l'oggetto che corrispondeva al bicchiere riempito a metà. Lo scimpanzé sceglieva la mezza mela, nonostante l'apparenza visiva fosse completamente diversa dallo stimolo campione. In buona sostanza, sembra che lo scimpanzé fosse riuscito a passare da una corrispondenza basata sull'apparenza fisica di oggetti (sulla quale era stato addestrato) ad una similitudine *concettuale* basata su un'entità astratta, astratta quanto può esserlo una frazione di un intero. Simili risultati sono stati ottenuti con frazioni come $\frac{1}{4}$ e $\frac{3}{4}$ e utilizzando oggetti diversi (come un quarto di torta etc.).

Gli animali sembrano dunque non solo in grado di rappresentare numeri interi e frazioni ma pure essere provvisti della possibilità di accedere peculiari proprietà combinatorie delle numerosità, ciò che rappresenta, come abbiamo sottolineato, un primo passo verso l'astrattezza caratteristica della matematica. L'abilità di sommare spontaneamente e senza alcun addestramento eventi circoscritti, che abbiamo visto essere ad esempio tipica dei bambini di 4 mesi (Wynn, 1992), sembra qui combinarsi con una conoscenza che è frutto di un addestramento volto all'identificazione di categorie attraverso etichette vocali o non vocali, portando tutto ciò all'emersione di una conoscenza nuova che di fatto rappresenta una straordinaria implementazione delle primitive e spontanee abilità numeriche e proto-matematiche degli animali.

5. Aspetti neurofisiologici della rappresentazione di quantità nei Vertebrati e nell'uomo

Lo studio dei substrati cerebrali che, nell'uomo, sono specificamente coinvolti nella rappresentazione delle quantità numeriche e nella loro manipolazione, risulta utile ai nostri fini in una prospettiva di comparazione dei risultati ottenuti con quelli di specie diverse e ai fini della formulazione di ipotesi circa la possibilità che possa essere individuata una base filogenetica comune delle funzioni proto-matematiche, che sia stata conservata nell'essere umano ed

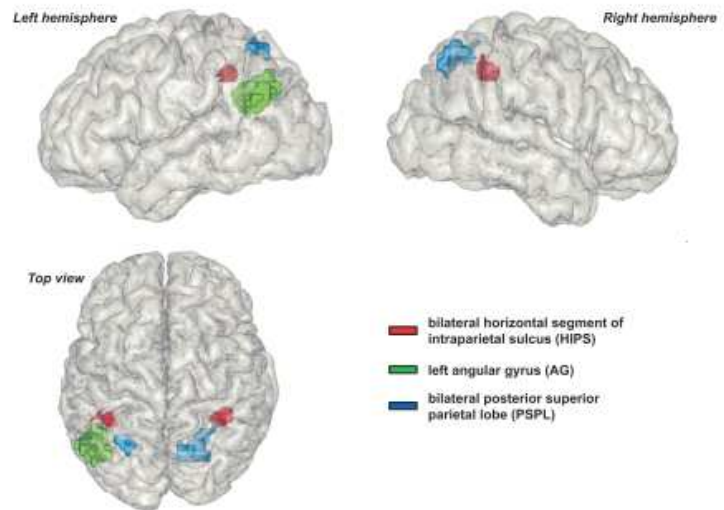


Fig. 4: rappresentazione tridimensionale delle regioni discusse nel testo (da Dehaene et al., 2003).

utilizzata attualmente in quei compiti nei quali vengono chiamate in causa le nostre abilità di "intuizione numerica" (ad esempio, nel contesto della *subitizzazione*), non essendo ancora stati riconosciuti analoghi substrati cerebrali negli animali (ad eccezione del gatto e dei primati). A questo proposito, i risultati ottenuti con l'fMRI e le interpretazioni, sia pure di natura speculativa, che sono state avanzate a spiegazione del particolare processamento delle informazioni numeriche, e relativo alle differenze rispetto ad oggetti provenienti da domini differenti, sembrano portare sostegno all'ipotesi avanzata nella nostra Introduzione: che esistano, cioè, due sistemi diversi e paralleli per la rappresentazione e la manipolazione dei numeri nell'essere umano, di cui uno condiviso con altre specie animali e dunque probabilmente emerso molto anticamente nella nostra storia evolutiva e l'altro, più recente, strettamente legato alle funzioni linguistiche tipiche della nostra specie.

La sistematica attivazione delle corteccia parietale durante il calcolo e la rappresentazione dei numeri è stata identificata per mezzo della tomografia ad emissione di positroni (PET) già più di 20 anni fa (Roland & Friberg, 1985; Dehaene et al., 1998); così come era noto già da tempo che lesioni in queste regioni provocano vari deficit in ambito matematico (Gerstmann, 1940).

Tuttavia, indagini più approfondite sono state effettuate solo in anni più recenti ed hanno portato alla formulazione dell'ipotesi circa il coinvolgimento di tre circuiti cerebrali (Dehaene et al., 2003) (Fig. 4), dei quali il primo, quello maggiormente svincolato dalle competenze linguistiche, è quello che qui più ci interessa.

Si è ipotizzato che il segmento orizzontale bilaterale del solco intraparietale (HIPS) fornisca una rappresentazione semantica non-verbale delle quantità numeriche, ovvero delle grandezze numeriche e delle relazioni tra i numeri; una rappresentazione quindi in qualche modo analoga ad una mappa spaziale e dunque assimilabile alla presenza di una "linea numerica".

Le caratteristiche dell'HIPS che sono emerse da tali studi risultano particolarmente interessanti alla luce dell'ipotesi secondo la quale questa regione - ed eventuali regioni omologhe in altri Vertebrati - possa rappresentare quel "terreno comune" sul quale poi solamente nelle specie dotate di competenze linguistiche come la nostra si è successivamente innestata quella straordinaria possibilità di implementazione a mezzo delle facoltà linguistiche. In particolare (Dehaene et al., 2003):

- L'HIPS si attiva ogni qualvolta sia richiesta una rappresentazione quantitativa dei numeri, specie quando ne sia richiesta una manipolazione semantica. Questa conclusione è stata tratta dall'osservazione secondo la quale la regione risulta più attiva durante il calcolo che durante la semplice lettura dei simboli numerici.
- Entro il dominio delle operazioni di calcolo, l'HIPS è più attivo quando i soggetti sono chiamati a fornire una *stima approssimativa* del risultato di un problema di addizione che quando venga richiesto il risultato esatto (Dehaene et al., 1999).
- La regione è maggiormente attiva nelle operazioni di sottrazione in confronto a quelle di moltiplicazione. Tali risultati possono essere coerentemente spiegati con la constatazione secondo la quale le tavole di moltiplicazione e le addizioni di piccole quantità possono essere stipate nella memoria verbale e quindi richiedere una manipolazione di quantità minima.
- L'HIPS è attiva ogni qualvolta sia richiesta una operazione di comparazione che richieda l'accesso ad una scala numerica.
- L'HIPS sembra essere almeno in parte specifico del dominio numerico in quanto maggiormente attivo durante il confronto di numeri che quello di altre categorie di oggetti su scala non numerica (come il confronto della ferocia degli animali o della posizione di parti del corpo).

- L'attivazione dell'HIPS è *modulata* da parametri semantici come la grandezza assoluta numerica (es.: l'attività è più intensa e dura più a lungo durante le operazioni con numeri più grandi che con quelli piccoli; inoltre risulta essere proporzionale alla distanza dei numeri confrontati (Stanescu-Cosson et al., 2000).
- L'attivazione è indipendente dalla particolare *modalità* di input usata per trasmettere i numeri (es.: numeri arabi scritti, numeri a voce, gruppi di puntini o di toni).
- L'attivazione dell'HIPS è stata dimostrata anche quando il soggetto non è consapevole di aver visto un simbolo numerico (Dehaene et al., 1998) (es.: confronto tra una quantità numerica target e una presentata in maniera subliminale).

Infine, recenti studi (riportati in: Piazza & Izard, 2009; Hubbard et al., 2005) hanno evidenziato come il Solco Intraparietale sia diviso in due principali regioni, chiamate rispettivamente LIP ("laterale") e VIP ("ventrale"). I *number neurons* (maggiori dettagli nel paragrafo successivo) che sono stati identificati nella regione ventrale (VIP) mediale - una regione contenente neuroni multi-sensoriali che codificano per differenti combinazioni di stimoli di tipo visivo, uditivo e somatosensoriale - rispondono ai numeri presentando una selettività per specifiche numerosità. Quelli invece della regione laterale (LIP) rispondono in maniera monotonica all'aumento del numero degli oggetti presenti nel campo visivo. L'ipotesi avanzata dagli autori sulla base delle osservazioni sperimentali è che queste due regioni lavorino processando l'informazione visiva in maniera gerarchica: il LIP estrarrebbe l'informazione numerica dallo stimolo sensoriale e la invierebbe poi ai neuroni VIP.

Tutti i punti qui considerati e relativi alle evidenze emerse nel corso delle ricerche sull'attivazione di specifiche aree cerebrali nel corso dell'esecuzione di varie operazioni matematiche e di confronto numerico, mostrano una notevole convergenza sull'ipotesi che proprio l'HIPS della corteccia parietale sia l'area deputata, almeno nell'essere umano, al processamento intuitivo di quantità numeriche, operazione questa, almeno a livello funzionale, legata da una forte affinità con le prestazioni osservate in altre specie di Vertebrati non-verbali, delle quali ci siamo occupati nell'Introduzione.

La almeno parziale separazione delle funzioni numeriche di tipo "intuitivo" e di quelle di tipo verbale trovano conferma, a livello anatomico e funzionale, nell'individuazione del Giro Angolare sinistro come di un'area coinvolta in quelle operazioni matematiche e numeriche che richiedono un intervento linguistico (Fig. 4). Questa regione non è tuttavia specifica delle

operazioni di calcolo ma è coinvolta in differenti tipologie di processi mediati dal linguaggio, quali la lettura o i compiti di memoria verbale a breve termine (Fiez & Petersen, 1998).

A differenza dell'HIPS, ed anzi ad evidenziarne la complementarità, il Giro Angolare (Dehaene et al., 2003):

- E' maggiormente attivo durante il calcolo esatto che quello approssimativo (il calcolo esatto richiede l'accesso ad informazioni che sono state accumulate in un formato linguistico).
- Entro il calcolo esatto, il Giro Angolare mostra maggiore attivazione nelle operazioni che richiedono l'accesso alla memoria verbale di eventi matematici, come la moltiplicazione, rispetto sia alla sottrazione che al confronto numerico (Lee, 2000).
- E' maggiormente attivo per operazioni di somma inferiori a 10 che per quelle superiori a 10 (Stanecu-Cosson et al., 2000). Questa evidenza riflette probabilmente il fatto che addizioni di piccole quantità, così come le tabelle di moltiplicazione, sono stipate nella memoria verbale, mentre i problemi che coinvolgono addizioni di quantità maggiori vengono spesso risolti utilizzando varie strategie semantiche (Dehaene et al., 2003).

Il terzo circuito cerebrale è costituito da un altro substrato cerebrale non specifico del dominio numerico: il Sistema Parietale Superiore Posteriore (bilaterale, Fig. 4).

Quest'area è coinvolta in vari compiti di attenzione spaziale, come afferrare oggetti, orientare gli occhi, nella rotazione mentale di oggetti e nella memoria di lavoro. L'ipotesi è dunque che questa regione, oltre ad essere coinvolta nell'orientamento dell'attenzione nello spazio, possa contribuire all'attenzione selettiva su altre dimensioni mentali omologhe a quella dello spazio, come il tempo e il numero (Dehaene et al., 2003). E' noto infatti dagli esperimenti in psicologia che il centro della rappresentazione semantica delle quantità numeriche è legato alla presenza di una *linea numerica* interna, ovvero una rappresentazione *quasispaziale* sulla quale i numeri sono organizzati sulla base della loro vicinanza (Dehaene et al., 1993). In una serie di test cronometrici si è ad esempio potuto dimostrare che i numeri più grandi vengono rappresentati preferenzialmente a destra mentre quelli piccoli a sinistra (Hubbard et al., 2005). Una tale associazione spazio-numerica nella risposta emerge anche dalla semplice presentazione di cifre, nel corso della quale si osserva uno spostamento dell'attenzione a destra o a sinistra del campo visivo, in accordo con la grandezza relativa del numero (Fischer, 2003). L'esistenza di un'interferenza tra numeri e spazio è comprovata anche dalle analisi dei deficit cognitivi dei pazienti affetti da sindrome di Gerstmann (Gerstmann, 1940), che sono congiuntamente di

tipo numerico (*dyscalculia*) e spaziali (ad esempio, confusione tra lato destro e lato sinistro, e più in generale le manipolazioni visuospatiali). Un recente studio ha determinato la lesione più piccola che determina la sindrome di Gerstmann nella sua forma pura, localizzata nel giro angolare sinistro (Mayer et al., 1999).

Le moderne tecniche di visualizzazione delle aree di attivazione cerebrale hanno dunque fornito una conferma, a livello anatomico e fisiologico, della separazione tra funzioni matematiche supportate da funzioni linguistiche e quelle da esse indipendenti. In particolare, il Segmento Orizzontale del Solco Intraparietale pare essere la regione cerebrale accreditata per l'esecuzione di compiti matematici di tipo automatico ed "intuitivo", fornendo quindi una rappresentazione semantica non verbale delle quantità numeriche, indipendentemente dalla loro notazione o dal tipo di input. Inoltre, evidenze derivanti dagli studi su pazienti affetti dalla sindrome di Gerstmann (Gerstmann, 1940) e da analisi psicometriche indicano che la manipolazione numerica dipende in maniera critica dalle rappresentazioni spaziali e che i meccanismi neurali delle interazioni tra spazio e numeri potrebbero essere gli stessi che sottendono la cognizione spaziale (Hubbard et al., 2005). Le rappresentazioni visuospatiali mediate dall'attività dei lobi parietali partecipano alle operazioni di calcolo mentale e di manipolazione dei numeri (Houndé & Tzourio-Mazoyer, 2003)

5.1 Number neurons

Nieder e collaboratori (Nieder et al, 2002) hanno condotto una serie di esperimenti volti a registrare, nelle scimmie, il comportamento dei neuroni della corteccia prefrontale durante un compito di confronto numerico con un campione (*Match-to-sample task*). Ai soggetti veniva chiesto di esprimere la corrispondenza o la non corrispondenza numerica di un insieme di punti presentati su uno schermo, rispetto ad uno stimolo campione. Per evitare che i risultati venissero influenzati da variabili diverse da

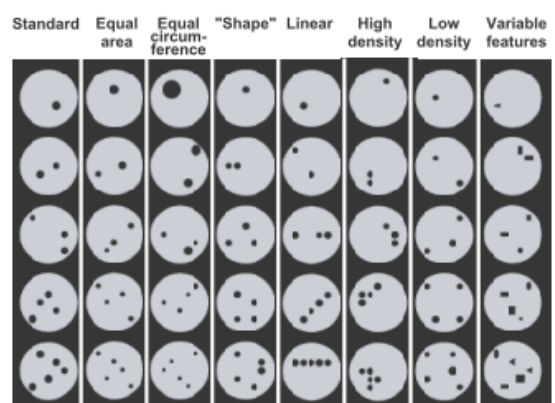


Fig.5: Un piccolo campione degli stimoli utilizzati. Le caratteristiche fisiche dei display variavano di molto per la stessa quantità (da Nieder et al., 2002).

quella numerica, le caratteristiche fisiche degli stimoli variavano ampiamente (Fig. 5). Durante il compito, è stata registrata l'attività di 352 neuroni della corteccia prefrontale e si è trovato che 131 di essi mostravano variazioni nella loro attività durante la presentazione del campione numerico; 111 neuroni anche durante l'intervallo temporale che separava la presentazione dello stimolo campione da quella dello stimolo test; si è osservato inoltre che ciascuna cellula presentava un picco di attività per una specifica quantità rilevata visivamente. Solo una piccola parte dei 308 neuroni monitorati in presenza di diverse combinazioni di stimoli standard o di controllo mostravano un'attività che veniva influenzata dal *tipo* di stimolo. "Quindi, la quantità degli elementi dello stimolo è il fattore dominante codificato da questi neuroni, non le caratteristiche fisiche".

In particolare, i neuroni mostravano picchi di attività in corrispondenza di una specifica quantità ed un progressivo calo quando la quantità variava (Fig. 6). Inoltre, l'attività neuronale diventava meno "precisa" in quei neuroni che presentavano elevate quantità preferite, per confronti con la stessa distanza, rispetto ai neuroni associati a quantità più basse; comportamento, questo, che riflette quel "*numerical magnitude effect*" osservato a livello funzionale a proposito delle discriminazioni numeriche.

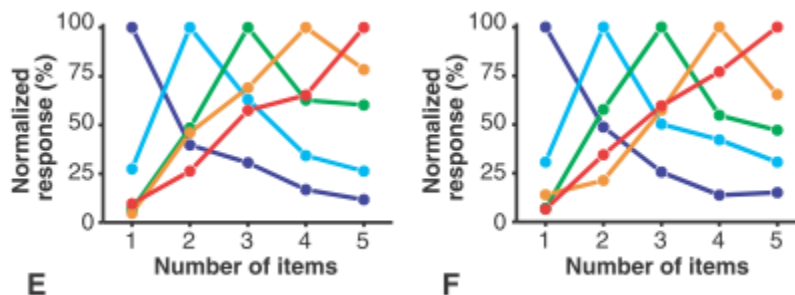


Fig. 6: risposta media di neuroni che preferiscono una data quantità durante l'esposizione al campione (E) e durante l'intervallo tra campione e test (F). I diversi colori indicano le numerosità "preferite" (da Nieder et al., 2001).

Più recentemente (Sawamura et al., 2002; Nieder & Miller, 2004) simili popolazioni di neuroni sensibili alle numerosità sono state individuate anche nella corteccia parietale, e

particolarmente fitte nelle profondità del Solco Intraparietale delle scimmie, in una localizzazione che potrebbe essere un plausibile omologo dell'area HIPS umana. Il fatto inoltre che i *number neurons* siano stati storicamente individuati per la prima volta nei gatti (Thompson et al., 1970) indica che le rappresentazioni numeriche potrebbero essere state il frutto di una specifica esigenza evolutiva a tenere traccia del numero di oggetti o eventi dell'ambiente circostante.

Considerando nel loro insieme le evidenze sperimentali che derivano dalla registrazione dell'attivazione dei neuroni del Solco Intraparietale come risposta a specifici compiti si è potuto dare una risposta ad alcune domande che riguardavano la specificità di tali neuroni nei confronti della codificazione dell'informazione numerica (Nieder & Dehaene, 2009). L'IPS contiene un substrato neurale spazialmente circoscritto per la codificazione delle numerosità? I "*number neurons*" ivi presenti codificano esclusivamente l'informazione numerica? L'IPS contiene un sottosistema che risulta chiaramente specializzato per le numerosità nel senso che la sua attivazione durante il calcolo non può essere ridotta a funzioni senso-motorie come l'attenzione o la pianificazione delle risposte; tuttavia, parametri come la dimensione degli oggetti e la loro posizione possono pure essere codificati da neuroni dell'IPS. Più nello specifico, alcuni neuroni dell'IPS sono stati riconosciuti rispondere unicamente all'informazione di tipo numerico, altri a parametri dimensionali come la lunghezza delle linee e altri ancora che codificano per entrambi i tipi di parametri quantitativi. In sostanza, i risultati indicano che l'attivazione dell'IPS mostra una notevole sovrapposizione tra parametri quantitativi, e che questa risulta particolarmente intensa nel caso di numero e dimensioni e nel caso di numero e localizzazione spaziale.

In conclusione, tanto le ricerche in ambito comportamentale quanto quelle in ambito fisiologico e anatomico hanno portato all'emergenza della necessità di considerare le abilità matematiche su un duplice livello, uno solo dei quali che si interseca con le funzioni linguistiche caratteristiche della specie umana, essendone l'altro indipendente. A riprova di questo è stata individuata, nell'uomo, una regione coinvolta nella rappresentazione quantitativa delle numerosità e nella loro manipolazione semantica che è maggiormente attiva in tutti quei compiti che *non* richiedono l'accesso alle facoltà linguistiche. D'altra parte sono state individuate, nella corteccia prefrontale e parietale dei primati, popolazioni di neuroni che rispondono automaticamente a specifiche quantità, ai quali è stato dato il nome di "*number neurons*". Poiché neuroni con simili proprietà di risposta sono stati individuati anche nei gatti

(Thompson et al., 1970), prende piede l'ipotesi, avanzata nella nostra Introduzione, che la proto-matematica, almeno relativamente ad alcune funzioni e per ora limitatamente alla classe dei Mammiferi, poggi su un terreno comune e quindi omologo in termini evolutivi e filogenetici nelle specie che ineriscono a questa Classe di Vertebrati. Va certamente notato, tuttavia, che le ricerche comparate in ambito neurofisiologico, che sempre debbono accompagnare ed affiancare quelle in ambito comportamentale, si distaccano significativamente da queste ultime per il difetto di dati a disposizione, condizione questa che ci impedisce, per ora, di pronunciare una parola definitiva circa l'origine evolutiva della proto-matematica all'interno del subphylum dei Vertebrati.

6. Neuroetologia del comportamento di predazione negli anfi anuri: integrazione tra aspetti fisiologici e comportamentali

Gli anfi anuri sono stati utilizzati come modelli per lo studio dell'organizzazione funzionale e di aspetti etologico-comportamentali legati al sistema visivo in virtù della semplicità delle risposte comportamentali che caratterizza questa classe di Vertebrati, le cui interazioni con l'ambiente sembrano limitarsi ad una categorizzazione molto di base secondo la quale gli oggetti salienti del mondo esterno vengono classificati come "prede", "predatori" e "partner sessuali" (Lettvin et al., 1968). In particolare, l'elevata specificità degli stimoli che scatenano le risposte comportamentali adatte ne fa dei soggetti particolarmente funzionali per lo studio dei cosiddetti *releaser*, ovvero degli "stimoli scatenanti innati", nonché nel tentativo di comprendere quali caratteristiche degli

stimoli vengano processate dall'apparato cognitivo dell'animale e a quale livello di integrazione del suo sistema nervoso. Una serie di esperimenti in particolare (Ewert et al., 1979; Simmons & Young, 1999) (Fig. 7) si sono concentrati sulla risposta di predazione e antipredatoria in *Bufo bufo*, nel tentativo di individuare quali aspetti di uno stimolo fungono da discriminante tra le due. Allo scopo sono state utilizzate delle strisce di carta rettangolari che si muovevano dinanzi al soggetto in posizione orizzontale o in posizione verticale.

Quando lo stimolo era in posizione orizzontale e dunque la direzione di spostamento e quella di allungamento della sua configurazione coincidevano, aumentavano le risposte di orientamento dei soggetti verso lo stimolo stesso (che costituiscono il primo momento della risposta predatoria). Tale configurazione è stata quindi definita "worm configuration". Viceversa, quando il modello era allungato in dimensione verticale, il suo valore come *releaser* della risposta predatoria diventava prossimo a zero e quindi tale configurazione ha preso il

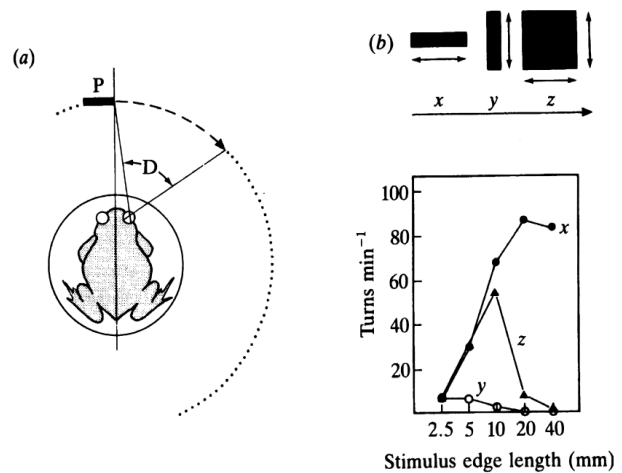


Fig. 7: a) schema dell'esperimento discusso nel testo, con un modello di preda che si muove in cerchio attorno al rospo; b) le tre forme del modello per le quali è stata registrata la risposta comportamentale nel soggetto; c) la risposta di orientamento del rospo ai differenti modelli. (Da Simmons & Young, 1999).

nome di *“anti-worm configuration”*. Manipolando ulteriormente le dimensioni dello stimolo, in particolare variandone le proporzioni entro il campo visivo dell’animale, si è potuto scoprire che l’aumento di dimensioni in verticale dello stimolo con configurazione *“worm”* determinava una diminuzione significativa delle risposte di predazione. Quando le due dimensioni (verticale e orizzontale) del modello erano uguali, quando cioè lo stimolo aveva la forma di un quadrato, l’attività di cattura inizialmente aumentava per poi declinare rapidamente a zero. Infine, oggetti stazionari non determinavano l’attivazione né di risposte predatorie né antipredatorie. La capacità del rospo di distinguere tra le due configurazioni non dipendeva dunque da parametri diversi da quelli qui descritti ed era totalmente indipendente dalla direzione dello stimolo.

Questi interessanti risultati comportamentali hanno spinto i ricercatori ad approfondire gli studi sui corrispettivi fisiologici, nel tentativo cioè di capire in che modo le diverse informazioni vengono processate dal sistema nervoso e dal cervello.

Negli anfibi anuri, ciascun nervo ottico si incrocia alla base del cranio ed entra nel tetto ottico opposto (Fig. 8, Fig. 9). Le cellule bipolari ricevono input dai recettori della retina e a loro volta proiettano alle cellule gangliari, le quali presentano una distribuzione che riflette la divisione del tipo di immagini alle quali risultano maggiormente sensibili (maggiori dettagli più avanti). L’informazione viene trasmessa dunque dal nervo ottico al cervello (tetto ottico), dove viene utilizzata per distinguere prede, predatori e partner sessuali sulla base delle informazioni di base inviate. Un piccolo numero di cellule gangliari sono connesse al talamo e a livello di questa regione le proiezioni di ogni cellula gangliare mantengono le medesime posizioni relative che avevano nella retina. Tanto il talamo che il tetto ottico sono organizzati secondo mappe topografiche all’interno delle quali ciascun punto corrisponde ad una particolare regione della retina.

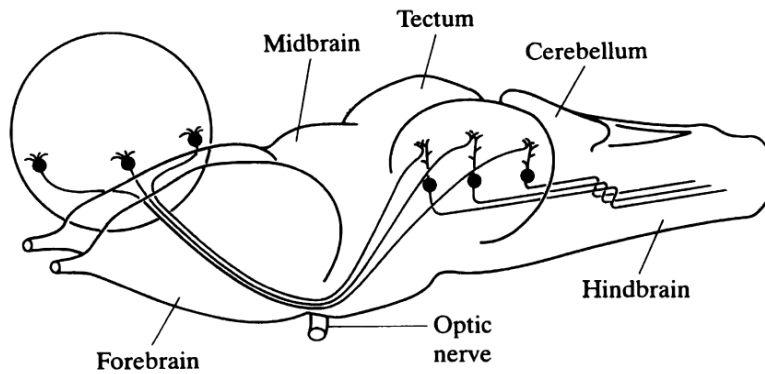


Fig. 8: l'immagine mostra come la maggior parte delle cellule gangliari siano connesse con il tetto ottico controlaterale del cervello. I neuroni del tetto ottico proiettano i loro assoni alle regioni motorie del romboencefalo. Un numero minore di cellule gangliari sono connesse col talamo, che è la parte più prominente del prosencefalo (da Simmons & Young, 1999).

Più nello specifico, la retina è connessa al tetto ottico attraverso tre tipi di cellule gangliari, ciascuna contraddistinta da un proprio campo recettivo eccitatorio e da un circostante campo recettivo inibitorio (Ewert, 1974). Si tratta delle cellule gangliari di Classe II (dette R2), di Classe III (R3) e di Classe IV (R4). Queste classi di cellule differiscono nel diametro del loro campo eccitatorio.

Come le cellule gangliari, anche i neuroni del tetto possono essere divisi in differenti classi, in accordo col loro specifico pattern di risposta. Fatto particolarmente interessante, dal *pattern* di scarica di questi neuroni (registrato *in vivo*) è possibile predire le reazioni comportamentali dell'animale nel contesto di predazione. Possono essere così individuate tre classi di neuroni (Schuerg-Pfeiffer et al., 1993):

1. Neuroni di tipo T5.1: rispondo prevalentemente alle configurazioni quadrate; tuttavia, quando testati con strisce rettangolari, rispondono meglio alle configurazioni "worm" che a quelle "antiworm". Questo tipo di neuroni sono dunque attivati da oggetti allungati nella direzione del loro movimento.
2. Neuroni di tipo T5.2: rispondono al meglio alle configurazioni "worm"; si ha un decremento nella risposta con le configurazioni quadrate e una risposta ancora minore con le configurazioni "antiworm".

Gli assoni del tetto ottico proiettano al sistema motorio spinale, per esempio al nucleo ipoglossale che controlla i motoneuroni dei muscoli della lingua. La selettività delle cellule neuronali del tetto sembra quindi responsabile dell'abilità propria di tale regione di controllare i comportamenti predatori.

I neuroni delle regioni talamiche possono a loro volta essere divisi come segue (Schuerg-Pfeiffer et al., 1993):

1. Neuroni di tipo TH3: rispondono alle configurazioni quadrate, mentre si ottiene una minore risposta con le configurazioni "*antiworm*" e una risposta quasi nulla con le configurazioni "*worm*". In generale, questi neuroni vengono attivati da grandi oggetti, specialmente quelli le cui dimensioni sono estese perpendicolarmente alla direzione del loro movimento;
2. Neuroni di tipo TH6: sono attivati da oggetti che si muovono nella direzione dell'animale.

A differenza del tetto, la regione talamica e pre-tettale è responsabile dei comportamenti di evitazione, attivando comportamenti di protezione come la chiusura delle palpebre, il piegarsi a terra e l'allontanarsi (Ewert, 1974).

Quando il tetto viene chirurgicamente rimosso, il comportamento di orientamento (predatorio) scompare. Quando invece ad essere rimossa è la regione talamica/pre-tettale, scompare il comportamento di evitazione. Inoltre, togliendo l'input dei neuroni TH3 (talamici) sui T5.2 (del tetto), si ha la perdita completa della selettività dei secondi, i quali mostrano un drammatico aumento della risposta a qualunque configurazione e dunque la perdita della capacità di distinguere tra configurazioni "*worm*" e "*antiworm*". Quando metà della regione talamica viene rimossa, l'effetto di disinibizione interessa il campo visivo controlaterale.

Questi risultati sembrano portare alla conclusione che la normale risposta selettiva dei neuroni T5.2 dipenda dall'effetto inibitorio dei neuroni talamici, compresi i TH3.

Più in generale, il fatto che gli animali sui quali erano state indotte delle lesioni talamiche e pre-tettali presentavano un comportamento del tipo determinato dai neuroni T5.2 in assenza di inibizione TH3, rappresenta una conferma del fatto che questa ultima classe di neuroni, provenienti dal talamo, sono direttamente coinvolti nella selettività della risposta predatoria.

I neuroni T5.2, ed in generale quelli del tetto ottico, sono connessi con le regioni motorie dell'encefalo posteriore: ciò conferma che essi rappresentano una classe di cellule cerebrali

specifiche coinvolte nel *releasing* di un pattern comportamentale tanto semplice quanto importante, come la risposta predatoria.

Infine, dato che la specifica combinazione di parametri visivi ai quali i neuroni T5.2 rispondono porta informazioni che non rendono il rospo in grado di distinguere tra una preda naturale ed un oggetto non commestibile, come una striscia di carta che si muove orizzontalmente nel suo campo visivo, possiamo concludere che le specifiche proprietà di risposta dei T5.2 non identificano vermi o altri insetti, come precedentemente indicato, quanto piuttosto *sottolineano* lo stimolo che elicitava il comportamento di cattura della preda nel rospo.

In generale, dunque, il tetto ottico è stato identificato come la regione responsabile dei comportamenti di cattura della preda negli anfibii anuri, contenendo neuroni che aumentano la loro scarica all'approssimarsi della risposta predatoria, per chiuderla del tutto durante la risposta stessa. Tali neuroni sono stati anche definiti "*feature detectors*" (Martin, 1994).

Le ricerche di Ewert e colleghi hanno inoltre evidenziato l'esistenza di neuroni del tetto ottico sensibili alla grandezza assoluta degli stimoli alimentari in movimento, mentre le cellule gangliari della retina sarebbero in grado di determinare solo la grandezza angolare degli stessi stimoli (Simmons & Young, 1999).

In conclusione, i risultati ottenuti mettendo in relazione tra di loro dati comportamentali e fisiologici relativi alla risposta di predazione nel rospo comune (*Bufo bufo*) hanno rivelato la presenza, nel tetto ottico, di gruppi di neuroni dedicati la cui azione risulta tuttavia influenzata ed anzi resa adattiva dall'influenza di altri gruppi neuronali del talamo. La funzione adattiva riguarda la selettività della risposta comportamentale. L'aspetto più importante, in ambito comportamentale, è tuttavia l'elevata sensibilità dei rospi, e dunque possiamo supporre, in virtù della loro similarità anatomica e vicinanza filogenetica, dell'intero gruppo degli anfibii anuri, a specifici aspetti e configurazioni dello stimolo-preda, quali la direzione del movimento in relazione all'allungamento della forma dell'oggetto lungo gli assi cartesiani.

6.1 Visione ed organizzazione funzionale della retina negli anfibii anuri

J. Lettvin e collaboratori, nel loro famoso articolo intitolato "*What the frog's eye tells the frog's brain*" (1968), hanno analizzato nel dettaglio il percorso seguito dall'informazione relativa a

semplici stimoli (come puntini luminosi) attraverso le vie visive della rana al fine di chiarire il ruolo reciproco delle strutture retiniche e di quelle cerebrali. Uno studio precedente (Barlow, 1953) aveva individuato tre diverse tipologie di cellule, cui corrispondono altrettanti campi recettivi, definite in base alle proprietà che esprimono come risposta ad una stimolazione luminosa. Nel dettaglio:

- cellule "ON": la scarica inizia presto, aumenta di intensità in base all'intensità e all'estensione del punto luminoso e poi declina rapidamente;
- cellule "ON/OFF": viene prodotta una breve scarica sia quando il punto luminoso compare sia quando scompare entro il campo recettivo;
- cellule "OFF": la scarica inizia immediatamente dopo la scomparsa del punto luminoso dal campo e decresce lentamente di frequenza.

Secondo l'interpretazione proposta dall'autore, i campi recettivi di tipo "ON" trasmetterebbero informazioni su *dove* è avvenuto il bagliore; quelli "OFF" sia sulle caratteristiche dell'oscuramento che sulla localizzazione; quelli "ON/OFF" sugli spostamenti dei confini dell'area luminosa (ovvero, dove si stanno formando "ineguaglianze locali nell'illuminazione" (Letzvin, 1968).

In base a questi dati, Letzvin e collaboratori (1968) avanzano l'ipotesi secondo la quale l'interpretazione delle caratteristiche dello stimolo non sarebbe, negli anfibiani anuri, esclusivamente centralizzata, cioè appannaggio esclusivo del cervello; l'occhio sarebbe esso stesso dedicato a rilevare certe specifiche caratteristiche dello stimolo e dei suoi cambiamenti, contrariamente cioè allo scenario secondo il quale la distribuzione retinica locale verrebbe trasmessa al cervello come una copia di impulsi a mosaico senz'altra specificazione.

Relativamente a stimoli semplici, vi sarebbero dunque quattro operazioni che vengono supportate dall'occhio della rana, ciascuna trasmessa da un particolare tipo di fibra nervosa, ed in parte sovrapponibili con le funzioni individuate da Barlow. Di seguito le funzioni e caratteristiche individuate da Letzvin e collaboratori:

1. Rilevamento del contrasto: queste fibre amilinarie scaricano quando una forma più chiara o più scura dello sfondo compare nel campo e si ferma. Spegnendo tutte le luci la scarica si interrompe. Corrispondono alle fibre "ON" di Barlow. La loro funzione è informare della presenza di un margine.

2. Rilevamento della convessità: queste fibre mieliniche rispondono a *piccoli* oggetti che attraversano il campo, mentre non rispondono a variazioni nell'illuminazione generale.

La scarica è proporzionale alla *convessità*, o curvatura positiva, dei margini dell'oggetto scuro;

non rispondono ad oggetti scuri con margini diritti;
la risposta diminuisce quando l'oggetto si fa piccolo;
un movimento morbido entro il campo recettivo è meno efficace di uno a scatti;
in generale, la risposta di queste fibre non dipende da quanto scuro è l'oggetto rispetto allo sfondo ma da quanto distinguibili sono i margini (ad es., un disco nero al centro che sfuma gradualmente nel grigio verso i margini suscita una minore risposta rispetto ad un cerchio grigio). La funzione è quella di informare se l'oggetto ha margini curvi o no, se è più scuro dello sfondo e se si sta muovendo rispetto ad esso; inoltre ricorda l'oggetto quando questo si è fermato, ma la memoria viene cancellata se un'ombra oscura l'oggetto per un momento (ovvero la scarica viene chiusa permanentemente da un'oscurità generale transiente che duri per più di 1/10 di secondo). Per le caratteristiche della loro risposta, queste cellule vengono definite "*bug detectors*".

3. Rilevamento del movimento dei margini: queste fibre mieliniche rispondono ad ogni margine distinguibile che si muove entro il loro campo recettivo; variazioni nell'estensione dei margini hanno poco effetto, mentre variazioni nella velocità ne hanno molto. Entro certi limiti, la frequenza di scarica aumenta con la velocità dell'oggetto. Corrispondono alle fibre "ON/OFF" di Barlow.

4. Rilevamento dell'oscuramento: queste fibre mieliniche corrispondono alle fibre "OFF". Rispondono con una scarica regolare e prolungata alla riduzione dell'illuminazione.

Quali sono le conclusioni che si possono trarre da queste evidenze? Ovvero, *What the frog's eye tells the frog's brain?* Con le parole di Lettvin e collaboratori: «fondamentalmente, che gli occhi parlano al cervello in un linguaggio già altamente organizzato ed interpretato, anziché trasmettere una copia più o meno accurata della distribuzione della luce sui recettori». Esisterebbe quindi un primo livello di analisi delle caratteristiche dello stimolo, una sorta di filtro sensoriale che permette il passaggio di determinate caratteristiche degli stimoli in maniera già organizzata verso il cervello. Questo primo intervento classificatorio sarebbe quindi anche all'origine della relativa semplicità delle risposte comportamentali negli anfibi anuri, in quanto la possibilità di organizzare precocemente e rapidamente gli stimoli in entrata entro macro-categorie, come quelle che abbiamo visto, va a scapito della complessità delle informazioni trasmesse.

Queste evidenze rivestono una grande importanza nel presente lavoro in quanto, oltre a confermare che gli anfibi anuri rispondono a semplici aspetti degli stimoli come a *releaser*,

quindi apparentemente tralasciando molte altre informazioni (evidentemente dalla scarsa valenza adattiva nel contesto in cui la risposta comportamentale viene espressa), ci informano del fatto che l'analisi separata di tali aspetti avviene ad un livello base, e quindi poco integrato, del sistema nervoso, nello specifico a livello delle cellule gangliari della retina. Questo fatto potrebbe risultare utile qualora si intendesse metterlo in relazione col tentativo, in ambito funzionale, di dividere l'apporto delle diverse componenti dello stimolo, aspetto questo che, come abbiamo visto, caratterizza il nostro tentativo di circoscrivere le proprietà prettamente *numeriche* degli insiemi di oggetti, quindi separandole dalle altre variabili continue.

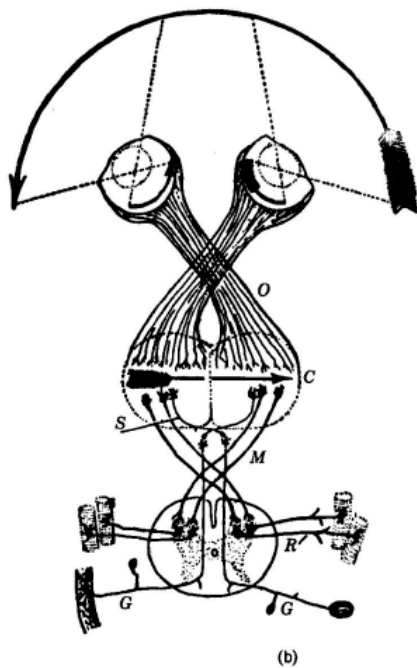


Fig. 9: immagine (da Lettvin et al., 1968) che mostra la totale decussazione del nervo ottico nella rana. O indica il nervo ottico; C indica il collicolo superiore o tetto ottico. La freccia indica la direzione di movimento dello stimolo.

David Ingle, nel corso dei suoi studi sulla neuroetologia del comportamento di predazione di rane e rospi, ha registrato la presenza di alcune preferenze per stimoli con una determinata configurazione, trovando in ciò parziale conferma ai risultati ottenuti attraverso la registrazione delle singole fibre neuronali da parte di Lettvin e collaboratori. Alcune particolari preferenze relative ad esempio alla direzione del movimento dello stimolo-preda (Ingle, 1968),

non possono tuttavia essere ricondotte ai risultati ottenuti nello studio sopra menzionato e quindi, questa è la conclusione dell'Autore, tale disallineamento tra il "comportamento" delle fibre cosiddette "*bug detectors*" e il comportamento dell'organismo in contesti simili deve essere ascritto al ruolo ricoperto dal tetto ottico, una struttura deputata alla mediazione dei movimenti direzionati ad un obiettivo, ad esempio i movimenti oculari. E' stato ad esempio rilevato che *Bufo americanus* e *Rana pipens* (Ingle, 1968) presentano una preferenza per stimoli con movimento di tipo centrifugo rispetto a stimoli con movimento centripeto, ovvero di una preda che sta uscendo dal campo visivo dell'animale rispetto ad una preda che vi sta entrando. Evidenze come questa spingono Ingle ad affermare (Ingle, 1968; Ingle 1971), a conferma di ciò che abbiamo già detto, che talune preferenze riscontrate utilizzando un'ampia gamma di stimoli artificiali e indipendenti dalle altre proprietà degli stimoli stessi non possono essere predette sulla base dell'elettrofisiologia retinica e devono quindi essere ascritte ad un livello superiore di elaborazione degli stimoli, che si suppone giacere nelle proprietà caratteristiche del tetto ottico.

PARTE SPERIMENTALE

ABILITA' PROTO-MATEMATICHE NEL COMPORTAMENTO DI PREDAZIONE DELL'ANFIBIO

ANURO BOMBINA ORIENTALIS.

1. La specie sperimentale

La decisione di utilizzare una specie di anfibio anuro come *Bombina orientalis* è giustificata da due motivi. Il primo è che si tratta di un gruppo tassonomico che ha fatto la sua comparsa molto anticamente nella storia evolutiva dei vertebrati, essendo di fatto il primo ad aver conquistato in maniera definitiva le terre emerse ed avendo subito solo lievi modificazioni nell' "assetto" morfologico originario. Ciò vale a maggior ragione per la specie *Bombina orientalis* (Boulenger, 1890), in quanto appartenente alla famiglia delle Discoglossidae (recentemente smembrata in Bombinatoridae e Alytidae), ritenuta dai tassonomi una famiglia di anfibi primitivi che si è separata dagli altri gruppi di anfibi anuri più di 200 milioni di anni fa (Ren et al., 2009). La probabilità che le strutture cognitive delle specie che vi fanno capo abbiano conservato una forma arcaica è quindi maggiore che in altre specie di comparsa più recente e/o con specializzazioni adattative recenti. Ciò risulta in linea con la nostra analisi di tipo comparativo, tra le cui finalità vi è quella di individuare il terreno comune dal quale si sono distaccate le abilità cognitive proprie delle diverse specie di vertebrati. Il secondo motivo, che può essere almeno in parte visto come conseguenza di quanto appena detto, è la relativa semplicità delle risposte comportamentali degli anfibi anuri, in riferimento alle quali varie ricerche (Letlvin, 1968; Ingle, 1968; Ewert et al., 1979) hanno messo in luce la selettività delle risposte predatorie e antipredatorie (nel senso che la risposta viene scatenata solo da un particolare stimolo, che funge quindi da *releaser*) e allo stesso tempo la loro genericità (intesa come la presenza di configurazioni generiche all'interno delle quali ricadono grandi quantità di stimoli diversi); la classificazione fondamentale di tali stimoli viene inoltre effettuata a livelli molto di base, poco integrati, del sistema nervoso. A ciò si aggiunge l'utilizzo predominante della funzione visiva nel contesto che desideriamo analizzare (Letlvin et al. 1968; Ingle, 1971; Ingle, 1968).

Il paradigma sperimentale utilizzato nel presente lavoro vede *Bombina orientalis* emettere delle risposte comportamentali di tipo alimentare quando posta nelle condizioni di scegliere tra stimoli di differente numerosità e/o differente conformazione. Le risposte comportamentali vengono dunque emesse nel contesto di un compito di scelta spontanea, quindi nella totale assenza di procedure di addestramento e limitando al minimo l'intervento dello sperimentatore. Al fine di evitare anche forme di addestramento implicite, gli animali non ricevevano rinforzo durante il test.

La procedura sperimentale si avvale quindi delle premesse della “Teoria del foraggiamento ottimale” (Stephen & Krebs, 1986), la quale fornisce delle previsioni relative ai comportamenti di predazione e di foraggiamento delle specie animali in base alle condizioni ecologiche e alla luce di una generale tendenza a massimizzare il guadagno energetico netto. E’ per esempio noto che le scelte alimentari di varie specie di uccelli (Alcock, 2001) sono influenzate da fattori come le dimensioni delle prede e la distanza del luogo di foraggiamento dal nido, cosicché la selezione relativa al numero di elementi catturati in ciascun viaggio e alle dimensioni degli stessi risulta in stretta dipendenza dalla distanza e dunque dallo spazio percorso dal soggetto. Uno studio realizzato da Farnsworth e Smolinski (2006) sulla specie aviaria *Mimus polyglottos* dimostra ad esempio quanto intensa sia la tendenza di questa specie a minimizzare il tempo impiegato a procurarsi il cibo, nel contesto di un compito di discriminazione numerica. La procedura sperimentale si avvaleva dell’utilizzo di mangiatoie che consentivano l’accesso al cibo solo quando veniva rimosso dalle stesse un certo numero di bastoncini. Posti nelle condizioni di scegliere tra mangiatoie con due bastoncini e mangiatoie con sei bastoncini, tutti gli uccelli hanno scelto quella caratterizzata dal minor numero di ostacoli da rimuovere. Nel caso invece del confronto 4 vs. 6, tutti i soggetti hanno mostrato un’assenza di preferenza.

Possiamo quindi affermare che, in linea generale, le specie animali posseggono dei sistemi di valutazione che permettono loro di esprimere delle risposte comportamentali che tengano conto del dispendio energetico (movimento) e del guadagno energetico (selezione e ingestione della preda) in una data situazione ecologica, al fine di limitare il primo e massimizzare il secondo.

Considerate le condizioni sperimentali cui i soggetti sono stati sottoposti nel presente studio e le abitudini alimentari tipiche della specie oggetto di indagine, sembra quindi sensato attribuire ai soggetti una tendenza a selezionare, tra due gruppi contenenti stimoli alimentari di differente numerosità, quello maggiormente numeroso. Le variabili relative alla distanza dei soggetti dal punto di foraggiamento sono state mantenute costanti tra i diversi test e i diversi esperimenti, mentre quelle che inevitabilmente risultavano correlate alle variazioni di numerosità degli stimoli (ad esempio l’area occupata dagli stimoli stessi) sono state oggetto di un particolare esame descritto nella terza sezione della presente parte sperimentale.

In generale, la presenza di una preferenza per uno dei due gruppi di differente numerosità viene assunta quale evidenza della capacità di discriminare tra i gruppi stessi; l’ipotesi sperimentale è che gli animali scelgano, laddove la discriminazione è a loro accessibile, il gruppo contenente il maggior numero di elementi.

La presente ricerca si pone dunque le seguenti finalità:

- Verificare la presenza in *Bombina orientalis* di una tendenza a discriminare tra gruppi contenenti differenti numerosità dello stimolo alimentare costituito da larve vive del coleottero *Tenebrio molitor* L. (Coleoptera: Tenebrionidae);
- Individuare eventuali limiti nella capacità discriminativa dei soggetti, in particolare in relazione alla grandezza delle quantità confrontate e al rapporto numerico tra le stesse;
- Confrontare le prestazioni osservate con quelle note in altre specie animali, al fine di individuare un terreno comune per le facoltà cognitive in campo proto-numerico;
- Verificare il ruolo della variabile numerica e/o di eventuali altre variabili "continue" nel guidare la scelta dei soggetti: ciò significa definire se le discriminazioni osservate sono discriminazioni di tipo numerico o piuttosto semplici discriminazioni di quantità.

2. Materiali e metodi utilizzati

2.1. SOGGETTI

I soggetti sperimentali, delle dimensioni di 3-4.5 cm, sono stati acquistati in età già adulta presso un rivenditore di animali e stabulati in una vasca in vetro contenente 10 cm di acqua mantenuta alla temperatura di $22\pm 5^{\circ}\text{C}$ e una zona emersa centrale. L'illuminazione veniva fornita tanto attraverso la luce naturale quanto grazie ad una lampada al neon da 15W. Il fotoperiodo era di 14 ore.

I soggetti venivano prelevati dalla vasca e alimentati a giorni alterni in ambiente non acquatico con larve vive di *Alphitobius diaperinus* Panz. (Coleoptera: Tenebrionidae), una specie di coleottero diversa da quella utilizzata nei test ed in particolare di dimensioni inferiori. Nei due-tre giorni precedenti i test, gli animali non assumevano alimento, ciò al fine di indurre i soggetti ad emettere risposte comportamentali più frequenti durante il test. I soggetti non venivano rinforzati durante il test ma solo a sessione ultimata e una volta rimossi tutti gli stimoli sperimentali dall'apparato.

Alcuni soggetti sono stati sostituiti (Tabella 1) col procedere degli esperimenti, ciò poteva avvenire 1) a causa della diminuita risposta di predazione, considerata come sintomo di un peggioramento della condizione di salute del soggetto e ritenendo che ciò potesse influenzare gli esiti degli esperimenti; 2) a causa del decesso del soggetto.

| n. SOGGETTI UTILIZZATI | Esp. 1.1, 1.2, 1.3, 2.1, 2.2, 2.3 | Esp. 3.1, 3.2, 3.3, 3.4 | Esp. 3.5, 3.6, 3.7 | Esp. 3.8 |
|------------------------|-----------------------------------|-------------------------|--------------------|------------|
| 1 | A | A | A | SOSTITUITO |
| 2 | B | SOSTITUITO | → | → |
| 3 | C | SOSTITUITO | → | → |
| 4 | D | D | D | SOSTITUITO |
| 5 | E | E | SOSTITUITO | → |
| 6 | F | F | F | SOSTITUITO |
| 7 | G | G | G | SOSTITUITO |

Tabella 1: schema dei soggetti utilizzati nel corso dei primi confronti (seconda colonna) e indicazione dei soggetti sostituiti col procedere degli esperimenti (colonne successive). I soggetti sostituiti venivano impiegati anche nel blocco di esperimenti successivi a quello della sostituzione (freccie).



Fig. 10: Larva di Tenebrio molitor, lo stimolo usato nei test



Fig. 11: Immagine dall'alto dell'apparato usato per i test

2.2. APPARATO

L'apparato sperimentale (Fig. 11), comune agli esperimenti eccetto che per gli esperimenti 3.6 e 3.8, era costituito da uno spazio rettangolare delle dimensioni di 20 x 24 x 20 cm. Le pareti erano in materiale plastico di colore bianco mentre il fondo era costituito da un tappetino in feltro sintetico di colore grigio chiaro. A 6 cm dalla parete più distante dalla zona di osservazione è stata tracciata una linea che rappresentava il limite al quale potevano arrivare, con i loro movimenti, le prime larve di ciascuno dei due gruppi (ovvero quelle più vicine al soggetto sperimentale).

Il soggetto veniva posizionato a circa 2 cm da tale linea e dunque distava circa 7 cm dalla larva più vicina di ciascuno dei due gruppi. Due linee oblique della lunghezza di 11 cm ciascuna sono state tracciate partendo dal punto in cui la linea orizzontale incontrava le pareti laterali dell'apparato, dal lato sinistro e da quello destro dello stesso; l'inclinazione di tali linee, che determinavano la disposizione delle file di larve durante il test, è stata scelta in modo tale da essere parallela al piano di orientamento degli occhi del soggetto.

L'illuminazione derivava da una lampada ad incandescenza da 40W posta 20 cm sopra l'apparato.

2.3 PROCEDURA COMUNE AGLI ESPERIMENTI

I soggetti, in condizioni di privazione del cibo dai due giorni precedenti l'esperimento, venivano singolarmente introdotti in posizione centrale e a 2 cm di distanza dalla suddetta linea, essendo gli stimoli alimentari già stati disposti a costituire i due gruppi di scelta.

Le ricerche di Joerg Peter Ewert (Ewert, 1974) hanno portato alla definizione di una sequenza fissa di attività (nella definizione di Lorenz: Lorenz, 1978; Manning, 1979) in riferimento al comportamento di predazione dei rospi, che corrisponde ad una serie di comportamenti stereotipati che vengono espressi in successione anche quando lo stimolo dovesse essere rimosso dopo una delle fasi iniziali (in particolare quella di fissazione binoculare). Nello specifico, essi sono (in sequenza): 1) l'orientamento verso la preda; 2) l'avvicinamento alla preda; 3) la fissazione binoculare; 4) la cattura; 5) l'ingestione; 6) la pulitura della bocca con una zampa anteriore.

Considerato inoltre che i rospi non posseggono movimenti oculari saccadici involontari, e gli occhi vengono altresì trattenuti in una posizione rigida, si trovano nella necessità di rilevare la natura di un oggetto – e ciò vale a dire determinare se si tratta di “preda” o “non preda” – che compare all'interno del loro campo visivo *prima* di realizzare qualsiasi movimento (Ewert, 1980). Nel presente esperimento, la scelta del soggetto veniva espressa nei termini di una risposta di predazione nei confronti di uno o più degli stimoli di uno dei due gruppi. In particolare, al soggetto veniva consentito di a) muovere il capo in direzione dello stimolo preferito (un comportamento definito “*orienting behaviour*”, Ingle 1968; Ewert, 1974); b) avvicinarsi allo stimolo preferito (Fig. 12); c) eventualmente eseguire un primo tentativo di cattura.

In nessun caso ai soggetti veniva consentito di alimentarsi della preda selezionata.

Una volta compiuta la scelta, il soggetto veniva asportato dall'apparato e riposto nella vasca di allevamento.

Nei casi in cui il soggetto non esprimeva una scelta in un tempo pari a 5 minuti, il test veniva considerato nullo. Ciò poteva accadere nei casi in cui a) il soggetto rimaneva stazionario al centro dell'apparato oppure, più frequentemente ed indipendentemente dal tempo, quando b) eseguiva dei movimenti o comportamenti non esplicitamente classificabili come tentativo di

predazione (ad esempio, il soggetto si voltava e/o muoveva dalla parte opposta rispetto a quella degli stimoli). Quando tale assenza di scelta permaneva per più $n=10$ volte consecutive ed in condizione di regolare deprivazione di cibo, il soggetto veniva permanentemente sostituito (una tale evenienza è comunque indicata nella descrizione dei singoli esperimenti). Anche quando un eventuale comportamento non classificabile come tentativo di predazione era seguito da una regolare risposta di predazione, il test veniva considerato nullo in quando il movimento non partiva da una condizione neutrale nei confronti degli stimoli.

Ogni soggetto è stato sottoposto a 15 test nel corso dei quali la posizione reciproca dei due gruppi veniva scambiata, in modo tale da impedire l'effetto di *bias* dovuti a fenomeni di lateralizzazione delle funzioni visive caratteristici del contesto di predazione (Robins & Rogers, 2004). L'intervallo temporale tra un test e l'altro per lo stesso soggetto era ≥ 60 minuti.



Fig. 12: procedura sperimentale usata per l'analisi delle preferenze tra quantità diverse in soggetti adulti della specie Bombina orientalis. Ogni soggetto veniva posto al centro dell'apparato rettangolare con la possibilità di avvicinarsi ad uno dei due gruppi di larve posti rispettivamente sul lato destro e quello sinistro dell'animale.

3. PRIMA SERIE DI ESPERIMENTI: DISCRIMINAZIONE DI QUANTITA' FINO A 4 UNITA'

Per piccole quantità si intendono qui quantità di stimoli inferiori alle 4 unità, in quanto gruppi di 3-4 elementi rappresentano il limite superiore alla discriminazione di quantità successive individuato in altre specie animali (Hauser et al., 2000; Feigenson et al., 2002; Uller et al., 2003; Agrillo et al., 2006), nonché il punto oltre al quale le prestazioni di subitizzazione subiscono un decremento nella specie umana (Kaufmann et al., 1949; Trick & Pylyshyn, 1994). L'obiettivo di questa prima serie di esperimenti è stato dunque quello di verificare l'esistenza in *Bombina orientalis* dello stesso limite nella discriminazione individuato nell'anfibio caudato *Plethodon cinereus* (Uller et al., 2003).

Nel corso di questa serie di esperimenti, 7 soggetti appartenenti alla specie *Bombina orientalis* sono stati sottoposti singolarmente ad una serie di test di scelta libera tra due gruppi di diversa numerosità di larve vive del coleottero *Tenebrio molitor*. Le larve, tutte delle stesse dimensioni, venivano fissate singolarmente con degli spilli "entomologici" (ento sphinx[®]) del diametro di 0.25 mm per il tempo necessario ad evocare la risposta di predazione nel soggetto; erano inoltre allineate, entro ciascun gruppo, lungo una linea retta disposta parallelamente al piano visivo determinato dall'orientamento degli occhi nelle rane (vedi Fig 15). La posizione relativa dei due gruppi di larve veniva variata ad ogni test, allo scopo di evitare l'insorgenza di un bias direzionale determinato da eventuali preferenze lateralizzate del soggetto (Robins & Rogers, 2004). Il movimento degli stimoli era generalmente di tipo oscillatorio ripetuto sul piano verticale; non vi era alcun movimento traslatorio (spostamento dalla sede) in quanto le larve erano fissate ad 1 cm dal substrato dell'apparato. In questo esperimento ed in tutti quelli che coinvolgevano piccole numerosità, le larve erano spazialmente separate, senza possibilità di toccarsi tra di loro.

In questo esperimento ed in tutti quelli che non prevedevano manipolazione delle variabili continue quali volume e movimento, le dimensioni delle larve venivano selezionate in maniera tale che fossero identiche tra di loro, ed in particolare tutte all'ultimo stadio della muta (L3); inoltre, tutte le larve utilizzate come stimolo erano perfettamente vitali e semoventi; nel caso in cui una delle larve non fosse risultata in movimento durante il test per un periodo di tempo superiore a 5 sec, il test veniva ripetuto sostituendola.

3.1. Confronto 1 vs. 2 (Esperimento 1.1)

In questo test i soggetti dovevano esprimere una scelta tra due gruppi di larve, l'uno contenente due stimoli, l'altro un solo stimolo.

Soggetti

Sono stati utilizzati 7 soggetti in età adulta della specie *Bombina orientalis*.

Apparato

L'apparato è quello descritto nella parte generale. La disposizione degli stimoli e la relativa posizione dei soggetti sperimentali è illustrata nella Figura 13.

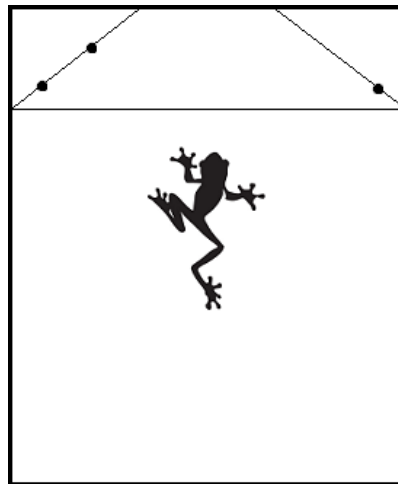


Fig 13: disposizione degli stimoli alimentari nel confronto 1 vs. 2

Procedura

La procedura è quella già descritta nella parte generale: in particolare, ogni soggetto veniva delicatamente introdotto nell'apparato a due centimetri dalla linea orizzontale tracciata sul fondo dell'apparato e che definiva l'area di scelta, e dunque a 7 cm dallo stimolo più vicino su ciascun lato. Ogni soggetto è stato sottoposto a 15 test e ad ogni test la posizione relativa dei due gruppi rispetto al soggetto veniva variata.

Risultati

I risultati per i singoli soggetti sono riportati nella Tabella 2 e nella Figura 14.

| SOGGETTO n° | SCELTE PER UNO STIMOLO | SCELTE PER DUE STIMOLI | INDICE % |
|-----------------|----------------------------------|----------------------------------|----------|
| 1 | 5 | 10 | 66.666 |
| 2 | 5 | 10 | 66.666 |
| 3 | 5 | 10 | 66.666 |
| 4 | 1 | 14 | 93.333 |
| 5 | 3 | 12 | 80 |
| 6 | 5 | 10 | 66.666 |
| 7 | 4 | 11 | 73.333 |
| TOTALE MEDIA | 4 | 11 | 73.332 |

Tabella 2: scelte e percentuali di scelte per il gruppo più numeroso per ciascuno dei soggetti sottoposti a test nel confronto 1 vs. 2

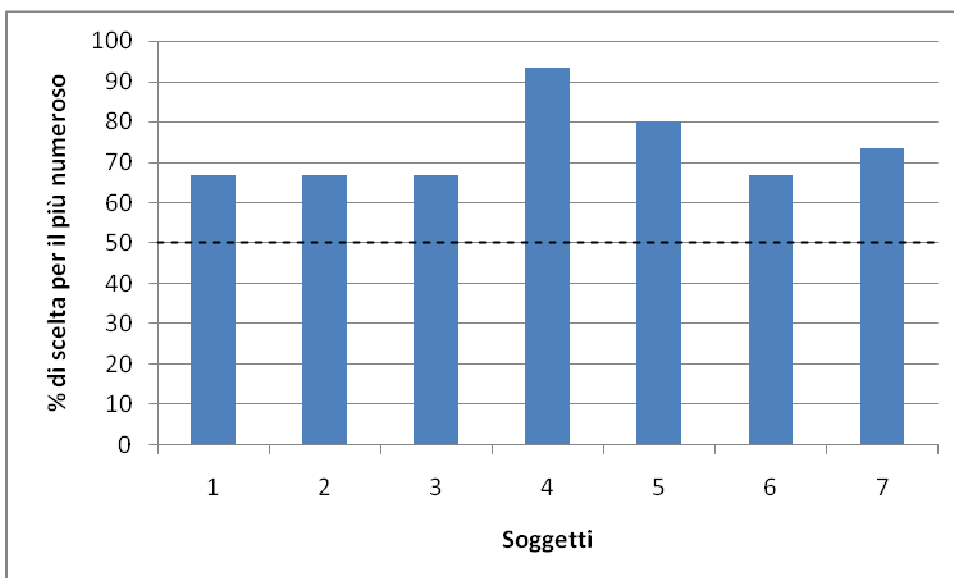


Fig. 14: percentuali di scelta per il gruppo composto da 2 larve (confronto 1 vs. 2) per ciascuno dei 7 soggetti sottoposti a test. 50% = scelta casuale.

I risultati sono stati computati calcolando un indice percentuale per ciascun soggetto secondo la formula:

$$(\text{numero di scelte per il gruppo più numeroso})/(\text{numero di scelte totale}) * 100$$

Il valore massimo indicava dunque una scelta assoluta per il gruppo più numeroso, mentre il valore 50 indicava l'assenza di scelta.

Risposta complessiva:

| | |
|-----------------|--------|
| MEDIA (n=7) | 73.332 |
| Errore standard | 3.849 |

E' stato condotto un t-test one-sample (two-tailed) sulla media degli indici percentuali così ottenuti:

| | | |
|-------------------|---------------|-----------|
| ONE SAMPLE t-test | t (6)= 6.0619 | p= 0.0009 |
|-------------------|---------------|-----------|

Le analisi statistiche dimostrano che i soggetti presentano una preferenza statisticamente significativa per il gruppo più numeroso nel caso del confronto 1 vs. 2.

3.2. Confronto 2 vs. 3 (Esperimento 1.2)

Soggetti

Sono stati utilizzati gli stessi 7 soggetti protagonisti dell'esperimento precedente (soggetti adulti della specie *Bombina orientalis*).

Apparato

L'apparato è quello descritto nella parte generale. Anche in questo caso le larve di *Tenebrio molitor* sono state posizionate allineate di fronte al soggetto, un gruppo sul lato destro e l'altro su quello sinistro e la posizione dei due gruppi da tre larve e da due larve veniva variata ad ogni test entro ciascun soggetto. Le larve sono state disposte in maniera tale che lo spazio lineare occupato dai due gruppi fosse lo stesso; ciò è stato ottenuto variando la distanza tra le larve stesse ovvero riducendola nel gruppo che ne conteneva il numero maggiore (Fig. 15). La distanza dello stimolo più vicino dal soggetto era la stessa in ciascuno dei due gruppi, e pari a 7 cm, come negli altri esperimenti.

La disposizione degli stimoli e la relativa posizione dei soggetti sperimentali è illustrata nella Figura 15.

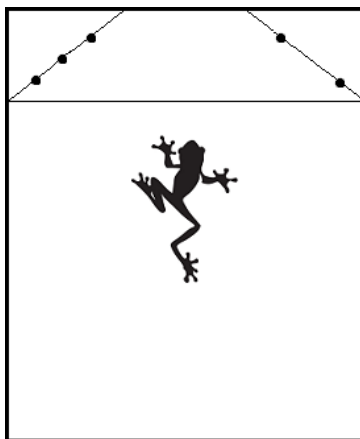


Fig. 15: disposizione degli stimoli nel test di confronto 2 vs. 3

Procedura

La procedura di questo esperimento ricalca quella già vista per il precedente e descritta nella parte generale

Risultati

I risultati per i singoli soggetti sono riportati nella Tabella 3 e nella Figura 16.

| SOGGETTO n° | SCELTA PER DUE STIMOLI | SCELTA PER TRE STIMOLI | INDICE % |
|----------------|---------------------------|---------------------------|----------|
| 1 | 9 | 6 | 40 |
| 2 | 7 | 8 | 53.333 |
| 3 | 4 | 11 | 73.333 |
| 4 | 2 | 12 | 80 |
| 5 | 4 | 11 | 73.333 |
| 6 | 7 | 8 | 53.333 |
| 7 | 4 | 11 | 73.333 |

| | | | |
|--------|-------|-------|--------|
| TOTALE | 5.285 | 9.571 | 63.809 |
| MEDIA | | | |

Tabella 3: scelte e percentuali di scelte per il gruppo più numeroso per ciascuno dei soggetti sottoposti a test nel confronto 2 vs. 3

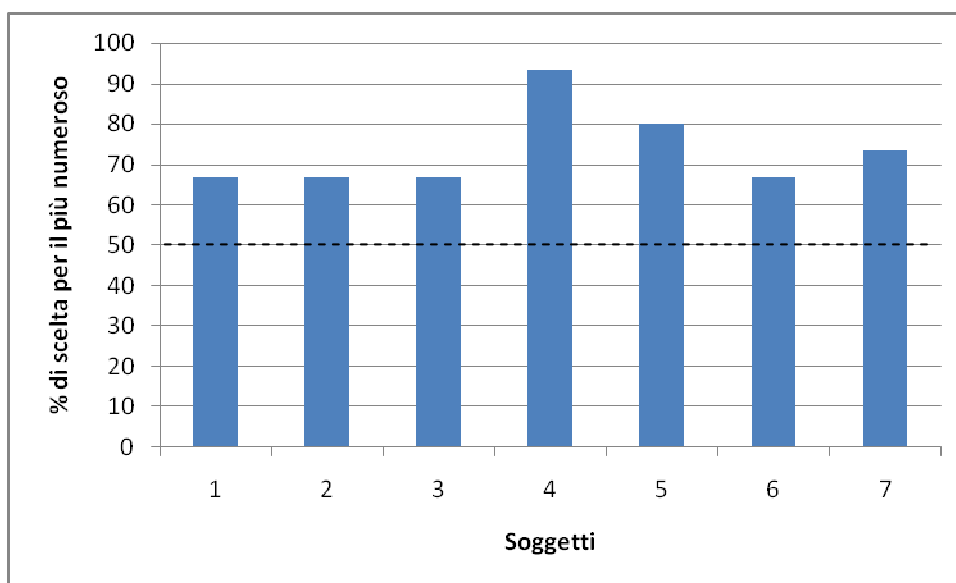


Fig. 16: percentuali di scelta per il gruppo composto da 3 larve (confronto 2 vs. 3) per ciascuno dei 7 soggetti sottoposti a test. 50% = scelta casuale.

Anche in questo caso è stato calcolato un indice percentuale come segue: (numero di scelte per il gruppo più numeroso)/(numero di scelte totale) * 100.

Risposta complessiva:

| | |
|-----------------|--------|
| MEDIA (n=7) | 63.809 |
| Errore standard | 5.607 |

E' stato condotto un t-test one-sample (two-tailed) sulla media degli indici percentuali così ottenuti:

| | | |
|-------------------|--------------|-----------|
| ONE SAMPLE t-test | t(6)= 2.4627 | p= 0.0489 |
|-------------------|--------------|-----------|

Le analisi statistiche mostrano come i soggetti abbiano conservato la capacità di discriminare tra le due quantità proposte, scegliendo quella maggiore, anche nel caso del confronto 2 vs. 3, e dunque in presenza di un rapporto tra le quantità differente dal precedente e più arduo da discriminare.

3.3. Confronto 3 vs. 4 (Esperimento 1.3)

Soggetti

Sono stati utilizzati gli stessi 7 soggetti protagonisti degli esperimenti precedenti.

Apparato

L'apparato è lo stesso utilizzato per gli esperimenti precedenti. In particolare, anche in questo esperimento le larve sono state fissate con spillini entomologici lungo una linea retta e disposte in maniera tale che lo spazio lineare complessivo occupato dalle stesse fosse lo stesso tra i due gruppi.

Procedura

La procedura seguita è la stessa descritta nella parte generale. Ogni soggetto è stato sottoposto a 15 test di scelta libera.

Risultati

I risultati per i singoli soggetti sono riportati nella Tabella 4 e nella Figura 17.

| SOGGETTO n° | SCELTA PER TRE STIMOLI | SCELTA PER QUATTRO STIMOLI | INDICE % |
|-----------------|---------------------------|-------------------------------|----------|
| 1 | 8 | 7 | 46.666 |
| 2 | 3 | 12 | 80 |
| 3 | 8 | 7 | 46.666 |
| 4 | 9 | 6 | 40 |
| 5 | 5 | 10 | 66.666 |
| 6 | 9 | 6 | 40 |
| 7 | 6 | 9 | 60 |
| TOTALE MEDIA | 6.857 | 8.142 | 54.285 |

Tabella 4: scelte e percentuali di scelte per il gruppo più numeroso per ciascuno dei soggetti sottoposti a test nel confronto 3 vs. 4

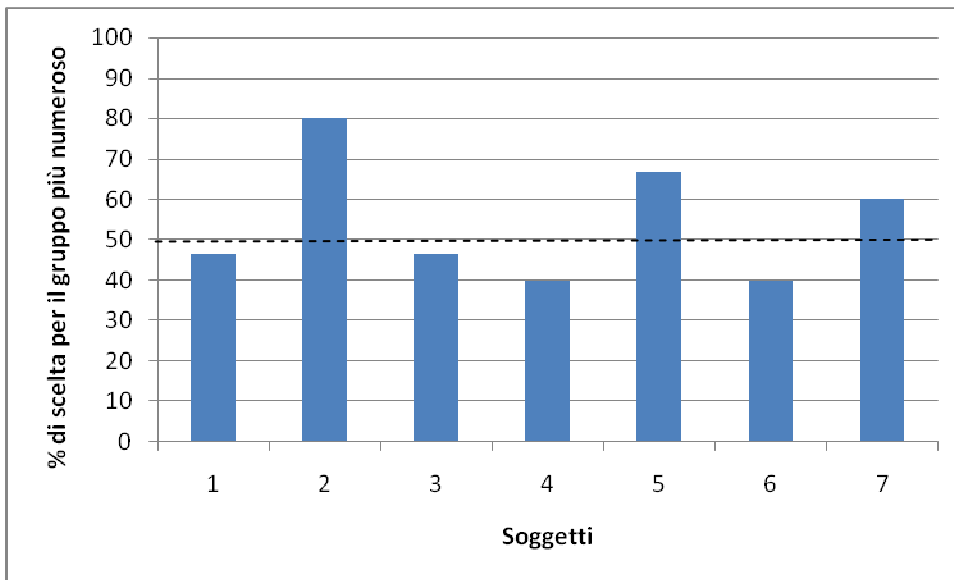


Fig. 17: percentuali di scelta per il gruppo composto da 4 larve (confronto 3 vs. 4) per ciascuno dei 7 soggetti sottoposti a test (50% = scelta casuale).

Anche in questo caso è stato calcolato un indice percentuale come segue: (numero di scelte per il gruppo più numeroso)/(numero di scelte totale) * 100.

Risposta complessiva:

| | |
|-----------------|--------|
| MEDIA (n=7) | 54.285 |
| Errore standard | 5.714 |

E' stato condotto un t-test one-sample (two-tailed) sulla media degli indici percentuali così ottenuti:

| | | |
|-------------------|---------------|-----------|
| ONE SAMPLE t-test | t(6) = 0.7499 | p= 0.4816 |
|-------------------|---------------|-----------|

Le analisi statistiche dimostrano la perdita da parte del gruppo di soggetti di qualsiasi preferenza significativa per il gruppo più numeroso nel caso del confronto 3 vs. 4.

3.4. DISCUSSIONE

I risultati ottenuti nei confronti 1 vs. 2, 2 vs. 3 e 3 vs. 4 sono coerenti con quelli ottenuti in altre specie di Vertebrati, compresi gli infanti della specie umana. L'elemento più interessante è, in particolare, il fatto che sia emersa, nel corso dei diversi studi, l'esistenza di un limite discriminativo fissato attorno a 3 o 4 unità. Tale limite discriminativo corrisponde ad una caduta delle prestazioni nei soggetti osservati.

Nelle scimmie rhesus, in particolare, il limite per la discriminazione di piccole quantità è attorno a quattro unità (Hauser et al., 2000). È il caso di ricordare a questo proposito l'esistenza di popolazioni di neuroni nelle scimmie (Nieder & Miller, 2004; Nieder, 2005), che rispondono selettivamente a piccole quantità di oggetti o eventi nel mondo esterno, la cui frequenza di scarica diminuisce mano a mano che ci si allontana dalla quantità "preferita". Si è trovato inoltre che il limite numerico per tali attivazioni è, nelle scimmie rhesus, pari a 5 unità e che la precisione della registrazione da tali neuroni tendeva a diminuire all'aumentare della numerosità presentata, un risultato quest'ultimo coerente con le osservazioni comportamentali che vedono la significatività della scelta per il gruppo più numeroso diminuire all'aumentare delle grandezze presentate. Il fatto che tali *number neurons* siano stati trovati anche in una specie molto diversa, quale il gatto (Thompson et al., 1970), anche a fronte della stringente coerenza dei risultati ottenuti in ambito comportamentale tra specie filogeneticamente molto lontane, fa propendere per l'ipotesi relativa all'esistenza di meccanismi neurofisiologici per la detezione delle piccole numerosità condivisi nei Vertebrati e quindi probabilmente omologhi.

Tuttavia, una possibile interpretazione dei risultati ottenuti in circostanze simili a quelle qui presentate, avanzata da Uller et al. (2003) nel contesto degli studi sulla discriminazione numerica nella salamandra *Plethodon cinereus*, vede i soggetti scegliere il gruppo

maggiormente numerosi poiché, in esso, la probabilità che almeno uno degli stimoli sia in movimento è maggiore. Tale critica è stata avanzata in relazione all'impossibilità di controllare il movimento dei moscerini della frutta (*Drosophila virilis*) che potevano muoversi liberamente nei tubi di vetro all'interno dei quali si trovavano durante il test nello studio di Uller et al., (2003). Nel nostro lavoro tale asimmetria relativa alla probabilità di movimento degli stimoli è stata prevenuta accertandosi che tutte le larve fossero in movimento durante il test. Questo risultato è stato ottenuto a) sostituendo prima del test le larve che non risultavano in movimento e b) scartando le prove durante le quali anche solo uno degli stimoli non si muoveva in maniera continuativa (movimento del corpo e/o delle zampe). Inoltre, l'assenza di movimento traslatorio degli stimoli ha permesso di escludere anche tale variabile aggiuntiva.

La possibilità che i soggetti potessero accumulare esperienza durante i test in un modo suscettibile di inquinare i risultati è stata prevenuta impedendo agli stessi di cibarsi delle larve del gruppo scelto. In aggiunta a ciò, la sequenzialità temporale scelta negli esperimenti di discriminazione (1 vs. 2, 2 vs. 3, 3 vs. 4: ogni soggetto concludeva i 15 test della relativa sessione prima di passare a quella successiva), in associazione col decremento della performance osservata tra il primo esperimento e l'ultimo, escludono la presenza di un qualsiasi effetto dovuto a fenomeni di apprendimento. D'altra parte, l'andamento delle prestazioni, ed in particolare il decremento delle percentuali medie di scelta per il gruppo più numeroso, non può essere spiegabile neppure in base a un ipotetico calo della motivazione nei soggetti legato all'assenza di rinforzo. I tempi di risposta medi infatti, calcolati nel confronto 1 vs. 2 (t medio= 14.1±5.5 s), nel confronto 2 vs. 3 (t medio= 11.7±4.7 s) e nel confronto 3 vs. 4 (t medio= 12.5±3.5 s), non evidenziano significative variazioni tra i diversi esperimenti.

In conclusione, soggetti adulti della specie *Bombina orientalis* sono risultati in grado di discriminare tra piccole quantità di larve vive del coleottero *Tenebrio molitor*, scegliendo la quantità maggiore nel caso dei confronti 1 vs. 2 e 2 vs. 3, ma non 3 vs. 4.

4. SECONDA SERIE DI ESPERIMENTI: DISCRIMINAZIONE TRA QUANTITÀ MAGGIORI DI 4 UNITÀ

Negli esperimenti precedenti le quantità confrontate differivano per una sola unità, erano cioè consecutive, e dunque il rapporto numerico tra le coppie di stimoli proposti tendeva ad aumentare di pari passo con la grandezza numerica, passando da un rapporto di $\frac{1}{2}$ ad uno di $\frac{3}{4}$. In tali condizioni è stato individuato un netto limite discriminativo posto attorno a 3 unità. Al fine di verificare se questo limite discriminativo fosse assoluto o piuttosto potesse essere superato variando il rapporto tra le quantità confrontate, quindi aumentandolo per confronti con grandezze numeriche maggiori, sono stati proposti dei confronti che superavano le 3 unità e aventi un rapporto di $\frac{1}{2}$. L'ipotesi sperimentale è che diminuendo il rapporto da 0,75 a 0,5 la discriminazione divenga possibile per quantità superiori a 3, tesi questa avvalorata dai risultati ottenuti in altre specie (Xu & Spelke, 2000; Xu & Arriaga, 2007; Agrillo et al., 2007).

Apparato, procedura e soggetti sperimentali sono gli stessi visti nella sessione precedente. Come nel caso degli esperimenti precedenti, lo spazio lineare occupato dai due gruppi di stimoli era identico in tutti i confronti (3 vs. 6, 4 vs. 8, 4 vs. 6). Al fine di contenere lo spazio occupato e allo stesso tempo impedire che le larve si toccassero nei loro movimenti, gli stimoli del gruppo più numeroso sono stati disposti in due file come rappresentato nella Figura 22.

4.1. Confronto 3 vs. 6 (Esperimento 2.1)

Soggetti

Per questo esperimento (confronto 3 vs. 6 e rapporto $\frac{1}{2}$) sono stati utilizzati gli stessi 7 soggetti degli esperimenti precedenti.

Apparato

L'apparato utilizzato è lo stesso descritto nella parte generale. La Figura 18 rappresenta la disposizione degli stimoli per questo confronto.

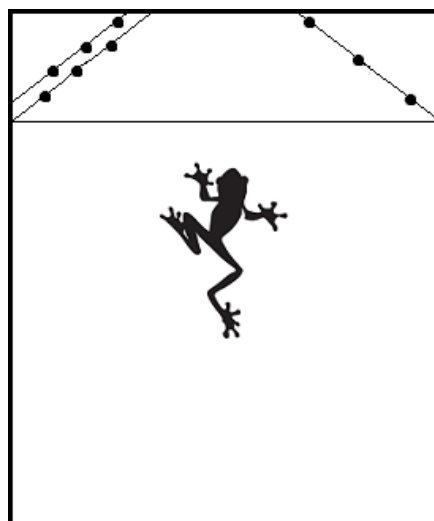


Fig. 18: disposizione degli stimoli nel confronto 3 vs. 6

Procedura

La procedura è la stessa già descritta nella parte generale.

Risultati

I risultati per i singoli soggetti sono riportati nella Tabella 5 e nella Figura 19.

| SOGGETTO n° | SCELTA PER TRE STIMOLI | SCELTA PER SEI STIMOLI | INDICE % |
|----------------|---------------------------|---------------------------|----------|
| 1 | 6 | 9 | 60 |
| 2 | 1 | 14 | 93.333 |
| 3 | 7 | 8 | 53.333 |
| 4 | 3 | 12 | 80 |
| 5 | 2 | 13 | 86.666 |
| 6 | 5 | 10 | 66.666 |
| 7 | 3 | 12 | 80 |
| TOTALE MEDIA | 3.857 | 11.142 | 74.285 |

Tabella 5: scelte e percentuali di scelte per il gruppo più numeroso per ciascuno dei soggetti sottoposti a test nel confronto 3 vs. 6.

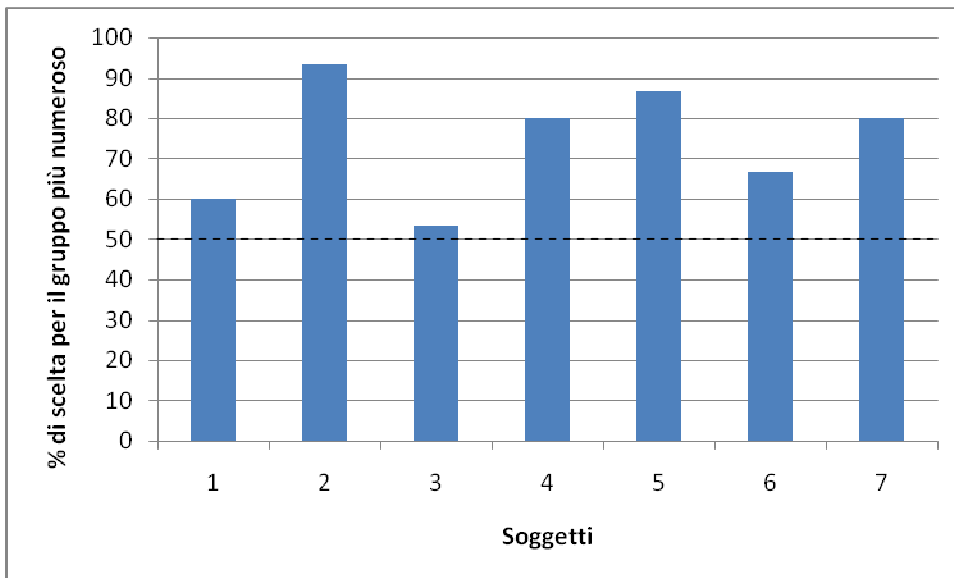


Fig. 19: percentuali di scelta per il gruppo composto da 6 larve (confronto 3 vs. 6) per ciascuno dei 7 soggetti sottoposti a test. 50% = scelta casuale.

E' stato calcolato un indice percentuale come segue:

$$(\text{numero di scelte per il gruppo più numeroso}) / (\text{numero di scelte totale}) * 100.$$

Risposta complessiva:

| | |
|-----------------|--------|
| MEDIA (n=7) | 74.285 |
| Errore standard | 5.526 |

E' stato condotto un t-test one-sample (two-tailed) sulla media degli indici percentuali così ottenuti:

| | | |
|-------------------|---------------|-----------|
| ONE SAMPLE t-test | t (6)= 4.3948 | p= 0.0046 |
|-------------------|---------------|-----------|

Le analisi statistiche mostrano che i soggetti hanno espresso complessivamente una preferenza significativa per il gruppo più numeroso, mostrando quindi di saper discriminare tra 3 stimoli e 6 stimoli.

4.2. Confronto 4 vs. 8 (Esperimento 2.2)

Soggetti

Gli stessi 7 soggetti degli esperimenti precedenti sono stati utilizzati per il confronto 4 vs. 8, ancora con un rapporto pari a ½.

Apparato

L'apparato utilizzato è quello descritto nella parte generale. La disposizione degli stimoli ricalca quella già vista per l'esperimento precedente: anche in questo caso, gli stimoli del gruppo più numeroso sono stati disposti lungo due file parallele.

Procedura

La procedura è la stessa descritta nella parte generale. Ogni soggetto è stato sottoposto a 15 test di scelta libera.

Risultati

I risultati per i singoli soggetti sono riportati nella tabella 6 e nella Figura 20.

| SOGGETTO n° | SCELTA PER QUATTRO STIMOLI | SCELTA PER OTTO STIMOLI | INDICE % |
|----------------|--------------------------------------|-----------------------------------|----------|
| 1 | 8 | 7 | 46.666 |
| 2 | 3 | 12 | 80 |

| | | | |
|---|---|----|--------|
| 3 | 4 | 11 | 73.333 |
| 4 | 5 | 10 | 66.666 |
| 5 | 4 | 11 | 73.333 |
| 6 | 4 | 11 | 73.333 |
| 7 | 6 | 9 | 60 |

| | | | |
|--------|-------|--------|--------|
| TOTALE | 4.857 | 10.142 | 67.618 |
| MEDIA | | | |

Tabella 6: scelte e percentuali di scelte per il gruppo più numeroso per ciascuno dei soggetti sottoposti a test nel confronto 4 vs. 8.

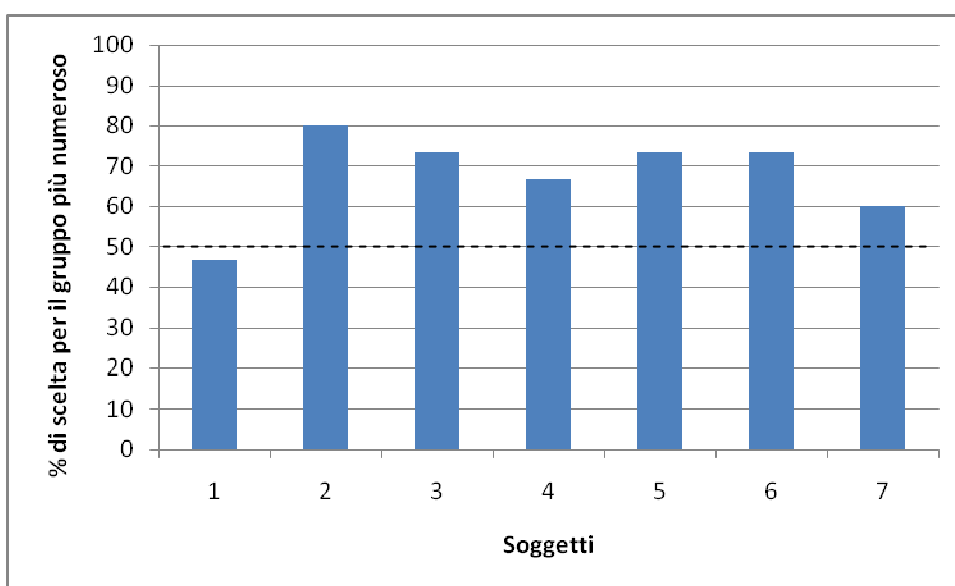


Fig. 20: percentuali di scelta per il gruppo composto da 8 larve (confronto 4 vs. 8) per ciascuno dei 7 soggetti sottoposti a test. 50% = scelta casuale.

E' stato calcolato un indice percentuale come segue:

$(\text{numero di scelte per il gruppo più numeroso}) / (\text{numero di scelte totale}) * 100.$

Risposta complessiva:

| | |
|-----------------|--------|
| MEDIA (n=7) | 67.618 |
| Errore standard | 4.224 |

E' stato condotto un t-test one-sample (two-tailed) sulla media degli indici percentuali così ottenuti:

| | | |
|-------------------|---------------|-----------|
| ONE SAMPLE t-test | t(6) = 4.1715 | p= 0.0059 |
|-------------------|---------------|-----------|

Le analisi statistiche dimostrano che i soggetti sono ancora in grado di discriminare tra le due quantità proposte, scegliendo quella maggiore anche nel caso del confronto 4 vs. 8.

4.3. Confronto 4 vs. 6 (Esperimento 2.3)

Posto che il limite discriminativo di piccole quantità viene facilmente superato diminuendo il rapporto da $\frac{3}{4}$ ad $\frac{1}{2}$, abbiamo provato a proporre una discriminazione con un rapporto riconosciuto come possibile (nel confronto 2 vs. 3) ma che coinvolgesse un confronto tra quantità maggiori.

Soggetti

Per questo esperimento sono stati utilizzati gli stessi soggetti degli esperimenti precedenti.

Apparato e procedura

Apparato e procedura sono gli stessi già visti nei precedenti esperimenti: i 7 soggetti sono stati sottoposti a 15 test di scelta libera.

Risultati

I risultati per i singoli soggetti sono riportati nella tabella 7 e nella Figura 21:

| SOGGETTO n° | SCELTA PER QUATTRO STIMOLI | SCELTA PER SEI STIMOLI | INDICE % |
|-----------------|-------------------------------|---------------------------|----------|
| 1 | 11 | 9 | 60 |
| 2 | 8 | 7 | 46.666 |
| 3 | 5 | 10 | 66.666 |
| 4 | 10 | 5 | 33.333 |
| 5 | 11 | 9 | 60 |
| 6 | 11 | 9 | 60 |
| 7 | 5 | 10 | 66.666 |
| TOTALE MEDIA | 8.714 | 8.428 | 56.190 |

Tabella 7: scelte e percentuali di scelte per il gruppo più numeroso per ciascuno dei soggetti sottoposti a test nel confronto 4 vs. 6.

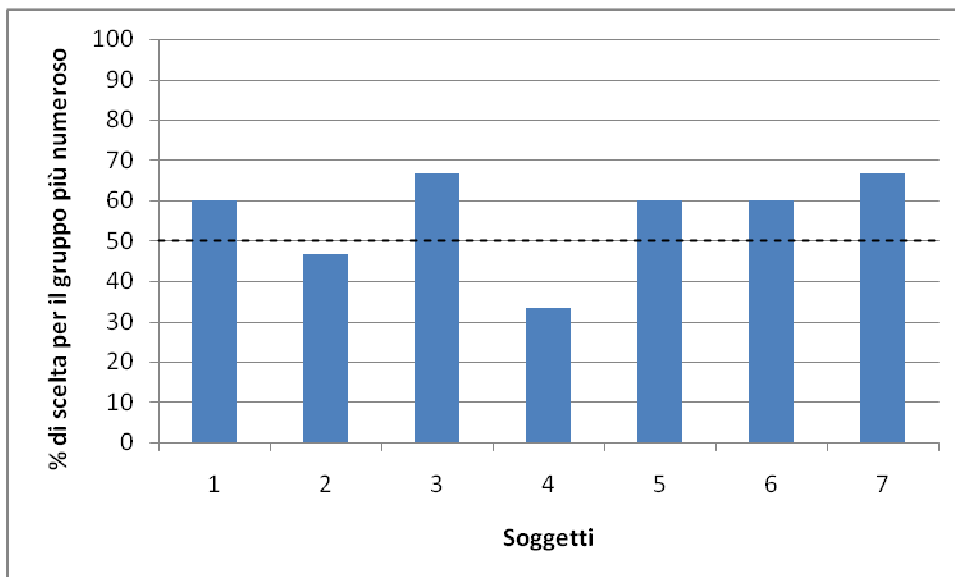


Fig. 21: percentuali di scelta per il gruppo composto da 6 larve (confronto 4 vs. 6) per ciascuno dei 7 soaetti sottoposti a test. 50% = scelta casuale.

Anche in questo caso è stato calcolato un indice percentuale come segue: (numero di scelte per il gruppo più numeroso)/(numero di scelte totale) * 100.

Risposta complessiva:

| | |
|-----------------|--------|
| MEDIA (n=7) | 56.190 |
| Errore standard | 4.567 |

E' stato condotto un t-test one-sample (two-tailed) sulla media degli indici percentuali così ottenuti:

| | | |
|-------------------|---------------|-----------|
| ONE SAMPLE t-test | t(6) = 1.3553 | p= 0.2241 |
|-------------------|---------------|-----------|

Le analisi statistiche mostrano che, aumentando il rapporto numerico tra le quantità confrontate (da 0.5 a 0.75), i soggetti perdono qualsiasi preferenza per uno dei due gruppi con insiemi maggiori di 3 unità.

4.4. DISCUSSIONE

I risultati ottenuti nella discriminazione di quantità maggiori di 3 unità hanno messo in luce come il limite discriminativo precedentemente individuato nel confronto tra quantità consecutive possa essere superato aumentando la distanza tra le quantità confrontate, ciò in linea con le previsioni dettate dalla legge di Weber, la quale prevede che la possibilità di discriminazione tra due quantità sia una funzione del loro rapporto. Nei risultati relativi ai confronti 2 vs. 3 (p= 0.00489) e 4 vs. 6 (p= 0.2241), entrambi con rapporto pari a 2/3, pare

essere presente anche un effetto relativo alla grandezza numerica assoluta delle quantità sottoposte a confronto: tanto maggiore era quest'ultima (e a parità di rapporto), tanto più la discriminazione diventava difficile.

La Figura 22 mostra l'andamento delle prestazioni complessive per i diversi confronti visti sin'ora. Si noti in particolare il calo delle *performance* discriminative all'approssimarsi al numero tre e per quantità consecutive. Una ripresa delle prestazioni è osservabile già nel confronto 3 vs. 6; la significatività viene mantenuta nel caso del confronto 4 vs. 8 e successivamente perduta completamente nel confronto 4 vs. 6. L'andamento dimostra quindi l'esistenza di un limite di tipo numerico, posto attorno alle 3 unità e valido per quantità consecutive, ed un secondo limite che è in dipendenza dal rapporto tra le quantità confrontate.

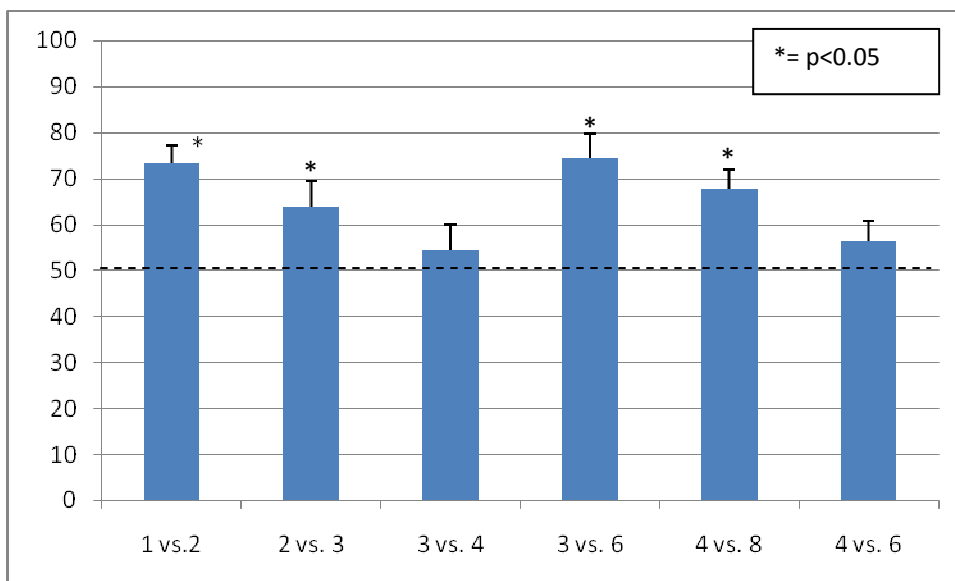


Figura 22: percentuali di scelta per il gruppo più numeroso nei confronti indicati in grafico.

4.5. ANALISI DEI CONFRONTI CON RAPPORTO ½

I confronti con un rapporto pari a ½ si sono rivelati i più semplici da discriminare da parte dei soggetti. Al fine di ricercare la presenza di differenze nelle prestazioni e dunque individuare l'eventuale presenza di un effetto dovuto alla grandezza delle quantità confrontate per il rapporto ½, è stata eseguita un'ANOVA a misure ripetute ponendo a fattore i confronti 1 vs. 2, 3 vs. 6 e 4 vs. 8:

| | | |
|---|-----------------|---------|
| ANOVA a misure ripetute (effetto del rapporto) | F (2,12)= 0.860 | p=0.447 |
|---|-----------------|---------|

La risposta complessiva mettendo assieme le risposte date a tutte e tre le condizioni è:

| | |
|-----------------|--------|
| MEDIA (n=21) | 71.746 |
| Errore standard | 2.599 |

| | | |
|-------------------|-------------|----------|
| ONE SAMPLE t-test | t(20)=8.367 | p<0.0001 |
|-------------------|-------------|----------|

La Figura 23 illustra l'andamento delle prestazioni nei caso dei confronti 1 vs.2, 3 vs. 6 e 4 vs. 8 ed in base alle percentuali di scelta per il gruppo più numeroso:

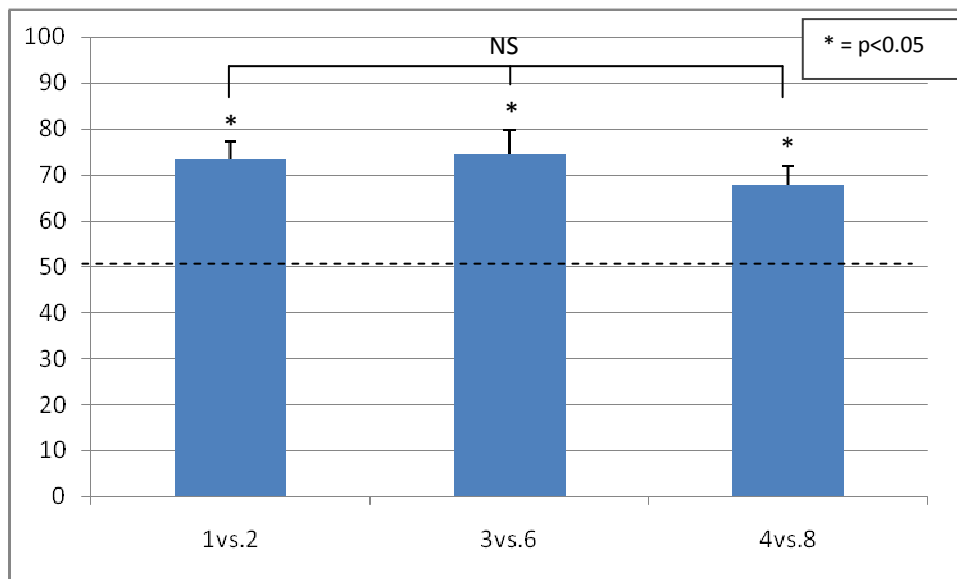


Figura 23: percentuali di scelta per il gruppo più numeroso nei confronti 1 vs. 2, 3 vs. 6 e 4 vs. 8. Non si evidenziano differenze tra le tre condizioni.

L'analisi statistica ANOVA a misure ripetute mostra la completa assenza di differenze significative tra le risposte dei tre confronti: complessivamente, con un rapporto pari a $\frac{1}{2}$, gli animali scelgono spontaneamente la quantità maggiore sia con numerosità piccole che grandi. L'aumento della grandezza numerica nei confronti proposti non sembra quindi influenzare le prestazioni discriminative nel caso di confronti inferiori ad 8 unità (mantenendo costante e pari a $\frac{1}{2}$ il rapporto).

5. TERZA SERIE DI ESPERIMENTI: CONTROLLO DELLE VARIABILI CONTINUE

La variazione relativa alle numerosità degli stimoli presentati nel corso degli esperimenti precedenti ha causato inevitabili differenze nelle altre proprietà dei due gruppi confrontati, quali ad esempio il loro volume o la loro superficie complessivi, lo spazio occupato dal gruppo nel suo complesso o la densità degli elementi presenti entro ciascun gruppo. Dato che il comportamento di discriminazione dei soggetti è supportato dall'ipotesi che essi scelgano il gruppo *genericamente* più grande con la finalità di massimizzare il guadagno energetico netto, risulta di estrema importanza ed interesse determinare quale di tali proprietà degli stimoli, compreso il loro numero, guidi la discriminazione stessa. In particolare, la possibilità che i soggetti riescano a codificare l'informazione numerica può emergere solo dopo aver escluso l'utilizzo delle altre variabili.

Al fine ad esempio di porre sotto controllo alcune delle variabili continue sulle quali potrebbe essersi basata la scelta dei soggetti, sono state selezionate larve di dimensioni tali da pareggiare il peso delle stesse tra i due gruppi posti a confronto (Esperimento 3.1). Si è scelto di optare per il peso come variabile confrontata in quanto si è ritenuto che in questo specifico contesto di comportamento alimentare, il peso delle larve potesse costituire la migliore stima possibile all'introito energetico legato al consumo della preda stessa. Il peso delle larve a due differenti stadi di muta era pari a 0.2 gr e 0.1 gr.

E' stata dunque eseguita un'analisi sulle dimensioni degli stimoli al fine di calcolare il modo in cui il volume complessivo e l'area variavano in funzione del peso degli stimoli. A questo scopo, la forma della larva è stata approssimata a quella di un cilindro. Le larve di grandi dimensioni utilizzate, corrispondenti allo stadio larvale "L3", avevano una lunghezza media pari a 32 mm ed uno spessore di 4 mm (Volume 401.9 mm³) (Tabella 8). Le larve di piccole dimensioni (stadio larvale "L2") avevano una lunghezza media pari a 21 mm ed uno spessore medio pari a 2 mm (Volume: 65.9 mm³) (Tabella 9). La superficie laterale del cilindro corrispondente alle dimensioni delle larve così dedotte è risultato pari a 401.9 mm² per le larve grandi e 131.8 mm² per quelle piccole.

Quindi, il volume di ciascuna larva di grandi dimensioni era pari a 6 volte quello di una larva di piccole dimensioni, mentre la sua superficie laterale lo superava di 3 volte.

Altri controlli sulle variabili continue hanno interessato la densità degli stimoli (esperimento 3.5 e il loro movimento (esperimenti 3.5, 3.6, 3.7 e 3.8), essendo quest'ultima variabile

riconosciuta come la caratteristica degli stimoli visivi che maggiormente guida il comportamento di predazione negli anfibii anuri (Lettvin et al., 1968)

| | |
|-------------------------------|--------------|
| LARVA GRANDE "L3" | Unitario |
| Peso (gr) | 0.2 |
| Dimensioni (mm) | 32x4 |
| Volume (mm ³) | 401.9 |
| Superficie (mm ²) | 401.9 |

Tabella 8

| | |
|-------------------------------|--------------|
| LARVA PICCOLA "L2" | Unitario |
| Peso (gr) | 0.1 |
| Dimensioni (mm) | 21x2 |
| Volume (mm ³) | 65.9 |
| Superficie (mm ²) | 131.8 |

Tabella 9

5.1. Confronto 1 vs. 2 con peso eguagliato tra i due gruppi (Esperimento 3.1)

In questo esperimento sono state utilizzate larve di due diverse dimensioni in maniera tale da pareggiare il peso tra i due gruppi nel confronto 1 vs. 2.

Soggetti

Sono stati utilizzati 7 soggetti adulti della specie *Bombina orientalis*, 5 dei quali già utilizzati negli esperimenti precedenti.

Apparato

L'apparato utilizzato è quello descritto nella parte generale.

Procedura

La procedura seguita ricalca quella descritta nella parte generale: ogni soggetto è stato sottoposto a 15 test di scelta libera.

La Tabella 10 illustra peso, volume e superficie complessivi della larve in ciascuno dei due gruppi del confronto 1 vs. 2.

| | 1 larva "L3" | 2 larve "L2" |
|-------------------------------|---------------------|---------------------|
| Peso | 0.2 | 0.2 |
| Volume (mm ³) | 401.9 | 131.8 |
| Superficie (mm ²) | 401.9 | 263.6 |

Tabella 10

Nella condizione proposta, che vede il peso eguagliato tra i due gruppi e le variabili volume e superficie maggiori in quello meno numeroso, la presenza di una scelta per il gruppo più numeroso renderebbe improbabile l'ipotesi che la scelta stessa si sia basata sulle variabili continue relative a volume e superficie, in quanto "sfavorevoli" al fine della massimizzazione del guadagno energetico.

Risultati

I risultati per i singoli soggetti sono riportati nella tabella 11 e nella Figura 24:

| SOGGETTO n° | SCELTA PER UNO STIMOLO "GRANDE" | SCELTA PER DUE STIMOLI "PICCOLI" | INDICE % |
|----------------|------------------------------------|-------------------------------------|----------|
| 1 | 4 | 11 | 73.333 |
| 2 | 5 | 10 | 66.666 |
| 3 | 6 | 9 | 60 |
| 4 | 7 | 8 | 53.333 |
| 5 | 5 | 10 | 66.666 |
| 6 | 8 | 7 | 46.666 |
| 7 | 6 | 9 | 60 |

| | | | |
|--------|-------|-------|--------|
| TOTALE | 5.857 | 9.142 | 60.952 |
| MEDIA | | | |

Tabella 11: scelte e percentuali di scelte per il gruppo più numeroso per ciascuno dei soggetti sottoposti a test nel confronto 1 vs. 2 con controllo del peso

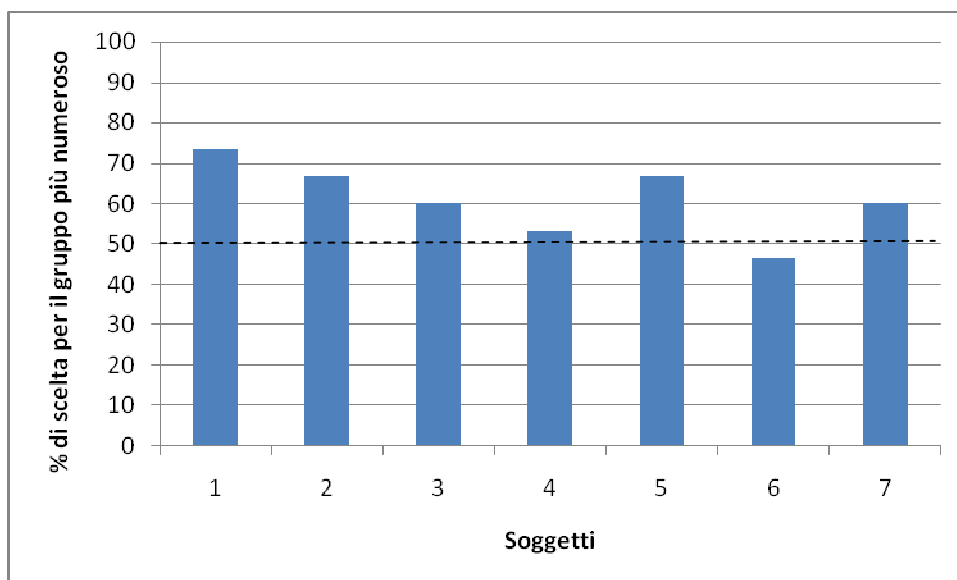


Fig. 24: percentuali di scelta per il gruppo composto da 2 larve (confronto 1 vs. 2 con peso eguagliato tra i due gruppi) per ciascuno dei 7 soggetti sottoposti a test (50% = scelta casuale).

I risultati sono stati computati calcolando un indice percentuale per ciascun soggetto secondo la formula:

$$(\text{numero di scelte per il gruppo più numeroso})/(\text{numero di scelte totale}) * 100$$

Il valore massimo indicava dunque una scelta assoluta per il gruppo più numeroso, mentre il valore 50 indicava l'assenza di scelta.

Risposta complessiva:

| | |
|-----------------|--------|
| MEDIA (n=7) | 60.952 |
| Errore standard | 3.390 |

E' stato condotto un t-test one-sample (two-tailed) sulla media degli indici percentuali così ottenuti:

| | | |
|-------------------|------------|----------|
| ONE SAMPLE t-test | t(6)=3.231 | p= 0.017 |
|-------------------|------------|----------|

Bombina orientalis mostra una preferenza per il gruppo più numeroso nel confronto 1 vs. 2 con peso pareggiato tra i due gruppi, scegliendo quindi l'opzione numericamente favorevole ma sfavorevole in quanto a volume e superficie complessivi. Complessivamente, quindi, gli animali hanno espresso in questo contesto una scelta meno vantaggiosa dal punto di vista alimentare ed in particolare rivolta al gruppo di stimoli associata alla minore acquisizione calorica. Un tale comportamento apparentemente disadattativo può essere spiegato se messo in relazione al fatto che, in condizioni naturali, la scelta per la numerosità maggiore conduce al maggior guadagno energetico con una frequenza sufficientemente elevata tale da giustificare,

dal punto di vista evolutivo, la conservazione di scelte basate sulla variabile numerica. D'altra parte, la particolare condizione qui proposta, che vede la scelta per il volume complessivo delle larve contrapposta a quella per loro numero, potrebbe essere stata un'evenienza tanto rara da non aver richiesto l'evoluzione di ulteriori meccanismi cognitivi per la risoluzione di un siffatto problema.

5.2. Confronto 4 vs. 8 con peso eguagliato tra i due gruppi (Esperimento 3.2)

Lo stesso controllo sul peso già visto nel confronto 1 vs. 2 è stato proposto per quantità maggiori aventi il medesimo rapporto, ed in particolare 4 vs. 8.

Soggetti

I soggetti utilizzati sono gli stessi dell'esperimento precedente.

Apparato e procedura

L'apparato e procedura sono gli stessi descritti nella parte generale.

La Tabella 12 illustra peso, volume e superficie complessivi della larve in ciascuno dei due gruppi del confronto 1 vs. 2.

| | 4 larve "L3" | 8 larve "L2" |
|-------------------------------|---------------------|---------------------|
| Peso | 0.8 | 0.8 |
| Volume (mm ³) | 1607.6 | 527.2 |
| Superficie (mm ²) | 1607.6 | 1054.4 |

Tabella 12

Risultati

I risultati per i singoli soggetti sono riportati nella tabella 13 e nella Figura 25:

| SOGGETTO n° | SCELTA PER QUATTRO STIMOLI "GRANDI" | SCELTA PER OTTO STIMOLI "PICCOLI" | INDICE % |
|-------------------------|---|---|---------------|
| 1 | 5 | 10 | 66.666 |
| 2 | 6 | 9 | 60 |
| 3 | 11 | 4 | 26.666 |
| 4 | 10 | 5 | 33.333 |
| 5 | 9 | 6 | 40 |
| 6 | 10 | 5 | 33.333 |
| 7 | 9 | 6 | 40 |
| TOTALE MEDIA | 8.571 | 6.428 | 42.856 |

Tabella 13: scelte e percentuali di scelte per il gruppo più numeroso per ciascuno dei soggetti sottoposti a test nel confronto 4 vs. 8 con controllo del peso.

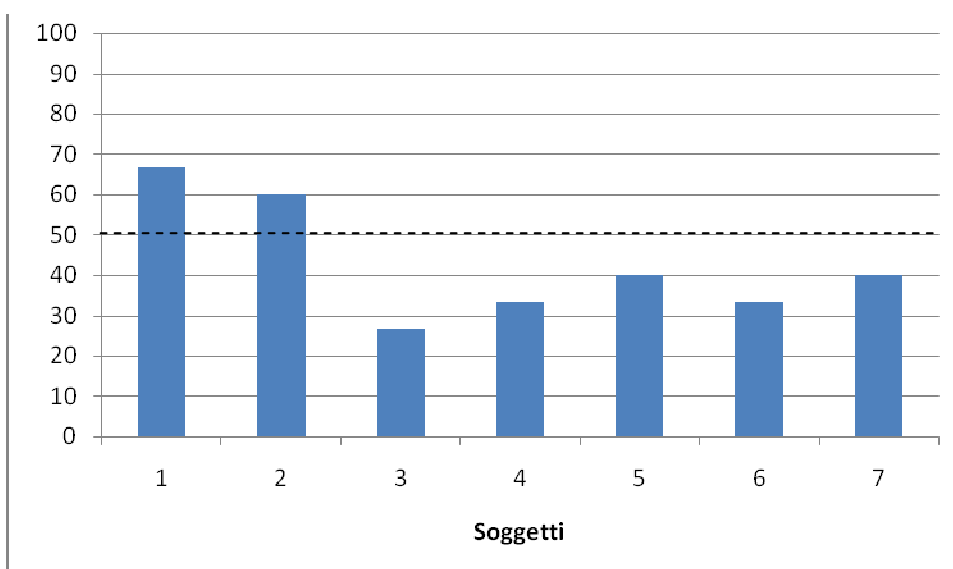


Fig. 25: percentuali di scelta per il gruppo composto da 8 larve (confronto 4 vs. 8 con peso eguagliato tra i due gruppi) per ciascuno dei 7 soggetti sottoposti a test (50% = scelta causale).

I risultati sono stati computati calcolando un indice percentuale per ciascun soggetto secondo la formula:

$$(\text{numero di scelte per il gruppo più numeroso}) / (\text{numero di scelte totale}) * 100$$

Il valore massimo indicava dunque una scelta assoluta per il gruppo più numeroso, mentre il valore 50 indicava l'assenza di scelta.

Risposta complessiva:

| | |
|-----------------|--------|
| MEDIA (n=7) | 42.856 |
| Errore standard | 5.607 |

E' stato condotto un t-test one-sample (two-tailed) sulla media degli indici percentuali così ottenuti:

| | | |
|-------------------|------------|----------|
| ONE SAMPLE t-test | t(6)=1.273 | p= 0.249 |
|-------------------|------------|----------|

I risultati mostrano l'assenza di una preferenza statisticamente significativa per il gruppo più numeroso, in condizioni di pareggio del peso tra i due gruppi di stimoli presentati (confronto 4 vs. 8).

5.3. Analisi del controllo sul peso (confronti 1 vs. 2 e 4 vs. 8)

La diverse prestazioni ottenute nei confronti 1 vs. 2 e 4 vs. 8 ci hanno spinto a condurre un'ANOVA a misure ripetute al fine di rilevare la presenza di eventuali differenze significative tra i due confronti:

| | | |
|--|-------------------|-------------|
| ANOVA a misure ripetute per la condizione di confronto (1vs.2 e 4vs.8) | $F(1,6) = 23.042$ | $p = 0.003$ |
|--|-------------------|-------------|

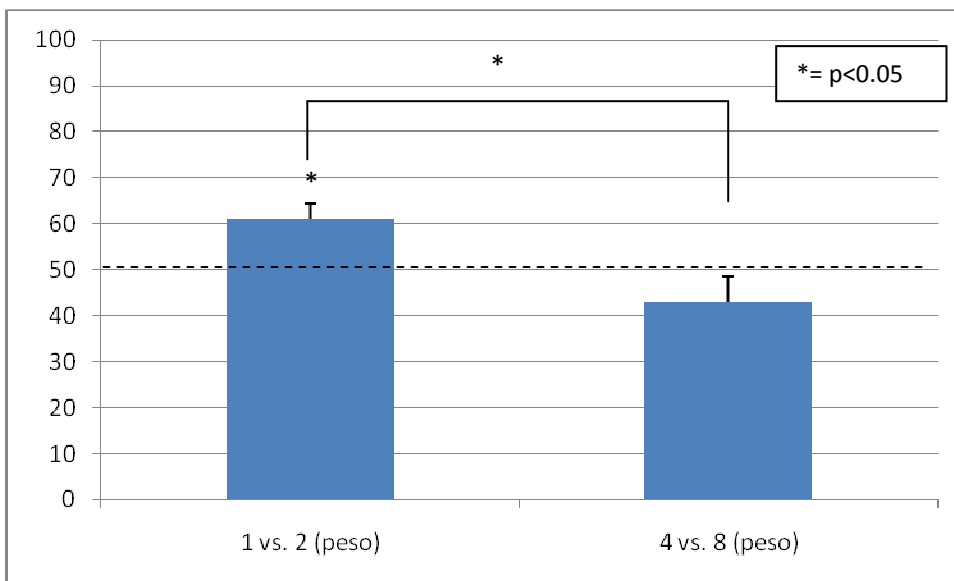


Figura 26: percentuali di scelta per il gruppo più numeroso nei confronti 1 vs. 2 e 4 vs. 8 in condizioni di controllo del peso.

Le analisi statistiche dimostrano l'esistenza di differenze significative tra i confronti 1 vs. 2 e 4 vs. 8 in condizioni di controllo della variabile relativa al peso. In particolare, la discriminazione relativa al primo confronto (1 vs. 2) risulta statisticamente significativa, mentre quella relativa al secondo confronto (4 vs. 8) è statisticamente non significativa.

I soggetti discriminano dunque 1 da 2 ma non 4 da 8. Nel caso 1 vs. 2 scelgono la quantità maggiore senza basarsi sul peso, che è stato uguagliato, e neppure in base al volume o al perimetro perché questi erano maggiori nel gruppo meno numeroso.

Non scelgono invece nel caso 4 vs. 8. Ciò può dipendere dal fatto che, aumentando la grandezza numerica tra le quantità confrontate e a parità di rapporto numerico, la discriminazione sulla base del numero diventa più difficile (coerentemente con il cosiddetto "effetto grandezza") e dunque l'importanza relativa di altre variabili (ad es., volume o perimetro) aumenta. In particolare vale la pena di notare che, confrontando i risultati delle discriminazioni 1 vs. 2 e 4 vs. 8 in assenza di controllo sulle variabili, non emergono differenze significative (ANOVA a misure ripetute: $F(1,12) = 0.860$; $p = 0.447$), a differenza di quanto accade quando la scelta sulla base di volume e perimetro viene posta contro quella sulla base del numero.

5.4. Confronto 1 vs. 1 (Esperimento 3.3)

Al fine di escludere che la scelta per il gruppo più numeroso composto da due larve piccole fosse dovuto ad una preferenza per le dimensioni delle larve (le rane potrebbero selezionare le larve piccole perché più facili da catturare ed ingerire), è stato proposto un confronto del tipo 1 vs. 1 tra larva grande e larva piccola. Tale esperimento serve anche a verificare se i soggetti sono in grado di utilizzare le variabili continue (ad esempio quelle relative a volume e perimetro della preda) per la finalità di massimizzare il proprio guadagno energetico alimentare. Le dimensioni e il peso di ciascuna delle larve utilizzate sono quelle descritte per il precedente esperimento, in particolare il peso della larva grande ("L3") era pari a 0.2 gr mentre il peso della larva piccola ("L2") era pari a 0.1 gr.

Soggetti

I soggetti di questo esperimento sono gli stessi utilizzati nei due esperimenti precedenti.

Apparato e procedura

Apparato e procedura ricalcano le caratteristiche descritte nella parte generale.

Risultati

I risultati sono rappresentati nella Tabella 14 e nella Figura 27:

| SOGGETTO n° | SCELTA PER UNO STIMOLO "GRANDE" | SCELTA PER UNO STIMOLO "PICCOLO" | INDICE % |
|-----------------|--|---|----------|
| 1 | 10 | 5 | 66.666 |
| 2 | 13 | 2 | 86.666 |
| 3 | 9 | 6 | 60 |
| 4 | 12 | 3 | 80 |
| 5 | 13 | 2 | 86.666 |
| 6 | 11 | 4 | 73.333 |
| 7 | 11 | 4 | 73.333 |
| TOTALE MEDIA | 11.285 | 3.714 | 75.237 |

Tabella 14: scelte e percentuali di scelte per il gruppo più numeroso per ciascuno dei soggetti sottoposti a test nel confronto 1 vs. 1 (stimoli di differente grandezza).

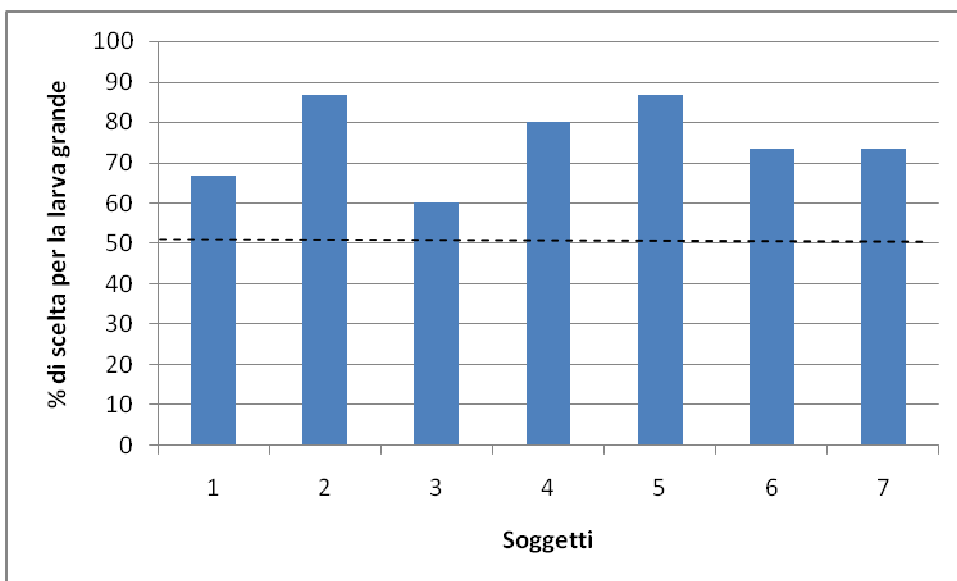


Fig. 27: percentuali di scelta per la larva di maggiori dimensioni ("L3" con peso pari a 0.2 gr), per ciascuno dei 7 soggetti sottoposti a test (50% = scelta casuale).

I risultati sono stati computati calcolando un indice percentuale per ciascun soggetto secondo la formula:

$$(\text{numero di scelte per lo stimolo pi\`u grande}) / (\text{numero di scelte totale}) * 100$$

Il valore massimo indicava dunque una scelta assoluta per lo stimolo di maggiori dimensioni, mentre il valore 50 indicava l'assenza di scelta.

Risposta complessiva:

| | |
|-----------------|--------|
| MEDIA (n=7) | 75.237 |
| ERRORE STANDARD | 3.770 |

E' stato condotto un t-test one-sample (two-tailed) sulla media degli indici percentuali cos\`i ottenuti:

| | | |
|-------------------|-------------|----------|
| ONE SAMPLE t-test | t(6)= 6.695 | p=0.0005 |
|-------------------|-------------|----------|

I risultati mostrano la presenza di una preferenza significativa per la larva di dimensioni e peso maggiori, ciò in linea con l'ipotesi secondo la quale la tendenza propria dell'animale è quella di massimizzare l'apporto energetico. Sembra quindi che *Bombina orientalis* sia in grado di realizzare delle valutazioni basate su variabili continue, utilizzate per selezionare il tipo di preda.

Inoltre, i risultati ottenuti escludono che la scelta nel precedente confronto fosse dettata da una generica preferenza per la dimensione delle larve piccole.

5.5. Confronto 2 vs. 3 con controllo della densità (Esperimento 3.4)

Gli esperimenti precedenti sono stati condotti in condizioni di controllo dello spazio occupato dai due gruppi; in questo modo, tuttavia, la densità degli stimoli variava tra gli stessi gruppi, essendo maggiore in quello contenente più elementi.

Al fine di porre sotto controllo quest'ultima variabile, è stato condotto un esperimento che vedeva lo spazio occupato dagli stimoli, ma non la loro densità, variare tra i due gruppi, contenenti rispettivamente 2 e 3 elementi.

Soggetti

I soggetti utilizzati sono gli stessi dei tre esperimenti precedenti.

Apparato

L'apparato è lo stesso descritto nella parte generale. La disposizione degli stimoli per questo specifico esperimento è rappresentata nella Figura 28.

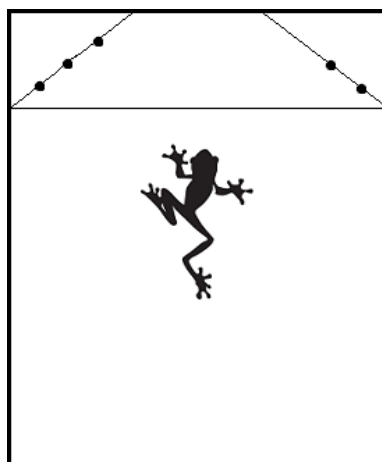


Fig. 28: disposizione degli stimoli nel confronto 2 vs. 3 in condizioni di controllo della densità degli stimoli.

Risultati

I risultati per i singoli soggetti sono riportati nella tabella 15 e nella Figura 29:

| SOGGETTO n° | SCELTA PER DUE STIMOLO | SCELTA PER TRE STIMOLI | INDICE % |
|-------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|----------|
| 1 | 8 | 7 | 46.666 |
| 2 | 5 | 10 | 66.666 |
| 3 | 6 | 9 | 60 |
| 4 | 7 | 8 | 53.333 |
| 5 | 6 | 9 | 60 |
| 6 | 7 | 8 | 53.333 |
| 7 | 6 | 9 | 60 |
| TOTALE MEDIA | 6.428 | 8.571 | 57.142 |

Tabella 15: scelte e percentuali di scelte per il gruppo più numeroso per ciascuno dei soggetti sottoposti a test nel confronto 2 vs. 3 con controllo della densità.

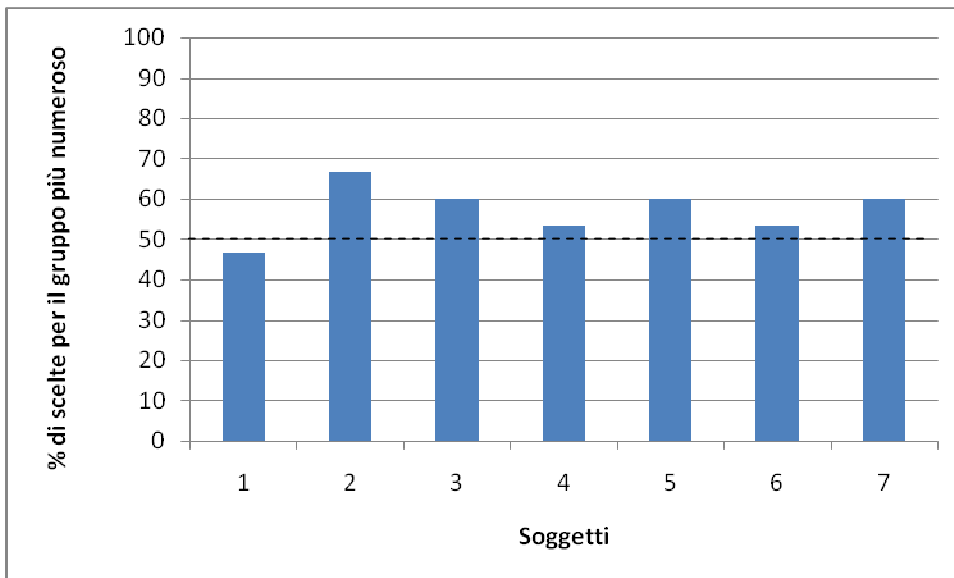


Fig. 29: percentuali di scelta per il gruppo composto da 3 larve (confronto 2 vs. 3 con controllo della densità degli stimoli) per ciascuno dei 7 soggetti sottoposti a test (50% = scelta casuale).

I risultati sono stati computati calcolando un indice percentuale per ciascun soggetto secondo la formula:

$$(\text{numero di scelte per il gruppo più numeroso}) / (\text{numero di scelte totale}) * 100$$

Il valore massimo indicava dunque una scelta assoluta per il gruppo più numeroso, mentre il valore 50 indicava l'assenza di scelta.

Risposta complessiva:

| | |
|-----------------|--------|
| MEDIA (n=7) | 57.142 |
| Errore standard | 2.459 |

E' stato condotto un t-test one-sample (two-tailed) sulla media degli indici percentuali così ottenuti:

| | | |
|-------------------|-------------|-----------|
| ONE SAMPLE t-test | t(6)= 2.904 | p= 0.0272 |
|-------------------|-------------|-----------|

I risultati dimostrano che, in condizioni di controllo della densità degli stimoli, i soggetti continuano a preferire il gruppo numericamente più grande. Complessivamente dunque, la disposizione degli stimoli non sembra influenzare la scelta. Va tuttavia notato che l'impossibilità di controllare allo stesso tempo lo spazio occupato dagli stimoli e la loro densità ci impedisce di pronunciarsi in maniera definitiva sull'apporto relativo di queste due variabili sulle performance dei soggetti.

5.6. Confronto 1 vs. 2 con controllo del movimento (Esperimento 3.5)

Dati presenti in letteratura (vedi ad esempio Ingle, 1971) indicano che il movimento degli oggetti è la proprietà visiva dello stimolo su cui si basa la risposta di predazione negli anfibi anuri. Scopo di questo e dei seguenti esperimenti sul controllo del movimento delle prede è quello di verificare se il movimento guida anche, più nello specifico, la discriminazione numerica in un contesto predatorio oltre ad attivare la risposta predatoria stessa.

Come primo passaggio abbiamo dunque proposto ai soggetti un compito di discriminazione tra due gruppi (confronto 1 vs. 2), nel più numeroso dei quali una delle due larve era morta e dunque immobile. La disposizione degli stimoli era la stessa già vista e descritta per il confronto 1 vs. 2 in assenza di controllo delle variabili continue.

Soggetti

Sono stati utilizzati gli stessi soggetti degli esperimenti precedenti sul controllo delle variabili continue, eccetto uno che è stato sostituito.

Apparato e procedura

L'apparato e la procedura sono gli stessi descritti nella parte generale.

Risultati

I risultati per i singoli soggetti sono riportati nella tabella 16 e nella Figura 30:

| SOGGETTO n° | SCELTA PER UNO STIMOLO | SCELTA PER UNO STIMOLO + 1 | INDICE % |
|----------------|----------------------------------|--------------------------------------|----------|
| 1 | 6 | 9 | 60 |
| 2 | 5 | 10 | 66.666 |
| 3 | 9 | 6 | 40 |
| 4 | 7 | 8 | 53.333 |
| 5 | 7 | 8 | 53.333 |
| 6 | 10 | 5 | 33.333 |
| 7 | 6 | 9 | 60 |

| | | | |
|--------|-------|-------|--------|
| TOTALE | 7.142 | 7.857 | 52.380 |
| MEDIA | | | |

Tabella 16: scelte e percentuali di scelte per il gruppo più numeroso per ciascuno dei soggetti sottoposti a test nel confronto 1 vs. 1+1.

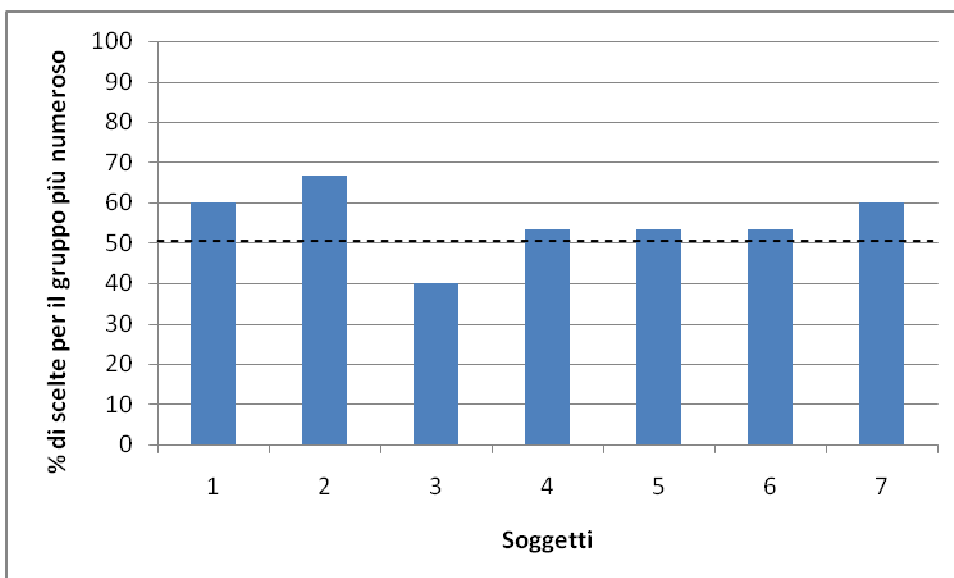


Fig. 30: percentuali di scelta per il gruppo più numeroso per ciascuno dei soggetti sottoposti a test per il confronto 1 vs. 1+1 (50%= scelta casuale).

I risultati sono stati computati calcolando un indice percentuale per ciascun soggetto secondo la formula:

$$(\text{numero di scelte per il gruppo più numeroso}) / (\text{numero di scelte totale}) * 100$$

Il valore massimo indicava dunque una scelta assoluta per il gruppo più numeroso, mentre il valore 50 indicava l'assenza di scelta.

Risposta complessiva:

| | |
|-----------------|--------|
| MEDIA (n=7) | 52.380 |
| Errore standard | 4.467 |

E' stato condotto un t-test one-sample (two-tailed) sulla media degli indici percentuali così ottenuti:

| | | |
|-------------------|-------------|-----------|
| ONE SAMPLE t-test | t(6)= 0.533 | p= 0.6132 |
|-------------------|-------------|-----------|

I risultati mostrano la completa assenza di una preferenza significativa per uno dei due gruppi. Ciò conferma che il movimento, anche nello specifico contesto che stiamo qui analizzando, è essenziale per il riconoscimento di uno stimolo come preda. Inoltre, esclude l'utilizzo da parte dei soggetti di altre proprietà dello stimolo attraverso canali sensoriali diversi da quello visivo, ad esempio l'olfatto.

Tuttavia, l'assenza di preferenza in questo esperimento non ci permette di concludere che la discriminazione numerica, in aggiunta alla risposta predatoria, sia basata sul movimento della preda.

5.7. Confronto 1 vs. 2 con controllo della frequenza di vibrazione (Esperimento 3.6)

Il presente esperimento è stato oggetto di un tentativo di controllo del movimento degli stimoli alimentari. Onde evitare che un eventuale movimento traslatorio degli stimoli costituisse un'ulteriore variabile di differenziamento tra i due gruppi, l'apparato è stato predisposto in maniera tale che il movimento impresso agli stimoli non causasse lo spostamento degli stessi dalla loro sede.

Soggetti

Sono stati utilizzati gli stessi 7 soggetti degli esperimenti precedenti.

Apparato

L'apparato (Fig. 31) era di forma rettangolare e misurava 35x29 cm.

Gli stimoli (confronto 1 vs. 2) sono stati posizionati appoggiati sulla superficie di due dischi costruiti in materiale plastico di colore bianco (diametro 13 cm) che venivano mossi da un meccanismo automatico collegato ad un calcolatore (Lego Mindstorm[®]); i motori erano posizionati sotto la piattaforma e dunque non erano visibili.

Gli stimoli, costituiti da larve di *Tenebrio molitor* morte e tutte di eguali dimensioni (32x4 mm), poggiavano sui due dischi rotanti orizzontali ed erano fissati dall'alto ad una struttura che sovrastava la piattaforma rettangolare sulla quale i soggetti compivano la loro scelta. In particolare, le larve erano fissate per mezzo di un sottile filo di nylon a dei ganci in metallo che pendevano dall'alto, il cui orientamento e la cui posizione potevano essere facilmente regolati. Tutto ciò impediva agli stimoli di muoversi dalla loro sede ma allo stesso tempo consentiva che il movimento dei dischi rotanti potesse essere trasmesso agli stessi stimoli.

Il movimento impresso dai dischi rotanti determinava dunque una vibrazione degli stimoli coi quali entravano in contatto; inoltre, la velocità di rotazione del disco sopra il quale giacevano i due stimoli era esattamente la metà (13 giri/minuto) di quella del disco che recava sulla sua superficie lo stimolo singolo (26 giri/minuto). In tal modo la frequenza di vibrazione degli stimoli, in dipendenza dalla velocità di rotazione dei dischi, era sottoposta ad un controllo tra i due gruppi.



Fig. 31: immagine dell'apparato utilizzato nell'esperimento 3.6.

Procedura

I soggetti, prelevati dalla vasca di stabulazione, venivano introdotti singolarmente nell'apparato in posizione centrale rispetto ai dischi rotanti. Il meccanismo di movimento dei dischi veniva azionato, tramite controllo remoto dal calcolatore, dopo l'introduzione del soggetto. Anche in questo caso, la scelta veniva registrata in termini di avvicinamento ad uno

dei due gruppi di stimoli, ma senza che venisse data al soggetto la possibilità di realizzare un vero e proprio tentativo di predazione. Ogni soggetto riceveva 15 test di scelta libera, secondo quanto descritto nella parte generale. La posizione reciproca degli stimoli veniva invertita ad ogni test, al fine di prevenire l'effetto di eventuali *bias* lateralizzati nei soggetti.

Risultati

I risultati per i singoli soggetti sono riportati nella tabella 17 e nella Figura 32:

| SOGGETTO n° | SCELTA PER UNO STIMOLO "VELOCE" | SCELTA PER DUE STIMOLI "LENTI" | INDICE % |
|----------------|---|--|---------------|
| 1 | 3 | 12 | 80 |
| 2 | 7 | 8 | 53.333 |
| 3 | 5 | 10 | 66.666 |
| 4 | 5 | 10 | 66.666 |
| 5 | 8 | 7 | 46.666 |
| 6 | 9 | 6 | 40 |
| 7 | 4 | 11 | 73.333 |
| TOTALE | 5.857 | 9.142 | 60.952 |
| MEDIA | | | |

Tabella 17: scelte e percentuali di scelte per il gruppo più numeroso per ciascuno dei soggetti sottoposti a test nel confronto 1 vs. 2 con controllo della velocità.

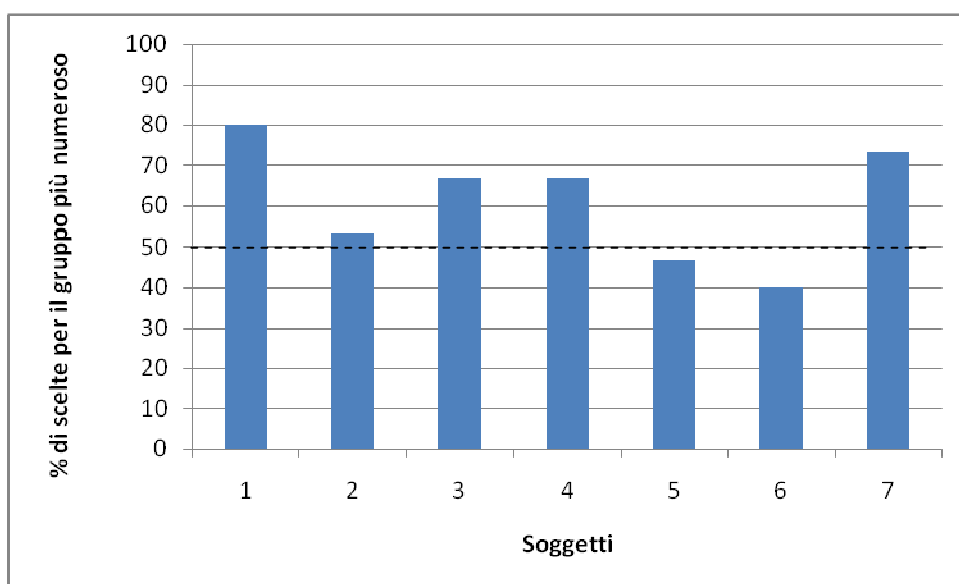


Fig. 32: percentuali di scelta per il gruppo composto da 2 larve (confronto 1 vs. 2 con frequenza di vibrazione eguagliata tra i due gruppi) per ciascuno dei 7 soggetti sottoposti a test (50% = scelta causale).

I risultati sono stati computati calcolando un indice percentuale per ciascun soggetto secondo la formula:

$$(\text{numero di scelte per il gruppo più numeroso}) / (\text{numero di scelte totale}) * 100$$

Il valore massimo indicava dunque una scelta assoluta per il gruppo più numeroso, mentre il valore 50 indicava l'assenza di scelta.

Risposta complessiva:

| | |
|-----------------|--------|
| MEDIA (n=7) | 60.952 |
| Errore standard | 5.526 |

E' stato condotto un t-test one-sample (two-tailed) sulla media degli indici percentuali così ottenuti:

| | | |
|-------------------|-------------|----------|
| ONE SAMPLE t-test | t(6)= 1.981 | p= 0.094 |
|-------------------|-------------|----------|

I risultati mostrano che la preferenza per il gruppo più numeroso da parte dei soggetti è marginalmente non significativa. La caduta della prestazione rispetto al confronto 1 vs. 2 in assenza di controllo della variabile relativa al movimento potrebbe far pensare ad un ruolo giocato da tale fattore nella discriminazione numerica in *Bombina orientalis*, fatto tuttavia reso improbabile dalla contemporanea assenza di una scelta casuale. La variabile movimento richiede dunque ulteriori approfondimenti.

5.8. Confronto 1 vs. 2 con controllo movimento (Esperimento 3.7)

I risultati marginalmente non significativi ottenuti nell'esperimento precedente ci hanno spinto a considerare un diverso controllo del movimento degli stimoli alimentari.

Nell'esperimento in oggetto si è tentato un controllo sulla quantità di materia in movimento, ottenuto utilizzando larve vive fissate secondo modalità differenti tra i due gruppi del confronto 1 vs. 2. La larva del gruppo composto da un solo stimolo è stata fissata in un solo punto centrale del suo corpo: in tal modo tanto la parte rostrale che quella caudale erano interessate da movimento (Fig. 33a). Ciascuna delle larve del gruppo composto da due stimoli erano invece fissate in due punti, l'uno centralmente l'altro in posizione caudale, cosicché solo la metà anteriore del corpo potesse muoversi (Fig. 33b). In tal modo, la quantità di materia in movimento era eguagliata tra i due gruppi di stimoli.

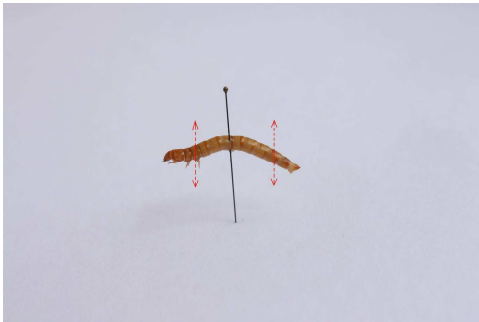


Fig. 33a: controllo del movimento dello stimolo singolo.



Fig. 33b: controllo del movimento di ciascuno stimolo del gruppo da due larve.

Soggetti

Sono stati utilizzati gli stessi 7 soggetti dell'esperimento precedente.

Apparato e Procedura

Apparato e procedura sono gli stessi visti e descritti nella parte generale: ogni soggetto veniva sottoposto a 15 test di scelta libera.

Risultati

I risultati per i singoli soggetti sono riportati nella tabella 18 e nella Figura 34:

| SOGGETTO n° | SCELTA PER UNO STIMOLO | SCELTA PER DUE STIMOLI | INDICE % |
|----------------|----------------------------------|----------------------------------|----------|
| 1 | 3 | 12 | 80 |
| 2 | 5 | 10 | 66.666 |
| 3 | 3 | 12 | 80 |

| | | | |
|---|---|----|--------|
| 4 | 5 | 10 | 66.666 |
| 5 | 6 | 9 | 60 |
| 6 | 5 | 10 | 66.666 |
| 7 | 4 | 11 | 73.333 |

| | | | |
|--------|-------|--------|--------|
| TOTALE | 4.428 | 10.571 | 70.475 |
| MEDIA | | | |

Tabella 18: scelte e percentuali di scelte per il gruppo più numeroso per ciascuno dei soggetti sottoposti a test nel confronto 1 vs. 2 con controllo del movimento.

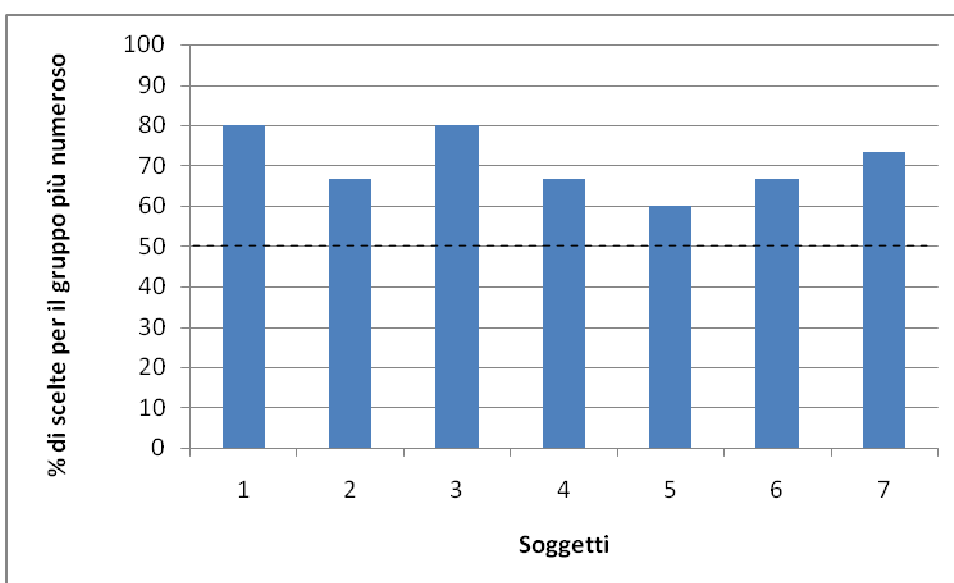


Fig. 34: percentuali di scelta per il gruppo composto da 2 larve (confronto 1 vs. 2 con movimento eguagliato tra i due gruppi) per ciascuno dei 7 soggetti sottoposti a test (50% = scelta causale).

I risultati sono stati computati calcolando un indice percentuale per ciascun soggetto secondo la formula:

$$(\text{numero di scelte per il gruppo più numeroso})/(\text{numero di scelte totale}) * 100$$

Il valore massimo indicava dunque una scelta assoluta per il gruppo più numeroso, mentre il valore 50 indicava l'assenza di scelta.

Risposta complessiva:

| | |
|-----------------|--------|
| MEDIA | 70.475 |
| Errore standard | 2.857 |

E' stato condotto un t-test one-sample (two-tailed) sulla media degli indici percentuali così ottenuti:

| | | |
|-------------------|-------------|-----------|
| ONE SAMPLE t-test | t(6)= 7.166 | p= 0.0004 |
|-------------------|-------------|-----------|

I risultati dimostrano che in condizioni di controllo della quantità di materia in movimento tra i due gruppi di stimoli (confronto 1 vs. 2), i soggetti conservano una preferenza significativa per il gruppo più numeroso.

5.9. Analisi del controllo sul movimento degli stimoli

E' stata effettuata un'analisi ANOVA a misure ripetute con la finalità di individuare eventuali differenze nelle prestazioni nei tre esperimenti di controllo del movimento descritti precedentemente (3.5, 3.6, 3.7):

| | | |
|--|------------------|--------------|
| ANOVA a misure ripetute per le 3 condizioni di controllo del movimento | $F(1,6) = 6.250$ | $p = 0.0465$ |
|--|------------------|--------------|

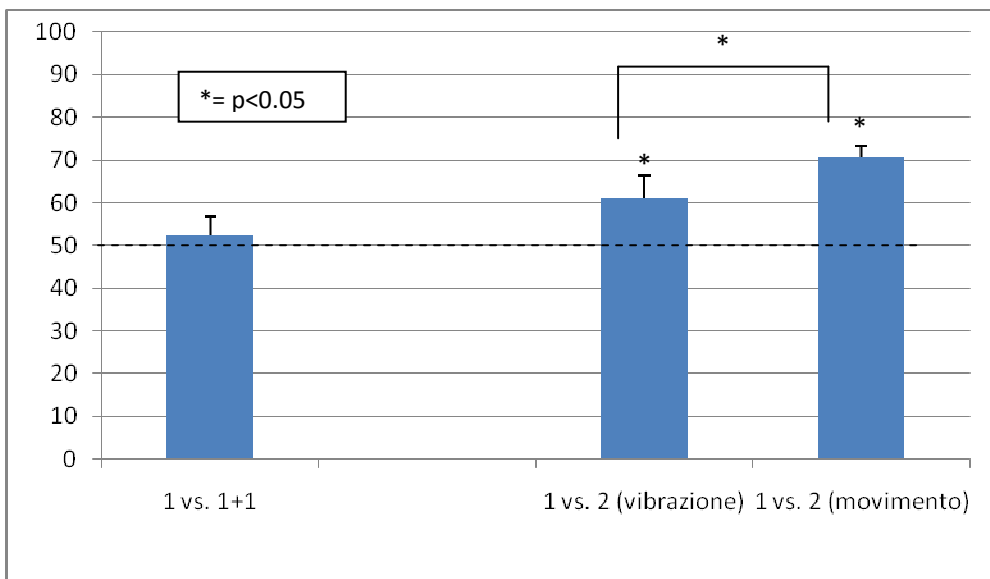


Figura 35: percentuali di scelta per il gruppo più numeroso nei tre confronti che sono stati oggetto di un controllo del movimento.

L'ANOVA mostra la presenza di una differenza statisticamente significativa tra i risultati ottenuti nell'esperimento di controllo della frequenza di vibrazione ed in quello di controllo della quantità di materia in movimento (ANOVA a misure ripetute: $F(1,6) = 6.250$; $p=0.046$). Tuttavia, una tale differenza nelle prestazioni può dipendere dalle differenti condizioni sperimentali utilizzate. In particolare, quelle dell'esperimento 3.6 (controllo della materia in movimento) permettono un confronto migliore con i risultati ottenuti nel confronto 1 vs. 2 in assenza di controllo sulle variabili continue, in virtù dell'utilizzo di larve vive e indipendentemente mobili, nonché dello stesso apparato sperimentale.

5.10 Controllo di movimento e volume (Esperimento 3.8)

I risultati ottenuti nel precedente esperimento ci hanno spinto alla progettazione di una procedura sperimentale che consentisse un controllo contemporaneo di movimento e volume degli stimoli. In questo esperimento le larve del gruppo composto da due stimoli erano seminascoste da tre partizioni di colore bianco disposte come nella Figura 36. In particolare, solamente metà del corpo delle larve del gruppo più numeroso era visibile dalla prospettiva del soggetto. La larva singola dell'altro gruppo era invece sempre completamente visibile.

Inoltre, una larva del gruppo da due stimoli aveva sempre oscurata la metà anteriore del corpo, mentre l'altra dello stesso gruppo aveva oscurata la metà posteriore. Come visibile in Figura 36, la larva singola era sempre orientata col capo in direzione opposta rispetto a quella del soggetto; d'altra parte, nel gruppo da due larve, quella della quale era visibile la metà anteriore era sempre quella più lontana dal soggetto (in tal modo la distanza del capo dello stimolo dal soggetto era lo stesso tra i due gruppi).

Tutte le larve utilizzate erano fissate in posizione centrale per mezzo di spillini metallici del diametro di 0.25 mm.

Soggetti

Sono stati utilizzati 7 nuovi soggetti adulti appartenenti alla specie *Bombina orientalis*.

Apparato

E' stato utilizzato lo stesso apparato descritto nella parte generale, con l'aggiunta delle partizioni sopra descritte, tre da ciascun lato (Fig. 36).

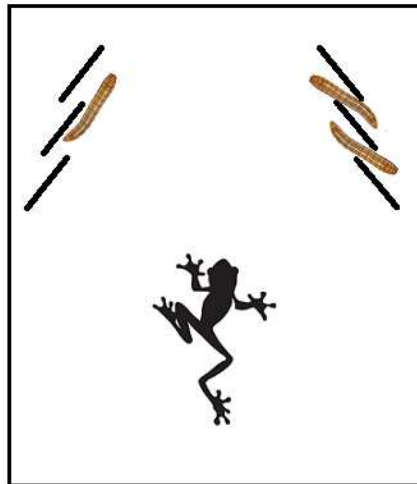


Fig. 36: disegno dell'apparato utilizzato e disposizione degli stimoli.

Risultati

I risultati per i singoli soggetti sono riportati nella tabella 19 e nella Figura 36:

| SOGGETTO n° | SCELTA PER UNO STIMOLO | SCELTA PER DUE STIMOLI | INDICE % |
|----------------|----------------------------------|----------------------------------|----------|
| 1 | 6 | 9 | 60 |
| 2 | 6 | 9 | 60 |
| 3 | 3 | 12 | 80 |
| 4 | 3 | 12 | 80 |
| 5 | 1 | 14 | 93.333 |
| 6 | 6 | 9 | 60 |

| | | | |
|---|---|----|--------|
| 7 | 5 | 10 | 66.666 |
|---|---|----|--------|

| | | | |
|--------|-------|--------|--------|
| TOTALE | 4.285 | 10.714 | 71.428 |
| MEDIA | | | |

Tabella 19: scelte e percentuali di scelte per il gruppo più numeroso per ciascuno dei soggetti sottoposti a test nel confronto 1 vs. 2 con controllo di movimento e volume.

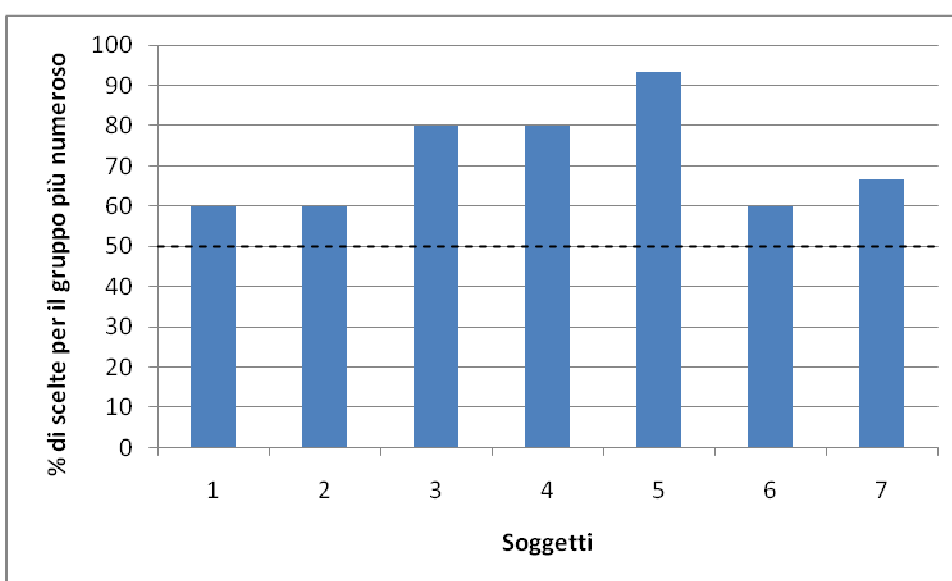


Fig. 36: percentuali di scelta per il gruppo composto da 2 larve (confronto 1 vs. 2 con movimento e volume eguagliati tra i due gruppi) per ciascuno dei 7 soggetti sottoposti a test (50% = scelta casuale).

I risultati sono stati computati calcolando un indice percentuale per ciascun soggetto secondo la formula:

$$(\text{numero di scelte per il gruppo più numeroso}) / (\text{numero di scelte totale}) * 100$$

Il valore massimo indicava dunque una scelta assoluta per il gruppo più numeroso, mentre il valore 50 indicava l'assenza di scelta.

Risposta complessiva:

| | |
|-----------------|--------|
| MEDIA | 71.428 |
| Errore standard | 4.979 |

E' stato condotto un t-test one-sample (two-tailed) sulla media degli indici percentuali così ottenuti:

| | | |
|-------------------|-------------|-----------|
| ONE SAMPLE t-test | t(6)= 4.303 | p= 0.0051 |
|-------------------|-------------|-----------|

I risultati delle analisi statistiche mostrano che i soggetti conservano una preferenza significativa per il gruppo di stimoli più numeroso anche in presenza di un controllo contemporaneo di movimento e volume. Più in generale, l'esperimento ha dimostrato come in *Bombina orientalis* la computazione della quantità numericamente maggiore possa avvenire a partire da un indizio spaziale relativo ad alcune larve.

6. RIEPILOGO DEGLI ESPERIMENTI E CONCLUSIONI

Gli esperimenti condotti hanno portato alla definizione di alcune delle principali caratteristiche che contraddistinguono il comportamento di cattura della preda nell'anfibio anuro *Bombina orientalis* in condizioni di scelta tra quantità differenti. E' stato in particolare possibile rilevare la presenza di abilità proto-numeriche simili a quelle riscontrate in altre specie animali, nonché nei bambini di pochi mesi. E' emersa la presenza di un limite alla discriminazione di piccole quantità consecutive posto attorno a tre unità, un risultato questo che è in linea con quelli noti in un'altra specie di anfibio e negli infanti, laddove invece scimmie adulte e pesci sono risultati in grado di discriminare anche tra 3 e 4 elementi, essendo il loro limite discriminativo posto attorno a 4 unità.

La discriminazione con un rapporto di $\frac{1}{2}$ è risultata possibile anche per quantità più grandi, come nel caso dei confronti 3 vs. 6 e 4 vs. 8, ciò che ha dimostrato la possibilità di superare il limite discriminativo di tre unità. D'altra parte, l'unico confronto con rapporto $\frac{2}{3}$ la cui discriminazione sia risultata possibile è stato 2 vs. 3, mentre nel caso di 4 vs. 6 (sempre con rapporto pari a $\frac{2}{3}$) non è stata rilevata alcuna preferenza significativa per uno dei due gruppi. La comparazione, tramite analisi ANOVA, dei risultati ottenuti nei confronti aventi rapporto di $\frac{1}{2}$ (1 vs. 2, 3 vs. 6, 4 vs. 8) non ha rilevato differenze statisticamente significative.

Nel complesso, i risultati ottenuti nella discriminazione di piccole e grandi quantità sono coerenti con l'ipotesi relativa alla presenza di due limiti nelle prestazioni, di cui uno di tipo assoluto e posto attorno a 3 unità, l'altro dipendente dal rapporto tra i valori confrontati.

Al fine di definire la reale natura delle discriminazioni osservate, ed in particolare comprendere se si tratta di generiche discriminazioni di quantità o di discriminazioni di numerosità, sono stati messi a punto una serie di esperimenti finalizzati a controllare le principali variabili continue che sono sospettate di influenzare la scelta volta a massimizzare l'apporto energetico alimentare, ovvero volume, superficie, area occupata dagli stimoli, densità degli stimoli, movimento. Ciascuna di queste variabili tendono a co-variare con la numerosità; pertanto, per poter concludere che alla base della discriminazione osservata vi è una capacità di rappresentare il numero, è stato necessario controllarle una alla volta.

Il controllo del peso tra i due gruppi di larve confrontate ha posto i soggetti nelle condizioni di scegliere tra la massimizzazione di volume e area laterale e la massimizzazione della quantità numerica degli stimoli: volume e area laterale erano infatti maggiori nel gruppo meno

numeroso. Nel confronto 1 vs. 2, i soggetti hanno mostrato una preferenza statisticamente significativa per il gruppo più numeroso, mostrando con ciò di preferire, in questo caso, la numerosità degli stimoli sulle loro caratteristiche fisiche. Un tale comportamento presuppone che nelle condizioni naturali cui gli animali sono soggetti, e che si riferiscono allo specifico contesto ecologico della risposta di predazione, la rappresentazione del numero porti ad un vantaggio che ipotizziamo qui essere legato al fatto di rappresentare una variabile facilmente identificabile che è frequentemente correlata al guadagno energetico netto. Nel confronto 4 vs. 8 invece, sotto simili condizioni di controllo del peso, i soggetti non hanno mostrato alcuna preferenza tra i due stimoli. In quest'ultimo caso pare di assistere ad una difficoltà crescente alla discriminazione su base numerica, in qualche modo simile a quella osservata all'interno del rapporto 2/3, a causa della quale la codificazione delle proprietà non numeriche dello stimolo finisce per prevalere su quelle numeriche, portando il risultato complessivo ad una non-scelta. Una spiegazione che può essere avanzata per questa differenza nei risultati ottenuti – differenza ancora una volta riguardante le prestazioni su piccole e grandi numerosità - chiama in gioco il valore che i due fattori relativi a volume/area laterale e numero rispettivamente, che abbiamo visto poter essere entrambi processati dai soggetti, assumono al variare della numerosità degli stimoli. In particolare, il leggero e sia pure statisticamente non significativo calo delle prestazioni osservato nel passaggio dal confronto 1 vs. 2 a 4 vs. 8 (in assenza di controllo sulle variabili continue) potrebbe essere legato ad una crescente difficoltà nella discriminazione su base numerica e potrebbe quindi lasciare lo spazio a decisioni comportamentali che si basano su proprietà differenti degli stimoli.

Il controllo dello spazio lineare occupato dai due gruppi di stimoli che ha interessato gli esperimenti precedenti ha permesso di escludere che tale variabile potesse guidare la scelta dei soggetti per ciascuno dei confronti numerici analizzati, ad esempio attraverso una più estesa stimolazione della regione retinica. Tuttavia, si è reso necessario un controllo anche della densità degli stimoli, che è direttamente proporzionale alla dimensione numerica del gruppo in caso di controllo dello spazio lineare occupato dal gruppo stesso. Anche in condizioni di controllo della densità i soggetti hanno mostrato delle preferenze statisticamente significative per il gruppo più numeroso nel caso del confronto 2 vs. 3.

I dati in letteratura identificano il movimento degli oggetti come la componente visiva più importante per stimolare la risposta di predazione negli anfibi anuri, fatto questo che è stato confermato dal nostro esperimento che ha visto la sostituzione di una delle due larve vive del gruppo da due stimoli con una larva morta (confronto 1 vs. 2). Tale operazione ci ha pure

consentito di escludere che la scelta dei soggetti potesse essere guidata da indizi di natura olfattiva.

Il primo tentativo di pareggiare il movimento delle larve tra i due gruppi attraverso il controllo della frequenza di vibrazione è stato caratterizzato dalla presenza di una preferenza marginalmente non significativa per il gruppo più numeroso. Questo risultato non soddisfacente ci ha quindi spinti ad operare un secondo controllo sul movimento. Fissando le larve in maniera tale che la quantità di materia in movimento tra i due gruppi fosse la stessa, nel confronto 1 vs. 2 abbiamo ottenuto una preferenza statisticamente significativa per il gruppo più numeroso.

Al fine di ottenere un controllo più stringente che coinvolgesse sia volume che movimento – due delle variabili maggiormente sospettate di guidare le decisioni dei soggetti in un contesto di scelta alimentare – è stato predisposto un apposito esperimento (3.8), nell'ambito del confronto 1 vs. 2. Con l'ausilio di una modificazione all'apparato sperimentale e l'introduzione di piccole partizioni opache che nascondevano metà del corpo delle larve del gruppo più numeroso, è stato possibile dimostrare che i soggetti erano in grado anche in questo caso di discriminare tra le due quantità, optando per quella più numerosa.

Il ruolo giocato dalla variabile movimento nel guidare le scelte degli anfibii anuri potrebbe tuttavia abbracciare una funzione diversa da quelle che abbiamo fin qui considerato. La presenza di indizi relativi al movimento potrebbe infatti venire utilizzata dai soggetti in quanto indicatori dell'unità. La variabile movimento verrebbe quindi in questo caso utilizzata non al fine di ottenere una stima della quantità di moto complessivo, bensì gli indizi visivi relativi al movimento verrebbero analizzati in maniera discreta, separando un elemento da quello successivo sulla base delle differenze nei *pattern* di movimento stessi, ottenendo quindi in tal modo una valutazione del numero di stimoli presenti. E' possibile sottoporre a verifica sperimentale una tale ipotesi, ancora nel contesto del confronto 1 vs. 2, utilizzando nel gruppo numericamente maggiore due stimoli che si muovono in maniera coordinata. Se il *pattern* di movimento dello stimolo viene effettivamente utilizzato per identificare l'unità, ci aspetteremmo in questo caso l'assenza di preferenze per uno dei due gruppi.

I risultati sperimentali ottenuti in una delle prestazioni più di base che afferiscono alle cosiddette abilità proto-matematiche negli animali - ovvero il compito di discriminazione di quantità - ci consentono dunque di concludere sostenendo la presenza, anche in una specie di anfibio anuro, della capacità di discriminare tra quantità differenti di stimoli alimentari in un contesto di risposta predatoria. I controlli effettuati sulle variabili continue, ottenuti

modificando le condizioni sperimentali nella direzione di pareggiarle tra i due gruppi o metterle in contrasto con quella numerica, forniscono un sostegno all'ipotesi secondo la quale *Bombina orientalis* sarebbe in grado di rappresentare il numero in una condizione naturale come quella osservata, nella quale il comportamento di massimizzazione delle risorse alimentari risulta adattativo. Ciò costituisce un ulteriore elemento a favore dell'esistenza di un "core knowledge system" relativo all'ambito matematico condiviso tra le specie animali e quindi tra esse omologo.

BIBLIOGRAFIA

Agrillo C., Dadda M., Bisazza A. (2006). Quantity discrimination in female mosquitofish. *Animal Cognition*, 10: 63-70.

Alcock J. (2001). *Etologia: un approccio evolutivo*. Zanichelli editore, Bologna.

Barlow H.B. (1953). Summation and inhibition in the frog's retina. *The Journal of Physiology*, 119(1): 69-88.

Beran M.J. (2007). Rhesus Monkeys (*Macaca mulatta*) enumerate large and small sequentially presented sets of items using analog numerical representation. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behaviour Processes*, 33(1): 42-54.

Beuchamp G. (2003). Group-size effects on vigilance: a search for mechanisms. *Behavioural Processes*, 63: 111-121.

Biro D., Matsuzawa T. (2001). Use of numerical symbols by the chimpanzee (*Pan troglodytes*): cardinals, ordinals and the introduction of zero. *Animal Cognition*, 4: 193-199.

Breukelaar J.W.C., Dalrymple-Alford J.C. (1988). Timing ability and numerical competence in rats. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behaviour Processes*, 24: 84-97.

Buckingham J.N., Wong N.B.M., Rosenthal G. (2007). Shoaling decisions in female swordtails: how do fish gauge group size? *Behaviour*, 144: 1333-1346.

Call J. (2000). Estimating and operating on discrete quantities in orangutans (*Pongo pygmaeus*). *Journal of Comparative Psychology*, 114: 136-147.

Cantlon J.F, Brannon E.M. (2007). How much does number matter to a monkey? *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 33(1): 32-41.

Carazo P., Font E., Forteza-Behrendt E., Desfilis E. (2009). Quantity discrimination in *Tenebrio molitor*: evidence of numerosity discrimination in an invertebrate? *Animal Cognition*, 12: 463-470.

Chochon F., Cohen L., van de Moortele P.F., Dehaene S. (1999). Differential contributions of the left and right inferior parietal lobules to number processing. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 11: 617-630.

Church R., Broadbent H. (1990). Alternative representation of time, number and rate. *Cognition*, 37: 55-81.

Church R.M., Meck W.H. (1984). The numerical attribute of stimuli. In: Roitblat H.L., Bever T.G., Terrace H.S. *Animal Cognition*, Hillsdale, Erlbaum.

Clearfield M.W., Mix K.S. (1999). Number versus contour length in infant's discrimination of small visual sets. *Psychological Science*, 10: 408-411.

Darwin C. (1871/1920). *The Descent of Man and Selection in Relation of Sex*. (2nd ed.) New York: Appleton.

Davis H., Pérusse R. (1988). Numerical competence in animals: definitional issues, current evidence, and new research agenda. *Behavioural and Brain Sciences*, 11: 561-615.

Dehaene S. (1997). *The Number Sense*. Oxford University Press. New York.

Dehaene S. (2001). Précis of the number sense. *Mind and Language*, 16(1): 16-36.

Dehaene S. (2002). Single-neuron arithmetic. *Science*, 297: 1652-1653.

Dehaene S., Changeaux J. (1993). Development of elementary numerical abilities: a neuronal model. *Journal of Cognitive Science*, 5(4): 390-407.

Dehaene S., Cohen L. (1994). Dissociable mechanisms of subitizing and counting: neuropsychological evidence from simultanagnosic patients. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 20(5): 958-975.

Dehaene S., Dehaene-Lambertz G., Cohen L. (1998). Abstract representation of numbers in the animal and human brain. *Nature Neuroscience*, 21: 355-361.

Dehaene S., Piazza M., Pinel P., Cohen L. (2003). Three parietal circuits for number processing. *Cognitive Neuropsychology*, 20: 487-506.

Dehaene S., Spelke E., Pinel P., Stanescu R., Tsivkin S. (1999). Sources of mathematical thinking : behavioral and brain-imaging evidence. *Science*, 284: 970–974

Dooley G.B., Gill T. (1977). Acquisition and use of mathematical skills by a linguistic chimpanzee. In: Rumbaugh D.M. *Language learning in a chimpanzee*. Academic Press New York, 247-260.

Emmerton J., Delius J.D. (1993). Beyond sensation: visual cognition in pigeons. In: Zeiger H.P. and Bishof H.J. *Vision, brain and behavior in birds* (377-390). Cambridge, MA: MIT Press.

Ewert J.P. (1974). The neural basis of visually guided behavior. *Scientific American*, 230(2): 34-42.

Ewert J.P. (1980). *Neuroethology: an introduction to the neurophysiological fundamentals of behavior*. Springer-Verlag Berlin/Heidelberg/New York.

Ewert J.P., Arend B., Becker V., Borches H.W. (1979). Invariants in configurational prey selection by *Bufo bufo* (L.). *Brain, Behaviour and Evolution*, 16(1): 38-51.

Farnsworth G.L., Smolinski J.L. (2006). Numerical discrimination by wild northern mockingbirds. *Condor*, 108: 953-957.

Feigenson L. (2005). A double dissociation in infants' representation of object arrays. *Cognition*, 95: B37-B48.

Feigenson L., Carey, S. (2005). On the limits of infants' quantification of small object arrays. *Cognition*, 97: 295-313.

Feigenson L., Carey S., Spelke E. (2002). Infant's discrimination of number versus continuous extent. *Cognitive Psychology*, 44: 33-66

Feigenson L., Carey S., Hauser M.D. (2002). The representation underlying infant's choice of more: object file versus analog magnitudes. *Psychological Science*, 13: 150-156..

Fiez J.A., Petersen S.E. (1998). Neuroimaging studies of word reading. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 95: 914-921.

Fischer M.H. (2003). Spatial representations in number processing – evidence from a pointing task. *Visual Cognition*, 10: 493-508.

Flombaum J.I., Junge J.A., Hauser M.D. (2004). Rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) spontaneously compute addition operations over large numbers. *Cognition*, 97: 315-325.

Gallistel C.R., Gelman R. (1992). Preverbal and verbal counting and computation. *Cognition*, 44: 43-74.

Gerstmann J. (1940). Syndrome of finger agnosia, disorientation for right and left, agraphia and acalculia. *Archives of Neurology and Psychiatry*, 44: 398-408.

Gibbon J. (1977). Scalar expectancy theory and Weber's law in animal timing. *Psychological Review*, 84: 279-325.

Hauser M.D. (2000). *Wild minds: what animals really think*. New York: Henry Holt and Company.

Hauser M.D., Carey S. (2003). Spontaneous representations of small numbers of objects by rhesus macaques: Examinations of content and format. *Cognitive Psychology*, 35: 367-401.

Hauser M.D., Carey S., Hauser L. (2000). Spontaneous number representation in semi-free-ranging rhesus monkeys. *Proceedings of Royal Society of London B*, 267: 829-833.

Houndé O., Tzourio-Mazoyer N. (2003). Neural foundations of logical and mathematical cognition. *Nature Reviews Neuroscience*, 4: 507-514.

Hubbard E.M., Diester I., Calton J.F., Ansari D., van Opstal F., Triani V. (2008). The evolution of numerical cognition: from number neurons to linguistic quantifiers. *The Journal of Neuroscience*, 28(46): 11819-11824.

Hubbard M.E., Piazza M., Pinel P., Dehaene S. (2005). Interactions between number and space in the parietal cortex. *Nature Reviews Neuroscience*, 6: 435-448.

Ingle D. (1968). Visual releasers of prey-catching behavior in frogs and toads. *Brain, Behaviour and Evolution*, 1: 500-518.

Ingle D. (1971). Prey-catching behavior of anurans toward moving and stationary objects. *Vision Research*, 3: 447-456.

Irie-Sugimoto N., Kobayashi T., Sato T. (2009). Relative quantity judgment by asian elephants (*Elephas maximus*). *Animal Cognition*, 12: 193-199.

Izard V., Dehaene-Lambertz G., Dehaene S. (2008). Distinct cerebral pathways for object identity and number in human infants. *PLoS Biology*, 6(2): 275-285.

Jaakkola K., Fellner W., Erb L., Rodriguez A.M., Guarino E. (2005). Understanding the concept of numerically “less” by bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Journal of Comparative Psychology*, 119: 286-303.

Jordan K.E., Brannon E.M. (2006). Weber's Law influences numerical representations in rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Animal Cognition*, 9: 159-172.

Jordan K.E., MacLean E.L., Brannon E.M. (2008). Monkeys match and tally quantities across senses. *Cognition*, 108: 617-625.

Kaufman E., Lord M., Reese, T., Volkman, J. (1949). The discrimination of visual number. *American Journal of Psychology*, 62: 498-525.

Koehler O. (1943). Vom Erlernen unbenannter Anzahlen bei Voegeln. (On the learning of unnamed numerosities by birds). *Die Naturwissenschaften*, 29: 201-218.

Krause J., Rubenstein D., Brown D. (1997). Shoal choice behavior in fish: the relationship between assessment time and assessment quality. *Behaviour*, 134: 1051-1062.

Lee K.M. (2000). Cortical areas differentially involved in multiplication and subtraction: a functional magnetic resonance imaging study and correlation with the case of selective acalculia. *Annals of Neurology*, 48: 657-661.

Lettvin J.H., Maturana H.R., McCulloch W.S., Pitts W.H. (1968). What the frog's eye tells the frog's brain. Reprinted from: “The mind: Biological Approaches to its Functions”. Editors: W.C. Corning, M. Balaban, 233-258.

Lipton J.S., Spelke E.S. (2003). Origins of number sense: Large number discrimination in human infants. *Psychological Science*, 14: 396-401.

Lyon B.E. (2003). Egg recognition and counting reduce costs of avian conspecific brood parasitism. *Nature*, 422: 495-499.

- Manning A. (1979). An introduction to animal behaviour. 3th Ed. Edward Arnold, London.
- Mareschal D., Johnson M.H. (2003). The “what” and “where” of infant object representations. *Cognition*, 88: 259-276.
- Martin K.A.C. (1994). A brief history of the “Feature Detector”. *Cerebral Cortex*, 4(1): 1-7.
- Mayer E., Martory M.D., Pegna A.J., Landis T., Delavelle J., Annoni J.M. (1999). A pure case of Gerstmann syndrome with a subangular lesion. *Brain*, 122: 1107-1120 .
- McComb K., Packer C., Pusey A. (1994). Roaring and numerical assessment in contests between groups of female lions (*Panthera leo*). *Animal Behaviour*, 47: 379-387.
- Meck W.H., Church R.M. (1983). A mode control model of counting and timing processes. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 9: 320-334.
- Mehler J., Bever T.G. (1967). Cognitive capacity of very young children. *Science*, 159: 141-142.
- Minnelli A. (2007). *Forme del divenire. Evo-devo: la biologia evoluzionistica dello sviluppo*. Einaudi.
- Nieder A. (2005). Counting on neurons: the neurobiology of numerical competence. *Nature Reviews Neuroscience*, 6: 177-190.
- Nieder A., Dehaene, S. (2009). Representation of number in the brain. *Annual Reviews of Neuroscience*, 32: 185-208.
- Nieder A., Freedman D.J., Miller E.K. (2002). Representation of the quantity of visual items in the primate prefrontal cortex. *Science*, 297: 1708-1711.
- Nieder A., Miller E.K. (2004). A parieto-frontal network for visual numerical information in the monkey. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101: 7457-7462.

Pepperberg I.M. (2006). Gray parrot numerical competence: a review. *Animal Cognition*, 9: 377-391.

Piaget J., Szeminska A. (1976). *La genesi del numero nel bambino*. La Nuova Italia, Firenze.

Piazza M., Izard V. (2009). How humans count: numerosity and the parietal cortex. *The Neuroscientist*, 15(3): 261-273.

Piazza M., Izard V., Pinel P., Le Bihan D., Dehaene S. (2004). Tuning curves for approximate numerosity in the human intraparietal sulcus. *Neuron*, 44(3): 547-555.

Pfungst O. (1907). *Das Pferd von Herrn Osten*. Leipzig, ripubblicato (1977) in: *Der kluge Hans. Ein Beitrag zur nicht-verbale Kommunikation*. Fachbuchhandlung für Psychologie, Frankfurt.

Regolin L., Vallortigara G. (1995). Perception of partly occluded objects by young chicks. *Perception and Psychophysics*, 57: 971-976.

Ren Z., Zhu B., Ma E., Wen J., Tu T., Cao Y., Hasegawa M, Zhong Y. (2009). Complete nucleotide sequence and gene arrangement of the mitochondrial genome of crab-eating frog *Fejervarya cancrivora* and evolutionary implications. *Gene* 441: 148-155.

Robins A., Rogers L.J. (2004). Lateralized prey-catching responses in the cane toad, *Bufo marinus*: analysis of complex visual stimuli. *Animal Behaviour*, 68(4): 767-775.

Rogers L.J., Andrew R. (2002). *Comparative vertebrate lateralization*. Cambridge University Press.

Roland P.E., Frieberg L. (1985). Localization of cortical areas activated by thinking. *Journal of Neurophysiology*, 53: 1219-1243.

Rugani R., Fontanari L., Simoni E., Regolin L., Vallortigara G. (2009). Arithmetic in newborn chicks. *Proceedings of the Royal Society B*, 276: 2451-2460.

Rugani R., Regolin L., Vallortigara G. (2008). Discrimination of small numerosities in young chicks. *Journal of Experimental Psychology*, 38(3): 388-399.

Rugani R., Regolin L., Vallortigara G. (2010). Imprinted numbers: newborn chicks' sensitivity to number vs. continuous extent of objects they have been reared with. *Developmental Science*, 13(5): 790-797.

Russell B. (1919). *Introduction to mathematical philosophy*. London: George Allen & Unwin.

Santos L.R., Barnes J.L., Mahajan N. (2005). Expectations about numerical events in four lemur species. *Animal Cognition*, 8: 253-262.

Sawamura H., Shima K., Tanji J. (2002). Numerical representation for action in the parietal cortex of the monkey. *Nature*, 415: 918-922.

Schuerg-Pfeiffer E, Spreckelsen C., Ewert J.P. (1993). Temporal discharge patterns of tectal and medullary neurons chronically recorded during snapping toward prey in toads *Bufo bufo spinosus*. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural and Behavioural Physiology* 173: 363-376.

Simmons P.J., Young D. (1999). *Nerve cells and animal behavior*. Cambridge University Press.

Stanescu-Cosson R., Pinel P., Van de Moortele P.F., Le Bihan D., Cohen L., Dehaene S. (2000). Cerebral bases of calculation processes: impact of number size on the cerebral circuits for exact and approximate calculation. *Brain*, 123: 2240-2255.

Stevens R.J., Wood J.N., Hauser M.D. (2007). When quantity trumps number: discrimination experiments in cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) and common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Animal Cognition*, 10: 429-437.

Stephens D.W., Krebs J.R. (1986). *Foraging Theory*. Princeton University Press.

Sulkowski G.M., Hauser M.D. (2001). Can rhesus monkeys spontaneously subtract? *Cognition*, 79, 239-261.

Thomas M.L., Simmons L.W. (2009). Male-derived cuticular hydrocarbons signal sperm competition intensity and affect ejaculate expenditure in crickets. *Proceedings of the Royal Society B*, 276: 383-388.

Thompson R.F., Mayers K.S., Robertson R.T., Patterson C.J. (1970). Number coding in association cortex of the cat. *Science* 168: 271-273.

Trick L.M., Pylyshyn Z.W. (1993). What enumeration studies can show us about spatial attention: evidence from a limited capacity preattentive processing. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 19: 331-351.

Trick L.M., Pylyshyn Z.W. (1994). Why are small and large numbers enumerated differently? A limited-capacity preattentive stage in vision. *Psychological Review*, 101(1): 80-102.

Uller C., Hauser M.D. (2001). Spontaneous representation of number in cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Journal of Comparative Psychology*, 115: 248-257.

Uller C., Jaeger R., Guidry G. (2003). Salamanders (*Plethodon cinereus*) go for more: rudiments of number in an amphibian. *Animal Cognition*, 6: 105-112.

Uller C., Lewis J. (2009). Horses (*Equus caballus*) select the greater of two quantities in small numerical contrasts. *Animal Cognition*, 12: 733-738.

Vallortigara G., Regolin L., Chiandetti C., Rugani R. (2010). Rudiments of minds: insights through the chick model on number and space cognition in animals. *Comparative Cognition & Behaviour Reviews*, 5: 78-99.

Ward C., Smuts B.B. (2007). Quantity-based judgments in the domestic dog (*Canis lupus familiaris*). *Animal Cognition*, 10: 71-80.

West R., Young R.J. (2002). Do domestic dog show any evidence of being able to count? *Animal Cognition*, 5: 183-186.

Wesley F. (1961). The number concept: a phylogenetic review. *Psychological Bulletin*, 58: 420-428.

Wilson M.L., Britton N.F., Franks N.R. (2002). Chimpanzees and the mathematics of battle. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 269: 1107-1112 .

Wood J.N., Hauser M.D., Glynn D.D., Barner D. (2008). Free-ranging rhesus monkeys spontaneously individuate and enumerate small numbers of non-solid portions. *Cognition*, 106(1): 207-211.

Woodruff G., Premack D. (1981). Primitive mathematical concept in the chimpanzee: proportionality and numerosity. *Nature*, 293: 568-570.

Wynn K. (1992). Addition and subtraction by human infants. *Nature*, 27: 749-750.

Xu F. (2003). Numerosity discrimination in infants: evidence for two system representations. *Cognition*, 89(1): B15-B24.

Xu F., Spelke E.S. (2000). Large number discrimination in 6-month-old infants. *Cognition*, 74: B1-B11.

Xu F., Spelke E.S., Goddard S. (2005). Number sense in human infants. *Developmental Science*, 8(1): 88-101.

Xu F., Arriaga R.I. (2007). Number discrimination in 10-month-old infants. *British Journal of Developmental Psychology*, 25: 103-108.

