



UNIVERSITA' DEGLI STUDI DI PADOVA

Sede Amministrativa: Università degli Studi di Padova.

Dipartimento di Psicologia Generale

SCUOLA DI DOTTORATO DI RICERCA IN: Scienze Psicologiche

INDIRIZZO: Psicobiologia (CICLO XX)

**LA COGNIZIONE NUMERICA NEGLI ANIMALI: IL TELEOSTEO
GAMBUSIA HOLBROOKI COME MODELLO SPERIMENTALE**

Direttore della Scuola : Ch.mo Prof. Luciano Stegagno

Supervisore : Ch.mo Prof. Angelo Bisazza

Dottorando : Christian Agrillo

DATA CONSEGNA TESI

31 gennaio 2008

INDICE

INTRODUZIONE	1
1. Le abilità numeriche negli animali.....	1
2. Procedure di addestramento.....	3
3. L'osservazione delle scelte spontanee.....	9
4. La ricerca cognitiva sulle competenze numeriche	15
4.a Due meccanismi ipotizzati alla base della discriminazione numerica	17
4.b Lo studio dei fenomeni percettivi correlati alla discriminazione numerica	18
5. La discriminazione di numerosità nei pesci.....	22
5.a Vantaggi e svantaggi della vita di gruppo.....	22
5.b La vita sociale nei pesci teleostei	24
6. Obiettivi della ricerca	28
PARTE SPERIMENTALE	31
1. La specie modello	32
2. Progetto 1.a. Osservazione del comportamento spontaneo di femmine <i>di G. holbrooki</i> in presenza di un maschio sessualmente attivo.....	35
2.1. Il conflitto tra i sessi negli animali	35
2.1.a L' <i>harassment</i> nei pecilidi.....	36
2.2 Materiali e metodi	39
Soggetti.....	39
Apparato	39
Procedura	41
2.3 Risultati.....	43
Esperimento 1. Discriminazione tra gruppi che differiscono di un'unità.....	43
Esperimento 2. Discriminazione tra grandi numerosità	45

2.4 Discussione	48
3. Progetto 1.b. Osservazione del comportamento spontaneo di femmine di <i>G. holbrooki</i> quando inserite in un ambiente sconosciuto	51
3.1 Materiali e metodi	54
Soggetti.....	54
Apparato	55
Procedura	55
3.2 Risultati.....	57
Esperimento pilota. Verifica della preferenza sociale per gruppi di maggiori dimensioni.....	57
Esperimento 1. Discriminazione tra numerosità che differiscono di 1 elemento	58
Esperimento 2. Discriminazione tra numerosità con diversi rapporti numerici .	60
Esperimento 3. Discriminazione tra grandi numerosità	60
Esperimento 4. Controllo dell'area totale degli stimoli.....	61
Esperimento 5. Controllo del movimento degli stimoli	64
3.3 Discussione	67
4. Progetto 2. Utilizzo di tecniche di addestramento per la discriminazione di numerosità.	75
4.1 Esperimento N. 1: Discriminazione tra 2 e 3 elementi con controllo dell'area	77
4.1.a Materiali e metodi.....	77
Soggetti.....	77
Pre-addestramento	77
Addestramento	79
Test di controllo.....	82
4.1.b Risultati.....	85
4.2 Esperimento N. 2: Discriminazione tra 2 e 3 elementi attraverso l'utilizzo di diversi indicatori percettivi.	88
4.2.a Materiali e Metodi.....	88
Soggetti.....	88
Pre-addestramento	88
Addestramento	89
Test di controllo.....	89

4.2.b Risultati	92
4.3 Discussione	94
CONCLUSIONI	99
BIBLIOGRAFIA	103

INTRODUZIONE

1. Le abilità numeriche negli animali

Numerose ricerche condotte in laboratorio ed in condizioni semi-naturali (Pepperberg, 2006; Lyon, 2003; Hauser et al., 2000) hanno dimostrato come le abilità numeriche non costituiscano una prerogativa esclusivamente umana. La capacità, ad esempio, di individuare quale gruppo di elementi sia il più numeroso è stata ampiamente documentata sia nelle scimmie antropomorfe che in altri primati (Beran & Beran, 2004; Biro & Matsuzawa, 2001; Sulkowski & Hauser, 2001; Hauser et al., 2000), nei mammiferi acquatici (Jaakkola et al., 2005; Kilian et al., 2005, 2003), nei cani (Ward & Smuths, 2007; West & Young, 2002), nei ratti (Suzuki & Kobayashi, 2000; Davis & Bradford, 1986) e negli uccelli (Pepperberg, 2006; Roberts, 2005; Lyon, 2003; Emmerton & Delius, 1993).

I canti degli uccelli ad esempio contengono sequenze sonore stereotipate e le varietà dialettali di tali canti differiscono nel numero di volte in cui le note vengono ripetute (Marler & Tamura, 1962). Il numero corretto di ripetizioni di note viene appreso e trasmesso alla prole a seguito della continua esposizione e – nonostante il meccanismo esatto alla base non sia chiaro – sembra che gli uccelli canori possano stimare in qualche modo la lunghezza temporale dell'evento sonoro, dal momento che la velocità di esecuzione delle note può variare ed un numero differente di note e sillabe non implica un canto più breve. Tramite quindi un rudimentale meccanismo di discriminazione di quantità temporale, il canto trasmesso alla prole presenta una riconoscibile durata temporale che non varia in funzione dei suoni inseriti al suo interno.

Vi sono molte altre circostanze in cui la capacità di distinguere diverse numerosità può risultare adattativa favorendo la sopravvivenza o la riproduzione. È stato recentemente documentato (Wilson et al., 2002) come negli scimpanzé la decisione di intraprendere interazioni aggressive contro un altro gruppo di conspecifici avvenga quando il rapporto numerico tra il gruppo di appartenenza ed il gruppo da offendere è almeno una volta e mezzo quella del gruppo rivale, come nel caso di sei individui rispetto a quattro. In questo caso la capacità di stimare in modo abbastanza preciso la

dimensione dei due gruppi permette agli scimpanzé di prendere decisioni vantaggiose in base alla probabilità di successo nello scontro.

Anche uno studio condotto da McComb e collaboratori (1994) presso il parco naturale del Serengeti (Tanzania) ha dimostrato come le leonesse siano sensibili in maniera differente ai ruggiti di tre individui rispetto a quelli di un singolo esemplare: la risposta territoriale di questi felini dipendeva dal numero dei potenziali oppositori dedotto dai ruggiti presentati dagli sperimentatori attraverso una tecnica di *playback*. Quando venivano fatti sentire i ruggiti di tre diversi individui l'approccio era più cauto rispetto a quando venivano fatti sentire suoni provenienti da un singolo individuo.

Un vantaggio associato ad abilità numeriche è stato evidenziato anche nel controllo del parassitismo di cova negli uccelli. Dalle osservazioni condotte in ambiente naturale (Lyon, 2003) è emerso come le folaghe americane siano in grado di mettere in atto una rudimentale strategia di calcolo matematico per espellere dal nido le uova estranee e mantenere il numero di uova necessario ad ottimizzare la propria fitness.

Gli esempi qui citati fanno riferimento a ricerche che hanno dimostrato l'utilizzo di rudimentali competenze matematiche messe in atto spontaneamente in ambiente naturale. Come tutti i processi di acquisizione di conoscenza, anche la rappresentazione del numero deve essere biologicamente fondata ed è facile ipotizzare come vi siano state delle pressioni selettive nel corso dell'evoluzione che abbiano favorito gli individui in grado di prendere decisioni in contesti dove una capacità matematica avrebbe permesso una risoluzione vantaggiosa di determinati problemi. Le osservazioni naturalistiche mettono in evidenza l'importanza ecologica del possedere abilità numeriche; la ricerca in laboratorio, viceversa, permette di indagare limiti e potenzialità di tali competenze in maniera più sistematica, con un maggior controllo delle variabili che potrebbero alterare le osservazioni durante una ricerca sul campo. Esistono due modi, in particolare, per studiare le abilità numeriche in ambito etologico: tramite procedure di addestramento, o attraverso l'osservazione delle preferenze spontanee all'interno di un ambiente in cui le variabili numeriche vengono rigidamente controllate (Beran & Beran, 2004).

2. Procedure di addestramento

Numerosi gruppi di ricerca hanno adottato procedure di addestramento per insegnare una regola basata sulla numerosità. Una classica procedura di questo tipo prevede l'utilizzo di rinforzo alimentare associato ripetutamente ad una specifica quantità numerica. Ad esempio, nel tentativo di insegnare ad una scimmia a distinguere 6 elementi da 7, lo sperimentatore dà inizialmente un frutto al soggetto ogni volta che questi preme una leva; successivamente (appena familiarizzato con il tipo di risposta richiesta) il rinforzo può essere assegnato solamente quando l'animale vede sul monitor un gruppo di puntini; infine si può iniziare a presentare gruppi di 6 e 7 elementi, rinforzando la risposta solamente quando il soggetto preme la leva verso una delle due numerosità.

Attraverso una procedura simile, Brannon e Terrace (1988) hanno addestrato scimmie rhesus a rispondere a gruppi di stimoli di diversa numerosità presentati sul monitor ordinando le quantità in ordine crescente. Gli stimoli venivano controllati per diverse caratteristiche percettive; inizialmente i soggetti imparavano a toccare sul monitor gli insiemi presentati dal più piccolo al più grande quando questi erano variavano da 1 a 4 unità. Nella seconda fase, ai soggetti venivano presentate nuove numerosità mai incontrate precedentemente (5 - 9 elementi). I risultati hanno dimostrato come le scimmie fossero in grado di risolvere il compito anche in questa fase della ricerca,



Fig. 1: *Setting sperimentale adottato da Judge e colleghi (2005) nell'addestramento dei cebi.*

fornendo una delle prime evidenze dell'esistenza di un concetto di ordinalità nei primati non umani. Recentemente Judge e collaboratori (2005) hanno utilizzato la medesima procedura anche nei cebi ottenendo risultati simili (Fig. 1). La capacità quindi di ordinare diverse numerosità sembra essere patrimonio di conoscenza anche delle scimmie platirrine.

Recentemente Jordan e Brannon (2006) hanno addestrato dei macachi rhesus ad toccare sul monitor l'insieme di oggetti che più si avvicinava alla numerosità di un campione di riferimento presentato all'inizio della prova. Attraverso la

registrazione dei tempi di reazione e l'accuratezza della risposta è stato possibile concludere i macachi possano risolvere tale compito ma entrambe le variabili dipendenti risentivano della legge di Weber: a parità quindi di distanza tra due gruppi a confronto, la capacità di distinguere tali insiemi peggiorava all'aumentare dei valori in questione.

Per quanto concerne lo studio delle antropomorfe, Biro e Matsuzawa (2001) hanno addestrato uno scimpanzé adulto ad associare numeri arabi ad una serie di punti presentati su di un monitor. Al soggetto veniva richiesto di rispondere a tre tipi di

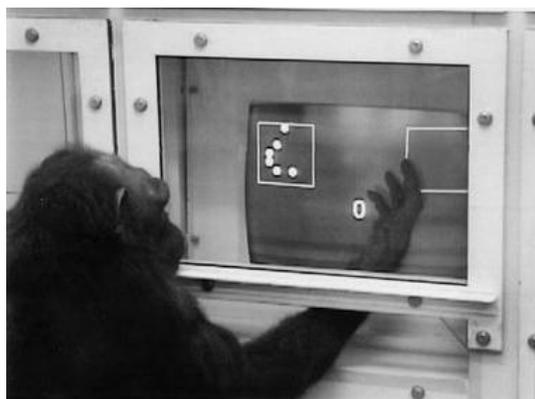


Fig. 2: *Gli scimpanzé sono in grado di ordinare in modo crescente insiemi di diversa numerosità.*

compiti diversi (Fig. 2): nel primo di questi un insieme di punti appariva inizialmente sul monitor; in seguito due numeri arabi comparivano sullo schermo e compito del soggetto era quello di toccare sullo schermo, il numero arabo che rappresentava correttamente la quantità di punti visualizzati; il secondo test era sostanzialmente speculare al primo: un numero arabo compariva sul monitor, successivamente apparivano due gruppi di

punti e lo scimpanzé doveva toccare l'insieme di punti che rappresentava il numero indicato all'inizio; nell'ultimo test, infine, due numeri arabi comparivano parallelamente sullo schermo ed il soggetto doveva toccare i due stimoli secondo un principio di ordinalità (dal più piccolo al più grande). Al termine dell'addestramento, è stato possibile dimostrare come uno scimpanzé possa risolvere compiti matematici che coinvolgono aspetti quali cardinalità (la capacità cognitiva ad esempio di riconoscere come il simbolo numerico "tre" corrisponda a tutte le categorie di elementi che contemplano al loro interno tre unità) e ordinalità (la capacità cioè di riconoscere quale fra due gruppi di elementi sia il più o meno numeroso).

Per quanto concerne lo studio della cognizione numerica in altri mammiferi, Kilian e collaboratori (2003) hanno condotto una ricerca sulla discriminazione di numerosità nei mammiferi acquatici, addestrando un delfino (*Tursiops truncatus*) - tramite rinforzo alimentare - a discriminare tra un insieme di cinque oggetti ed uno costituito da due elementi. Gli stimoli, immersi nella vasca (Fig. 3), avevano forme diverse, e la loro

posizione veniva modificata di prova in prova per assicurarsi che la discriminazione avvenisse solamente sulla base di componenti strettamente numeriche e non per altri fattori quali la forma o il disegno complessivo che le singole unità generavano in una determinata posizione.

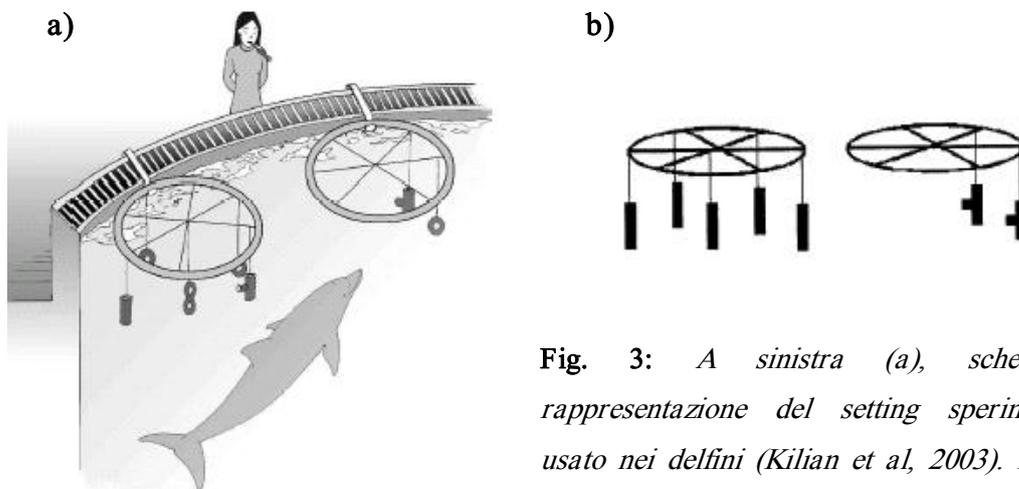


Fig. 3: *A sinistra (a), schematica rappresentazione del setting sperimentale usato nei delfini (Kilian et al, 2003). In alto (b), esempio di stimoli immersi nella vasca.*

Nella seconda parte della ricerca sono stati presentati stimoli bidimensionali appesi sul bordo della vasca: il soggetto è stato in grado di individuare l'insieme più numeroso anche in presenza di configurazioni mai viste in precedenza, dimostrando come alla base delle proprie scelte vi fosse l'affidamento a componenti numeriche. Al riguardo, Davis e Perusse (1988) sostengono che si possa parlare dell'esistenza di un concetto di numero allorché vi siano prove evidenti di un trasferimento dell'informazione numerica da una configurazione di stimoli all'altra o da una modalità sensoriale all'altra. Se ad esempio un ratto viene inizialmente addestrato a premere una leva dopo due stimoli luminosi ed in seguito si osserva la medesima risposta comportamentale in presenza di due suoni (Fig. 4) si può allora parlare di un transfer dell'informazione numerica dalla modalità visiva a quella uditiva e di conseguenza della prova dell'esistenza di una qualche forma di concetto numerico, spesso chiamato "numeron" (Gelman & Gallistel, 1978), al quale i due flash luminosi sono stati associati.

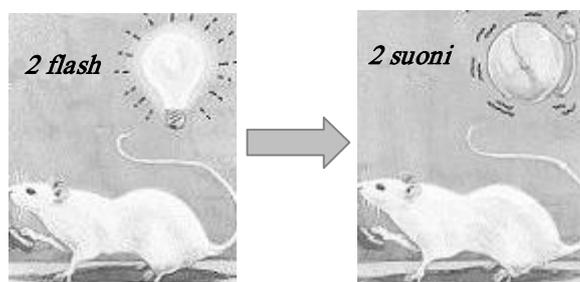


Fig. 4: *Schematica rappresentazione di transfer intermodale.*

Una seconda ricerca condotta dallo stesso gruppo di ricerca (Kilian et al., 2005) si proponeva di indagare se vi fosse una particolare specializzazione emisferica nei delfini nell'elaborazione dell'informazione numerica. A tal fine sono stati immersi nella vasca due gruppi di stimoli di diversa numerosità, dove forma e posizione degli elementi veniva controllata nel corso dell'esperimento. Nel primo test – una discriminazione tra 2 elementi rispetto a 5 – il soggetto ha mostrato di risolvere il compito in maniera più accurata quando l'informazione numerica veniva analizzata con l'occhio destro. Nel secondo test nessuna variabile non numerica (come forma e posizione) veniva controllata e sono state osservate le prestazioni in presenza di due contrasti numerici: 2 vs 5 e 3 vs 4. I risultati documentano come il soggetto sia stato in grado di scegliere correttamente sia con l'occhio destro che col sinistro nel caso di 2 vs 5, ma nuovamente ha mostrato asimmetria in presenza di una discriminazione più sottile che richiedeva un'analisi fine (come il caso di 3 vs 4) con una prestazione migliore quando gli stimoli venivano analizzati con l'occhio destro. Nel complesso entrambi gli esperimenti hanno dimostrato un vantaggio del campo visivo destro, che - alla luce delle caratteristiche anatomiche delle vie visive dei delfini - suggeriscono una specializzazione dell'emisfero sinistro nei compiti di discriminazione di numerosità nei mammiferi acquatici.

Una recente ricerca (Jaakkola et al., 2005) ha mostrato infine come i delfini siano in grado di eseguire dei giudizi di ordinalità se addestrati ad identificare la numerosità più piccola (ad esempio il soggetto otteneva un rinforzo alimentare se si avvicinava al gruppo contenente 2 puntini piuttosto che 6).

Il soggetto riceveva dapprima un training affinché scegliesse di volta in volta la minore quantità tra le due (Fig. 5), usando in questa fase sperimentale un numero limitato di coppie. La generalizzazione di questa regola basata sull'ordinalità fu poi

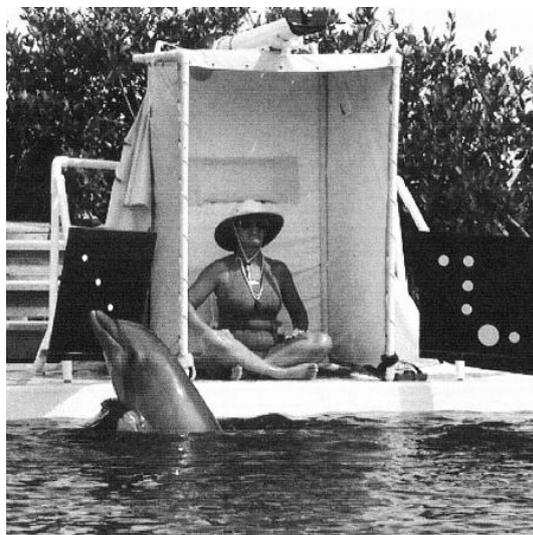


Fig. 5: I delfini possono imparare a distinguere due insiemi attraverso giudizi di ordinalità.

verificata presentando al soggetto diverse configurazioni di stimoli con numerosità non incontrate nella precedente fase di addestramento. I risultati di questo lavoro hanno dimostrato come i delfini dispongano di strutture cognitive necessarie per riconoscere e rappresentare le numerosità su una scala ordinale, generalizzando la regola anche a nuove quantità numeriche (Jaakkola et. al., 2005).

Un concetto di ordinalità è stato evidenziato anche negli uccelli, addestrando pulcini di pollo domestico in una ricerca suddivisa in quattro esperimenti (Rugani et al., 2007); nel primo esperimento i pulcini erano addestrati a beccare il terzo, il quarto e il sesto disco in una serie di dieci identiche. Nei successivi esperimenti le posizioni dei dischi furono ruotate in modo da non permettere ai pulcini l'utilizzo di indizi spaziali. I pulcini sono stati in grado di identificare la posizione del disco corretto anche quando la distanza tra i dischi veniva modificata, a dimostrazione del fatto che i soggetti non facessero riferimento ad indicatori spaziali all'interno dell'apparato quanto piuttosto ad una scala ordinale interna che permetteva loro di identificare il disco contenente cibo all'interno di una serie di possibili alternative.

La ricerca condotta sugli uccelli ha avuto origine già nella prima metà del Novecento: lo zoologo Otto Koehler (1937) dimostrò per primo che varie specie di uccelli (corvi, taccole, piccioni) possono discriminare numerosità relative. Per ottenere un premio alimentare, i piccioni dovevano discriminare tra due stimoli costituiti di dischi bianchi su sfondo nero, beccando quello dei due che presentava il maggior numero di dischi. I dischi potevano variare tra loro in grandezza e spaziatura e, per evitare l'uso di indizi relativi alla maggiore o minore chiarezza associata al diverso numero di dischi, sono stati impiegati appositi filtri. I piccioni impararono la discriminazione con facilità e furono in grado di trasferirla a stimoli nuovi, dimostrando così di possedere la capacità di individuare l'insieme più numeroso. L'abilità degli uccelli di effettuare discriminazioni basate su quantità numeriche, secondo l'autore, potrebbe rivelarsi ad esempio vantaggiosa nello scegliere rapidamente fonti di cibo contenenti un maggior numero di semi.

Tramite una procedura in parte simile, Emmerton e Delius (1993) hanno più recentemente addestrato dei piccioni a discriminare gruppi di puntini che differivano di un solo elemento: 1 vs 2, 2 vs 3, 3 vs 4 ecc. Per ottenere un premio alimentare, i soggetti dovevano distinguere tra due gruppi di stimoli costituiti da dischi bianchi su sfondo nero

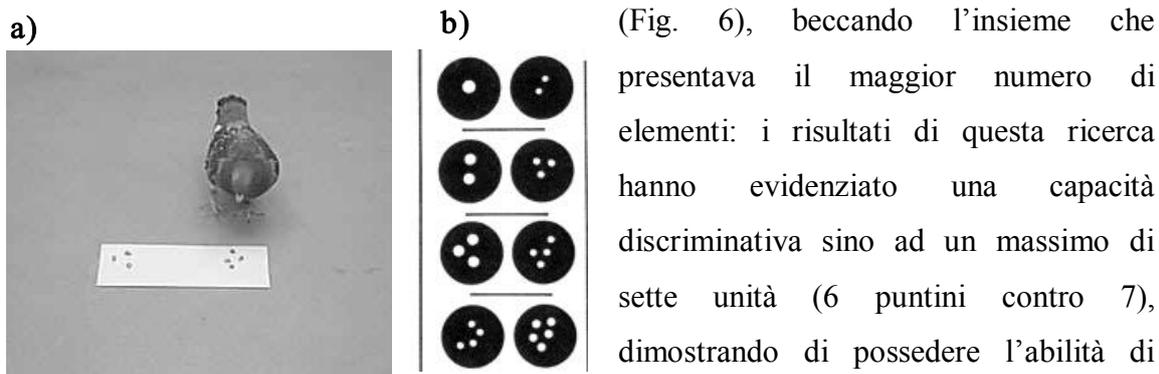


Fig. 6: *Setting sperimentale (a) e stimoli utilizzati (b) da Emmerton e Delius (1993).*

(Fig. 6), beccando l'insieme che presentava il maggior numero di elementi: i risultati di questa ricerca hanno evidenziato una capacità discriminativa sino ad un massimo di sette unità (6 puntini contro 7), dimostrando di possedere l'abilità di generalizzare la discriminazione tra configurazioni di stimoli mai viste precedentemente.

Davis e Bradford (1986) hanno, inoltre, studiato il concetto di ordinalità nei ratti: i soggetti venivano inseriti in un apparato con diversi corridoi; l'unico modo per trovare il cibo posizionato in fondo ad uno di questi consisteva nell'imparare una regola basata sull'ordinalità degli elementi. Ad esempio il cibo poteva essere raggiunto entrando solamente nel terzo corridoio che i soggetti incontravano rispetto alla posizione in cui iniziavano il test. La distanza tra le porte veniva variata nel corso dell'esperimento in modo tale che non vi fossero indizi non numerici (come la distanza percorsa o il tempo necessario a raggiungere il corridoio giusto) che potessero guidare la scelta. Attraverso tale metodologia si è potuto constatare come i ratti possano individuare l'uscita corretta all'interno di un range di cinque alternative. Suzuki e Kobayashi (2000) hanno successivamente esteso i risultati di questa ricerca dimostrando come sia possibile insegnare ai ratti ad individuare la porta corretta anche quando le alternative sono più numerose rispetto a quelle indagate da Davis & Bradford (1986), come il caso di un range di alternative superiore alle dieci unità.

3. L'osservazione delle scelte spontanee

Se un animale può essere in grado di compiere distinzioni fini (come il caso di 6 vs 7) quando forzato ad imparare una regola, diverso è il comportamento spontaneo che metterà in atto quando verrà posto in corrispondenza delle medesime numerosità. È infatti noto agli studiosi di etologia cognitiva come nei compiti numerici che si basano esclusivamente sulle preferenze spontanee le prestazioni degli animali siano di gran lunga inferiori a quelle palesate in seguito a procedure di training (Hauser & Spelke, 2004). Tutti i test di scelta spontanea presentano un limite teorico di partenza che ne rende arduo il confronto rispetto alle procedure di addestramento: se una scelta tra due gruppi di stimoli numericamente simili è indice di una capacità discriminativa, diverso è il caso del suo contrario: una mancanza di scelte non è indice biunivoco di una mancanza di discriminazione. È facile prevedere come la motivazione nelle scelte spontanee decresca all'aumentare della numerosità degli elementi presentati (ad esempio una scimmia può trovare vantaggioso scegliere il gruppo più numeroso di cibo quando a confronto vi sono 3 mele rispetto a 4, ma lo stesso può non avvenire con 9 frutti rispetto a 10, nonostante questi potrebbe ugualmente disporre di strutture cognitive necessarie per distinguere 9 da 10). L'osservazione delle scelte spontanee, tuttavia, presenta un punto di forza che è forse meno centrale nelle procedure di addestramento: la possibilità di suggerire maggiormente in quali contesti naturali tali abilità verrebbero messe in atto. Osservare come si comporta liberamente un animale in condizioni critiche permette di avanzare ipotesi sull'importanza adattativa di possedere un senso del numero e sull'uso concreto che tale specie farebbe di queste competenze nel suo ambiente.

La maggior parte degli studi condotti osservando le scelte spontanee ha incentrato la propria attenzione sui primati non umani. Sulkowski e Hauser (2001) hanno indagato ad esempio l'abilità di sottrazione nel macaco rhesus osservando verso quale di due contenitori di prugne si indirizzavano le scimmie. Nello specifico, uno sperimentatore poneva sul terreno due contenitori vicini a ciascun soggetto, inseriva una serie di prugne dentro le due scatole e collocava poi due barriere in corrispondenza di queste, in modo da occludere la vista dei contenitori. A questo punto, lo sperimentatore iniziava a sottrarre alcuni frutti da una scatola e/o dall'altra; dopodiché si allontanava e veniva

osservata la scelta spontanea effettuata dal macaco verso una scatola o l'altra. In tutti i confronti analizzati i soggetti si sono avvicinati sempre ai contenitori con il maggior numero di prugne, dimostrando di possedere la capacità di sottrarre gli stimoli presentati dallo sperimentatore e considerare anche l'identità dell'elemento sottratto tutte le volte in cui lo sperimentatore, ad esempio, raccoglieva un sasso anziché una prugna.

La ricerca in questione è significativa anche per i risultati dei processi matematici che coinvolgono il valore numerico "zero". La letteratura in proposito è discordante: secondo alcuni ricercatori (Winn & Chiang, 1998) la comprensione del valore numerico "zero" nello sviluppo della conoscenza dell'essere umano stesso risulta tardiva e complessa. Le ricerche condotte da Winn e Chiang hanno documentato come nei casi di "magica apparizione" (ad esempio quando ai soggetti veniva presentata una sottrazione di oggetti che dava luogo ad un errato risultato, come $1-1=1$) i bambini non mostravano alcuna reazione di sorpresa, solitamente invece evidenziata di fronte ad eventi aritmeticamente impossibili. Nella loro dissertazione gli autori sottolineano il fatto che i bambini in età prescolare hanno difficoltà a comprendere la natura del concetto di "zero", riscontrando difficoltà nell'attribuirgli una sua posizione ordinale rispetto agli altri numeri. Secondo tale visione lo zero inteso come quantità numerica dovrebbe quindi essere appreso, non essendo contenuto nel modulo per il senso del numero di cui saremmo naturalmente dotati. La posizione teorica che vede la formazione del concetto numerico di "zero" come qualcosa di più complesso degli altri valori numerici, al punto da ritenerla quasi una proprietà esclusiva del genere umano, è in contraddizione con quanto ottenuto da Sulkowski e Hauser (2001) sul macaco rhesus, dove è stata evidenziata la capacità di risolvere correttamente operazioni che coinvolgevano l'uso dello zero (ad esempio $1-1=0$, oppure $0+1=1$); l'ipotesi di Winn e Chiang (1998) trova ulteriori sconferte nei risultati della ricerca condotta da Biro e Matsuzawa (2001) che aveva dimostrato come il soggetto, in compiti di ordinalità e cardinalità, possedesse una comprensione del simbolo "zero" pari a quella di qualunque altro simbolo numerico. Al riguardo, anche un recente studio condotto sul pappagallo cenerino (Pepperberg & Gordon, 2005) sembra suggerire come il concetto di "zero" possa essere imparato anche dagli uccelli alla stregua di altri simboli numerici.

Una metodologia simile a quella adottata da Sulkowski e Hauser (2001) è stata successivamente utilizzata per studiare la capacità di addizione spontanea negli

scimpanzè (Beran & Beran, 2004). I soggetti osservavano uno sperimentatore nell'atto di inserire delle banane in due contenitori identici: la frutta veniva inserita sequenzialmente e, nella posizione in cui si trovava il soggetto, non vi era modo di vedere quanta frutta fosse complessivamente contenuta nelle due scatole. Tale accorgimento rendeva necessario ai soggetti un processo di addizione numerica degli elementi inseriti, al fine di poter – non appena lo sperimentatore si fosse allontanato – selezionare l'insieme di banane più vantaggioso. Tramite questa procedura si è potuto osservare come gli scimpanzè siano in grado di sommare spontaneamente piccole numerosità (quando cioè a confronto vi erano 1 banana rispetto a 2, 2 vs 3 e 3 vs 4). È stata successivamente individuata una capacità nell'individuare l'insieme più numeroso anche quando venivano presentate numerosità maggiori, a patto che la distanza relativa tra i gruppi fosse aumentata (come nel caso di 5 vs 10 e 6 vs 10).

Una recente ricerca (Hanus & Call, 2007) condotta sottoponendo a test tutte e quattro le antropomorfe ha dimostrato come queste siano in grado di selezionare l'insieme più numeroso di cibo sia in un test di scelta spontanea simultanea (quando cioè due gruppi erano parallelamente messi a disposizione dei soggetti) che in un test dove gli stimoli erano presentati sequenzialmente (inizialmente veniva mostrato un gruppo, questo veniva coperto e solo a quel punto veniva mostrata la quantità di cibo presente nell'altro insieme). Il rapporto tra le quantità presentate, inoltre, è risultato essere il miglior indicatore della capacità discriminativa dei soggetti: al crescere del rapporto tra i gruppi (e quindi al diminuire della distanza tra gli insiemi posti a confronto) la prestazione tendeva a peggiorare. Un decremento progressivo della prestazione in funzione del rapporto tra le quantità confrontate è stato osservato anche in un recente studio che ha osservato il comportamento dei macachi in un test di scelta spontanea dove gli stimoli venivano presentati attraverso un'animazione al computer (Beran, 2007).

Nello studio delle capacità numeriche spontanee dei primati si fa sovente utilizzo di un paradigma di ricerca ideato nella ricerca cognitiva sui bambini in età pre-verbale: il principio di violazione dell'aspettativa. Si basa, in sostanza, su una discrepanza tra le conoscenze del soggetto e la realtà a cui viene sottoposto. Se, ad esempio, un evento "X" è sempre seguito da un secondo evento "Y", il soggetto in questione potrebbe arrivare alla conclusione che ogni volta che si presenta l'evento "X" il risultato finale sarà "Y". Se improvvisamente si presenta un evento diverso da "Y" a seguito di "X",

una violazione di tale aspettativa potrebbe generare una reazione di novità, di sorpresa, computabile in un aumento del tempo di osservazione dei soggetti verso tale evento. Il tempo di osservazione, quindi, viene usato come “misura di conoscenza”.

Tale metodologia è stata applicata inizialmente da Karen Wynn (1992) dimostrando l'esistenza di abilità numeriche spontanee, senza cioè alcuna forma di addestramento, in bambini di soli 5 mesi ed aprendo così la strada alla realizzazione di test anche in ambito comparato. Per studiare la capacità dei bambini di eseguire operazioni di addizione con piccoli numeri (per es. $1+1=2$), Karen Wynn mostrava in una sorta di teatrino un giocattolo che veniva poi coperto da uno schermo. Mentre lo schermo rimaneva sollevato, i bambini potevano vedere uno sperimentatore che aggiungeva un secondo oggetto. Lo schermo veniva poi abbassato, mostrando due possibili alternative: due oggetti (addizione corretta) oppure un solo oggetto (addizione sbagliata). I bambini di 5 mesi osservavano più a lungo il risultato aritmeticamente impossibile ($1+1=1$), rivelando così una rudimentale capacità aritmetica. Lo stesso accadeva per una operazione di sottrazione: in questo caso i bambini vedevano inizialmente due oggetti; poi, a schermo alzato, una mano ne sottraeva visibilmente uno. Quando lo schermo veniva abbassato, i soggetti potevano trovarsi di fronte due diverse situazioni: una, impossibile, in cui si vedevano due oggetti ($2-1=2$), l'altra, corretta, in cui si vedeva un solo oggetto ($2-1=1$). Anche in questo caso i tempi di osservazione erano maggiori di fronte ad eventi aritmeticamente impossibili, suggerendo l'esistenza quindi di un'aspettativa violata rispetto ad una precedente computazione numerica.

La stessa procedura è stata utilizzata da Marc Hauser e collaboratori (1996) per indagare le capacità di calcolo spontaneo nei macachi rhesus. In questo caso gli stimoli utilizzati erano delle melanzane, ma la metodologia usata ed i risultati ottenuti erano simili a quelli riscontrati in ambito infantile da Karen Winn: di fronte ad un evento che violava i principi di addizione numerica i tempi di fissazione risultavano più lunghi rispetto ad eventi matematicamente corretti. Successivamente le medesime conclusioni sono state riscontrate in un altro primate, il tamarino (Uller et al., 2001), e in quattro specie differenti di proscimmie (Santos et al., 2005), dimostrando per la prima volta come anche i lemuri del Madagascar reagiscano con sorpresa ad una somma di limoni ($1+1$) che dà come risultato uno o tre frutti.

La ricerca condotta mediante l'utilizzo del paradigma di violazione dell'aspettativa ha dimostrato anche come i cani domestici (*Canis lupus familiaris*) abbiano una limitata abilità di calcolo (West & Young, 2002). Uno sperimentatore poneva dietro una barriera opaca diversi biscotti in sequenza: la barriera veniva successivamente abbassata ed il tempo di osservazione dei soggetti veniva analizzato (Fig. 7). I risultati hanno dimostrato come i soggetti fissassero più a lungo eventi matematicamente scorretti quali "1+1=1" o "1+1=3" di quanto facessero in presenza di operazioni come "1+1=2".



Fig. 7.a: *Diversi biscotti venivano inseriti in sequenza dietro una barriera opaca (tratto da West & Young, 2002).*



Fig. 7.b: *La barriera viene abbassata ed il tempo trascorso ad osservare il numero di biscotti veniva registrato.*

Per quanto concerne gli uccelli, una recente indagine condotta sulle taccole (Julia et al., 2007) ha utilizzato la stessa metodologia di Sulkowski e Hauser (2001) relativa all'inserimento sequenziale di cibo in due contenitori dove il numero complessivo di elementi deve essere sommato internamente, non essendo possibile vedere il contenuto delle scatole dalla posizione di partenza dei soggetti. La ricerca ha documentato come i soggetti abbiano discriminato e preferito spontaneamente il gruppo più numeroso secondo i limiti comunemente osservati anche nei mammiferi; la prestazione, inoltre, era soggetta al principio della distanza numerica e a quello della magnitudine (discussi nel paragrafo successivo).

Nonostante la maggior parte delle ricerche si sia rivolta prevalentemente allo studio di mammiferi e uccelli, esiste recentemente uno studio che ha focalizzato l'attenzione sugli anfibi, osservando il comportamento delle salamandre dal dorso rosso (*Plethodon cinereus*) in un compito di scelta spontanea binaria (Uller et al., 2003). I soggetti venivano inseriti singolarmente all'interno di un corridoio (Fig. 8) alle cui estremità si trovavano, in posizioni opposte, due contenitori trasparenti includenti un numero differente di moscerini della frutta (stimoli di natura alimentare).

I risultati hanno dimostrato come le salamandre fossero in grado di discriminare tanto un gruppo di due moscerini da un singolo moscerino, quanto un gruppo di tre moscerini da uno di due, avvicinandosi verso l'insieme di maggior numerosità. Viceversa, la discriminazione tra i due gruppi non avveniva quando a confronto vi erano tre elementi rispetto a quattro o quattro elementi rispetto a sei.

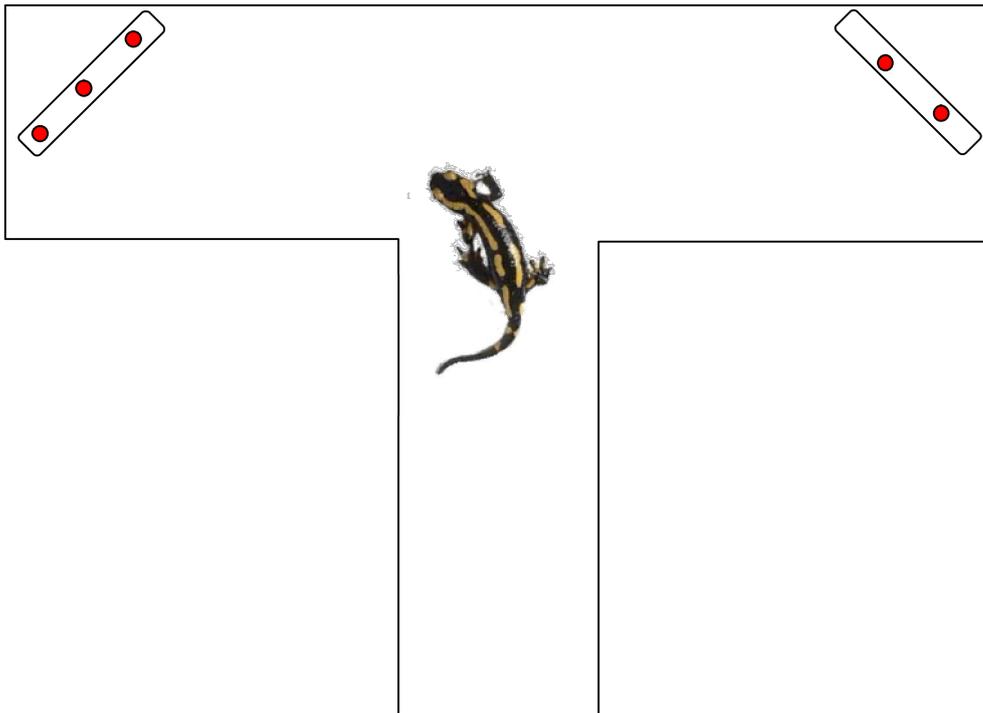


Fig. 8: *Rappresentazione schematica del setting sperimentale utilizzato da Uller e colleghi (2003) per lo studio delle competenze numeriche nelle salamandre.*

4. La ricerca cognitiva sulle competenze numeriche

La capacità di effettuare operazioni aritmetiche costituisce senza dubbio uno degli aspetti cognitivamente più complessi della ricerca in questo settore. Gelman e Gallistel (1978) hanno provato a fornire una descrizione delle componenti cognitive che sarebbero alla base di un processo di calcolo matematico. Nello specifico gli autori hanno indicato cinque principi necessari da individuare perché si possa parlare di un tale processo:

- 1) *Corrispondenza 1:1 tra item e simbolo.* Di fronte a tre oggetti, ad esempio, ad ogni oggetto deve corrispondere uno ed un solo “simbolo” numerico; per contare sarebbe quindi necessaria una corrispondenza biunivoca tra l’oggetto ed il simbolo mentale associato;
- 2) *Ordinalità.* Il soggetto indagato dovrebbe possedere la capacità cognitiva dell’ordinalità: deve, ad esempio, essere in grado di riconoscere che “3” è maggiore di “2” ma è minore di “4”;
- 3) *Cardinalità.* Sarebbe necessario poter riconoscere che il simbolo numerico che corrisponde ad esempio a “4” indica una classe di una qualunque natura di oggetti che presentano quattro elementi; se la nozione di ordinalità fa quindi riferimento alle proprietà relative di numero (in rapporto con gli altri), il concetto di cardinalità si riferisce invece alle sue proprietà assolute;
- 4) *Astrazione.* La capacità di calcolo si applicherebbe a categorie di oggetti che appartengono tanto al mondo fisico quanto a quello mentale;
- 5) *Irrelevanza dell’ordine.* Quando si contano degli elementi non è rilevante l’ordine con cui si compie tale attività. Non è importante, ad esempio, che all’elemento “X” venga associato il numero “1” o “2”: l’importante è che venga mantenuta la corrispondenza 1:1 tra item e simbolo una volta che tale associazione è stata generata.

Se la capacità di contare costituisce uno degli esempi più complessi di competenza numerica, il livello forse più elementare è rappresentato dai giudizi di numerosità relativa, al punto da essere definita una capacità “protonumerica” o “prenumerica” (Davis & Perusse, 1988). Si tratta in sostanza di quell’abilità che permette di elaborare giudizi di non eguaglianza tra due gruppi di oggetti, come la capacità di individuare in

natura quale nido contiene più uova. Tramite giudizi di numerosità relativa, ad esempio, si può stabilire che il gruppo “X” contiene più elementi del gruppo “Y”, senza tuttavia possedere alcuna conoscenza del valore assoluto degli elementi contenuti in “X” o “Y”. Al tempo stesso, se i gruppi confrontati differiscono per più di un elemento, non vi è modo di sapere se la capacità di indicare quale gruppo è più numeroso implichi una conoscenza della distanza esatta tra il numero di elementi confrontati (Fig. 9).

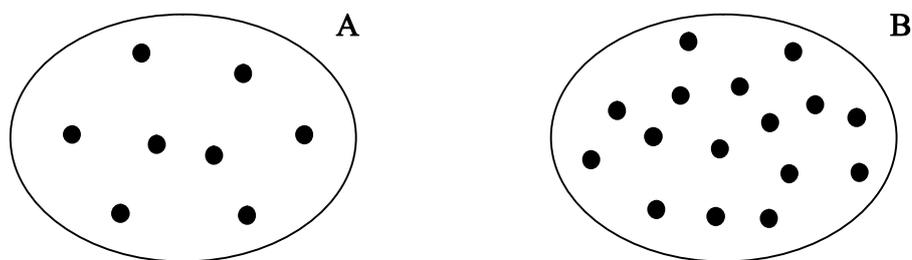


Fig. 9: È possibile arrivare alla conclusione che l'insieme B contiene più elementi di A, senza conoscere il valore assoluto di A e B, né la loro distanza numerica esatta.

Alla base di tutti i giudizi di numerosità relativa esistono due principi che sembrano risultare validi tanto negli animali quanto nell'uomo (Dehaene et al., 1998): il principio della distanza numerica ed il principio della magnitudine.

Secondo il primo, la discriminazione tra due grandezze numeriche migliora all'aumentare della distanza tra i gruppi. Così, ad esempio, è più facile discriminare quale gruppo sia più numeroso tra due gruppi composti da due e cinque elementi piuttosto che tra due insiemi composti da quattro e cinque unità. L'effetto della magnitudine afferma invece che, a parità di distanza tra due numeri, la discriminazione peggiora all'aumentare degli stessi. Risulta perciò più difficile individuare quale gruppo sia più numeroso se a confronto vengono poste dieci unità versus undici piuttosto che due versus tre, nonostante la distanza tra gli elementi delle due coppie sia sempre pari ad uno.

4.a Due meccanismi ipotizzati alla base della discriminazione numerica

Alla luce dei numerosi studi condotti in laboratorio, i ricercatori hanno avanzato l'ipotesi che vi siano due distinti meccanismi alla base della discriminazione numerica negli animali e che questi siano comuni a tutte le specie di uccelli e mammiferi, uomo incluso. Secondo il modello denominato “*object-file*”, (Trick & Pylyshyn, 1994; Kahneman et al., 1992), gli animali sarebbero in grado di rappresentare le diverse numerosità costruendo un'immagine mentale degli oggetti in questione. In questo modello gli oggetti verrebbero computati in parallelo e mantenuti contemporaneamente in un magazzino di memoria provvisoria, in maniera simile al modo in cui diversi file possono essere aperti e mantenuti parallelamente in funzione sul *desktop* di un computer: ciò permetterebbe la risoluzione di compiti matematici anche molto precisi (come individuare il gruppo più ampio tra due insiemi che distano di un'unità) ma inevitabilmente circoscritti ad un numero di elementi piuttosto limitato, un massimo di 3 o 4 unità (Uller et al., 2003; Hauser et al., 2000).

Secondo il modello dell'accumulatore (Meck & Church, 1983), invece, ogni oggetto verrebbe rappresentato come un impulso dal sistema nervoso centrale; il sistema cognitivo accumulerebbe poi i segnali ottenuti dalla visione di ciascuno stimolo per trasferire l'informazione alla memoria a lungo termine; in tale luogo, infine, verrebbe assegnata un'etichetta al livello complessivo di impulsi raggiunti in questo ipotetico accumulatore. L'accumulatore opererebbe registrando eventi, una “goccia” per ogni evento. Numeri diversi sarebbero quindi rappresentati da livelli diversi; tuttavia, se la distanza tra due di questi è sottile, può succedere che ricadano all'interno della stessa etichetta, rendendo difficile la discriminazione tra le due quantità. Tale sistema non sarebbe quindi preciso in quanto non riuscirebbe a rappresentare il livello esatto di impulsi; tuttavia, a differenza del meccanismo *object-file*, permetterebbe di distinguere anche tra numerosità molto grandi, purché vi sia adeguata distanza numerica tra i gruppi da discriminare, visto il margine di imprecisione del sistema.

A riprova dell'esistenza di due meccanismi indipendenti di discriminazione numerica vi è il fatto che la maggior parte della letteratura esistente sulle abilità matematiche spontanee di animali e bambini in età pre-verbale documenta una capacità di individuare l'insieme più numeroso sino ad un massimo di 3-4 elementi quando i gruppi confrontati

distano di una sola unità (Feigenson et al., 2002a; Hauser et al., 2000). Alla base di questa discriminazione potrebbe esservi un meccanismo *object-file* basato su una corrispondenza uno ad uno tra l'oggetto ed il simbolo numerico rappresentato nella mente del soggetto, ma limitato ad un numero piuttosto circoscritto di elementi. Per la discriminazione invece di numerosità maggiori di quattro potrebbe intervenire un secondo sistema (l'accumulatore), in grado di discriminare anche tra insiemi molto ampi purché la distanza tra questi sia notevole. È noto infatti come la discriminazione tra grandi numerosità possa avvenire nei bambini di 6 mesi solo a patto di avere un'adeguata distanza numerica tra i gruppi confrontati, come il caso di un confronto tra 8 e 16 elementi (il cui rapporto è pari a 1:2), in accordo con la legge psicofisica di Weber (Lipton & Spelke, 2003; Xu & Spelke, 2000). Una delle prove più sostanziali a favore dell'esistenza di due meccanismi differenti è stata documentata recentemente da Feigenson e Carey (2005), dal cui studio è emerso come bambini di 11 mesi di vita fallissero nella discriminazione tra 1 e 4, nonostante il rapporto numerico sia comunemente facile da discriminare per grandi quantità: questo confermerebbe l'esistenza di un sistema per grandi numerosità che fa riferimento al rapporto tra i gruppi, e la contemporanea presenza di un secondo sistema specializzato all'analisi di piccole numerosità dove il rapporto relativo tra gli insiemi confrontati è ininfluente.

4.b Lo studio dei fenomeni percettivi correlati alla discriminazione numerica

Anche quando un soggetto sperimentale si è dimostrato in grado di individuare quale tra due insiemi contiene più elementi, non è possibile tuttavia concludere biunivocamente che alla base di tale discriminazione vi sia un reale meccanismo di calcolo matematico. Diverse componenti percettive infatti covariano positivamente con la numerosità degli elementi.

Se ad esempio si osservano gli insiemi presentati in figura 9 è possibile concludere, attraverso un processo di addizione degli elementi, come l'insieme A sia costituito da un numero maggiore di unità rispetto al B (10.a); al tempo stesso la sommatoria dell'area che compone gli elementi dell'insieme A è maggiore di B (10.b), così come l'area complessiva che occupano i due insiemi nello spazio (10.c).

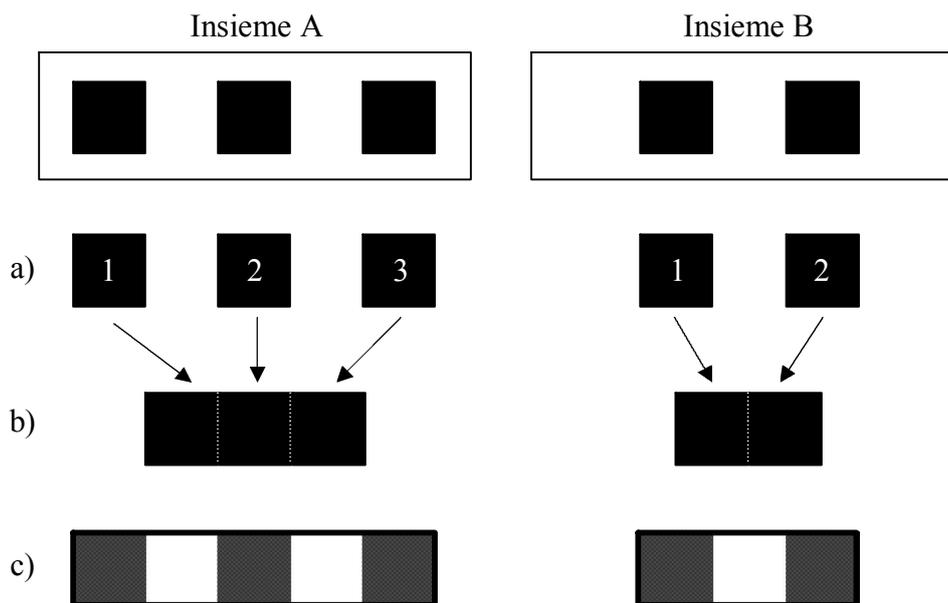


Fig. 10: *La capacità di stimare quale tra due insiemi sia il più numeroso può avvenire sia attraverso un reale meccanismo di calcolo numerico (a), sia attraverso l'osservazione di fattori come l'area degli stimoli (b) o lo spazio complessivo da essi occupato (c) che possono fornire indicazioni indirette della numerosità.*

È possibile giungere quindi alla medesima conclusione ($A > B$) attraverso la combinazione di questi tre fattori o anche facendo riferimento solo ad uno di essi. Qualora gli stimoli utilizzati siano esseri viventi (come il caso di numerose ricerche etologiche dove ai soggetti vengono presentati come stimoli conspecifici o potenziali prede) anche la quantità di movimento dei gruppi-stimolo può fornire suggerimenti immediati su quale sia l'insieme più ampio. Ad esempio nel caso della ricerca condotta da Uller e collaboratori (2003) sulle salamandre, non è possibile concludere che alla base delle scelte dei soggetti vi fosse una reale capacità di calcolo: altri fattori percettivi potrebbero aver suggerito la numerosità degli elementi. È noto che, durante il comportamento di cattura della preda, il sistema visivo degli anfibi risponde quasi esclusivamente a stimoli in movimento (Robins et al., 1998). Nei gruppi numerosi di moscerini è più probabile che vi sia uno o più individui che si stiano muovendo. In un gruppo di tre elementi, ad esempio, la probabilità che il movimento di uno dei tre moscerini attiri la salamandra è maggiore del gruppo di due: in questo caso il gruppo di tre elementi verrebbe preferito alla luce della salienza percettiva dei singoli elementi e non per la sua numerosità complessiva. Una recente ricerca condotta sui tamarini

documenta come la tendenza a fare affidamento a variabili percettive in presenza di stimoli alimentari prevalga spontaneamente su un meccanismo invece basato su un processo di calcolo matematico dei singoli elementi (Stevens et al., 2007), suggerendo come in natura l'utilizzo di indizi strettamente numerici potrebbe non essere il sistema prevalentemente usato.

Si rende quindi necessario in questo tipo di ricerche la realizzazione di procedure in grado di controllare i fattori percettivi, chiamati in letteratura “variabili continue” (Brannon et al., 2006; Clearfield & Mix, 2001). In mancanza di tale controllo, si è soliti distinguere una generica discriminazione tra “quantità” (dove l'esatto meccanismo non viene specificato e potrebbe risiedere nell'affidamento a variabili continue) da una più specifica discriminazione “numerica” (dove invece è stata appurata l'esistenza di un sistema di calcolo numerico). Un modo ad esempio per controllare che il modello sperimentale interessato sia in grado di distinguere il gruppo più grande sulla base di un processo di addizione 1 a 1 degli elementi piuttosto che in base a componenti come l'area degli stimoli potrebbe essere ad esempio quello di pareggiare l'area complessiva di questi (Fig. 11).

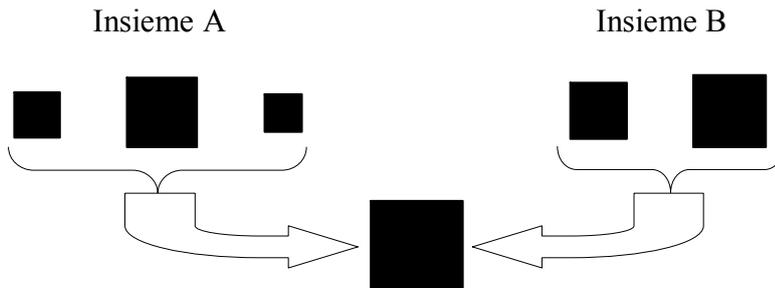


Fig. 11: *Modificando la dimensione degli stimoli (la quantità cioè di “nero”) è possibile controllare un fattore visivo come l'area totale degli stimoli.*

Il controllo delle variabili percettive ha avuto inizio nelle ricerche condotte in ambito cognitivo nei bambini nei primi mesi di vita: Xu e Spelke (2000) hanno dimostrato come infanti di sei mesi siano in grado di discriminare tra grandi numerosità quando altre variabili estranee sono controllate, quali la forma e la dimensione degli stimoli. La ricerca è stata condotta tramite il paradigma dell'abituazione-disabituazione: inizialmente i soggetti venivano continuamente esposti a diversi gruppi di oggetti che presentavano diverse forme e posizione nello spazio, mentre la numerosità restava la

medesima (ad esempio 8 unità). Una volta osservato un calo nell'interesse da parte dei bambini (registrabile nel tempo di fissazione degli stimoli) veniva presentato un insieme di diversa numerosità (ad esempio 16 elementi). È evidente come una variabile come la forma complessiva che si può ricavare da 8 elementi poteva essere cruciale nella risposta dei soggetti, così come la sommatoria dell'area occupata dagli stimoli avrebbe potuto suggerire una stima approssimativa della numerosità degli elementi. Al fine, quindi, di evitare che queste componenti percettive potessero influenzare la risposta sono state tenute sotto controllo attraverso la realizzazione di numerosi set di stimoli composti da elementi di diversa forma e collocati in punti differenti dello spazio, così che nessun'altra regola non numerica potesse essere facilmente applicata.

Flombaum e collaboratori (2005) hanno effettuato simili esperimenti di controllo nella discriminazione numerica dei macachi rhesus. Gli sperimentatori inserivano delle arance in contenitori posti davanti ai soggetti, registrando il tempo di osservazione nei confronti di eventi matematicamente corretti e non. Per verificare se le scimmie basassero la loro discriminazione su componenti numeriche piuttosto che su variabili percettive, quali la lunghezza del contorno o il volume complessivo, venivano adoperate fette di arancia di taglie diverse. Come visibile in figura 12, l'area totale occupata da 4 frutti corrispondeva indicativamente a quella occupata da 8 fette piccole e 6 pezzi di maggiori dimensioni.



Fig. 12: *Stimoli usati da Flombaum e collaboratori (2005) per il controllo delle variabili continue.*

5. La discriminazione di numerosità nei pesci

Come accennato in precedenza, esiste un solo lavoro che ha indagato le competenze numeriche in organismi a sangue freddo. La ricerca sulle salamandre suggerisce come una rudimentale discriminazione tra diverse quantità non presupponga, come *conditio sine qua non*, un encefalo sviluppato come quello in possesso di mammiferi e uccelli. Lo studio della cognizione numerica non ha ancora rivolto, tuttavia, la propria attenzione ai pesci, nonostante esistano diverse ragioni per ipotizzare che sia adattativo anche per organismi acquatici disporre di elementari meccanismi in grado di stimare la numerosità degli elementi presenti nel loro ambiente. Allo stato attuale la maggior parte delle ricerche hanno focalizzato il proprio interesse quasi esclusivamente sui fattori ambientali che determinano una scelta sociale verso gruppi di conspecifici di diversa numerosità.

5.a Vantaggi e svantaggi della vita di gruppo

La ragione che spinge gli animali ad aggregarsi in gruppi è stata per gli etologi oggetto di discussione per molti decenni. Alla base delle scelte sociali osservate nel regno animale vi è infatti una serie di vantaggi ed opportunità che variano in funzione del contesto. I potenziali benefici che la vita di gruppo offre includono l'aumento della vigilanza, la diluizione del rischio di essere vittime di predatori, la maggiore possibilità di trovare risorse alimentari e la possibilità di sviluppare strategie di difesa di gruppo (Alcock, 2001).

Numerosi studi hanno messo in evidenza come il rischio di predazione sia sostanzialmente uno dei fattori più importanti nel favorire una vita gregaria. Sembra, infatti, che vivere insieme ad altri individui migliori il monitoraggio dell'ambiente. La vita di gruppo aumenta la capacità di sorveglianza. Ad esempio nello struzzo (*Struthio camelus*) gli individui in branco monitorano a turno l'ambiente con la conseguenza che, passando meno tempo a guardarsi intorno in cerca di predatori, riescono a dedicare più tempo al foraggiamento (Bertram, 1980). Per molti predatori il successo della caccia dipende dalla sorpresa ma, se la preda riesce a scorgere il pericolo in anticipo, il

predatore ha meno probabilità di catturarla. In molti casi, più grande è il gruppo di animali che vivono insieme, maggiore è la probabilità che un individuo stia all'erta quando un potenziale predatore è in avvicinamento (Krebs & Davies, 2002). Un esempio di comportamento cooperativo al riguardo lo ritroviamo nel richiamo d'allarme del citello di Belding (*Spermaphorus citellus*). Questi mammiferi, una volta avvistato un predatore, cercano un luogo sicuro ove ripararsi, e nel corso di questa fuga emettono richiami caratteristici costituiti da un sibilo molto intenso. Quando altri citelli sentono questo richiamo d'allarme si dirigono verso il riparo più vicino (Sherman, 1985).

Un altro vantaggio della vita sociale è dato dal cosiddetto “effetto diluizione”. I membri del gruppo ottengono un vantaggio semplicemente riducendo la probabilità che il singolo individuo venga attaccato da un eventuale predatore (Foster & Treherne, 1981). In sostanza, se ad ogni attacco un predatore è in grado di minacciare un numero di individui minore della quantità totale di elementi del gruppo, la probabilità di essere predato diminuisce con l'aumentare del numero di individui (Bertram, 1978). Ad esempio i cavalli allo stato semi-brado in Camargue sono ripetutamente disturbati nei mesi estivi dalle punture della mosca tabanide e si è osservato come, al fine di contrastare questo problema, tendano ad unirsi con maggiore frequenza e formare gruppi numerosi, riducendo la probabilità per i singoli individui del gruppo di essere punti (Duncan & Vigne, 1979). L'effetto diluizione sembra essere la causa della notevole concentrazione delle farfalle monarca nelle regioni costiere della California e nel Messico centrale: quanto più grande è il gruppo di farfalle in zona di svernamento, minore è la probabilità dei singoli di essere predati dagli uccelli (Calvert et al., 1979).

Inoltre l'attacco di un predatore può spesso risultare meno efficace per la presenza di molteplici bersagli. Questo fenomeno, definito dagli studiosi “effetto confusione”, può ridurre la probabilità di essere catturati (Milinski, 1979). Nel comportamento antipredatorio dei citelli di Belding, Sherman (1985) ipotizza che il primo animale che riesce ad avvistare un predatore in arrivo potrebbe divenire un potenziale bersaglio perché, mettendosi in fuga, si renderebbe particolarmente evidente alla vista del predatore a meno che non emetta contemporaneamente un fischio d'allarme, creando così un effetto di confusione generalizzata con tutti gli altri membri del gruppo (i quali hanno molte più garanzie di salvezza nel caso in cui reagiscano al richiamo rispetto a

quelle che avrebbero se lo ignorassero). Tutti i membri del gruppo riescono così a coordinare la fuga in modo che ognuno tragga vantaggio dalle azioni degli altri.

È stato recentemente documentato al riguardo, in condizioni di laboratorio, come il tempo necessario per raggiungere delle prede (insetti appartenenti all'ordine dei coleotteri) da parte di due diversi predatori, gechi (*Eublepharis macularius*) e scimmie (*Callithrix jacchus*), aumenti significativamente quando i coleotteri vivono in gruppo piuttosto che isolatamente, nonostante non vi sia in entrambi i casi alcuna possibilità per i coleotteri di evitare l'impatto con i predatori (Schradin, 2000). Analogamente il comportamento di caccia dei cefalopodi è negativamente influenzato dal movimento collettivo delle possibili prede che vivono in gruppo, impedendo al predatore di focalizzare la sua attenzione su un singolo bersaglio (Neill & Cullen, 1974).

Inevitabilmente la vita sociale comporta anche una serie di svantaggi come un aumento della competizione all'interno del branco per il cibo, per il partner sessuale, per i siti di nidificazione o per altre risorse limitate, sino al rischio di contrarre malattie contagiose, parassiti o di subire sfruttamento delle cure parentali ed infanticidi (Alcock, 2001). Con l'aumentare delle dimensioni del gruppo aumenta la competizione per le risorse e decrescono i rischi di essere predati (Alexander, 1974): questo *trade-off* è stato ampiamente investigato nei pesci (Pitcher & Parrish, 1993), in quanto costituiscono un ottimo modello sperimentale per studiare le scelte sociali nel Regno Animale data la loro tendenza a vivere in banchi (Morgan, 1988; Shaw, 1978).

5.b La vita sociale nei pesci teleostei

Diverse ricerche hanno documentato come anche numerose specie di pesci manifestino comportamenti sociali e vivano in aggregati di conspecifici di dimensioni variabili in funzione del contesto. Pitcher e Parrish (1993) distinguono al riguardo due tipi di aggregazioni: “*shoal*” e “*school*”. “*Shoal*” è definito come ogni generico gruppo di pesci legato da attrazione sociale, mentre per “*school*” si intende un gruppo che presenta nuoto sincronizzato e polarizzato. Il comportamento nella seconda condizione richiede un alto livello di organizzazione da parte dei membri del banco.

Quanto esposto nel paragrafo precedente è anche alla base della formazione dei banchi. La minaccia di predazione costituisce un fattore determinante per la compattezza e la coesione di un gruppo. In una specie appartenente alla famiglia dei Cyprinidae (*Phoxinus phoxinus*), ad esempio, si è osservato come un gruppo controlli l'ambiente circostante in modo più efficace dei singoli individui in modo poter avvistare più rapidamente un predatore (Magurran et al., 1985). La vigilanza, quindi, migliora all'aumentare della dimensione del gruppo. All'ampliamento del numero di individui si associa anche una minor probabilità per il singolo di essere avvistato da un predatore, come dimostrato nel ciprinide *Pimephales notatus* in presenza di un predatore naturale quale il persico trota, in accordo con l'effetto diluizione (Morgan & Colgan, 1987). Se il gruppo poi è molto numeroso e il comportamento degli individui che lo compone è sincronizzato, il nuoto di gruppo confonde il predatore, riducendo il successo della sua azione (Krakauer, 1995; Landeau & Terborgh, 1986). L'attacco di uno spinarello (*Gasterosteus aculeatus* L.) ad un gruppo di dafnie (*Daphnia* sp.) risulta meno efficace per la presenza di molte prede (Milinski, 1979); analogamente l'efficienza nel foraggiamento degli avannotti di salmone atlantico (*Salmo salar*) peggiora all'aumentare della disponibilità di zooplankton (Browman & Marcutte, 1987).

Gli esempi sopra esposti costituiscono delle prove dirette del vantaggio di nuotare in aggregati di grandi dimensioni al fine di ridurre i rischi associati alla predazione; indicazioni indirette provengono invece dalle osservazioni condotte sulle dimensioni dei banchi in ambienti che presentano una diversa densità di predatori. È noto, ad esempio, come in diversi fiumi di Trinidad gruppi di *Poecilia reticulata* vivano in banchi più fitti in zone ricche di predatori rispetto agli individui abitanti fiumi con una minor quantità di predatori (Seghers, 1974).

Per quanto concerne gli studi condotti in laboratorio è stata documentata l'esistenza di preferenze spontanee verso gruppi di conspecifici di diversa numerosità in funzione del contesto. Hoare e collaboratori (2004) hanno osservato il comportamento di aggregazione nel ciprinide *Fundulus diaphanus* misurando la dimensione dei gruppi in quattro diverse condizioni: presenza di uno stimolo olfattivo di natura alimentare; presenza del ferormone d'allarme prodotto dalla cute di pesci feriti; presenza combinata di stimolo alimentare e del ferormone d'allarme; condizione di controllo senza alcuna stimolazione olfattiva. I risultati della ricerca dimostrano come, in presenza di una

potenziale minaccia, i soggetti tendessero a formare gruppi di grandi dimensioni; viceversa, in presenza di uno stimolo alimentare, si osservava la formazione di gruppi di piccole dimensioni al fine di ridurre la competizione per il cibo.

Hager e Helfman (1991) hanno indagato le scelte spontanee nel ciprinide *Phimephales promelas*, sottoponendo i soggetti ad un test di scelta di fronte a gruppi di conspecifici di diversa numerosità in assenza ed in presenza di un predatore. Quando tra le due numerosità la distanza era ampia (15 pesci) ed uno dei due banchi era relativamente piccolo, la scelta verso il gruppo più numeroso era netta. Al contrario, quando le numerosità presentate erano ampie la scelta verso uno dei due gruppi era meno evidente, anche quando la differenza tra i due era sempre pari a 15 unità (ad esempio, si osservava una spiccata preferenza in 3 vs 18 e 8 vs 23 mentre nessuna scelta significativa in 13 vs 28). La presenza di un predatore determinava inoltre un incremento del tempo trascorso verso i gruppi più numerosi.

Pritchard e collaboratori (2001) hanno indagato invece l'influenza del tipo di attività all'interno di gruppo in un compito di scelta binaria spontanea nel pesce zebrino *Danio rerio*. Nella loro ricerca gli autori hanno posto a confronto gruppi di due e quattro esemplari per indagare l'esistenza di una eventuale preferenza spontanea verso il gruppo più o meno numeroso. I risultati mostrano come i soggetti preferissero avvicinarsi al gruppo di maggiore numerosità. Tuttavia, se veniva alterata l'attività di uno dei due gruppi (aumentando o diminuendo la temperatura dell'acqua nelle vasche contenenti i pesci stimolo), la scelta dei soggetti ricadeva sul gruppo più attivo anche se meno numeroso. Sono state avanzate diverse ipotesi a riguardo: a maggiore attività potrebbe corrispondere una maggiore visibilità e quindi attrattiva sociale del gruppo; nuotare vicino ad un pesce più attivo, poi, potrebbe offrire maggiori vantaggi, quali trovare cibo più rapidamente o confondere più efficacemente i predatori (Reebs & Gallant, 1997).

Le caratteristiche fenotipiche dei componenti di un gruppo costituiscono un ulteriore fattore importante nel determinare le preferenze sociali. Se un membro del gruppo devia dal comportamento comune o ha caratteristiche fenotipiche diverse dagli altri conspecifici sarà più facile per il predatore focalizzarsi su quell'individuo. Quindi per il soggetto "*odd looking*" (per quanto concerne aspetti come dimensione, comportamento, direzione e velocità di nuoto) aumenterà il rischio di essere predato (Landeau & Terborgh, 1986). Per minimizzare tale rischio, vi sono evidenze sperimentali che il

singolo individuo preferisca congiungersi ad un gruppo nel quale le dimensioni dei conspecifici che ne fanno parte e il loro comportamento assomigliano il più possibile a quelle del soggetto in questione (Mathis & Chivers, 2002).

6. Obiettivi della ricerca

Gli studi qui citati suggeriscono diverse ragioni per le quali potrebbe essere adattativo per i pesci possedere la capacità di distinguere tra diverse numerosità, ciononostante non si osserva in letteratura nessun tentativo sistematico di fare luce sui meccanismi cognitivi alla base della comprovata abilità nel selezionare gruppi di conspecifici in funzione del contesto ecologico.

La presente ricerca si propone quindi di indagare le competenze numeriche dei pesci usando come modello sperimentale il teleosteo *Gambusia holbrooki*, un pecilide le cui femmine conducono vita gregaria; nello specifico tale studio si suddivide in due rami: nella prima sezione sono state osservate le abilità numeriche spontanee messe in atto dalle femmine di *Gambusia holbrooki* in due contesti ecologici differenti. Inizialmente è stato messo a punto un test di scelta spontanea verso gruppi di conspecifici che differivano in numerosità in presenza di un maschio sessualmente attivo. Come ampiamente discusso nel paragrafo 2.1.a, in questa specie l'assillo sessuale operato dal maschio è intenso e determina alti costi per le femmine. I maschi cercano di frequente di copulare forzatamente e senza la collaborazione della femmina, che non necessita di un numero elevato di accoppiamenti per ottimizzare la propria fitness. È stato recentemente dimostrato come le femmine di *G. holbrooki* manifestino una preferenza per gruppi di femmine di maggior numerosità quando assillate da un maschio sessualmente attivo (Agrillo et al., 2006) al fine di ridurre in maniera ottimale il numero di tentativi che il maschio compie nei loro confronti. La tendenza spontanea, quindi, a preferire gruppi di femmine di maggior dimensione numerica come strategia di evitamento del maschio è stata utilizzata per condurre una prima verifica sperimentale dei possibili limiti nella discriminazione di diverse quantità.

Nel tentativo di indagare i possibili vantaggi nel possedere abilità numeriche in diversi contesti ecologici, la ricerca è stata proseguita ed ampliata in un secondo test di scelta spontanea. Come discusso nel paragrafo 5.b, è noto in letteratura come molte specie sociali esibiscano una preferenza verso gruppi di conspecifici di maggior numerosità quando inseriti in un ambiente potenzialmente pericoloso, al fine di ridurre in maniera ottimale i possibili rischi di predazione. Tale tendenza è stata quindi utilizzata per indagare le competenze numeriche del modello sperimentale in questione:

i soggetti venivano inseriti in un ambiente poco familiare dove veniva offerta una scelta verso gruppi di conspecifici di diversa numerosità, con l'assunto di fondo che – qualora i soggetti fossero stati in grado di individuare l'insieme più numeroso – ci saremmo aspettati che questi trascorressero più tempo vicino tale gruppo. L'ultima parte di questa ricerca si proponeva di verificare se alla base delle scelte spontanee i pesci utilizzassero realmente indicatori numerici piuttosto che altre caratteristiche percettive degli stimoli (come il movimento totale dei conspecifici oppure l'area visiva occupata da questi).

La seconda parte dell'intero progetto ha utilizzato, al contrario, tecniche di addestramento. Stimoli bidimensionali costituiti da gruppi di 2 e 3 elementi sono stati utilizzati per insegnare una regola discriminativa che fosse basata sulla numerosità degli elementi presenti. I soggetti potevano raggiungere altri conspecifici solamente attraversando un corridoio associato alla numerosità da rinforzare, imparando ad evitare un secondo corridoio identico al precedente associato alla numerosità non rinforzata. In questa fase, variabili che si erano rivelate importanti nei test di scelta spontanea sono state rigidamente controllate, al fine di indagare se i pesci possono distinguere tra le numerosità presentate senza far riferimento alle componenti visive indagate nella ricerca precedente. Infine i soggetti sono stati addestrati a distinguere tra un gruppo di 2 ed uno di 3 elementi fornendo loro la possibilità di imparare qualunque regola fosse più congeniale: successivamente sono stati effettuati dei test di controllo per vedere su quale meccanismo i pesci fondassero le proprie scelte e se vi fosse un'eventuale gerarchia nelle preferenze relative agli indicatori percettivi usati per la discriminazione di quantità.

PARTE SPERIMENTALE

1. La specie modello

Gambusia holbrooki è un teleosteo d'acqua dolce appartenente alla famiglia dei Pecilidi originario del Nord America (Fig. 13). La sua originaria zona di diffusione si estende dal New Jersey alla Florida e dal bacino del Messico al sud della Georgia. *G. holbrooki* è stata introdotta in Italia circa un secolo fa (Dulzetto, 1928) in diverse zone malariche a scopo prevalentemente antianofelico. Grazie alla sua grande adattabilità oggi è largamente diffusa in tutti i continenti fatta eccezione dell'Antartide. A seguito della sua ampia distribuzione e la relativa facilità di gestione in cattività è diventato uno dei modelli sperimentali di ricerca comunemente utilizzati nello studio della biologia e del comportamento dei teleostei (Hoysak & Godin, 2007; Smith, 2007). Il vasto utilizzo nella ricerca di laboratorio contrasta paradossalmente con il nome attribuito a questa specie: il termine "gambusia" infatti deriva da una modificazione della parola cubana "*gambusino*" usata per indicare una qualsiasi cosa priva di valore o significato. Agli inizi del Novecento, la specie è stata inserita nei piani di controllo delle zanzare, data la loro tendenza a nutrirsi di larve di zanzare: al nome *Gambusia* è stata quindi aggiunta anche l'etichetta inglese "*mosquitofish*", che rappresenta oggi il nome più comune con il quale la specie è nota in ambito internazionale.

Nonostante la sua adattabilità le permetta di occupare ambienti differenti, sembra che prediliga corsi d'acqua poco profondi, circa 8-15 cm di profondità. Può essere osservata nuotare lungo la superficie dell'acqua tanto di giorno quanto di notte; l'attività di foraggiamento, al contrario, si osserva prevalentemente durante la giornata con picchi al mattino ed al tramonto.

La crescita degli individui si suddivide in tre fasi: il primo periodo ricopre tutto il tempo in cui le uova si sviluppano sino al completamento dell'embrione e la successiva nascita. Il periodo di gestazione dura circa 22-25 settimane, ma può protrarsi altri 15-50 giorni in base alla temperatura dell'acqua, la stagione ed il luogo (Lloyd et al., 1986). Nel periodo successivo gli esemplari non presentano caratteristiche sessuali evidenti e vengono catalogati come soggetti giovani o immaturi. Per i maschi tale periodo può oscillare dai 18 giorni alle 8 settimane, ma sono stati osservati anche periodi più lunghi di circa 8 mesi (Trendall, 1982); le femmine invece sono immature in una fascia che può coprire dai 18 giorni alle 10 settimane, ma anche questo stadio può protrarsi nel

tempo se ad esempio la temperatura è bassa (Vondracek et al., 1988). Nella fase finale, infine, i tratti ed i comportamenti sessuali sono marcati e gli individui sono classificati come “adulti”. In questa specie si osserva un dimorfismo sessuale inverso. I maschi risultano visibilmente più piccoli delle femmine e una volta raggiunta la maturità sessuale, la loro crescita si arresta o si riduce quasi del tutto; al contrario, le femmine continuano a crescere per tutta la loro vita.



Fig. 13: Femmine di *Gambusia holbrooki*.

Le dimensioni corporee di questa specie sono molto variabili: si osserva infatti un range che va da 1 cm sino a 5 cm. La dimensione corporea degli individui dipende in larga parte da caratteristiche ambientali, come la temperatura dell’acqua, la salinità, il tipo di dieta, la frequenza di cibo e la densità dei conspecifici. La loro colorazione è prevalentemente argentea, anche se essa è suscettibile di cambiamenti in funzione dell’illuminazione ambientale. È stato ad esempio documentato come individui mantenuti per una settimana in un ambiente buio risultino più scuri di altri conspecifici allevati in un ambiente illuminato; inoltre se individui posti in un ambiente buio vengono trasferiti in un altro più luminoso la loro colorazione si modifica in funzione del contesto in cui si trovano; lo stesso avviene nel caso opposto di trasferimento da un ambiente luminoso ad uno più buio (Sumner, 1934).

Per quanto concerne il comportamento, *Gambusia holbrooki* si riunisce frequentemente in gruppi: mentre il comportamento dei maschi è variabile e fortemente influenzato dalla presenza di potenziali partner nel gruppo, le femmine formano in natura gruppi variabili che possono andare da 2 a 10 o più individui e si possono incontrare aggregati composti da sole femmine (Bisazza & Marin, 1995). È noto come *G. holbrooki* sia aggressiva verso altre specie: tale comportamento si traduce in minacce e attacchi verso specie rivali; a volte questa aggressività si osserva anche all’interno del gruppo di conspecifici, con il risultato che gli individui di grandi dimensioni tendono a diventare dominanti rispetto agli altri (Bisazza & Marin, 1991). Sembra che alla base di tale comportamento non vi sia una necessità di difendere un territorio, quanto un mantenimento delle gerarchie all’interno dei gruppi (Pyke, 2005). Ciononostante si

osserva frequentemente come la specie si muova in gruppi coesi, senza che l'aggressività intra-specifica possa diventare causa di disgregazione sociale (Al-Daham et al., 1977).

2. Progetto 1.a. Osservazione del comportamento spontaneo di femmine di *G. holbrooki* in presenza di un maschio sessualmente attivo

2.1. Il conflitto tra i sessi negli animali

Oltre alle tradizionali forme di corteggiamento osservate tra maschi e femmine esiste in natura una forma di coercizione sessuale in cui il maschio mette in atto comportamenti che hanno lo scopo di costringere la femmina ad accoppiarsi con lui (Smuts & Smuts, 1993). Tre sono le principali forme di coercizione sessuale (Clutton-Brock & Parker, 1992): la copula forzata (nella quale il maschio usa la sua superiore forza fisica per costringere la femmina all'accoppiamento), l'intimidazione (nella quale i maschi puniscono le femmine che rifiutano l'accoppiamento) e l'*harassment* sessuale (nel quale i maschi fanno numerosi tentativi di accoppiamento con la femmina fino alla realizzazione di questo).

Nel caso della copula forzata, il maschio insegue la femmina e, una volta raggiunta, la costringe ad accoppiarsi (Smuts & Smuts, 1993). Un esempio è rappresentato dall'orango (Mitani, 1985). Casi simili di copula forzata sono stati osservati in altri Vertebrati come anatre ed altri uccelli (Westneat et al., 1990; McKinney et al., 1983) così come in molti Invertebrati (Arnqvist, 1989; Thornhill, 1980).

La seconda forma di coercizione sessuale è rappresentata dall'intimidazione e dalla punizione. In molte specie, i maschi puniscono le femmine che rifiutano l'accoppiamento o che si avvicinano ad altri maschi con varie forme di violenza fisica (Smuts & Smuts, 1993; Westneat et al., 1990). I maschi del cervo rosso (*Cervus elaphus*) ad esempio colpiscono le femmine con le proprie corna (Clutton-Brock et al., 1992). L'intimidazione è una forma di coercizione sessuale caratteristica di specie animali che vivono in gruppi con la presenza di più maschi, mentre è raramente osservata in specie monogame o in specie che vivono in harem dove un unico maschio difende un intero gruppo di femmine.

La terza forma di coercizione sessuale è rappresentata dall'*harassment* (o assillo sessuale). In questo caso il maschio, individuata la femmina, tenta ripetutamente di copulare fino al punto che essa cede, in quanto per la femmina resistere di continuo

comporterebbe costi più elevati (Thornhill & Alcock, 1983). Nella farfalla tartaruga i maschi corteggiano le femmine con insistenza colpendole ripetutamente con colpi di antenna finché queste non cadono nella vegetazione. Successivamente il maschio le segue e può così attuare la copulazione.

La strategia dell'*harassment* presenta potenziali costi per entrambi i sessi in termini di energia spesa, aumento del rischio di predazione e diminuzione del tempo dedicato al foraggiamento. Alcuni di questi costi gravano sia sui maschi che sulle femmine, ma, soprattutto nelle specie in cui il maschio è più grande della femmina i costi dell'*harassment* gravano maggiormente su queste ultime. Per esempio nell'elefante marino il maschio può arrivare a pesare fino ad otto volte più della femmina la quale, durante la fase di accoppiamento, non è infrequente la possibilità di essere schiacciata (Le Boeuf & Mesnick, 1991).

2.1.a L'*harassment* nei pecilidi

I pesci della famiglia dei pecilidi costituiscono un modello sperimentale di ricerca comunemente utilizzato nello studio dei conflitti sessuali nei pesci: si tratta di specie vivipare a fecondazione interna; di norma l'attività sessuale dei maschi è molto intensa ed in alcune specie, durante la stagione riproduttiva, i maschi producono un tentativo di accoppiamento per minuto (Houde, 1997). La femmina, invece, è in grado di trattenere per diversi mesi lo sperma del maschio ed un solo accoppiamento può garantire un numero di figli sufficiente per un'intera stagione riproduttiva. Questo tasso di attività sessuale così elevato presenta dei costi soprattutto per le femmine. In *Poecilia reticulata* il corteggiamento da parte dei maschi espone la femmina a maggiore rischio di predazione. I maschi, infatti, sono molto colorati e con i loro display attraggono i predatori che tuttavia catturano preferibilmente le femmine, essendo quest'ultime più grandi e più appetibili dei maschi. Anche la capacità di procacciarsi il cibo da parte delle femmine diminuisce in presenza di un maschio sessualmente attivo (Magurran & Seghers, 1994).

Tra i pecilidi che adottano come strategia d'accoppiamento l'*harassment* sessuale, *Gambusia holbrooki* rappresenta un tradizionale oggetto di studio da parte dei

ricercatori. In questa specie non si osserva alcun tipo di corteggiamento (Bisazza, 1993) e il tasso di successo dei tentativi maschili è inferiore all'1%.

Come in altri pecilidi, la fecondazione è interna (Constantz, 1989); nel maschio la pinna anale si è modificata nel corso dell'evoluzione in un organo copulatore, il

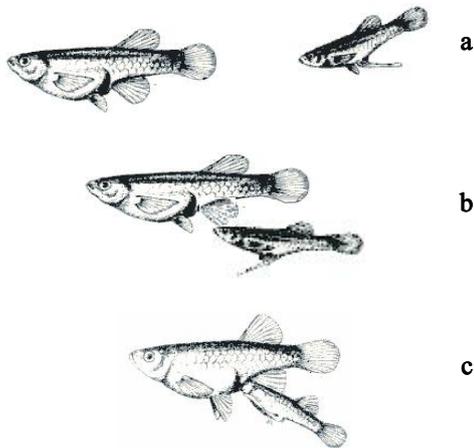


Fig. 14: *Dinamica dell'accoppiamento in G. holbrooki. Inizialmente il maschio esce dal campo visivo della femmina (a); una volta posizionatosi dietro di lei si avvicina (b) e attraverso la ruotazione in avanti del gonopodio trasferisce la spermatozeugmata nel poro genitale della femmina (c).*

gonopodio, originatosi dall'allungamento ed ispessimento di alcuni raggi della pinna stessa. Il gonopodio è normalmente rivolto all'indietro, ma durante i tentativi di copulazione esso viene portato in avanti in direzione dell'apertura genitale della femmina; attraverso quest'organo il maschio può immettere i propri spermatozoi nel gonoporo femminile o depositarli all'esterno, sull'orifizio genitale della femmina (Fig. 14). Lo sperma viene conservato nelle ovaie e nel tratto genitale della femmina e un'unica copula può dare luogo a più parti che si susseguono ad un mese di distanza l'uno dall'altro. Per i

maschi, inoltre, è più vantaggioso accoppiarsi nei giorni successivi al parto, perché la femmina produce un lotto di uova subito dopo la nascita dei piccoli.

La prolungata attività sessuale dei maschi comporta alti costi per le femmine. Recentemente è stato documentato come l'*harassment* dimezzi l'efficienza con cui una femmina di *G. holbrooki* riesce a procacciarsi cibo (Pilastro et al., 2003). È stato documentato inoltre come la presenza di altre femmine nel gruppo riduca i costi associati all'*harassment*. Tale diminuzione è risultata proporzionale alla dimensione del gruppo in conseguenza di una diluizione dei tentativi del maschio verso le diverse femmine. Nonostante la presenza di un gruppo di femmine produca un leggero aumento nell'attività sessuale dei maschi, i tentativi di accoppiamento sono suddivisi quasi equamente tra le femmine disponibili (Pilastro et al., 2003). Ciò fa sì che il disturbo per ogni femmina diminuisca all'aumentare delle dimensioni del gruppo, diminuendo di conseguenza anche i costi ad esso associati.

È stato recentemente dimostrato come le femmine di *G. holbrooki* manifestino una preferenza per gruppi di femmine di maggior numerosità quando assillate da un maschio sessualmente attivo (Agrillo et al., 2006). Alla base di tale comportamento è stata ipotizzata l'esistenza di una strategia di evitamento del maschio: le femmine, in sostanza, tenderebbero a selezionare il gruppo più numeroso di altri conspecifici dello stesso al fine di congiungersi con esse e massimizzare, per un effetto diluizione (Hamilton, 1971), i vantaggi relativi ad una maggior dispersione dei tentativi del maschio verso le altre compagne di nuoto.

La tendenza spontanea a preferire gruppi di femmine di maggior dimensione numerica come strategia di evitamento del maschio è stata utilizzata per condurre un'indagine preliminare sui possibili limiti nella discriminazione di diverse quantità numeriche. Due gruppi di femmine di diversa numerosità venivano presentati simultaneamente nella vasca della femmina-soggetto con l'assunto di fondo che, qualora questa fosse in grado di individuare quale insieme è il più numeroso, il tempo trascorso vicino tale gruppo sarebbe aumentato in presenza di un maschio sessualmente attivo rispetto alla condizione in cui la femmina veniva osservata in assenza di partner sessuali.

2.2 Materiali e metodi

Soggetti

I soggetti sperimentali provenivano dall'Oasi WWF Valle Averte di Lugo (Venezia), raccolti mediante una rete a maglie fitte. I pesci sono stati trasportati presso il Laboratorio di Psicologia Comparata dell'Università di Padova (dove sono stati condotti tutti gli esperimenti di questo progetto) e stabulati in gruppi misti di 20-30 esemplari con un rapporto approssimativo di 1:1 tra i sessi in vasche di stoccaggio con pareti di vetro. Ciascuna di esse era dotata di un sistema filtrante e di un sistema di illuminazione costituito da luci al neon fitostimolanti da 15 W per mantenerle a temperatura costante ($25 \pm 2^\circ\text{C}$) con un fotoperiodo di 14h (06:00-20:00 h). Sul fondo era presente del ghiaino per acquari e veniva inoltre disposta vegetazione naturale (*Vesicularia dubyana* e *Ceratophyllum demersum*) e vegetazione artificiale per migliorare le condizioni di mantenimento.

Sono state sottoposte a test un totale di 84 femmine adulte di *G. holbrooki*. I pesci venivano quotidianamente alimentati con mangime in scaglie (Sera GVG-Mix), nauplii di *Artemia salina* e regolarmente nutriti poco prima delle osservazioni. Ciascun soggetto è stato osservato solamente una volta nel corso della ricerca; le femmine utilizzate come stimoli provenivano da un *pool* di circa 60 individui e pertanto possono essere state utilizzate più volte nel corso degli esperimenti; i maschi, invece, venivano prelevati da un totale di 50 esemplari distribuiti in tre vasche: nessuna di queste conteneva femmine, al fine di rendere i maschi più attivi durante il test.

Apparato

L'apparato sperimentale (Fig. 15) consisteva in due vasche adiacenti delle dimensioni di 40 x 60 x 36 cm, e 30 x 60 x 36 cm. La prima, denominata vasca sperimentale, conteneva una barriera di Poliplak © di 25 x 36 cm di plastica che teneva sospesa una rete 2 x 2 mm, attaccata alla parete della vasca sperimentale rivolta verso la vasca degli

stimoli. Questa rete separava parzialmente la vasca in due metà, permettendo alla femmina sottoposta a test di nuotare da una metà all'altra.

Una piccola scatola, definita *start box*, (7.5 x 5 x 10 cm) che conteneva un maschio, è stata attaccata al lato frontale della vasca ed è stata fornita di una porta di crilex che conduceva alla vasca sperimentale. Tutte le pareti delle vasche sono state circondate da rettangoli di Poliplak © verde ad eccezione delle pareti di vetro che fronteggiavano la seconda vasca. Questa seconda vasca – chiamata vasca degli stimoli – conteneva gli stimoli ed è stata divisa in due compartimenti uguali da una barriera opaca. Su ciascun lato della vasca degli stimoli è stata sospesa una lampada fluorescente da 15W. Sul fondo della vasca era presente del ghiaio per acquari (3 cm) e le vasche sono state riempite con 25 cm di acqua ($25 \pm 1^\circ\text{C}$). Una videocamera è stata sospesa ad un metro dalla vasca sperimentale ed usata per registrare la posizione della femmina durante il test.

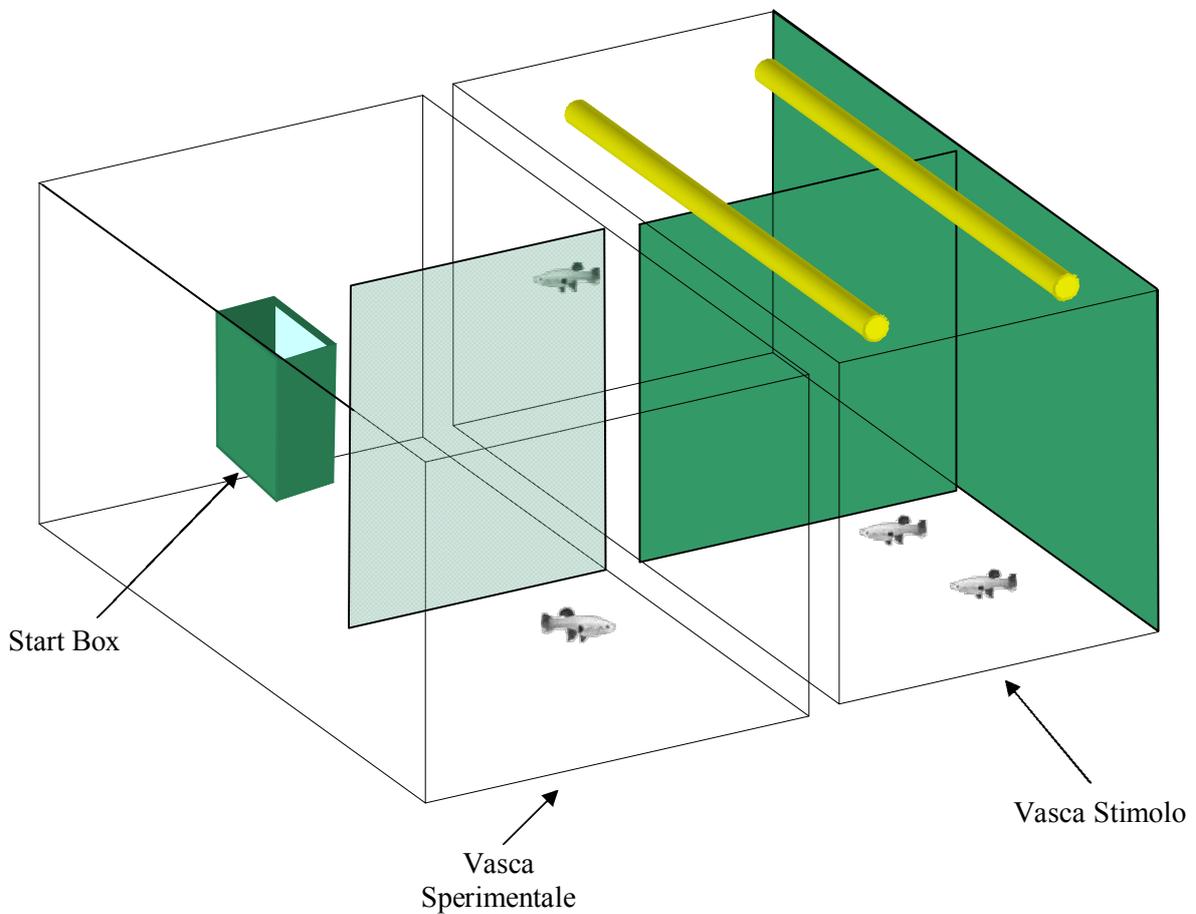


Fig. 15: *Rappresentazione schematica dell'apparato.*

Procedura

La sera prima del test una femmina adulta veniva inserita nella vasca sperimentale. Al tempo stesso, due gruppi di femmine della stessa specie di diversa numerosità venivano posti nei due compartimenti separati della vasca degli stimoli. La mattina seguente, un maschio sessualmente attivo veniva introdotto nella *start box* ad ambientarsi per 10 minuti; la posizione della femmina è stata poi registrata per 30 minuti. Alla fine di questo primo periodo di osservazione (chiamato *baseline*), il maschio nella *start box* veniva liberato all'interno della vasca sperimentale ed è stata registrata la posizione della femmina per i successivi 30 minuti (periodo test). Ogni soggetto è stato sottoposto a test solo una volta per un totale di 10 soggetti per ogni confronto numerico, ad eccezione del confronto numerico 8 vs 12 dove sono stati osservati un totale di 14 individui.

Per quanto concerne la rilevazione dei dati è stata tracciata sullo schermo utilizzato per l'osservazione dei filmati sperimentali una linea che permetteva di definire un settore frontale a ridosso delle vasche degli stimoli, corrispondente a circa 1/3 della vasca del soggetto sperimentale. L'osservatore non era a conoscenza delle ipotesi di ricerca. Ogni 15 secondi veniva annotata la posizione della femmina, per un totale di 240 posizioni ogni periodo di osservazione. Per le analisi statistiche (effettuate mediante il software statistico SPSS 11.0) sono stati considerati i dati ottenuti nei due settori frontali a ridosso della vasca con gli stimoli (Fig. 16).

Per valutare la preferenza verso il gruppo di maggior numerosità è stata calcolata una proporzione per ogni femmina osservata. Tale misura è il risultato del rapporto tra il numero delle volte in cui il soggetto si era avvicinato al settore della vasca in corrispondenza del gruppo di maggior numerosità ed il numero complessivo di rilevazioni all'interno dei due settori vicini alla vasca degli stimoli (settori frontali).

$$\text{Variabile dipendente} = \frac{\text{Numero di volte verso il gruppo più numeroso}}{\text{Numero complessivo di osservazioni nei settori frontali}}$$

In particolare, i valori di tale proporzione potevano oscillare da un minimo di 0 (che rappresentava una scelta totale verso il gruppo di minor numerosità) fino ad un massimo di 1 (indice, invece, di una scelta completa verso il gruppo più numeroso). Un valore di 0.5 rappresentava, di conseguenza, una scelta casuale. Poiché i risultati sono espressi in proporzioni di scelte verso il gruppo più numeroso i dati sono stati trasformati (arcoseno della radice quadrata; Sokal & Rohlf, 1995). È stata effettuata un'analisi della varianza mista, con la condizione “Assenza/Presenza maschio” come variabile entro i soggetti, e la “Posizione degli stimoli” (a destra o sinistra della vasca sperimentale) come fattore tra i soggetti.

Sono stati condotti due esperimenti: nel primo è stato osservato il comportamento quando i gruppi differivano di un'unità; nel secondo esperimento sono stati posti a confronto gruppi di grandi numerosità con un rapporto numerico pari a 1:2 (un gruppo doppio dell'altro). Infine il comportamento dei soggetti è stato osservato anche in presenza di due gruppi di grandi numerosità con rapporto pari a 2:3.

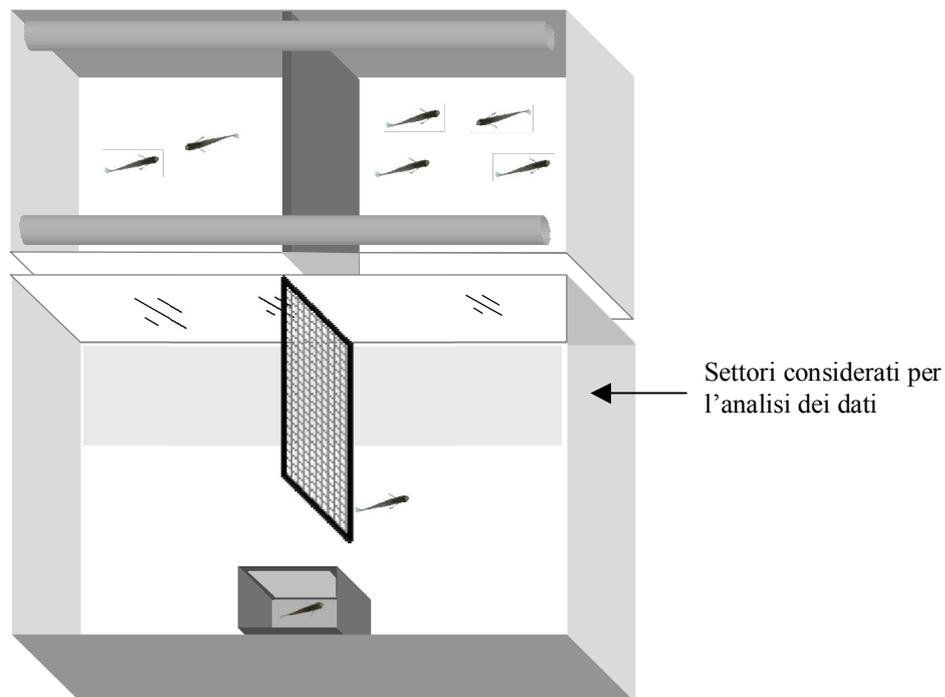


Fig. 16: *Le statistiche sono state effettuate analizzando la posizione della femmina-soggetto quando questa era nella porzione frontale a 13 cm dalla vasca degli stimoli.*

2.3 Risultati

Esperimento 1. Discriminazione tra gruppi che differiscono di un'unità

Un totale di 40 femmine adulte sono state utilizzate in questo test. A ciascuna di esse venivano presentati due gruppi di stimoli che differivano di una sola unità. Sono stati posti a confronto i seguenti contrasti numerici: 2vs3, 3vs4, 4vs5 e 5vs6. All'interno di ciascun test, la posizione del gruppo più numeroso veniva bilanciata in maniera tale che metà dei soggetti avessero tale gruppo dal lato sinistro della vasca, mentre l'altra metà avesse i gruppi-stimolo in posizione invertita.

2vs3

In presenza di maschio le femmine hanno trascorso più tempo accanto al gruppo di maggiori dimensioni rispetto al comportamento manifestato durante la *baseline* ($F_{(1,8)} = 5.918$, $p = 0.041$), mentre la posizione degli stimoli (a destra o sinistra della vasca del soggetto) non è risultata significativa per le scelte dei soggetti ($F_{(1,8)} = 0.851$, $p = 0.383$; interazione $F_{(1,8)} = 0.636$, $p = 0.448$).

3vs4

In presenza di maschio le femmine hanno preferito avvicinarsi al gruppo di maggiori dimensioni rispetto al comportamento manifestato durante la *baseline* ($F_{(1,8)} = 11.615$, $p = 0.009$), mentre la posizione degli stimoli (a destra o sinistra della vasca del soggetto) non è risultata significativa per le scelte dei soggetti ($F_{(1,8)} = 0.023$, $p = 0.882$; interazione $F_{(1,8)} = 0.103$, $p = 0.757$).

4vs5

In presenza di maschio, i soggetti non hanno mostrato alcuna preferenza significativa verso uno dei due gruppi se confrontati con il comportamento manifestato durante la *baseline* ($F_{(1,8)} = 0.405$, $p = 0.542$). La posizione degli stimoli, inoltre, non ha

influenzato le scelte dei soggetti ($F_{(1,8)} = 0.149$, $p = 0.710$; interazione $F_{(1,8)} = 0.639$, $p = 0.447$). Non è evidente alcuna scelta significativa anche analizzando la sola condizione in presenza di maschio (t-test a campione unico, $t(9) = -0.402$, $p = 0.697$).

5vs6

In presenza di maschio, le femmine non hanno mostrato alcuna preferenza significativa verso uno dei due gruppi se confrontati con il comportamento manifestato durante la *baseline* ($F_{(1,8)} = 0.150$, $p = 0.709$). La posizione degli stimoli, inoltre, non ha influenzato le scelte dei soggetti ($F_{(1,8)} = 1.913$, $p = 0.204$; interazione $F_{(1,8)} = 0.943$, $p = 0.360$). Non è evidente alcuna scelta significativa anche analizzando la sola condizione in presenza di maschio (t-test a campione unico, $t(9) = 0.706$, $p = 0.498$).

Il grafico seguente (Fig.17) riassume i principali risultati dei 4 confronti:

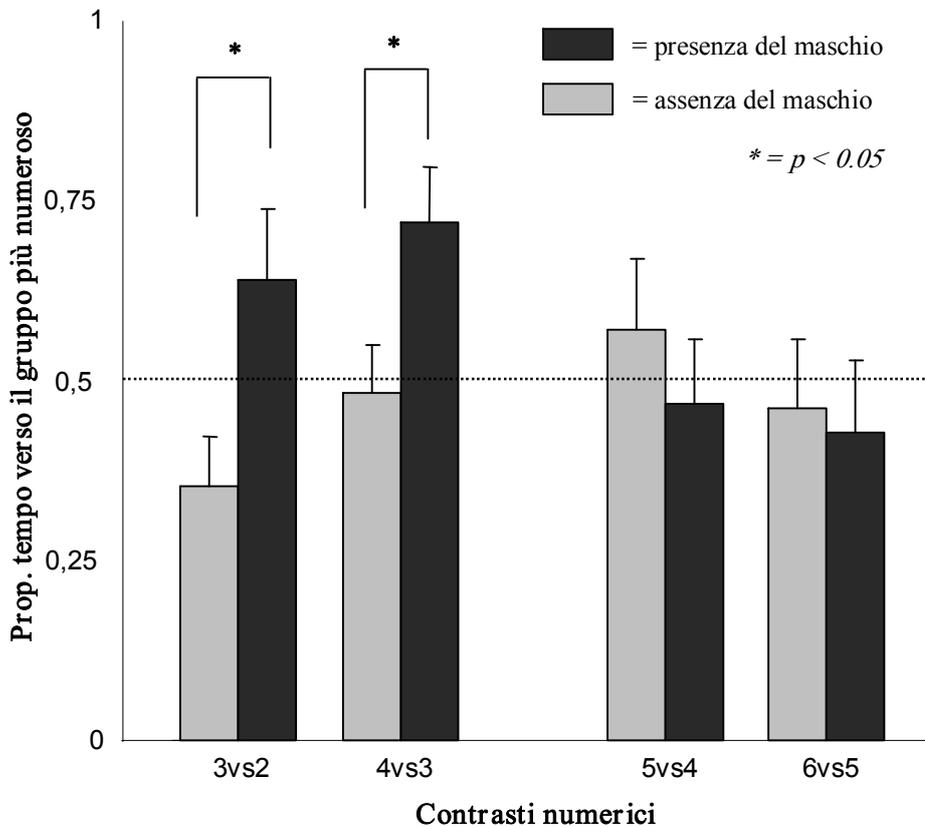


Fig. 17: Grafico relativo ai risultati del primo esperimento.

Un'ANOVA effettuata ponendo a fattore gli esperimenti come variabile tra i soggetti e la condizione (presenza/assenza del maschio) come variabile entro i soggetti non ha evidenziato un'interazione significativa tra i due fattori ($F_{(3,32)} = 2.576$, $p = 0.071$).

Sono state condotte successive analisi dividendo i 4 confronti in due blocchi: “piccole” numerosità, quantità cioè che la letteratura ha indicato essere discriminabili tanto nei bambini quanto negli animali, come 3vs2, 4vs3 (Uller et al., 2003; Hauser et al. 2000) e “grandi” numerosità (quantità, cioè, che superano il limite di quattro unità e che difficilmente vengono discriminate in compiti di preferenza spontanea, come 5vs4, 6vs5). I dati forniti dai 20 soggetti sottoposti a confronto con piccole numerosità hanno indicato come essi si avvicinassero al gruppo più numeroso non appena il maschio veniva liberato nella vasca ($F_{(1,18)} = 16.219$, $p = 0.001$); viceversa non è stata rilevata alcuna scelta verso il gruppo più numeroso quando a confronto venivano poste grandi numerosità ($F_{(1,18)} = 0.393$, $p = 0.539$).

Un t-Student a campioni indipendenti effettuato sui valori forniti dai soggetti divisi nei 2 blocchi ha mostrato come la differenza tra i due gruppi non riguardava il periodo in assenza di maschio ($t_{(38)} = -1.156$, $p=0.255$) ma il periodo in cui il maschio era presente nella vasca ($t_{(38)} = 2.532$, $p= 0.016$).

Esperimento 2. Discriminazione tra grandi numerosità

Un totale di 44 femmine adulte sono state utilizzate in questo test. Sono stati posti a confronto gruppi con rapporto numerico pari a 1:2 (2vs4, 4vs8, 8vs16) per un totale di 10 soggetti per confronto. Inoltre, sono state osservate le scelte sociali di 14 femmine in presenza di due gruppi in rapporto tra loro pari a 2:3 (8vs12). All'interno di ciascun test, la posizione del gruppo più numeroso veniva bilanciata in maniera tale che metà dei soggetti avessero tale gruppo dal lato sinistro della vasca, mentre l'altra metà avesse i gruppi-stimolo in posizione invertita.

2vs4

In presenza del maschio, le femmine hanno mostrato una preferenza significativa verso il gruppo di maggiori dimensioni rispetto a quanto osservato durante la *baseline* ($F_{(1,8)} = 8.847$, $p = 0.018$), mentre la posizione degli stimoli (a destra o a sinistra) non ha influenzato le scelte dei soggetti ($F_{(1,8)} = 0.005$, $p = 0.944$; interazione $F_{(1,8)} = 0.975$, $p = 0.352$).

4vs8

In presenza del maschio, le femmine hanno mostrato una preferenza significativa verso il gruppo di maggiori dimensioni rispetto a quanto osservato durante la *baseline* ($F_{(1,8)} = 5.704$, $p = 0.044$), mentre la posizione degli stimoli (a destra o a sinistra) non ha influenzato le scelte dei soggetti ($F_{(1,8)} = 0.325$, $p = 0.584$; interazione $F_{(1,8)} = 0.328$, $p = 0.582$).

8vs16

In questo confronto non è stata osservata una preferenza verso il gruppo più numeroso rispetto al comportamento manifestato dai soggetti durante la *baseline* ($F_{(1,8)} = 3.096$, $p = 0.117$); la posizione degli stimoli, inoltre, non è risultata significativa ($F_{(1,8)} = 0.880$, $p = 0.376$; interazione $F_{(1,8)} = 0.052$, $p = 0.825$). Una preferenza significativa per il gruppo più ampio emerge analizzando la proporzione di tempo trascorso nei settori frontali nella sola condizione in presenza di maschio ($t_{(9)} = 2.727$, $p = 0.023$).

Una successiva analisi della varianza ponendo a fattore gli esperimenti effettuati con rapporto 1:2 non ha messo in luce una differenza significativa tra i 3 confronti effettuati ($F_{(1,2)} = 0.914$, $p = 0.413$; interazione $F_{(1,8)} = 0.115$, $p = 0.891$).

8vs12

Le femmine non hanno mostrato una preferenza per il gruppo più numeroso rispetto al comportamento manifestato durante la *baseline* ($F_{(1,12)} = 1.001$, $p = 0.337$); la posizione degli stimoli, inoltre, non è risultata significativa per le scelte dei soggetti ($F_{(1,8)} = 8.038$, $p=0.015$; interazione $F_{(1,12)} = 1.763$, $p=0.209$). Non è stata rilevata alcuna preferenza per uno dei due gruppi anche quando è stata analizzata separatamente la proporzione di tempo trascorso nei settori frontali in presenza di maschio ($t_{(13)} = 1.258$, $p=0.230$).

Ponendo a confronto i primi tre esperimenti (con rapporto pari a 1:2) con il confronto numerico con rapporto 2:3 non sono emerse differenze significative tra i due rapporti confrontati [$F_{(1,42)} = 0.105$, $p = 0.748$, interazione “Rapporto” X “Condizione” (presenza/assenza maschio) $F_{(1,42)} = 1,279$, $p = 0.264$].

Il grafico seguente (Fig.18) riassume i risultati principali del secondo esperimento.

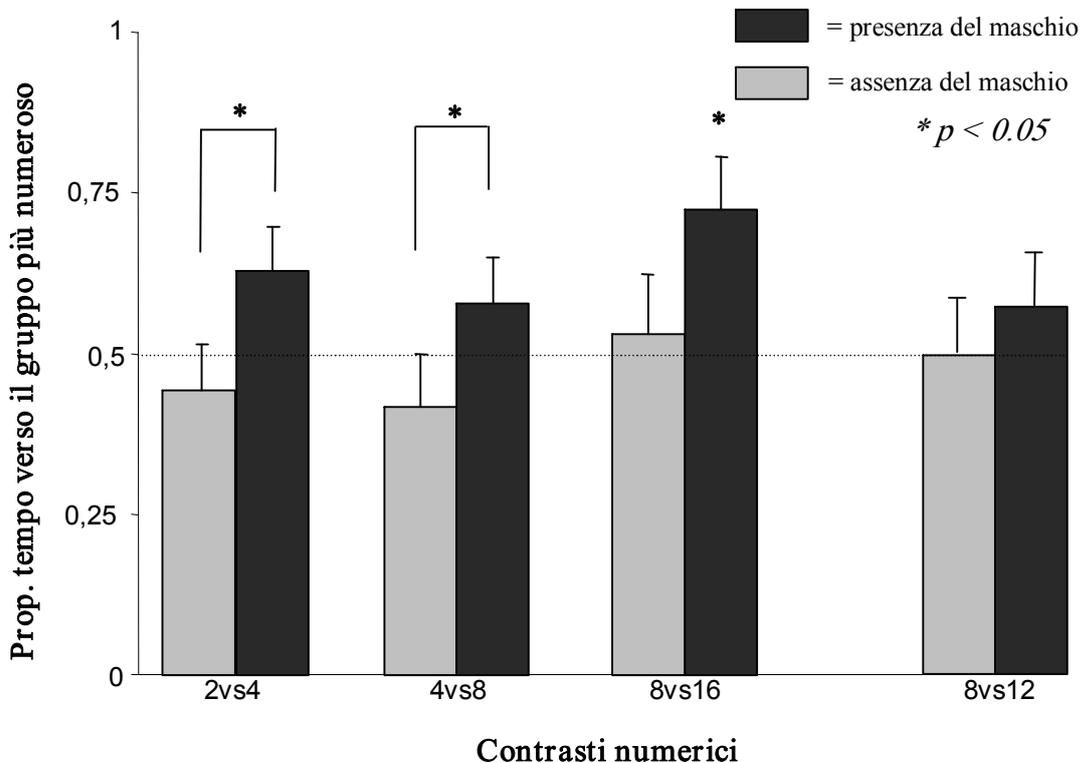


Fig. 18: Grafico complessivo dei risultati ottenuti nell'esperimento 2.

2.4 Discussione

I risultati di questo primo studio suggeriscono come le femmine di *Gambusia holbrooki* siano in grado di distinguere tra diverse quantità di conspecifici. La capacità quindi di operare una distinzione tra insiemi sulla base della quantità degli elementi presenti – già documentata in mammiferi, uccelli ed anfibi – è stata qui evidenziata anche nei pesci. Al tempo stesso, i dati forniti da questa ricerca confermano quanto recentemente osservato (Agrillo et al., 2006) in merito alle strategie di evitamento del maschio in questa specie. Il fatto che nella maggior parte dei confronti si sia osservata una differenza significativa ad andare verso il gruppo più numeroso quando un maschio disturba la femmina-soggetto conferma come una delle strategie per ridurre l'assillo sessuale maschile consista nell'avvicinarsi al gruppo di femmine più numeroso possibile.

Nel primo esperimento si è potuto constatare come, in accordo con quanto osservato in altre specie, i pesci siano in grado di individuare l'insieme più numeroso quando le quantità contrapposte differiscono di un'unità. Tale abilità è tuttavia limitata sino ad un massimo di 4 elementi, dal momento che i soggetti hanno distinto con successo 2 da 3 e 3 da 4, mentre non si è osservata alcuna scelta significativa nei contrasti numericamente superiori (come 4 vs 5 e 5 vs 6). È noto come le salamandre siano in grado di distinguere 2 da 3 ma non 3 da 4; tuttavia è doveroso notare come i diversi risultati possano essere influenzati anche dal diverso metodo usato tra anfibi e pesci. Nello studio sulle salamandre gli stimoli erano costituiti da potenziali prede mentre in questo caso a confronto vi erano compagni di nuoto; inoltre i soggetti di questa ricerca trascorrevano diverse ore nell'apparato in presenza degli stimoli, mentre nel test sugli anfibi i soggetti disponevano di una limitata esposizione. Ancora, alle salamandre era concessa una comparazione simultanea degli stimoli, mentre nel test ideato per i pesci gli stimoli potevano essere visti in maniera sequenziale passando da un settore all'altro della vasca.

Per quanto concerne i risultati del secondo esperimento è evidente come i soggetti siano in grado di distinguere il gruppo più numeroso quando i gruppi a confronto hanno un rapporto di 1:2 e che questo possa avvenire anche per numerosità maggiori di 4, come nel caso di 4 vs 8. Con i dati in questione non è possibile giungere ad una

conclusione definitiva riguardo la capacità di distinguere 8 da 16. Le statistiche documentano come non vi sia differenza nel comportamento tra la *baseline* e la condizione in presenza di maschio, ma la proporzione di volte in cui i soggetti sono stati osservati verso il gruppo più numeroso in presenza di maschio differisce statisticamente dal caso. Al tempo stesso, non si osserva una capacità discriminativa nel confronto tra 8 e 12 elementi, nonostante la tendenza nelle due condizioni (*baseline* e presenza del maschio) sia simile a quella osservata negli altri confronti. La capacità di distinguere gruppi con rapporto pari a 1:2 e l'incapacità di fare altrettanto con gruppi con rapporto 2:3 è simile a quanto precedentemente osservato nei bambini di 6 mesi attraverso il paradigma dell'abituazione-disabituazione (Xu & Spelke, 2000; Lipton & Spelke, 2003).

L'obiettivo di questo progetto era individuare i limiti nella discriminazione di quantità nel modello sperimentale indagato, al fine di effettuare un primo confronto con quanto presente in letteratura per altre specie. Non è stato fatto, di conseguenza, alcun tentativo di indagare i meccanismi sottesi a tali discriminazioni. Dal momento che diversi fattori percettivi covariano con la numerosità degli elementi, non è possibile concludere da questo studio che i soggetti facessero riferimento alla numerosità degli elementi (Clearfield and Mix 1999; Xu and Spelke 2000). I pesci ad esempio potrebbero aver individuato il gruppo più numeroso in base all'area totale che formavano i due set di stimoli; anche la quantità di movimento dei conspecifici potrebbe aver guidato il comportamento dei soggetti, così come suggerito anche da Uller e collaboratori (2003) per quanto concerne le salamandre. È tuttavia doveroso notare come il disegno sperimentale programmato non si prestasse in maniera agile ad un controllo fine delle variabili continue. È noto, ad esempio, come i maschi di questa specie prediligano in maniera significativa le femmine di grandi dimensioni, dal momento che la dimensione corporea correla in maniera positiva con il numero di uova potenzialmente fecondabili (Bisazza et al., 1989): alla luce di questo fatto, l'utilizzo di femmine-stimolo di diverse dimensioni (al fine di pareggiare l'area totale occupata dai gruppi posti a confronto) avrebbe potuto spostare drasticamente l'attenzione del maschio dalla femmina-soggetto al gruppo di stimoli contenenti le femmine più grandi, nel tentativo di congiungersi ad esse. Questo avrebbe di conseguenza vanificato l'utilizzo di un maschio sessualmente attivo come mezzo per esercitare una pressione nelle femmine a raggiungere gruppi più

numerosi. Lo stesso artefatto si sarebbe potuto verificare cercando di modificare il movimento degli stimoli, al fine di pareggiare la loro attività motoria: a parità di condizioni di salute, un gruppo di femmine poco attive diviene un bersaglio facile (e di conseguenza più saliente) di quanto non potrebbe esserlo la femmina soggetto né, tantomeno, il gruppo più attivo.

Nel tentativo quindi di approfondire i meccanismi alla base della discriminazione tra quantità è stato messo a punto un secondo progetto. Al tempo stesso, il contesto ecologico in cui i soggetti sono stati osservati è stato modificato, con l'obiettivo di individuare un'altra situazione in cui potrebbe essere adattativo per questa specie mettere in atto spontaneamente rudimentali abilità matematiche.

3. Progetto 1.b. Osservazione del comportamento spontaneo di femmine di *G. holbrooki* quando inserite in un ambiente sconosciuto

Come accennato nell'introduzione (paragrafo 5.b), i motivi che possono spingere i pesci a preferire gruppi di maggior numerosità sono diversi ed ognuno di questi sembra arrecare vantaggi adattativi. Una delle circostanze più note in letteratura in cui i pesci manifestano una spiccata preferenza per insiemi di conspecifici numerosi è rappresentata dai casi in cui viene messa in atto una difesa anti-predatoria (Hager & Helfman, 1991). Tale comportamento può essere studiato in laboratorio tramite due metodi ugualmente efficaci. Il primo di questi consiste nel mettere il modello sperimentale indagato in contatto visivo con un predatore. In tale circostanza ai pesci possono essere presentati parallelamente due gruppi di conspecifici di diversa numerosità e la variabile dipendente può essere costituita dalla scelta sociale effettuata dal soggetto intesa come proporzione di tempo verso i due gruppi-stimolo o come direzione preferenziale di svolta (verso un gruppo oppure l'altro). Le medesime variabili dipendenti possono essere registrate in un secondo setting sperimentale: in questo caso non vi è alcun reale predatore, ma il soggetto viene inserito in un luogo non familiare dove non vi sono possibili ripari. Il meccanismo che innesca un tale ambiente sembra essere molto simile a quello osservato in presenza di un reale predatore, come confermato da ricerche che hanno osservato risposte anti-predatorie all'interno di questo secondo contesto sperimentale (Pritchard et al., 2001).

Nel tentativo di individuare una procedura adeguata ai nostri fini è stato inizialmente condotto un lavoro preliminare su una specie appartenente alla stessa famiglia zoologica (Pecilidi) e che presenta comportamenti sociali simili a quelli osservati in *G. holbrooki*. Sono state poste a confronto due metodologie diverse, per un totale di 188 femmine adulte di *Girardinus falcatus* (Agrillo & Dadda, 2007). In entrambi i casi è stato osservato il comportamento sociale spontaneo messo in atto in presenza di gruppi di conspecifici che variavano in numerosità: nel primo test (Fig. 19.a) gli stimoli venivano presentati simultaneamente nello stesso lato dell'apparato e la variabile dipendente era costituita dalla direzione di svolta verso i gruppi-stimolo (si registrava quindi verso quale gruppo si congiungevano come prima scelta non appena liberati da un settore iniziale di ambientamento); nel secondo test (Fig. 19.b), al contrario, gli stimoli erano

presentati in posizione opposta ai lati della vasca del soggetto e la variabile dipendente era costituita dal tempo trascorso a ridosso dei gruppi-stimolo per un totale di 15 minuti di osservazione. I risultati di questo lavoro hanno suggerito come il secondo metodo fosse più sensibile nel descrivere il comportamento dei pesci quando inseriti in un ambiente sconosciuto, senza luoghi ove potersi riparare e per tale motivo potenzialmente pericoloso. Partendo dai risultati di questa ricerca, quindi, è stato messo a punto un secondo test di scelta spontanea per *G. holbrooki*. Nello specifico questa ricerca aveva tre obiettivi principali:

- 1) Verificare se anche in *G. holbrooki* si osserva una preferenza per gruppi di maggiori dimensioni in condizione di potenziale pericolo;
- 2) Esaminare in maniera sistematica i limiti nella discriminazione di gruppi di conspecifici che differiscono in numerosità;
- 3) Verificare se alla base di tale discriminazione vi sia una reale capacità di calcolo o l'utilizzo di indicatori indiretti di numerosità.

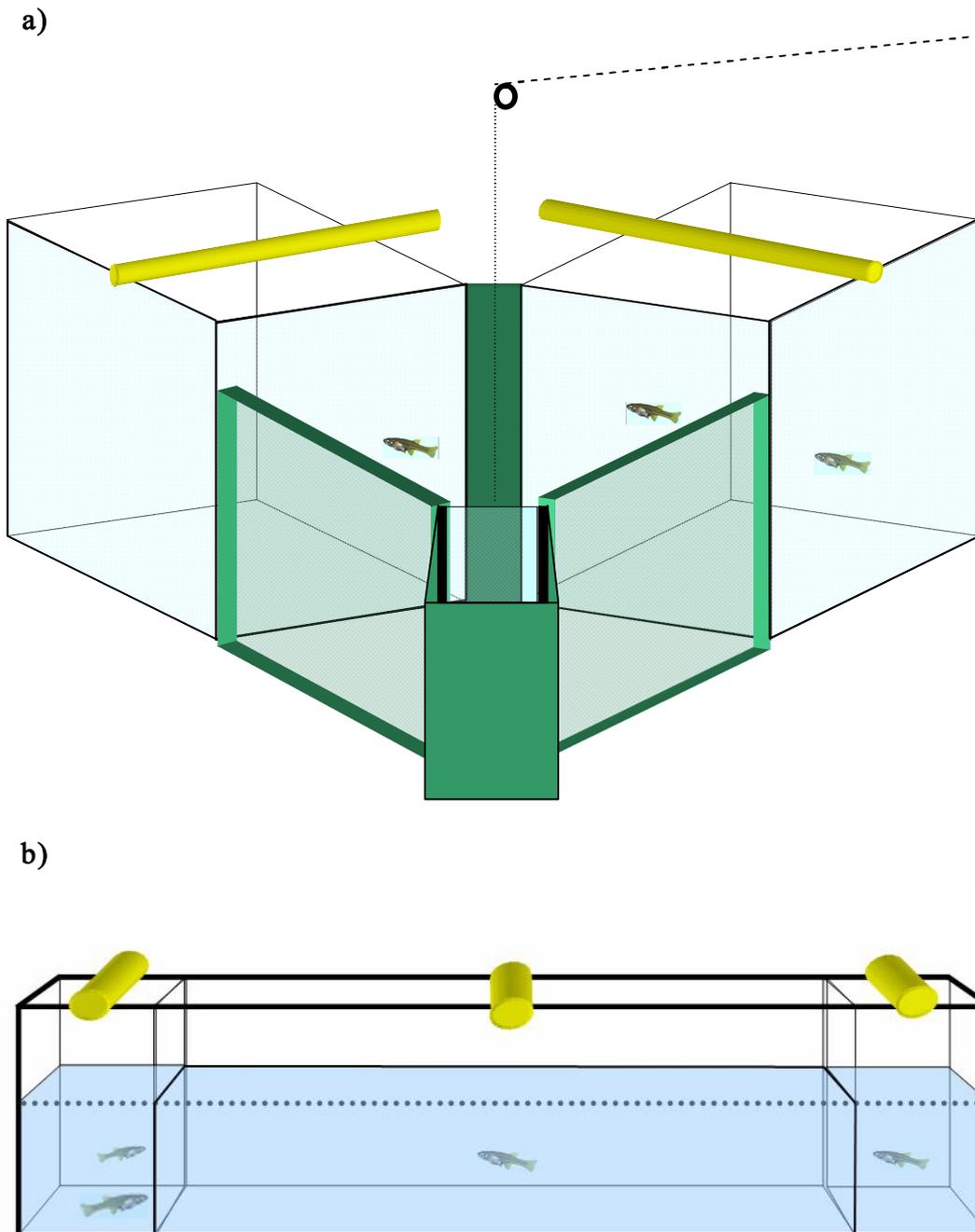


Fig. 19: Una ricerca preliminare (Agrillo & Dadda, 2007) ha posto a confronto 2 metodologie differenti per lo studio delle competenze numeriche spontanee in un ambiente sconosciuto: nel primo caso (a) il soggetto veniva liberato da un contenitore verde posto frontalmente rispetto agli stimoli (presentati nello stesso lato della vasca): la direzione di svolta verso i due gruppi stimolo costituiva la variabile dipendente; nel secondo caso (b) gli stimoli erano posti in posizioni opposte e il tempo trascorso vicino agli stimoli veniva registrato dagli sperimentatori.

3.1 Materiali e metodi

Soggetti

I soggetti sperimentali provenivano dall'Oasi WWF Valle Averte di Lugo (Venezia). In laboratorio i pesci sono stati stabulati in gruppi misti di 20-30 esemplari con un rapporto approssimativo di 1:1 tra i sessi, in condizioni analoghe a quanto descritto nel precedente test di scelta spontanea. Ogni vasca di stoccaggio era quindi dotata di un sistema filtrante e di neon fitostimolanti da 15 W; la temperatura era mantenuta costante a $25 \pm 2^\circ\text{C}$, con un fotoperiodo di 14h (0600-2000 h). Sul fondo era presente del ghiaino per acquari e, inoltre, veniva disposta vegetazione artificiale e naturale (*Vesicularia dubyana* e *Ceratophyllum demersum*).

Sono state sottoposte a test un totale di 318 femmine adulte di *G. holbrooki*. I pesci venivano quotidianamente alimentati con mangime in scaglie (Sera GVG-Mix), nauplii di *Artemia salina* e regolarmente nutriti poco prima delle osservazioni. Ciascun soggetto è stato osservato solamente una volta nel corso della ricerca; le femmine utilizzate come stimoli provenivano da un *pool* di circa 60 individui e pertanto possono essere state utilizzate più volte nel corso degli esperimenti.

La lunghezza standard delle femmine utilizzate come soggetti (ad esclusione dell'esperimento 4) era pari a 3.21 ± 0.32 cm; la lunghezza standard delle femmine utilizzate come stimoli (ad esclusione dell'esperimento 4) è stata di 3.20 ± 0.40 cm.

Apparato

L'apparato sperimentale era costituito da tre vasche adiacenti (Fig. 20): nella prima (36 x 60 x 35 cm) – chiamata in seguito “vasca del soggetto” – veniva inserita la femmina osservata. Alle due estremità della vasca si trovavano, in posizione opposte, due contenitori trasparenti chiamati successivamente “vasche degli stimoli” (36 x 10 x 10 cm) in quanto al loro interno venivano inseriti gli stimoli: due gruppi di conspecifici dello stesso sesso ma di diversa numerosità.

Le tre vasche, illuminate da neon a 18 Watt, erano mantenute alla temperatura di $25 \pm 2^\circ\text{C}$. Il fondo delle vasche degli stimoli era provvisto di ghiaio per acquari, mentre al fondo della vasca del soggetto era applicato un rettangolo di poliplak verde (36 x 60 cm) allo scopo di migliorare la visibilità della femmina osservata. Una videocamera veniva posta circa un metro sopra la vasca del soggetto per registrare la posizione della femmina.

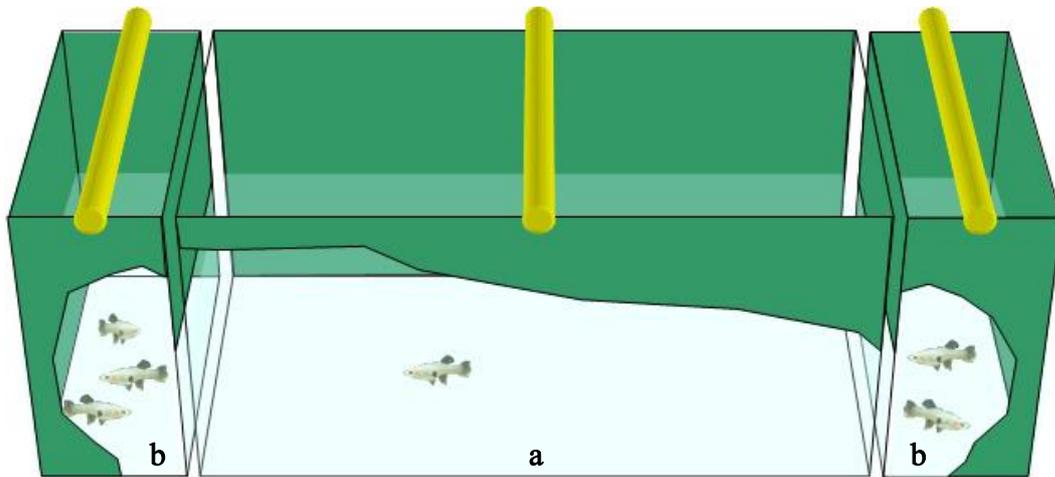


Fig. 20: *Setting sperimentale; a= vasca del soggetto, b= vasca degli stimoli.*

Procedura

Inizialmente le femmine-stimolo venivano inserite nelle rispettive vasche e lasciate in ambientamento per 10 minuti. Trascorso tale periodo, una femmina veniva prelevata dalla vasca di stoccaggio ed inserita al centro della vasca del soggetto; dopodiché il suo

comportamento veniva registrato per un totale di 20 minuti, fatta eccezione per l'esperimento pilota il cui periodo d'osservazione terminava dopo 15 minuti.

Al fine di ridurre possibili artefatti dovuti ad una introduzione diretta del soggetto all'interno dell'apparato, è stato posto un contenitore circolare di plastica trasparente (7,5 cm di diametro) al centro della vasca, dove i soggetti venivano lasciati in ambientamento per un minuto prima di essere rilasciati. Terminata la registrazione la femmina veniva riportata nella vasca di stoccaggio ed un nuovo soggetto veniva inserito nell'apparato. Al termine di ogni prova, inoltre, la posizione degli stimoli veniva invertita, così da escludere possibili artefatti dell'apparato.

Per la misura della scelta sociale è stato preso in considerazione il tempo trascorso dai soggetti in corrispondenza dei due gruppi-stimolo, in particolare il tempo trascorso quando distavano non più di 11 cm dai due gruppi, un'area corrispondente a circa un sesto della vasca del soggetto (Fig. 21). I soggetti che trascorrevano meno del 40% del tempo complessivo vicino alle vasche degli stimoli venivano sostituiti da altri pesci e non venivano considerati per le analisi dei dati. Sono stati esclusi, di conseguenza, un totale di 15 individui (5% del campione complessivo): 7 dal primo esperimento, 5 dal secondo, 3 dal terzo e 1 nel quarto esperimento.

Come misura di preferenza è stata utilizzata la proporzione di tempo trascorsa verso il gruppo più numeroso. Tale misura poteva variare da un minimo di 0 (che rappresentava una scelta totale verso il gruppo di minor numerosità) fino ad un massimo di 1 (indice, invece, di una scelta completa verso il gruppo più numeroso). Un valore di 0.5 rappresentava, di conseguenza, una scelta casuale.

Poiché i risultati sono espressi in proporzioni di scelte verso il gruppo più numeroso i dati sono stati opportunamente trasformati (arcoseno della radice quadrata; Sokal & Rohlf, 1995). La preferenza verso uno dei due gruppi in ciascun confronto numerico è stata valutata tramite un test t-Student a campione unico, con valore di popolazione di riferimento pari a 0.5. Le analisi dei dati sono state effettuate tramite il software statistico SPSS 11.5.

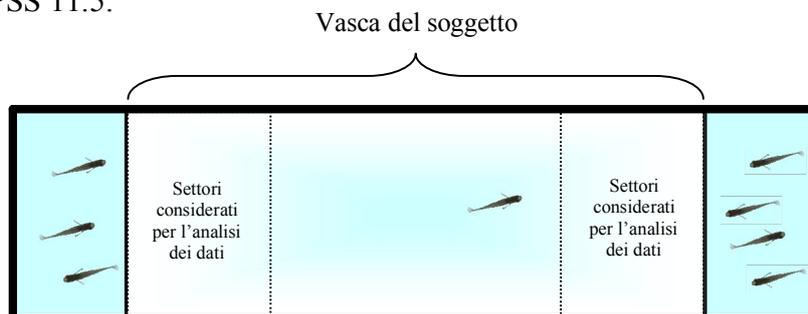


Fig. 21: *Criteri utilizzati per la misurazione della scelta sociale.*

3.2 Risultati

Esperimento pilota. Verifica della preferenza sociale per gruppi di maggiori dimensioni

Metodi

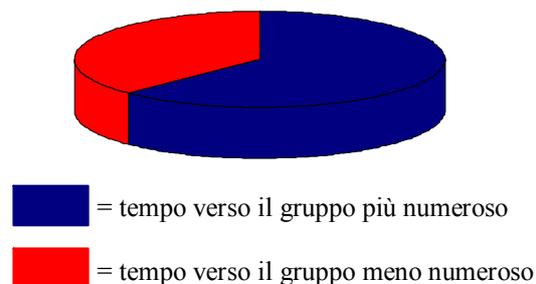
Inizialmente è stata osservata la preferenza spontanea di 14 femmine adulte di *G. holbrooki* in presenza di due gruppi di femmine della stessa specie che differivano in numerosità (due individui in una vasca e quattro nell'altra). Il comportamento dei soggetti è stato registrato per un totale di 15 minuti.

Risultati

La posizione degli stimoli (destra/sinistra) non ha influenzato significativamente il tempo trascorso dai soggetti a ridosso di questi ($t(12) = 0.087$, $p = 0.932$). Nel

complesso è stata riscontrata una preferenza statisticamente significativa verso il gruppo più numeroso ($t(13) = 2.786$, $p = 0.015$, Fig. 22). Raggruppando i dati in intervalli di tre minuti, è stato evidenziato un incremento di tale preferenza nel corso dei 15 minuti di osservazione (Anova

Fig. 22



$F(4,52) = 2.693$, $p = 0.041$; trend quadratico, $F(1,13) = 5.737$, $p = 0.032$; Fig. 23).

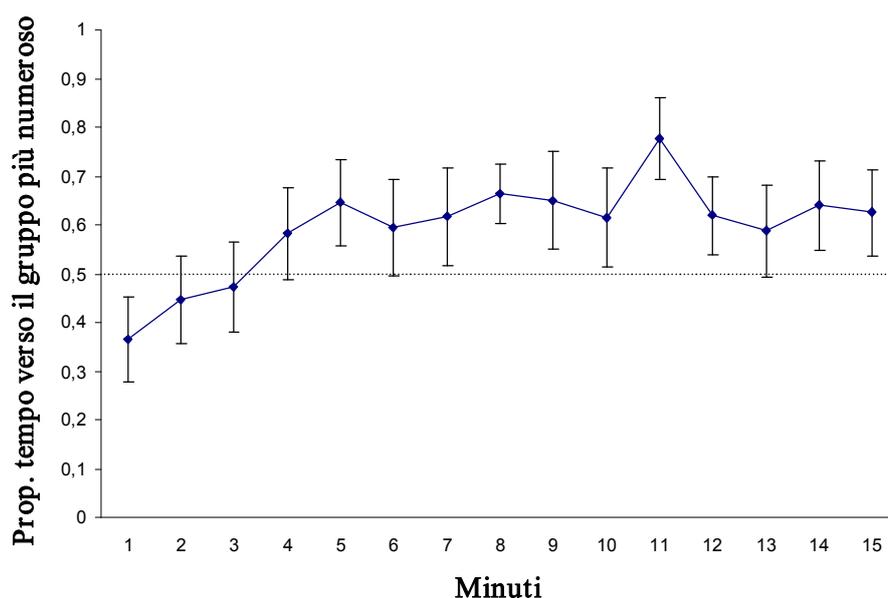


Fig. 23: Scelte sociali effettuate minuto per minuto durante l'esperimento pilota.

Esperimento 1. Discriminazione tra numerosità che differiscono di 1 elemento

Metodi

Sono stati utilizzati un totale di 98 soggetti sperimentali, 14 per confronto numerico. A ciascuno di essi venivano presentati due gruppi di stimoli che differivano di una sola unità. Nello specifico i confronti numerici utilizzati sono stati i seguenti: 1 vs 2, 2 vs 3, 3 vs 4, 4 vs 5, 5 vs 6, 6 vs 7, 7 vs 8.

Risultati

Una scelta significativa verso il gruppo più numeroso si è osservata nei seguenti confronti numerici: 1 vs 2 ($t(13) = 3.154$, $p = 0.008$), 2 vs 3 ($t(13) = 2.453$, $p = 0.029$) e 3 vs 4 ($t(13) = 2.504$, $p = 0.026$). Una scelta significativa non è stata viceversa rilevata nei restanti confronti: 4 vs 5 ($t(13) = 0.370$, $p = 0.717$), 5 vs 6 ($t(13) = 0.799$, $p = 0.438$), 6 vs 7 ($t(13) = -1.600$, $p = 0.134$) and 7 vs 8 ($t(13) = 0.212$, $p = 0.835$, Fig. 24).

Poiché i dati di letteratura pongono in quattro il limite massimo (Hauser et al., 2000; Uller et al., 2003) sono stati posti a confronto i test in cui i gruppi non eccedevano le quattro unità (1 vs 2, 2 vs 3 e 3 vs 4) ed i test in cui i gruppi superavano tale numerosità (4 vs 5, 5 vs 6, 6 vs 7 e 7 vs 8): il t-Student a campioni indipendenti

ha indicato una differenza significativa tra questi due raggruppamenti ($t(96) = 3.041$, $p = 0.003$).

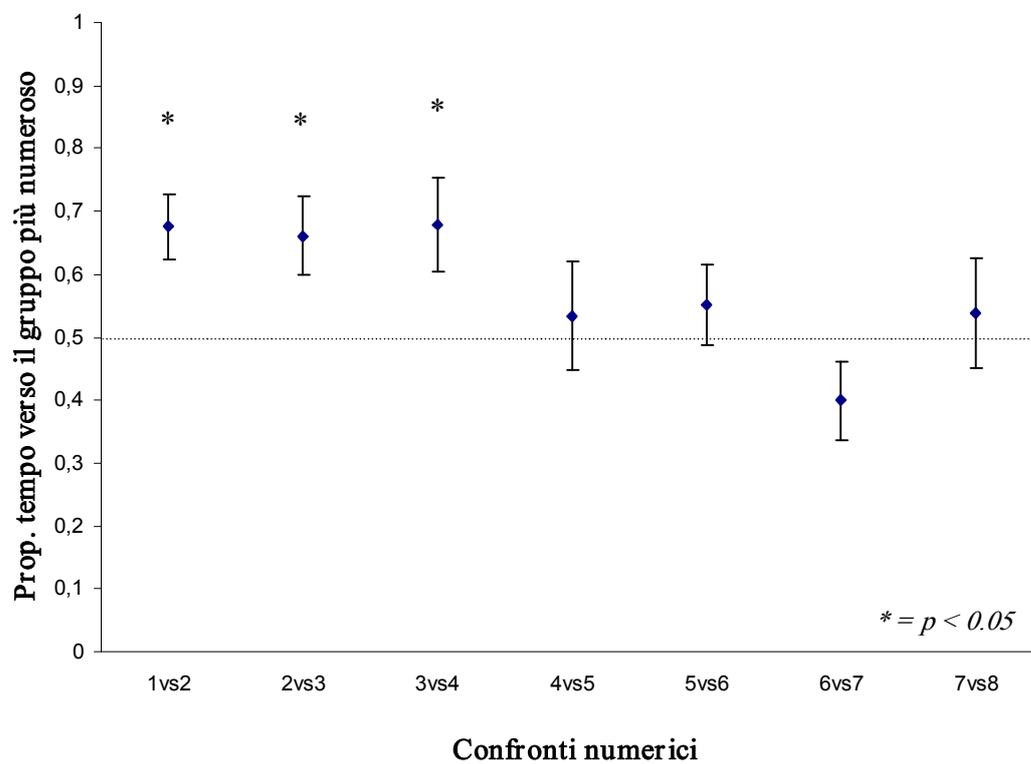


Fig. 24: Risultati esperimento n. 1.

Esperimento 2. Discriminazione tra numerosità con diversi rapporti numerici

Metodi

Sono stati utilizzati un totale di 70 soggetti sperimentali, 14 per confronto numerico. Come accennato nell'introduzione è noto come diverse specie animali siano in grado di distinguere tra quantità maggiori di quattro elementi purché la distanza numerica tra i gruppi posti a confronto sia sufficientemente ampia, come nel caso di un rapporto pari a 1:2 (Dehaene et al., 1998).

Nel tentativo di individuare il rapporto numerico minimo necessario a discriminare quale dei gruppi presentati fosse il più ampio, abbiamo mantenuto costante la dimensione di quello meno numeroso (quattro individui), incrementando così il rapporto da 2:5 a 4:5 attraverso i seguenti confronti numerici: 4 vs 6, 4 vs 7, 4 vs 8 e 4 vs 10 (il confronto 4 vs 5 è stato presentato precedentemente nell'esperimento 1). È stata inoltre sottoposta a test la capacità di distinguere tra due insiemi con un rapporto numerico pari a 3:4 (come il caso di 6 vs 8).

Risultati

Dalle analisi statistiche condotte emerge una preferenza significativa per il gruppo più numeroso sia in presenza di un rapporto numerico pari a 2:5 (4 vs 10, $t(13) = 5.156$, $p < 0.001$) sia nel caso di un rapporto di 1:2 (4 vs 8, $t(13) = 4.036$, $p = 0.001$); viceversa non è stata evidenziata scelta significativa nei confronti 4 vs 6 ($t(13) = 1.490$, $p = 0.160$), 4 vs 7 ($t(13) = 1.975$, $p = 0.070$) e 6 vs 8 ($t(13) = 0.481$, $p = 0.639$, Fig. 25).

Vi è un aumento nella preferenza verso il gruppo più numeroso con il decrescere del rapporto numerico da 4:5 a 2:5 (indice di correlazione per ranghi, Spearman test, $\rho_s = 0.943$, $p = 0.005$).

Esperimento 3. Discriminazione tra grandi numerosità

Metodi

Sono stati utilizzati un totale di 28 soggetti sperimentali, 14 per confronto numerico. Partendo da dati presenti in letteratura (Lipton & Spelke, 2003; Xu &

Spelke, 2000) abbiamo posto a confronto gruppi di grandi numerosità con rapporto numerico pari a 1:2 (8 vs 16) e gruppi con un rapporto 2:3 (8 vs 12). Data la dimensione dei gruppi, l'apparato è stato parzialmente modificato aumentando in profondità le vasche degli stimoli (36 x 18 x 10 cm).

Risultati

Una scelta significativa verso il gruppo più numeroso è stata osservata in 8 vs 16 ($t(13) = 2.372$, $p = 0.034$), mentre nessuna preferenza è emersa in 8 vs 12 ($t(13) = 1.027$, $p = 0.323$, Fig. 24). Quando tutti i confronti degli esperimenti 2 e 3 che presentavano un rapporto numerico di 2:3 e 3:4 (6 vs 8, 4 vs 6 e 8 vs 12) sono stati raggruppati insieme al fine di ottenere un campione numeroso di soggetti, è emersa una scelta marginalmente non significativa verso il gruppo più numeroso ($t(41) = 1.781$, $p = 0.082$).

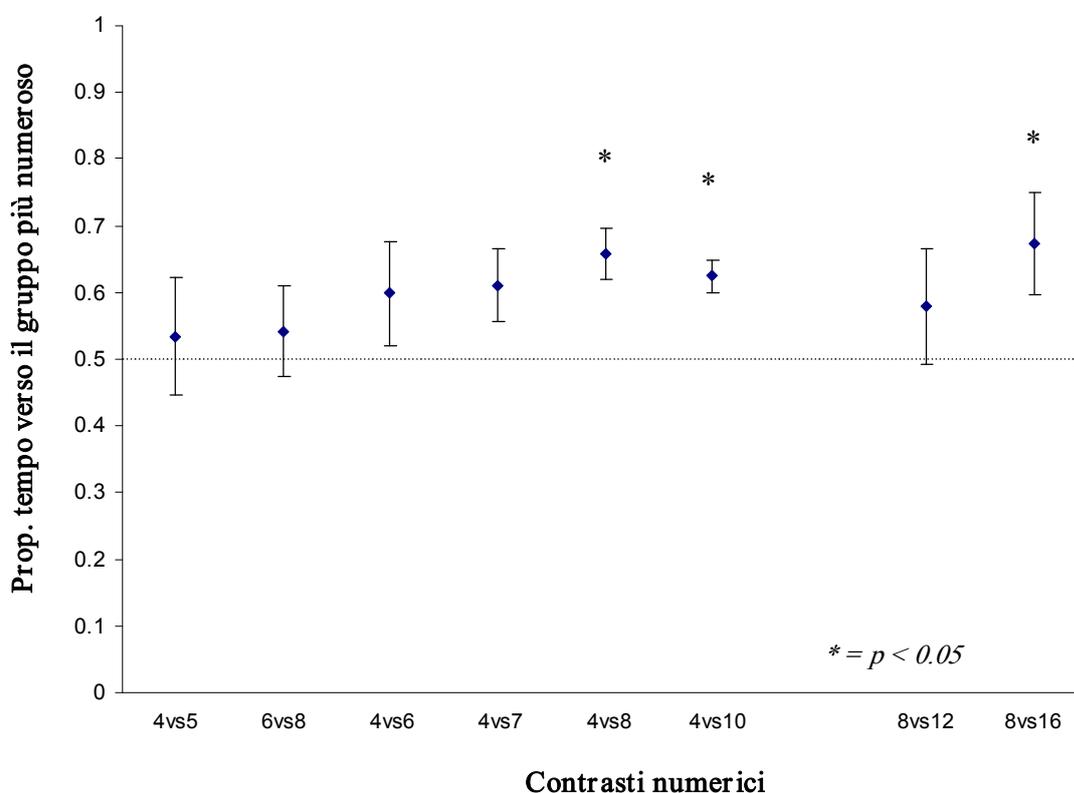


Fig. 25: Risultati degli esperimenti 2 e 3.

Esperimento 4. Controllo dell'area totale degli stimoli

Un totale di 40 soggetti sperimentali è stato sottoposto a test, 20 per confronto numerico. Le scelte sociali sono state osservate in due contrasti numerici in cui in precedenza sono state evidenziate differenze significative verso il gruppo più numeroso: 2 vs 3 e 4 vs 8; le femmine componenti i due set di stimoli venivano scelte in modo che la superficie totale occupata dai pesci fosse identica nei due stimoli; la lunghezza dei soggetti inoltre veniva selezionata in modo da essere mediamente equidistante rispetto alle dimensioni medie dei gruppi-stimolo. A tale scopo gli stimoli sono stati inizialmente fotografati e selezionati in base alle loro dimensioni attraverso l'utilizzo del software TPS. Le dimensioni di stimoli e soggetti sono riassunte in Tabella 1.

2 vs 3	Lunghezza (cm) Media ± Dev. Std.	Area (cm²) Media ± Dev. Std.
Gruppo di 2	3.54 ± 0.09	8.75 ± 0.16
Gruppo di 3	3.02 ± 0.14	8.74 ± 0.09
Soggetti	3.30 ± 0.39	

4 vs 8	Lunghezza (cm) Media ± Dev. Std.	Area (cm²) Media ± Dev. Std.
Gruppo di 4	3.67 ± 0.20	19,92 ± 0.31
Gruppo di 8	2.57 ± 0.11	19,95 ± 0.17
Soggetti	3.28 ± 0.39	

Tab. 1: *Dimensioni e lunghezze di soggetti e stimoli dell'esperimento 4.*

Al fine di indagare l'esistenza di una possibile preferenza verso individui di maggiori dimensioni, 14 femmine (3.02 ± 0.10 cm) sono state sottoposte a test in un confronto che prevedeva una possibile scelta tra uno stimolo di dimensioni maggiori rispetto al soggetto (3.45 ± 0.20) ed uno di dimensioni minori (2.55 ± 0.31).

Risultati

A differenza di quanto osservato precedentemente nell'esperimento 2 e 3, non è stata osservata alcuna scelta significativa quando si pareggiava l'area degli stimoli sia nel confronto 2 vs 3 ($t(19) = 0.297$, $p = 0.770$) che in 4 vs 8 ($t(19) = -0.289$, $p = 0.775$, Fig. 26).

Nell'esperimento di controllo in cui sono stati posti a confronti singoli individui di diversa dimensione corporea, non si è osservata alcuna scelta significativa verso uno dei due stimoli ($t(13) = 0.753$, $p = 0.465$). Tale mancanza di preferenza è confermata anche dalla retta di regressione lineare tra la dimensione dei soggetti e la scelta sociale effettuata nei due confronti numerici: i risultati non evidenziano alcuna relazione tra le dimensioni degli stimoli e la loro scelta sociale tanto in 2 vs 3 (Regressione lineare $F(1,19) = 0.052$, $p = 0.944$) quanto in 4 vs 8 (Regressione lineare $F(1,19) = 0.532$, $p = 0.475$, Fig. 27).

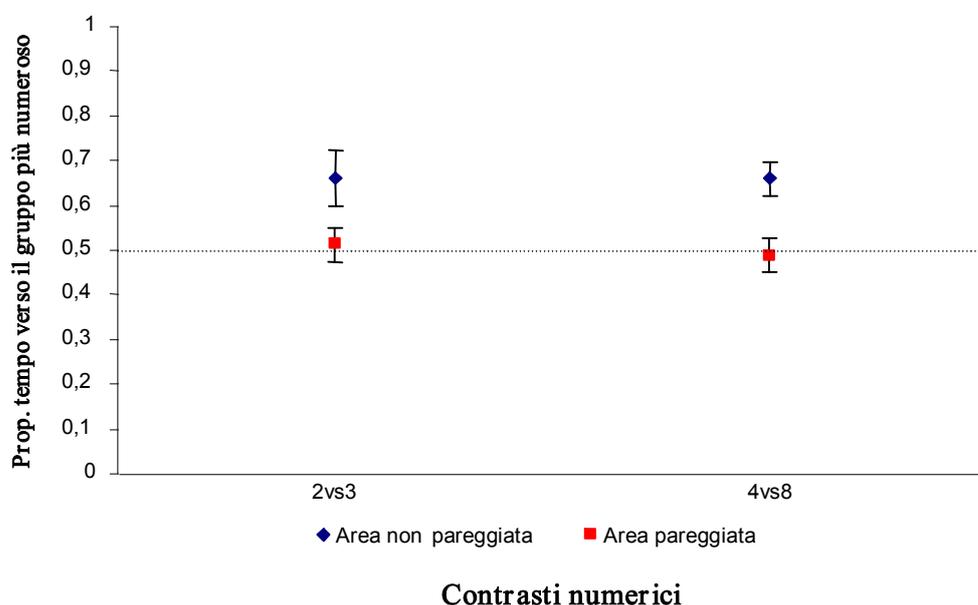


Fig. 26: Confronto tra i contrasti numerici effettuati controllando l'area totale e non.

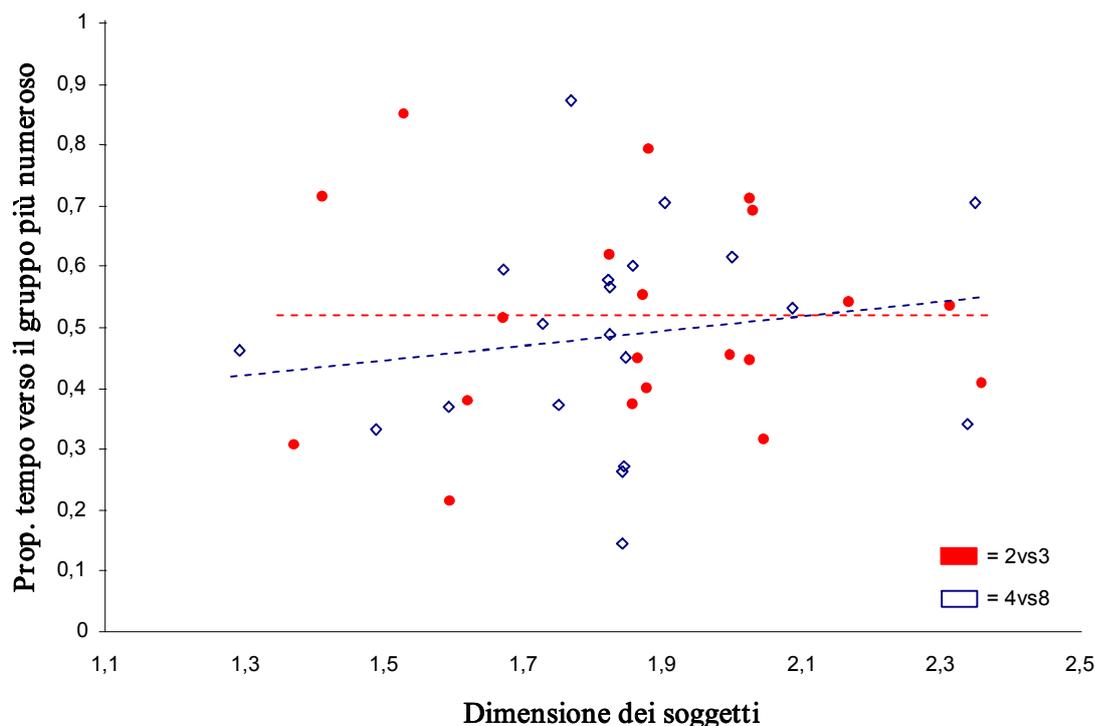


Fig. 27: Retta di regressione tra la dimensione dei soggetti e la scelta sociale nell'esperimento 4.

Esperimento 5. Controllo del movimento degli stimoli

Metodi

Un totale di 40 soggetti sperimentali è stato sottoposto a test, 20 per confronto numerico: le scelte sociali sono state osservate in due contrasti numerici: 2 vs 3 e 4 vs 8. Da un lavoro di Pritchard e collaboratori (2001) è noto che l'attività motoria nel pesce zebrino *Danio rerio* può essere incrementata aumentando la temperatura dai 15° ai 25° C. Partendo da tale presupposto, l'attività complessiva dei gruppi veniva controllata modificando la temperatura delle vasche degli stimoli in modo tale che la quantità totale di movimento del gruppo più numeroso fosse la stessa del gruppo meno numeroso.

Inizialmente è stato condotto un esperimento pilota per individuare quale fosse la differenza di temperatura ottimale in *G.holbrooki* per pareggiare la quantità di movimento dei due gruppi di stimoli: i risultati hanno indicato che ad un incremento di 10° C corrisponde un significativo aumento dell'attività motoria.

Al fine di pareggiare la quantità complessiva di movimento, quindi, il gruppo di minori dimensioni è stato inserito nella vasca degli stimoli la cui temperatura veniva

mantenuta costante a $29 \pm 1^\circ\text{C}$, mentre il gruppo più ampio è stato inserito ad una temperatura di $19 \pm 1^\circ\text{C}$.

Gli stimoli venivano prelevati da un *pool* composto da 34 individui stabulati nei due giorni precedenti le osservazioni a $29 \pm 1^\circ\text{C}$ (gruppo di minor numerosità) e $19 \pm 1^\circ\text{C}$ (gruppo di maggior numerosità). Nel corso dell'esperimento, l'attività motoria di un sotto-campione di cinque set di stimoli è stata video-registrata al fine di controllare la quantità di movimento tra i gruppi confrontati. È stato contato il numero complessivo di spostamenti di ciascun individuo all'interno di una griglia imposta sullo schermo (0.93×0.93 cm): il numero di spostamenti complessivo avvenuto nei gruppi composti da due individui non differiva statisticamente da quelli costituiti da tre ($t(8) = 0.383$, $p = 0.711$); lo stesso si è verificato tra i gruppi di otto e quattro pesci ($t(8) = 0.223$, $p = 0.829$, Fig. 27).

Al fine di verificare l'esistenza di una possibile preferenza spontanea verso individui più attivi, è stato condotto inizialmente un esperimento di controllo ponendo a confronto un individuo più attivo posto a $29 \pm 1^\circ\text{C}$ con un secondo meno attivo a $19 \pm 1^\circ\text{C}$, per un totale di 14 soggetti (3.23 ± 0.11 cm).

Risultati

Dalle analisi statistiche emerge una preferenza significativa per il gruppo più numeroso ($t(19) = 2.757$, $p = 0.013$) nel confronto 2 vs 3. Al contrario, i soggetti non hanno mostrato una significativa scelta spontanea in 4 vs 8 ($t(19) = 1.139$, $p = 0.269$), nonostante la tendenza verso il gruppo più ampio (Fig. 28).

L'esperimento di controllo relativo alla possibile preferenza verso individui più attivi ha dimostrato come le femmine non esibiscano alcuna preferenza per gli stimoli in funzione del livello di attività motoria ($t(13) = 0.193$, $p = 0.920$).

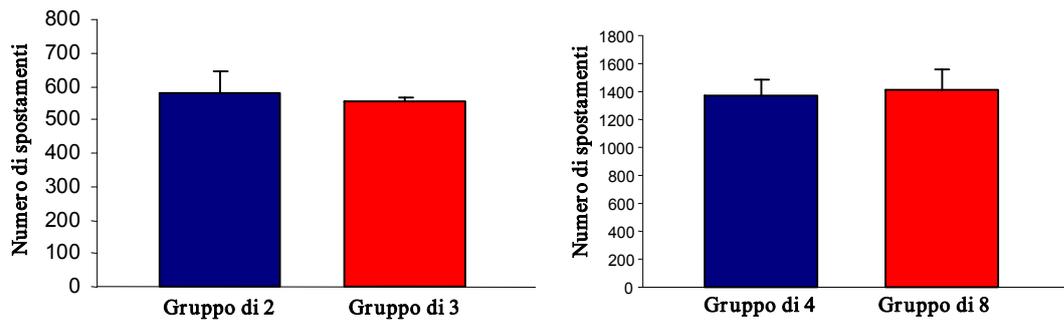


Fig. 27: Numero di spostamenti dei gruppi-stimolo nei confronti numerici dell'esperimento 5.

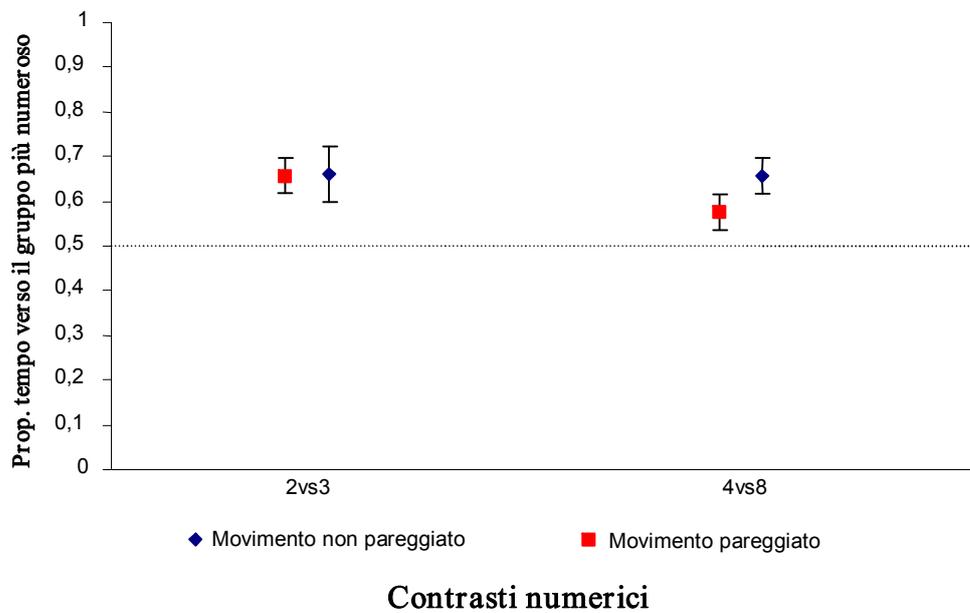


Fig. 28: Confronto tra i contrasti numerici effettuati controllando il movimento e non.

3.3 Discussione

I risultati della ricerca documentano innanzitutto come le femmine di *G. holbrooki* inserite in un ambiente sconosciuto e privo di luoghi di riparo mettano in atto un comportamento simile a quanto osservato nella maggior parte delle specie gregarie che consiste nel tentativo di congiungersi al gruppo di conspecifici più ampio possibile (Agrillo & Dadda, 2007; Hager & Helfman, 1991). L'andamento esibito dai soggetti durante l'esperimento pilota suggerisce come una marcata preferenza verso il settore della vasca vicino al gruppo più numeroso si manifesti già pochi minuti dopo l'inizio del test. Tale preferenza spontanea è stata quindi utilizzata per studiare la capacità di discriminazione di diverse quantità in un maggior numero di contrasti numerici rispetto a quanti usati nell'osservazione del comportamento delle femmine in presenza di un maschio sessualmente attivo.

Limiti nella discriminazione di quantità.

Nel primo esperimento ai soggetti veniva data una possibile scelta tra gruppi di conspecifici che differivano di un'unità. I risultati evidenziano un'evidente differenza nella capacità di distinguere gruppi composti da un numero massimo di quattro individui (1 vs 2, 2 vs 3 e 3 vs 4) rispetto ad insiemi di compagne più ampi (4 vs 5, 5 vs 6, 6 vs 7 e 7 vs 8). Questo andamento è consistente con i risultati della ricerca condotta mediante l'utilizzo dell'*harassment* maschile: in entrambi i casi, quattro sembra essere il limite massimo quando viene richiesta una discriminazione fine (come quella che coinvolge numerosità distanti di un solo elemento). Tale limite è stato precedentemente osservato in letteratura anche in altri vertebrati, quando è stato utilizzato un paradigma di scelta spontanea. Hauser e collaboratori (2000) hanno ad esempio documentato come le scimmie rhesus siano in grado di individuare quale contenitore contiene il maggior numero di fette di mele quando le quantità a confronto sono 1 vs 2, 2 vs 3 e 3 vs 4, mentre la prestazione decade per quantità superiori (come il caso di 4 vs 5 e 5 vs 6). Uno studio effettuato su bambini di dodici mesi, inoltre, ha dimostrato come questi possano individuare la maggior quantità di cracker disponibili in due gruppi separati quando i confronti numerici erano 1 vs 2 e 2 vs 3, ma non con 3 vs 4 (Feigenson et al., 2002a).

I risultati della presente ricerca sembrano suggerire che, per piccole numerosità, il rapporto tra le quantità confrontate possa essere ininfluente. A sostegno di questo vi è il fatto che i pesci hanno discriminato con altrettanto successo tanto 1 vs 2 quanto 3 vs 4. Ciononostante, i risultati dell'esperimento 1 in sé non supportano l'esistenza di due distinti meccanismi alla base della discriminazione tra quantità: non si può escludere, infatti, che alla base della prestazione dei soggetti vi sia un possibile limite nel rapporto numerico in grado di essere distinto. Tale rapporto aumenta progressivamente al crescere delle quantità confrontate, lasciando aperta la possibilità che sia coinvolto un unico meccanismo basato sulla magnitudine.

Nel secondo esperimento, è stato osservato come i soggetti siano in grado di distinguere tra gruppi composti da numerosità maggiori di quattro, a patto che il rapporto numerico tra le quantità poste a confronto sia pari a 1:2 o un valore inferiore a questo (come 2:5). La capacità di distinguere gruppi in cui la numerosità di uno è doppia dell'altro è stata confermata anche dal terzo esperimento, dove le quantità a confronto erano 8 vs 16. Al contrario si è osservata solamente una tendenza non significativa quando il rapporto numerico è stato aumentato a 2:3 (come il caso di 8 vs 12). È importante sottolineare come non si osservi un improvviso degrado della prestazione con rapporti inferiori a 1:2; è stato registrato viceversa un progressivo decremento della preferenza associato ad un incremento del rapporto numerico da 2:5 a 4:5. Sembra quindi che, in accordo con il principio della distanza numerica osservato in diverse altre specie (Dehaene et al., 1998), la discriminazione tra due grandezze numeriche migliora all'aumentare della loro distanza. Quando tutti i confronti che interessavano numerosità con rapporto pari a 2:3 e 3:4 sono stati analizzati assieme al fine di ottenere un campione più ampio ($N = 42$), è stata evidenziata una marginale mancanza di scelta significativa, suggerendoci come una differenza tra i gruppi possa essere rilevata anche con rapporti inferiori a 1:2 ma che la discriminazione divenga sempre più difficile quando la distanza relativa tra le numerosità viene ridotta.

La prestazione evidenziata dai pesci in confronti numerici superiori alle quattro unità trova dei riscontri con quanto precedentemente osservato in letteratura a livello pre-verbale in bambini ed altre specie animali (Cantlon & Brannon, 2006; Hauser et al., 2003; Meck & Church, 1983). Attraverso il paradigma dell'abituazione-disabituazione, ad esempio, bambini di sei mesi sono stati in grado di discriminare tra insiemi molto ampi a condizione che questi fossero in rapporto di 1:2 mentre

la prestazione decadeva quando la proporzione era pari a 2:3 (Xu & Spelke, 2000).

Successivamente la ricerca è stata allargata utilizzando stimoli uditivi (Lipton & Spelke, 2003) costituiti da suoni che variavano in durata. I risultati della ricerca confermano come i bambini di sei mesi siano in grado di distinguere due pattern di 8 e 16 unità, mentre lo stesso non avviene quando a confronto vi sono 8 e 12 elementi; a nove mesi, al contrario, anche gruppi di grandi dimensioni con rapporto numerico pari a 2:3 vengono discriminati, mentre lo stesso non si verifica con rapporti numerici pari a 4:5 (come il caso di 8 vs 10), suggerendoci come la discriminazione di numerosità migliori nel corso dello sviluppo ontogenetico anche in assenza di linguaggio umano (Lipton & Spelke, 2003). Un andamento simile a quello osservato nei bambini è stato recentemente documentato (Hauser et al., 2003) nei tamarini (*Saguinus oedipus*), dove i soggetti sono in grado di distinguere tra 4 vs 6, e 8 vs 12 suoni (gruppi con rapporto pari a 2:3).

Il ruolo delle variabili continue.

L'esperimento 4 e 5 avevano lo scopo di determinare il ruolo delle variabili percettive nella discriminazione di quantità. È noto come nell'analisi di stimoli visivi l'area totale, il contorno o la densità degli elementi covariano con la numerosità e possono essere utilizzati per individuare la quantità maggiore tra due gruppi (Feigenson & Carey, 2005; Feigenson et al., 2002b). Quando gli stimoli sono costituiti da esseri viventi, inoltre, la quantità complessiva di movimento può essere un ulteriore indicatore di numerosità (Uller et al., 2003).

L'esperimento 4 ha documentato come, pareggiando l'area occupata dagli stimoli, i soggetti fallissero nel distinguere l'insieme più numeroso tanto di fronte a piccole numerosità quanto in presenza di grandi numerosità. Alla base di tale risultato poteva essere inizialmente ipotizzato un contrasto motivazionale tra due tendenze: da una parte, la preferenza verso gruppi più numerosi; dall'altra, un'ipotetica tendenza verso individui con determinate dimensioni corporee. Come accennato nell'introduzione, la letteratura riporta come i pesci che conducono vita gregaria tendano ad unirsi ad un gruppo di conspecifici quanto più possibile simile in dimensioni rispetto a sé. Nonostante i soggetti fossero di dimensione intermedia rispetto agli stimoli in

entrambi i casi, non era da escludere che l'*oddy effect* avesse influenzato i risultati. Se tale effetto fosse stato importante, in questo esperimento sarebbe stato lecito aspettarsi che, nei soggetti di dimensione minore, vi fosse una maggior tendenza ad avvicinarsi agli stimoli di piccola taglia, mentre i soggetti di grandi dimensioni avrebbero dovuto trascorrere più tempo a ridosso del gruppo composto dagli individui di maggiori dimensioni. I risultati dell'esperimento di controllo e l'osservazione della retta di regressione lineare dell'esperimento 4 documentano come non vi fosse una preferenza spontanea per individui con determinate dimensioni corporee, a conferma del fatto che alla base dei risultati relativi al ruolo dell'area occupata dagli stimoli non vi sia alcun contrasto motivazionale.

L'esperimento 5 ha indagato il ruolo del movimento dei pesci attraverso la manipolazione della temperatura all'interno della vasca degli stimoli, un metodo precedentemente utilizzato negli studi sulle scelte sociali dei pesci (Pritchard et al., 2001; Reynolds & Casterlin, 1979). Pareggiare la quantità di movimento nel confronto 2 vs 3 non ha influenzato l'abilità a trovare il gruppo più ampio; viceversa il movimento ha un ruolo attivo nella discriminazione di grandi numerosità, come 4 vs 8. La possibilità che alla base della mancanza di scelta significativa dei soggetti vi fosse un contrasto motivazionale (tra la tendenza ad andare verso il gruppo più numeroso ed una ipotetica tendenza a preferire individui più attivi) è stata smentita dai risultati dell'esperimento di controllo dove venivano contrapposti due individui con diversa attività motoria.

L'esperimento 4 suggerisce come i soggetti basino le loro decisioni sull'area totale degli stimoli mentre l'esperimento 5 indica che – almeno per quanto concerne le grandi numerosità – la quantità di movimento è alla base delle scelte sociali. Nel complesso questi risultati portano ad un paradosso. I due esperimenti evidenziano il ruolo di area e movimento per grandi quantità, ma, dal momento che le due variabili sono state controllate una alla volta, ci si dovrebbe aspettare che i soggetti individuino il gruppo più numeroso in entrambi gli esperimenti. Se il movimento è stato controllato in una condizione, lo stesso non è avvenuto per l'area (e viceversa): alla luce di questo fatto, come hanno potuto non individuare il gruppo più numeroso senza far affidamento alla variabile non controllata? Una possibile spiegazione di questo conflitto potrebbe essere legata al fatto che i pesci necessitano di indicatori paralleli di numerosità e la discriminazione basata su un singolo indicatore percettivo potrebbe risultare più difficoltosa. Secondo un'ipotesi alternativa, invece, le informazioni

provenienti da diversi fattori non numerici potrebbe essere inseriti in un unico accumulatore che necessiterebbe di raggiungere una certa soglia per potere percepire un gruppo più numeroso dell'altro. Una scelta basata su più componenti percettive è più probabilmente la regola incontrata in natura quando a confronto vi sono conspecifici. I pesci a volte possono essere immobili, nascondersi l'un l'altro o avere un diverso orientamento nello spazio e la selezione naturale potrebbe aver favorito il consolidamento di un meccanismo in grado di raccogliere tutte le informazioni percettive possibili al fine di ottimizzare la velocità e l'accuratezza delle scelte sociali.

La rappresentazione di quantità in *G. holbrooki*

Alla luce di questi risultati è possibile avanzare delle ipotesi relativamente al sistema cognitivo alla base della discriminazione di quantità nel modello sperimentale indagato partendo dai modelli teorici avanzati in letteratura per quanto concerne le competenze numeriche in assenza di linguaggio (Hauser & Spelke, 2004; Dehaene et al., 1998). Come discusso nell'introduzione, la maggior parte degli studiosi è concorde con l'affermare che vi siano due sistemi che siano alla base delle abilità numeriche spontanee negli animali. Il primo sarebbe rappresentabile in una sorta di accumulatore che raccoglie i segnali ottenuti dalla visione di ciascuno stimolo, permettendo di stimare in maniera approssimativa anche grandi numerosità. Tale sistema sarebbe attivo anche nel processamento di variabili percettive, come la diversa quantità di area presente in due set di oggetti, senza necessariamente utilizzare componenti numeriche (Gallistel & Gelman, 2000).

Una discriminazione fine sarebbe possibile solamente per piccole numerosità grazie ad un meccanismo chiamato *object-file* secondo cui si creerebbe una corrispondenza 1:1 tra oggetto reale e simbolo presente nella mente dell'organismo indagato (Feigenson & Carey, 2005; Trick & Pylyshyn, 1994). A seguito di tale corrispondenza, il rapporto numerico tra i gruppi non avrebbe alcun ruolo all'interno di numerosità minori di quattro.

I risultati degli esperimenti condotti non permettono di concludere con chiarezza quale sia il meccanismo sottostante le scelte sociali nei pesci. L'esperimento 4 e 5 documentano come i soggetti siano sensibili alle variabili continue, ma il modo in cui questi si comportano non è pienamente consistente con nessun modello teorizzato in letteratura. Precedenti ricerche hanno dimostrato come i bambini utilizzino componenti non numeriche come l'area totale solamente quando a confronto vi sono

piccole numerosità (Wood & Spelke, 2005; Xu, 2003; Feigenson et al., 2002b). Al tempo stesso, sembra che per la discriminazione di grandi numerosità le variabili percettive non siano influenti (Lipton & Spelke, 2003; Xu & Spelke, 2000). Per quanto concerne i pesci, abbiamo osservato un andamento differente: quando l'area è stata pareggiata i soggetti hanno fallito a distinguere l'insieme più numeroso tanto per piccole quanto per grandi numerosità. Inoltre, è stato osservato nell'esperimento 5 un andamento opposto rispetto a quanto sarebbe ipotizzabile dai dati provenienti negli infanti: i pesci sembrano non fare affidamento alla variabile percettiva "movimento" nei piccoli numeri, mentre sono sensibili a tale componente visiva in presenza di grandi numerosità. Sulla base di tali differenze, è facile ipotizzare che, anche se i limiti messi in mostra dalle femmine di gambusia sono simili a quanto osservato nell'uomo in assenza di linguaggio, i meccanismi cognitivi alla base potrebbero essere differenti. Una convergenza evolutiva potrebbe aver portato ad una simile prestazione, ma i meccanismi cognitivi alla base potrebbero non essere omologhi.

Un importante fattore da prendere in considerazione è anche il fatto che gli stimoli a confronto siano costituiti da altri pesci piuttosto che da cibo o oggetti inanimati. Esistono numerose evidenze che, almeno per quanto concerne mammiferi e uccelli, le informazioni percettive relative all'analisi dei conspecifici sono processate da sottosistemi specializzati e distinti (Gentner, 2004; Haxby, 2002). Non è possibile escludere a priori il fatto che pesci e mammiferi condividano sistemi omologhi che accedano a diversi tipi di processi in contesti differenti.

I risultati della ricerca non dimostrano in maniera inequivocabile che i pesci dispongano di due sistemi numerici distinti; ciononostante esistono diverse ragioni per pensare che i soggetti facciano uso di due differenti meccanismi per distinguere tra piccole e grandi numerosità. La discriminazione tra numerosità minori di 4 è insensibile al movimento, mentre influenza la percezione di grandi numerosità. Non è stata inoltre osservata un'influenza del rapporto numerico (dal momento che i pesci distinguono 1 vs 2, 2 vs 3 e 3 vs 4), un tipico effetto che si osserva invece nel sistema dell'accumulatore ipotizzato per grandi numerosità nei mammiferi. Ulteriori conferme relative alla possibile esistenza di due sistemi indipendenti provengono dal confronto tra la prestazione osservata per piccole e grandi numerosità che presentano gli stessi rapporti numerici: la distinzione tra quantità con rapporto 2:3 o 3:4 - discriminata con successo per numerosità minori di 4 (2 vs 3 e 3 vs 4) - non è stata invece percepita con numerosità più ampie (4 vs 6, 6 vs 8, 8 vs 12).

È possibile ipotizzare che il sistema deputato all'analisi di piccole numerosità possa coesistere con un meccanismo basato sull'analisi di informazioni percettive come l'area piuttosto che la numerosità esatta degli stimoli: un simile risultato è stato osservato anche in bambini di 10-12 mesi di vita quando osservati in un test di scelta spontanea in presenza di cracker di diversa numerosità (Feigenson et al., 2002a). Al riguardo, è stato ipotizzato che i bambini possano confrontare le informazioni percettive piuttosto che instaurare una precisa relazione 1:1 tra oggetto e simbolo mentale (Feigenson et al., 2004; 2002a).

Riassumendo, i risultati di questa ricerca documentano nel complesso come i pesci sembrano usare due distinti meccanismi per la discriminazione di quantità che si attivano sulla base alle numerosità da porre a confronto; tali sistemi presenterebbero analogie con quelli osservati in bambini e primati pur non essendo necessariamente i medesimi.

Al tempo stesso questo studio ha dimostrato come alla base della distinzione tra due quantità di conspecifici non vi sia una reale discriminazione numerica quanto l'affidamento a variabili percettive che covariano con la numerosità degli elementi. Tuttavia tale conclusione non implica necessariamente che i pesci non siano in grado di distinguere due gruppi di oggetti sulla base della numerosità degli elementi. I fattori percettivi possono essere gli elementi primari utilizzati per stimare la grandezza di un gruppo di conspecifici. Una rapida scelta verso insiemi di compagni di diversa numerosità potrebbe essere alla base delle scelte sociali in ambiente naturale e, nel corso dell'evoluzione, l'accuratezza nello scegliere la soluzione ottimale potrebbe essere stata controbilanciata con la rapidità con cui tale decisione deve essere presa. In questo, i fattori percettivi potrebbero essere fondamentali per suggerire in maniera celere la numerosità, pur non essendo sistematicamente affidabili. Anche negli esseri umani vi sono prove di una stima di grandi numerosità basate su variabili come area e densità che correlano con la quantità di elementi presenti (Durgin et al., 1995; Vos et al., 1988). Ciononostante vi sono anche evidenze di una rappresentazione numerica simbolica che guida individui adulti nei giudizi di numerosità relativa (Barth et al., 2003; Cordes et al., 2001; Whalen et al., 1999).

Al fine di indagare se i pesci possono imparare a distinguere due gruppi di elementi di diversa numerosità senza che fattori come area e movimento possano suggerire la

dimensione dei gruppi, è stata condotta un'ulteriore ricerca attraverso l'utilizzo di procedure di addestramento.

4. Progetto 2. Utilizzo di tecniche di addestramento per la discriminazione di numerosità.

Addestrare un animale a compiere una discriminazione di tipo numerico significa in primo luogo individuare l'esistenza o meno di moduli cognitivi in grado di computare diverse quantità nel modello sperimentale indagato. Nonostante questi studi difficilmente possano fornire precise indicazioni in merito al contesto ecologico in cui tali abilità verrebbero utilizzate (spesso gli stimoli utilizzati per l'addestramento sono artificiali figure presentate al computer e vengono inserite in compiti che un animale non incontra comunemente in natura), l'indubbio vantaggio di cui le procedure di training dispongono è quello di verificare se, alla base dei limiti mostrati nel comportamento spontaneo, vi sia una completa assenza di un modulo numerico in grado di risolvere il compito oppure un uso preferenziale di un secondo sistema non numerico.

Nel primo esperimento sono state addestrate a compiere una distinzione tra 2 e 3 elementi 14 femmine adulte di *Gambusia holbrooki*, facendo in modo che i fattori percettivi che si erano dimostrati decisivi nei test di scelta spontanea non potessero essere utilizzati per distinguere la quantità degli elementi.

L'utilizzo di stimoli inanimati ha permesso un maggior controllo di tali variabili, dal momento che tutti gli elementi presentati erano statici, impedendo così che questi (a differenza di quanto avveniva utilizzando conspecifici come stimoli) potessero cambiare orientamento e prospettiva, alterando continuamente la possibile stima dell'area che i soggetti potevano effettuare. In questo esperimento è stata messa a punto una nuova procedura basata su due fasi di addestramento e pre-addestramento, nel tentativo di ideare un sistema di training che potesse rilevarsi efficace nei pesci. Il condizionamento operante è generalmente difficile da utilizzare con i pesci e l'utilizzo del rinforzo alimentare - usato di frequente nelle ricerche animali (Jaakkola et al., 2005; Suzuki & Kobayashi, 2000; Emmerton & Delius, 1993) - non risulta efficace in una specie come *G. holbrooki*, che si nutre di una limitata quantità di cibo quotidianamente. In questo senso, il rinforzo sociale può costituire uno dei motori principali per addestrare una specie acquatica che conduce vita di gruppo, come documentato anche in numerosi altri studi precedenti sulle abilità spaziali dei pesci (Sovrano et al., 2005, 2003, 2002). Anche all'interno di una procedura che si serve di

conspecifici come rinforzo, il processo di addestramento è piuttosto dispendioso in termini temporali: ideare quindi una valida procedura di pre-addestramento potrebbe ridurre il carico di lavoro degli sperimentatori, limitando anche lo stress per i soggetti dovuto alla continua interazione umana durante i test.

Nella fase di pre-addestramento i pesci potevano apprendere a distinguere tra le due numerosità restando per 7 giorni in un apparato nel quale, per passare da un compartimento all'altro, era necessario operare una discriminazione tra le numerosità presentate. A questa fase è seguita un'ulteriore procedura di training nella quale i soggetti sono stati osservati per 6 giorni in un secondo apparato dove era necessario compiere la medesima discriminazione tra numerosità per poter accedere ad un ambiente più confortevole. Una terza fase dell'esperimento prevedeva un controllo di una variabile percettiva (la dimensione dei singoli elementi presentati) che poteva aver avuto un ruolo nella prestazione dei soggetti. Gli stimoli venivano controllati per le variabili visive critiche sia in pre-addestramento che in addestramento, in modo tale che nessuna di queste potesse essere utilizzata per imparare a distinguere tra le quantità presentate. Scopo della ricerca, quindi, era quello di verificare se i pesci potessero realmente operare una distinzione tra 2 e 3 unità senza fare affidamento ai fattori percettivi che si erano dimostrati importanti nella discriminazione spontanea di quantità.

Nel secondo esperimento è stata adottata una procedura di training molto simile. In questo caso, però, ai pesci veniva data la possibilità di imparare una qualsiasi regola che permettesse loro di distinguere tra 2 elementi e 3. A differenza dell'esperimento 1, in questo secondo progetto il ventaglio delle variabili percettive è stato ampliato, includendo anche altri fattori visivi (come la luminanza media, il perimetro e lo spazio totale) che potrebbero correlare con le due quantità. Non appena i pesci superavano un criterio di apprendimento, veniva effettuato un esperimento di controllo in estinzione, in cui ai soggetti venivano presentate nuove configurazioni di stimoli dove le componenti percettive erano controllate una alla volta, allo scopo di verificare il ruolo di ognuna di queste componenti visive che covariano con la numerosità.

4.1 Esperimento N. 1: Discriminazione tra 2 e 3 elementi con controllo dell'area

4.1.a Materiali e metodi

Soggetti

Sono state addestrate un totale di 14 femmine adulte di *G. holbrooki*: metà di queste sono state rinforzate verso la numerosità maggiore (3), l'altra metà verso la numerosità minore (2). Nel periodo che precedeva l'inizio dell'esperimento i soggetti venivano mantenuti nelle stesse condizioni precedentemente descritte nei test di scelta spontanea.

L'esperimento è stato suddiviso in tre fasi: pre-addestramento, addestramento e test di controllo.

Pre-addestramento

Apparato

L'apparato di pre-addestramento era costituito da una vasca di 68 x 68 x 38 cm divisa in quattro settori identici da pareti di poliplack bianco (Fig. 29). Ciascun settore comunicava con quello adiacente attraverso una coppia di piccoli tunnel di 2.5 x 3.5 x 1 cm posti a 12.5 cm di altezza rispetto al fondo della vasca, distanziati di 8 cm e separati da una parete di poliplack lunga 7 cm; sopra i tunnel venivano presentati gli stimoli all'interno di un quadrato bianco di 3 x 3 cm.

Solamente il tunnel che presentava la numerosità da rinforzare permetteva ai soggetti di passare da un settore all'altro della vasca; il tunnel associato allo stimolo non rinforzato, al contrario, permetteva di vedere al di là del tunnel ma non era possibile attraversarlo da una parte all'altra dal momento che al suo interno era inserita una barriera di acetato trasparente attraverso cui l'acqua poteva passare ma che impediva il passaggio del pesce. Ai lati della vasca erano presenti quattro neon (18 Watt) ed un sistema di filtraggio per l'acqua; quest'ultima era mantenuta alla temperatura costante di $25^{\circ} \pm 2^{\circ}\text{C}$. Il comportamento dei soggetti veniva osservato tramite filmati ottenuti da una videocamera posta a circa 1 m di altezza dall'apparato.



Fig. 29: L'apparato usato nel pre-addestramento era costituito da una vasca suddivisa in quattro compartimenti identici. Per passare da un settore all'altro i soggetti disponevano di piccoli tunnel sopra i quali venivano presentate forme geometriche di diversa numerosità.

Stimoli

Gli stimoli utilizzati consistevano in gruppi di forme geometriche di diversa

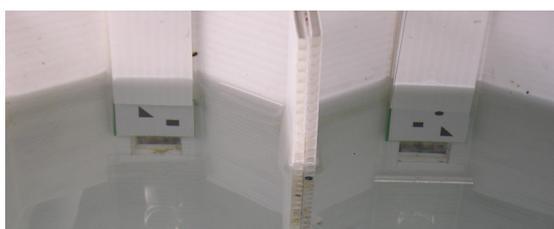


Fig. 30: esempio di stimoli immersi nell'apparato di pre-addestramento.

numerosità (Fig. 30) create attraverso l'utilizzo di Microsoft Word (Office 2003). Queste potevano essere cerchi, quadrati, rettangoli, rombi, triangoli, stelle e croci; ogni elemento era di color nero e di dimensioni variabile ma

ciascuna forma poteva essere compresa approssimativamente in un quadrato di 1 x 1 cm: all'interno di ogni coppia di stimoli l'area totale degli elementi (la sommatoria,

cioè, della quantità di nero presente nei due gruppi) è stata pareggiata, così che tale variabile percettiva non potesse essere utilizzata nella risoluzione del compito.

Un totale di 8 coppie di stimoli erano presenti contemporaneamente nella vasca, 2 coppie in ogni parete; 40 differenti coppie di stimoli sono state presentate in questo apparato, al fine di evitare che i pesci potessero fare affidamento alla configurazione complessiva degli stimoli piuttosto che alla loro numerosità.

Procedura

La settimana che precedeva l'inizio del test i soggetti venivano inseriti in una vasca di stoccaggio (60 x 26 x 36 cm) che presentava al centro una parete di poliplack bianco che la divideva in due settori identici. Al fine di far acquisire confidenza con l'uso dei tunnel, due tunnel simili a quelli successivamente incontrati nel pre-addestramento erano posti al centro della parete di poliplack, permettendo ai pesci di passare da un settore all'altro della vasca solamente a seguito dell'attraversamento di tali fessure. Entrambi i tunnel erano interamente attraversabili e nessuno stimolo era associato a queste.

Trascorsi 7 giorni, una coppia di femmine veniva inserita nell'apparato di pre-addestramento. Qui i soggetti venivano lasciati liberi di esplorare l'ambiente per una settimana. Al momento dell'inserimento, 8 coppie di stimoli venivano poste sopra i tunnel; al terzo giorno il set di stimoli veniva interamente sostituito con 8 nuove coppie; lo stesso avveniva al quinto, sesto e settimo giorno di permanenza in tale ambiente. La frequenza di tentativi (intesi come tutte le volte in cui il pesce toccava col muso la barriera di acetato dentro al tunnel) e passaggi effettivi durante il quinto e sesto giorno veniva registrato per un totale di 8 ore al giorno. Al termine del settimo giorno tutti i pesci iniziavano la fase di addestramento.

Addestramento

Apparato

In questa fase è stato utilizzato un secondo apparato (Fig. 31) costituito da una contenitore cubico di poliplack bianco (16 x 16 x 16 cm) inserito in una vasca di maggiori dimensioni (60 x 26 x 36 cm) al cui interno era presente vegetazione naturale e conspecifici che, almeno per le specie sociali, si è visto fungere da rinforzo

in procedure di addestramento, come dimostrato da precedenti lavori condotti mediante un apparato simile in altri pesci (Sovrano et al., 2005; 2002).



Fig. 31: *L'apparato usato in addestramento era composto da un contenitore bianco, privo di compagni e luoghi di riparo, posto all'interno di una vasca di maggiori dimensioni dove vi erano altri conspecifici. Per uscire dal contenitore bianco i soggetti dovevano attraversare il tunnel associato alla numerosità rinforzata nel pre-addestramento.*

Ai due angoli del contenitore delimitato dalle pareti di poliplack erano presenti due piccoli tunnel di caratteristiche simili a quelli utilizzati nel pre-addestramento (3 x 4 x 2.5 cm) posti a 2 cm sopra il pavimento della vasca. Solamente uno di questi (il tunnel associato alla stessa numerosità rinforzata nel test precedente) permetteva di uscire da tale ambiente e potersi congiungere con i propri compagni; la parte terminale del tunnel presentava, infatti, una lastra di acetato trasparente incollata alla parte superiore che poteva essere facilmente piegata dal pesce aprendone l'uscita; il tunnel che presentava la numerosità non rinforzata non permetteva, invece, di cambiare settore, essendo bloccato da una lastra di vetro sintetico in corrispondenza dell'uscita. Gli stimoli erano posti all'altezza di 1 cm sopra i due corridoi. Ciascuno dei quattro angoli di questo ambiente era costituito da un pannello di poliplack bianco rimovibile al di là del quale erano presenti quattro possibili tunnel; durante il test due di questi venivano occlusi da una coppia di pannelli bianchi, così che la scelta potesse avvenire sempre tra due sole alternative. L'utilizzo di pannelli rimovibili ai quattro angoli ha permesso allo sperimentatore di cambiare in maniera sistematica la posizione in cui presentare

le coppie di stimoli dentro l'apparato, in modo tale da evitare che la risposta dei soggetti potesse essere in qualche modo influenzata da caratteristiche spaziali dell'ambiente piuttosto che dalla componente numerica degli stimoli. Una rappresentazione dell'apparato cubico e della struttura dei pannelli rimovibili è schematizzata in figura 32:

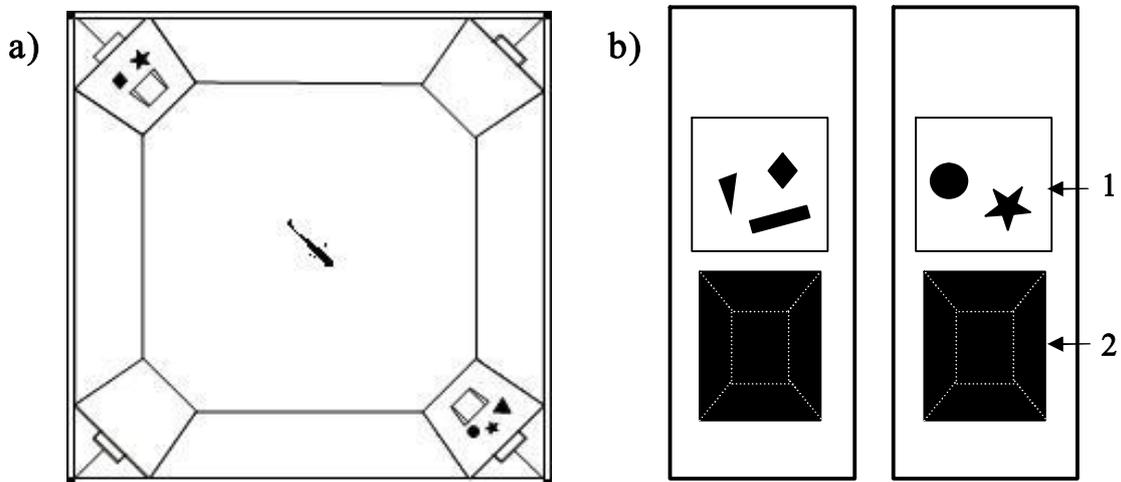


Fig. 32: Rappresentazione del contenitore cubico (a) e dei pannelli utilizzati (b) contenenti stimoli (1) e tunnel (2).

Stimoli

Gli stimoli utilizzati in questa fase consistevano in 20 coppie differenti di gruppi di 3 e 2 elementi inseriti in un quadrato bianco di 3 x 3 cm ad 1 cm di altezza dai due tunnel. Da una coppia all'altra, forma e posizione degli elementi è stata cambiata; inoltre, all'interno di ogni coppia l'area totale degli stimoli è stata pareggiata come avveniva nel pre-addestramento. Nessuna delle coppie di stimoli in questa fase era stata precedentemente incontrata in pre-addestramento.

Procedura

Sono state effettuate 6 prove al giorno per 6 sessioni quotidiane, per un totale di 36 prove. In ognuna di queste prove il pesce veniva inizialmente inserito all'interno di un cilindro di ambientamento (6.5 cm di diametro) posto al centro del contenitore cubico, dove restava in ambientamento 30 secondi. Trascorso tale periodo, il soggetto veniva liberato e veniva registrato verso quale dei due possibili corridoi il pesce si indirizzava come prima scelta. Si classificava la risposta come "scelta della numerosità

rinforzata” quando il pesce usciva completamente dal tunnel e si univa ai compagni; l’etichetta “scelta della numerosità non rinforzata” veniva attribuita ai casi in cui il soggetto entrava nel corridoio chiuso per almeno 2/3 della propria lunghezza corporea. Qualora il soggetto non effettuasse alcuna scelta entro il tempo massimo di osservazione (20 minuti), questi veniva trasportato nella vasca esterna per 5 minuti e successivamente re-introdotta nell’apparato cubico. Non appena il pesce riusciva ad uscire, si poteva riunire con 3 conspecifici dello stesso sesso per un totale di 5 minuti, superato questo periodo iniziava un’altra prova. La posizione della porta rinforzata veniva modificata da una prova all’altra.

Test di controllo

Per le caratteristiche degli stimoli utilizzati nelle fasi precedenti, non era possibile escludere il fatto che – nel tentativo di controllare l’area totale degli elementi - fossero stati introdotti altri indizi non numerici che avrebbero potuto suggerire il tunnel corretto in pre-addestramento e addestramento. Se si osservano ad esempio le coppie di stimoli presentate in figura 33 è possibile notare come i gruppi più numerosi presentano al loro interno l’elemento più piccolo dei cinque oggetti presenti contemporaneamente nei due set; al tempo stesso, nei gruppi meno numerosi sono presenti le forme geometriche più grandi. Questa caratteristica era evidente nella maggior parte degli stimoli utilizzati sia in pre-addestramento che in addestramento, dovuto dalla necessità di pareggiare le aree nei due gruppi-stimolo. Vi era quindi la possibilità che i soggetti imparassero una regola basata sulla dimensione dei singoli elementi (come “scegli il tunnel vicino alla macchia più grande”). Per tale motivo nel test di controllo sono stati utilizzati stimoli della stessa forma e dimensione (Fig. 34), in modo tale che la regola basata sui singoli elementi non fosse più applicabile.

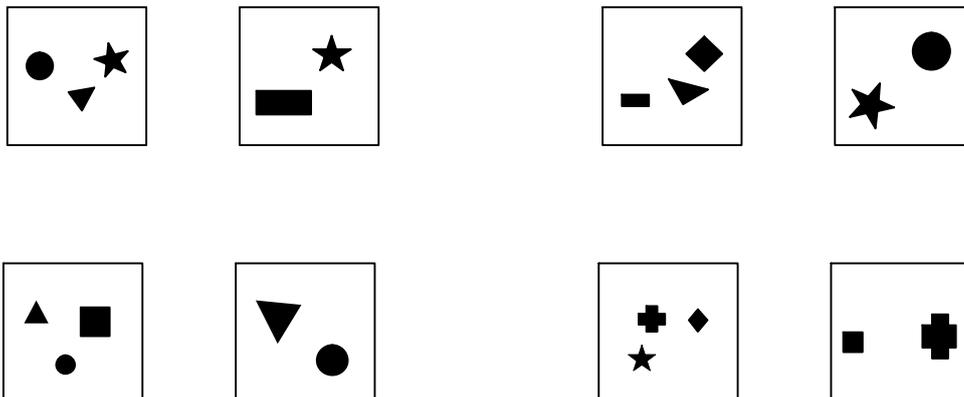


Fig. 33: Coppie di stimoli usati in pre-addestramento e addestramento.

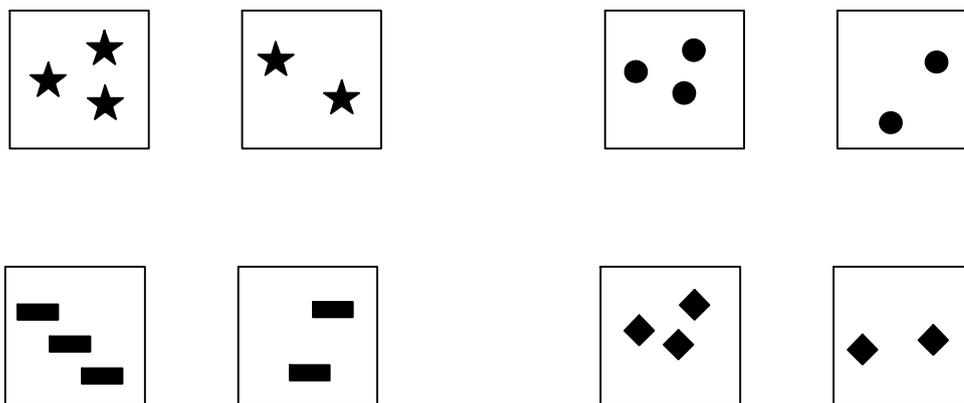


Fig. 34: Coppie di stimoli usati nel test di controllo.

Apparato

Il test di controllo è stato effettuato nel medesimo apparato utilizzato per l'addestramento.

Stimoli

Gli stimoli utilizzati in questa fase consistevano in 24 coppie di elementi caratterizzati dalla stessa dimensione e forma geometrica. Nello specifico questi consistevano in un totale di 6 coppie di stelle, 6 coppie di rettangoli, 6 coppie di rombi e 6 coppie di cerchi. Di conseguenza, in contrasto con quanto presentato nelle due fasi precedenti, l'area totale del gruppo più numeroso era maggiore rispetto a quella presente nel gruppo meno numeroso (in rapporto esatto pari a 3:2 a favore del gruppo più numeroso).

Procedura

La procedura utilizzata in questa fase era simile a quella prevista nella precedente fase di addestramento, ma i pesci venivano in questo caso osservati in estinzione. I soggetti, in sostanza, non potevano uscire da nessuna delle due porte disponibili e restavano nel contenitore cubico per un totale 2 minuti: la variabile dipendente era costituita dalla prima scelta operata dai soggetti verso una delle due porte in questo arco di tempo. Qualora il soggetto non avesse effettuato alcuna scelta dopo 2 minuti, lo sperimentatore attendeva che il pesce effettuasse un primo tentativo verso uno dei due tunnel sino ad un massimo di 20 minuti: non appena il pesce faceva una scelta, il soggetto veniva trasportato nell'ambiente esterno dove poteva congiungersi con gli

altri pesci per un massimo di 5 minuti. Sono state effettuate un totale di 4 sessioni giornaliere da 6 prove ciascuna, per un totale di 24 misure. Fa eccezione il primo soggetto, che è stato osservato per 3 sessioni (18 prove complessive) e riposto nelle vasche di stoccaggio perché non più in condizioni per proseguire l'esperimento.

Le statistiche di tutte e tre le fasi sono state condotte mediante il software statistico SPSS 11.5.1.

4.1.b Risultati

Pre-addestramento

Il chi quadro sulle frequenze di tentativi verso le porte associate alle due numerosità ha documentato come in 11 soggetti su 14 la frequenza di tentativi verso il tunnel associato alla numerosità rinforzata sia significativamente maggiore al termine della fase di pre-addestramento (Tab. 2). Complessivamente, i pesci riescono a distinguere tra i gruppi-stimolo presentati (Wilcoxon test, $Z = -3.171$, $p = 0.002$). La proporzione di accuratezza dei soggetti addestrati verso il gruppo meno numeroso non differisce statisticamente da quella fornita dai pesci addestrati verso l'insieme più ampio (gruppo addestrato sul 3, media \pm dev. std.: 0.642 ± 0.079 ; gruppo addestrato sul 2: 0.611 ± 0.092 ; t-test a campioni indipendenti, $t(12) = 0.669$, $p = 0.516$).

Soggetto	Statistiche				
	Totale tentativi	N. passaggi verso lo stimolo rinforzato	N. tentativi verso lo stimolo non rinforzato	Percentuale di risposte corrette	Risultati
1	167	100	67	59.9%	$\chi_{(1)} = 6.521$, $p=0.011$ *
2	148	90	58	60.8%	$\chi_{(1)} = 6.919$, $p=0.009$ *
3	137	88	49	64.2%	$\chi_{(1)} = 11.10$, $p=0.001$ *
4	207	135	72	65.2%	$\chi_{(1)} = 19.74$, $p<0.001$ *
5	29	20	9	69.0%	$\chi_{(1)} = 4.172$, $p=0.041$ *
6	35	26	9	74.3%	$\chi_{(1)} = 8.257$, $p=0.004$ *
7	101	77	24	76.2%	$\chi_{(1)} = 27.81$, $p<0.001$ *
8	100	73	27	73.0%	$\chi_{(1)} = 21.16$, $p<0.001$ *
9	123	77	46	62.6%	$\chi_{(1)} = 7.813$, $p=0.005$ *
10	234	113	121	48.3%	$\chi_{(1)} = 0.274$, $p=0.601$
11	241	149	92	61.8%	$\chi_{(1)} = 13.48$, $p<0.001$ *
12	211	112	99	53.1%	$\chi_{(1)} = 0.801$, $p=0.371$
13	181	94	87	51.9%	$\chi_{(1)} = 0.271$, $p=0.603$
14	213	123	90	57.7%	$\chi_{(1)} = 5.113$, $p=0.024$ *

Tab. 2: *Frequenze di tentativi nel pre-addestramento (* = $p < 0.05$).*

Addestramento

Come visibile dal grafico (Fig. 35), la proporzione di risposte corrette è statisticamente superiore al caso in ogni sessione di addestramento. Complessivamente, i soggetti sono stati in grado di discriminare tra i due gruppi-stimolo (Wilcoxon test, $Z = -3.205$, $p = 0.001$). La proporzione di accuratezza dei soggetti addestrati verso il gruppo meno numeroso non differisce statisticamente da quella fornita dai pesci addestrati verso l'insieme più ampio (gruppo addestrato sul 3: 0.690 ± 0.037 ; gruppo addestrato sul 2: 0.651 ± 0.070 ; t-test a campioni indipendenti, $t(12) = 1.328$, $p = 0.209$). Un'Anova a misure ripetute condotta sulla prestazione fornita nelle sei diverse sessioni non ha indicato una differenza significativa tra queste nei diversi giorni di addestramento ($F(5,65) = 0.387$, $p = 0.856$). È stata osservata, inoltre, una correlazione positiva tra la prestazione dei soggetti in pre-addestramento e quella fornita in addestramento (Spearman test, $\rho_s = 0.542$, $p = 0.045$).

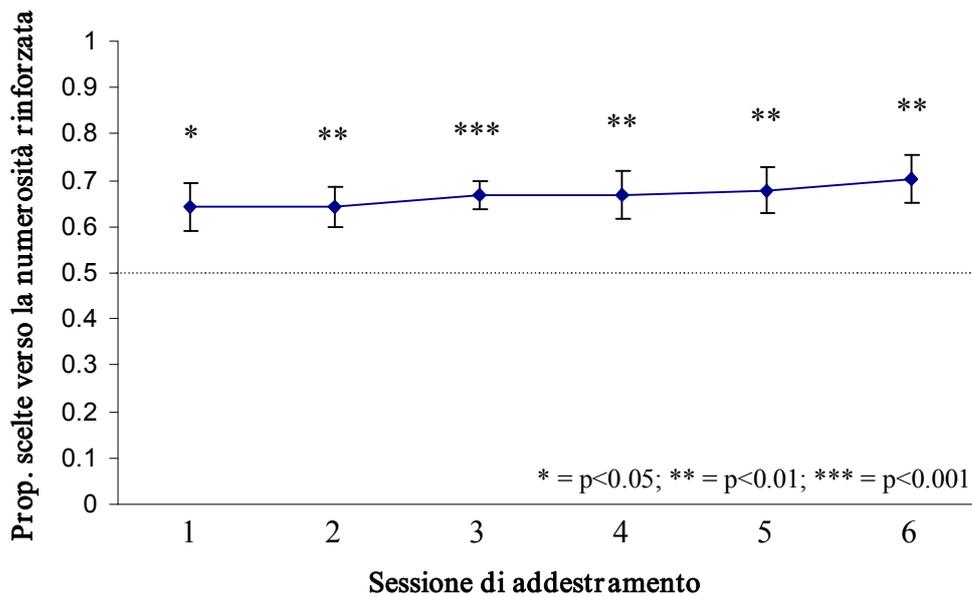


Fig. 35: La proporzione di scelte verso la numerosità rinforzata differisce statisticamente dal caso (0.5) già a partire dalla prima sessione di addestramento (t-test a campione unico).

Test di controllo

Il grafico seguente (Fig. 36) riassume il comportamento dei soggetti durante il test in estinzione. Complessivamente, la frequenza di tentativi verso la numerosità rinforzata nelle precedenti fasi è statisticamente maggiore anche nel test di controllo (Wilcoxon test, $Z = -3.224$, $p = 0.001$). La proporzione di accuratezza dei soggetti addestrati verso il gruppo meno numeroso non differisce statisticamente da quella fornita dai pesci addestrati verso l'insieme più ampio (gruppo addestrato sul 3: 0.587 ± 0.092 ; gruppo addestrato sul 2: 0.577 ± 0.045 ; t-test a campioni indipendenti, $t(12) = 0.255$, $p = 0.803$).

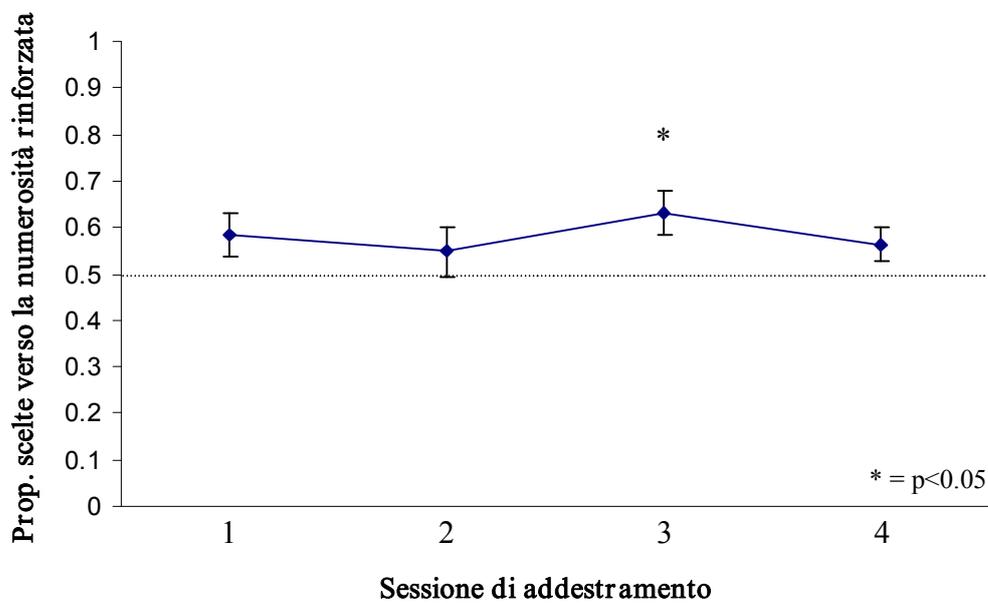


Fig. 36: *Proporzione di scelte verso la numerosità rinforzata nel test di controllo*

4.2 Esperimento N. 2: Discriminazione tra 2 e 3 elementi attraverso l'utilizzo di diversi indicatori percettivi.

4.2.a Materiali e Metodi

Soggetti

Sono state sottoposte a test un totale di 12 femmine adulte di *G. holbrooki*: metà di queste sono state rinforzate verso la numerosità maggiore (3), l'altra metà verso la numerosità minore (2). I soggetti venivano mantenuti nelle stesse condizioni precedentemente descritte per l'esperimento 1.

L'esperimento è stato suddiviso in tre diverse fasi: pre-addestramento, addestramento e test di controllo.

Pre-addestramento

Apparato

È stato utilizzato lo stesso apparato descritto per il pre-addestramento dell'esperimento 1.

Stimoli

La tipologia di stimoli utilizzati era differente rispetto al primo esperimento: in questo caso è stato inizialmente preparato un campione di 100 elementi differenti; per la formazione delle coppie di stimoli, questi elementi sono stati assemblati casualmente all'interno dei gruppi. In questa maniera tutti i fattori percettivi indagati poi nel test di controllo potevano essere utilizzati per distinguere tra i due gruppi, dal momento che il gruppo di 3 unità presentava una serie di elementi che avrebbe permesso di operare una distinzione tra le due quantità senza far ricorso alla numerosità degli elementi. Nessuna variabile continua, quindi, è stata pareggiata tra le coppie presentate.

Procedura

La procedura utilizzata in pre-addestramento era la medesima descritta per l'esperimento 1. L'unica eccezione era costituita dal fatto che gli stimoli (8 coppie di

figure che componevano gruppi di 3 e 2 unità) venivano sostituiti ogni giorno con un nuovo set mai presentato in precedenza, per un totale di 7 set di 8 coppie ciascuno.

Dal momento che il pre-addestramento si era dimostrato efficace nel test precedente, è stato utilizzato anche in questo esperimento; ciononostante, nessuna statistica è stata condotta relativamente a questa prima fase di apprendimento.

Addestramento

Apparato

È stato utilizzato lo stesso apparato descritto per l'addestramento dell'esperimento 1.

Stimoli

Un totale di 60 coppie di stimoli era disponibile in questa fase: gli stimoli erano costituiti da coppie di elementi non incontrati nella precedente fase di pre-addestramento pur presentando le stesse caratteristiche: nessuno di questi, infatti, veniva controllato per le dimensioni percettive indagate nel test di controllo.

Procedura

La procedura di addestramento prevedeva 6 prove al giorno nella modalità descritta per l'esperimento 1. In questo caso, però, erano previste un minimo di tre sessioni e i soggetti potevano iniziare il test di controllo a partire dal quarto giorno: se al termine delle tre sessioni non si osservava una scelta significativa verso la numerosità rinforzata, l'addestramento proseguiva sino ad un massimo di 10 giorni; superato tale periodo il protocollo sperimentale prevedeva che il soggetto non venisse osservato nel test di controllo.

Test di controllo

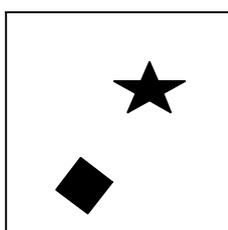
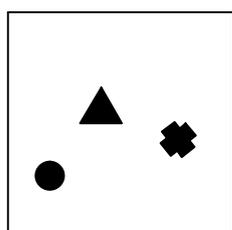
Apparato

È stato utilizzato lo stesso apparato descritto per l'esperimento di controllo dell'esperimento 1.

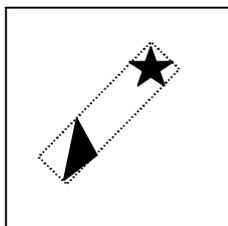
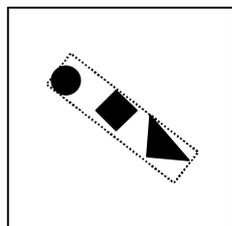
Stimoli

Gli stimoli presentati in ogni sessione erano pareggiati per una di quattro variabili percettive: area totale, spazio totale occupato, perimetro e luminanza media. In una

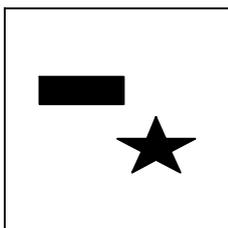
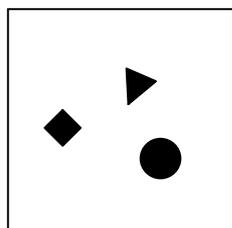
quinta sessione veniva presentato un set di stimoli nei quali ognuna di queste variabili era in rapporto di 2:3 tra il gruppo meno numeroso e quello più numeroso (nessuna variabile veniva, quindi, pareggiata). Di conseguenza i pesci sono stati esaminati usando cinque set di stimoli differenti: in un set non veniva effettuato alcun controllo, mentre nei restanti quattro set veniva controllata una sola delle variabili visivi prese in esame. L'ordine di presentazione dei cinque set di stimoli (un totale di 60 coppie complessive) veniva randomizzato da un soggetto all'altro. Di seguito (Fig. 37) vengono rappresentati degli esempi schematici relativi agli stimoli usati nel test di controllo:



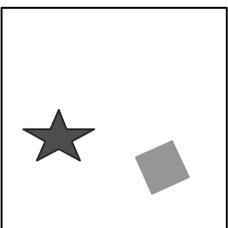
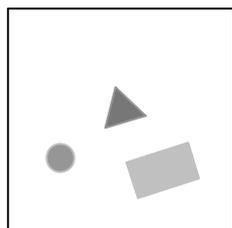
Controllo per l'area. L'area complessiva degli stimoli (la sommatoria cioè della quantità di nero) è equivalente nei due gruppi. Per confrontare l'area degli stimoli è stato utilizzato il software TPS.



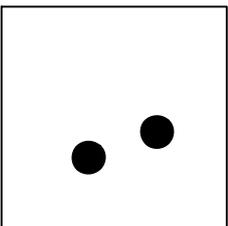
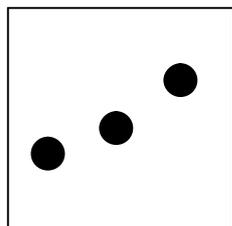
Controllo per lo spazio totale occupato dagli stimoli. La porzione di spazio racchiusa nelle linee tratteggiate è la medesima tra i due gruppi confrontati. Per confrontare lo spazio totale degli stimoli è stato utilizzato il software TPS.



Controllo per perimetro. Il contorno complessivo degli stimoli (la lunghezza cioè del contorno che delimita ogni figura) è equivalente tra i due gruppi confrontati. La misura del perimetro è stata effettuata tramite l'utilizzo del software TPS.



Controllo per luminosità. La luminanza totale degli elementi è stata pareggiata tra i due gruppi; gli stimoli sono stati creati tramite il software Corel Draw 11.



Nessuna variabile controllata. Tutti gli stimoli presentano medesima forma e dimensione. In particolare, la posizione degli stimoli variava da una coppia all'altra ma area, spazio totale, perimetro e luminosità erano sempre in rapporto pari a 2:3.

Fig. 37: Esempio degli stimoli utilizzati nel test di controllo del secondo esperimento.

Procedura

Il test, condotto in estinzione come nell'esperimento 1, prevedeva un totale di 5 sessioni giornaliere, 6 prove al giorno. Al fine di evitare un decremento motivazionale nel corso del test, le prove in estinzione sono state intervallate da due prove rinforzate (con stimoli usati in addestramento e dove il pesce poteva effettivamente uscire e riunirsi ai conspecifici), una tra la 2° e 3° prova ed una tra la 4° e 5° prova in estinzione. Nelle analisi dei dati è stato tenuto conto solamente dei dati forniti dai soggetti nelle prove in estinzione.

4.2.b Risultati

Addestramento

83% dei pesci osservati ha superato la fase di addestramento entro il criterio stabilito (10 giorni). La prestazione dei soggetti addestrati con successo (10 pesci, cinque rinforzati sul 3, cinque sul 2) verso la numerosità maggiore non differisce statisticamente da quella dei soggetti addestrati verso la numerosità minore (gruppo addestrato sul 3: 0.753 ± 0.065 ; gruppo addestrato sul 2: 0.678 ± 0.028 ; $t(7) = 2.337$, $p = 0.052$). La tabella 4 illustra la frequenza di scelte delle due numerosità e il numero di prove richieste per raggiungere il criterio. Il soggetto 7, nonostante abbia superato la fase di addestramento, non ha cominciato il successivo test di controllo ed è stato riposto nelle vasche di stabulazione per problemi fisici incorsi durante la settimana di addestramento.

Soggetto	Statistiche				Risultati
	Totale tentativi	N. passaggi verso lo stimolo rinforzato	N. tentativi verso lo stimolo non rinforzato	Percentuale di risposte corrette	
1	46	30	16	65,2 %	$\chi_{(1)} = 4.261$, $p=0.039$ *
2	61	40	21	65,6 %	$\chi_{(1)} = 5.918$, $p=0.015$ *
3	36	24	12	66,7 %	$\chi_{(1)} = 4.000$, $p=0.046$ *
4	18	15	3	83,3 %	$\chi_{(1)} = 8.000$, $p=0.005$ *
5	60	38	22	63,3 %	$\chi_{(1)} = 4.267$, $p=0.039$ *
6	30	21	9	70,0 %	$\chi_{(1)} = 4.800$, $p=0.028$ *
7	18	14	4	77,8 %	$\chi_{(1)} = 5.556$, $p=0.018$ *
8	18	14	4	77,8 %	$\chi_{(1)} = 5.556$, $p=0.018$ *
9	30	21	9	70,0 %	$\chi_{(1)} = 4.800$, $p=0.028$ *
10	42	28	14	66,7 %	$\chi_{(1)} = 4.667$, $p=0.031$ *
11	24	17	7	70,8 %	$\chi_{(1)} = 4.167$, $p=0.041$ *
12	24	17	7	70,8 %	$\chi_{(1)} = 4.167$, $p=0.041$ *

Tab. 4: Frequenze di tentativi durante l'addestramento (* = $p < 0.05$).

Test di controllo

La proporzione di accuratezza dei soggetti addestrati verso il gruppo meno numeroso non differisce statisticamente da quella fornita dai pesci addestrati verso l'insieme più ampio (gruppo addestrato sul 3: 0.567 ± 0.061 ; gruppo addestrato sul 2: 0.533 ± 0.047 ; t-test a campioni indipendenti: $t(7) = 0.930$, $p = 0.384$).

I soggetti hanno discriminato con successo tra le due quantità nella condizione di controllo dove tutti gli indicatori percettivi potevano suggerire il rapporto tra le due numerosità (t test a campione unico a una coda, $t(8) = 2.449$, $p = 0.020$) e quando la sola luminanza media veniva pareggiata ($t(8) = 2.310$, $p = 0.025$); viceversa non è stata osservata una scelta significativa quando è stato controllato il perimetro ($t(8) = 1.316$, $p = 0.225$), lo spazio totale ($t(8) = -0.373$, $p = 0.719$) e l'area degli stimoli ($t(8) = -1.512$, $p = 0.169$). La figura 38 illustra maniera sintetica la proporzione di accuratezza per ognuna delle 5 categorie di stimoli.

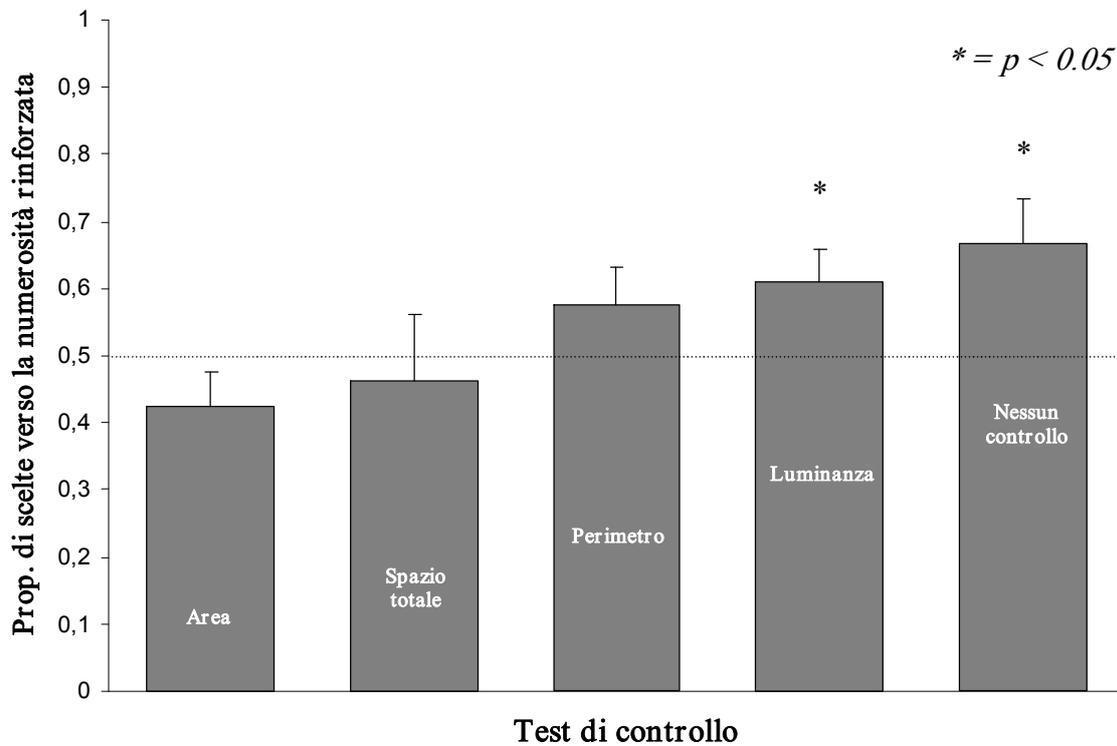


Fig. 38: Proporzioni di accuratezza nel test di controllo.

4.3 Discussione

Il primo esperimento ha dimostrato come i pesci, se forzati ad imparare una regola discriminativa che non sia basata sui due fattori percettivi spontaneamente utilizzati nella distinzione tra gruppi di conspecifici di diversa numerosità, sono in grado di risolvere il compito con successo. Questo sembra suggerire il fatto che i pesci possano disporre di strutture cognitive che permettano loro di computare diverse numerosità senza far affidamento a variabili percettive come area e movimento.

Il test di pre-addestramento si è rivelato efficace nell'avviare una procedura di addestramento nei pesci, dal momento che il 79 % dei soggetti ha imparato a ricercare i tunnel sopra i quali veniva presentata la numerosità rinforzata già in questa fase. Ad ulteriore conferma dell'effettiva efficacia di tale procedura, è possibile notare come la frequenza di tentativi dei soggetti verso la numerosità rinforzata è statisticamente significativa già nel primo giorno di addestramento nel secondo apparato. Tramite infatti una procedura di training semi-automatica, i soggetti risultano meno stressati dalla manipolazione attiva degli sperimentatori e possono, di conseguenza, imparare ad associare gli stimoli alle porte corrette in maniera sostanzialmente spontanea all'interno di un ambiente che finisce per divenire familiare; al tempo stesso, un tale metodo permette di ridurre lo sforzo degli sperimentatori nell'addestrare i soggetti quantomeno nelle prime fasi (quelle solitamente più difficili) del training. La procedura di addestramento qui utilizzata, quindi, potrà contribuire ad ottimizzare l'addestramento di pesci anche in compiti non numerici.

L'andamento dei soggetti durante l'addestramento conferma come la proporzione di risposte corrette sia superiore al caso già nel primo giorno e come inoltre non si osservi un incremento significativo della prestazione dal primo al sesto giorno, ad ulteriore dimostrazione del fatto che il compito era già stato appreso nella fase precedente. I risultati del test di controllo, infine, sono di più difficile interpretazione: dall'osservazione della frequenza dei tentativi dei soggetti è evidente come la prestazione peggiori quando nessun singolo elemento può suggerire la soluzione; tuttavia, la statistica complessiva dimostra come i pesci non sembrano fare affidamento alle caratteristiche fisiche dei singoli elementi presentati: se così fosse stato, ci saremmo attesi un crollo nella frequenza di tentativi verso la risposta corretta. Viceversa, in quasi tutti i casi si osserva una tendenza a tentare prevalentemente verso la porta associata alla numerosità rinforzata, anche se la differenza risulta significativa

solamente in un caso. Questo può essere dovuto a due cause. Innanzitutto è possibile ipotizzare che i pesci possano fare riferimento alla combinazione di indizi numerici e caratteristiche fisiche degli elementi contenuti nei due gruppi: eliminando quindi uno dei due fattori la prestazione peggiorerebbe ma non sino a raggiungere il livello del caso, dal momento che la numerosità degli insiemi potrebbe permettere una discriminazione - seppur più difficoltosa - rispetto al compito precedente. La seconda spiegazione può essere legata al limitato numero di prove utilizzate in questa fase (24 a dispetto delle 36 usate in addestramento): è doveroso ricordare che nel test di controllo i pesci sono stati osservati in estinzione, non potevano uscire dal contenitore cubico e non ottenevano quindi alcun rinforzo in questa fase. L'obiettivo del test era infatti verificare quale meccanismo i pesci avessero utilizzato durante le due precedenti fasi e non rinforzare un'eventuale nuova regola: per tale motivo sono stati registrati i primi tentativi in un ambiente che non dava loro rinforzi positivi. Alla luce di questo è facile ipotizzare come l'aspetto motivazionale dei soggetti tendesse a diminuire con l'aumentare del numero di prove in estinzione: un'osservazione dei tempi necessari, infatti, perché i pesci cercassero di uscire attraverso uno dei due tunnel aveva indicato come la latenza della risposta aumentasse considerevolmente nel corso delle prove. Un esperimento pilota aveva suggerito inoltre come fosse possibile ottenere un totale di 24 prove in questa fase senza che i soggetti mostrassero eccessivi segni di stress o mancanza di motivazione: per tale motivo il numero di prove nella terza fase dell'esperimento è stato ridotto da 36 a 24. Ciononostante, la riduzione delle prove può avere comportato un'inevitabile ripercussione sull'analisi dei dati. Ad ulteriore conferma di questo vi sono i risultati della statistica complessiva, che ha dimostrato come la frequenza di tentativi verso la numerosità rinforzata in precedenza sia stata statisticamente maggiore della frequenza di tentativi verso la seconda numerosità.

Nel secondo esperimento ai pesci veniva data la possibilità di imparare a distinguere due insiemi di 2 e 3 unità lasciando inalterata una serie di indicatori percettivi che variano con la numerosità degli elementi. Una volta addestrati a distinguere tra le due quantità, i soggetti iniziavano il test decisivo, dove venivano osservati in estinzione in presenza di coppie di stimoli dove le variabili continue prese in esame venivano controllate una alla volta. Il controllo seriale dei fattori percettivi viene comunemente utilizzato in addestramento, data la difficoltà di tenere conto contemporaneamente di tutte le componenti visive possibili. A titolo esemplificativo,

si consideri il rapporto inverso tra lo spazio complessivo occupato dagli stimoli (la regione cioè che circonda l'intero gruppo) e la densità di questi (la distanza media cioè tra gli elementi): è evidente come pareggiando una di queste variabili si vada inevitabilmente ad agire sulla seconda (eguagliando ad esempio lo spazio complessivo, la densità degli elementi nel gruppo meno numeroso diviene maggiore rispetto al gruppo di maggior numerosità). Brannon e Terrace (1988) hanno di conseguenza addestrato macachi ad ordinare diverse numerosità presentando loro su un monitor insieme di elementi dove venivano controllate a turno una sola delle variabili percettive (o due al massimo). La presentazione di stimoli dove le variabili continue sono state pareggiate in maniera seriale è stata successivamente ripresa da diversi gruppi di ricerca (Judge et al., 2003; Biro & Matsuzawa, 2001).

I risultati della ricerca confermano in primo luogo come la prestazione dei pesci migliori sensibilmente quando tutti i fattori percettivi possono suggerire la soluzione, a riprova dell'importanza di questi indicatori nella discriminazione di quantità. Una delle variabili esaminate (la luminanza media) non è risultata rilevante mentre sono risultati importanti gli altri tre fattori percettivi (area, perimetro e spazio totale). Ricerche precedenti avevano già documentato il ruolo di queste componenti nella discriminazione di quantità (Brannon et al., 2006; Clearfield & Mix, 2001; Vos et al., 1998).

È doveroso notare come – dal momento che il controllo di una sola variabile alla volta comporta il parallelo non controllo delle altre due – ci si dovrebbe attendere che i pesci siano sempre in grado di individuare il gruppo più numeroso: ciononostante, la prestazione degrada quando una sola variabile viene manipolata. Alla luce di questa considerazione è ragionevole concludere come i pesci non facciano affidamento a singole componenti visive, quanto a più fattori percettivi contemporaneamente. Così come ipotizzato nei test di scelta spontanea, è possibile che le diverse informazioni provenienti da componenti non numeriche possano essere inserite in un unico accumulatore che necessiterebbe di raggiungere una certa soglia per potere percepire un gruppo più numeroso dell'altro. Alternativamente, si potrebbe ipotizzare che i pesci necessitino di indicatori paralleli di numerosità e la discriminazione basata su un singolo indicatore percettivo potrebbe risultare più difficoltosa. Questo spiegherebbe perché - controllando una sola variabile alla volta - la prestazione peggiori nonostante altre dimensioni percettive (che sembrano essere altrettanto importanti nei controlli successivi) potrebbero essere utilizzate per individuare la quantità maggiore o minore.

Per quanto concerne il controllo del perimetro, tuttavia, non è possibile escludere che la risposta dei soggetti non sia dovuta all'effettivo ruolo del perimetro, quanto ad un contrasto tra l'informazione dell'area e del contorno dell'immagine. Pareggiando i contorni delle figure, infatti, l'area totale dei gruppi è stata modificata sensibilmente, con la conseguenza che la differenza media tra l'area dei due insiemi fosse più sottile rispetto a 2:3. Questo contrasto di informazioni potrebbe essere alla base della prestazione non significativa dei soggetti; al riguardo, verrà messo a punto un ulteriore esperimento che si propone di controllare area e perimetro degli oggetti in maniera più approfondita.

CONCLUSIONI

La presente ricerca ha indagato le competenze numeriche nei pesci utilizzando come modello sperimentale di ricerca femmine adulte di *Gambusia holbrooki*. Nello specifico lo studio è stato suddiviso in due sezioni: l'osservazione delle scelte spontanee in due contesti ecologici differenti e l'utilizzo di procedure di training finalizzate all'insegnamento di una regola basata sulla numerosità degli elementi.

I risultati degli studi condotti mediante il paradigma di scelta spontanea hanno indicato come, in circostanze diverse, i limiti evidenziati dai soggetti nella discriminazione di grandezze numeriche siano i medesimi, suggerendo come tali limiti possano essere il risultato dell'effettiva potenzialità dei sistemi cognitivi deputati all'analisi di quantità piuttosto che il prodotto di diverse spinte motivazionali. Era possibile ipotizzare, ad esempio, che la reazione sociale innescata in un ambiente potenzialmente pericolo potesse essere più marcata rispetto a quanto sarebbe potuto avvenire in presenza di un assillo maschile in un ambiente familiare. Qualunque fosse l'intensità della motivazione nei due contesti studiati, le prestazioni dei soggetti sono state quasi esattamente sovrapponibili.

Questi limiti sono simili a quanto osservato in letteratura in altre specie animali e nei bambini in età pre-verbale, suggerendo l'esistenza di due meccanismi cognitivi alla base del processamento di piccole e grandi numerosità; ciononostante, le caratteristiche evidenziate dai soggetti di questa ricerca sembrano suggerire come i processi alla base non siano esattamente i medesimi. La ricerca ha inoltre dimostrato come i pesci facciano riferimento a variabili percettive per individuare l'insieme più ampio.

Uno dei principali sviluppi futuri di questa ricerca consisterà nell'indagare l'origine ontogenetica della discriminazione tra quantità nei pesci. Litpon e Spelke hanno osservato come (2003) i bambini di sei mesi siano in grado di distinguere due pattern di 8 e 16 unità ma non un contrasto tra 8 e 12 elementi; a nove mesi, tuttavia, anche gruppi di grandi dimensioni con rapporto numerico pari a 2:3 vengono discriminati, mentre i bambini non sono ancora in grado di distinguere rapporti numerici pari a 4:5 (8 vs 10). Questo suggerisce come le competenze numeriche migliorino nel corso dello sviluppo ontogenetico. Nonostante vi siano

tali evidenze negli esseri umani, la ricerca è tuttora poco incentrata nello studio dell'ontogenesi di queste abilità negli animali.

Per quanto concerne le abilità mostrate dai pesci nelle scelte sociali, non vi sono dati che indichino se queste capacità siano presenti sin dalla nascita o si acquisiscano e migliorino nel corso dello sviluppo. È possibile individuare potenziali vantaggi tanto per l'ipotesi innatista quanto per quella empirista. È infatti possibile ipotizzare che sia adattativo, sin dalle prime fasi di vita, avvicinarsi al gruppo di compagni più numeroso possibile: l'effetto diluzione che ne deriverebbe permetterebbe di ridurre i rischi di predazione per individui giovani che non hanno ancora esperienza per fronteggiare e riconoscere i pericoli nascosti nell'ambiente circostante. In questo senso, sarebbe adattativo nascere con un immediato bagaglio cognitivo precostituito che possa guidare i pesci verso soluzioni vantaggiose. Secondo tale prospettiva, il contributo dell'esperienza sarebbe limitato e riguarderebbe per lo più aspetti secondari.

Al contrario, è possibile ipotizzare che la tendenza ad avvicinarsi ad altri conspecifici appena nati possa risultare svantaggiosa e la selezione avrebbe premiato gli individui che non mettono in atto una risposta sociale nelle prime fasi della propria vita. La dimensione dei piccoli di *G. holbrooki*, infatti, è inferiore al centimetro e non si può escludere il fatto che – qualora in natura un predatore dovesse imbattersi in un gruppo di 10-12 piccoli – questi possa aggredire con successo l'intero gruppo in un paio di attacchi. In tal senso, la vita di gruppo potrebbe essere svantaggiosa, attirando - con il movimento dei singoli - possibili predatori verso l'intero gruppo. Una vita solitaria permetterebbe invece di nascondersi in angoli e pertugi molto piccoli difficilmente esplorabili da parte di un pesce adulto, garantendo così la sopravvivenza sino alla fase che precede lo sviluppo dei tratti sessuali. A quel punto, l'esperienza pratica in presenza di altri conspecifici porterebbe a sviluppare una preferenza per gruppi di compagni. La capacità di distinguere tra diverse quantità, poi, potrebbe essere sì precostituita dalla nascita, ma fattori maturazionali a livello nervoso potrebbero farla emergere solamente in un secondo momento, quando potrebbe essere adattativo in certi contesti scegliere l'insieme di conspecifici più numeroso possibile.

Al fine di mettere a confronto queste ipotesi, la ricerca futura utilizzerà un apparato a tre vasche adiacenti simile a quello utilizzato per gli adulti ma proporzionato alle dimensioni di esemplari giovani. Questa ricerca potrebbe fornire interessanti spunti sullo sviluppo ontogenetico di questa capacità, nel caso in cui si dovesse osservare un

miglioramento del rapporto numerico discriminato a diverse età, come evidente in ambito umano (Lipton & Spelke, 2003).

I test di addestramento hanno dimostrato come i pesci possano distinguere tra due quantità quando area e movimento non possono più essere utilizzati. Secondariamente, l'esperimento in cui è stato considerato un ventaglio più ampio di fattori percettivi ha confermato il ruolo di questi nella discriminazione di quantità, indicando come area, perimetro e spazio totale occupato dagli stimoli siano i fattori che – una volta pareggiati – determinino un degrado della prestazione. Mentre non è ancora chiaro il ruolo del perimetro indipendentemente dall'area, questa ricerca lascia aperta la possibilità che anche lo spazio complessivo occupato da un gruppo di conspecifici possa giocare un ruolo anche nella discriminazione spontanea tra gruppi di pesci di diversa numerosità. La difficoltà in questo caso consisterebbe nel controllare la regione di spazio in cui i pesci-stimolo dovrebbero essere mantenuti durante il test, ma in prospettiva questa ricerca potrà essere estesa verificando se quanto osservato nel test di addestramento (in merito all'importanza dello spazio totale degli stimoli) può essere confermato anche in un contesto ecologicamente più saliente, come la reazione anti-predatoria in un luogo sconosciuto.

Nonostante non sia possibile concludere in maniera diretta che i pesci possano fare uso di indicatori esclusivamente numerici, i risultati della ricerca tendono a confermare la teoria della numerosità come “ultima spiaggia” all'interno di un più generico sistema di discriminazione di quantità (Kilian et al., 2003; Breukelaar & Dalrymple-Alford, 1998; Davis & Perusse, 1988; Davis & Memmott, 1982). È noto come gli elementi presenti in natura presentino caratteristiche sensoriali e percettive che variano con la numerosità degli elementi: questi sarebbero rapidi da analizzare e piuttosto precisi nell'indicare la grandezza di un insieme. Tale sistema avrebbe reso quindi efficace e poco dispendiosa la risoluzione di compiti matematici semplici ma che sarebbero alla base di molte scelte adattative, come nel caso di conflitti intra ed inter-specifici, investimenti parentali, scelte alimentari e strategie di evitamento dei predatori (Kitchen, 2004; Lyon, 2003; Wilson et al., 2001; McComb et al. 1994; Hamilton, 1971). Alla luce di questo, è possibile che il meccanismo di analisi delle grandezze sviluppato dagli animali computerebbe in primo luogo l'informazione quantitativa piuttosto che numerica, in quanto questa sarebbe la caratteristica più rilevante in funzione dei propri obiettivi. Il calcolo della numerosità esatta degli elementi sarebbe, di conseguenza, un possibile elemento in grado di far prendere

decisioni vantaggiose ma verrebbe utilizzato - almeno per quanto concerne gli organismi che dispongono di adeguate strutture cognitive - solamente come ultima strategia, quando nessuno dei fattori sensoriali e percettivi può essere utilizzato per i propri scopi.

Nel caso, ad esempio, di scelte alimentari è facile comprendere come la scelta tra due gruppi di potenziale cibo ricada sulla maggior quantità di materia piuttosto che sulla numerosità degli elementi (un gruppo di 8 chicchi di grano di piccole dimensioni è meno nutriente di quanto non possa essere un gruppo di 4 elementi di dimensioni almeno doppie di quelle dell'altro gruppo). Al riguardo, Stevens e collaboratori (2007) hanno recentemente dimostrato come i tamarini e le scimmie callitrici distinguano tra diverse quantità di cibo utilizzando, in primo luogo, meccanismi quantitativi piuttosto che contare la numerosità esatta dei due gruppi confrontati. Tre esperimenti differenti hanno dimostrato come, variando la dimensione e la numerosità degli elementi a confronto, entrambe le specie basino le proprie scelte primariamente sulla quantità di elementi posti a confronto. Analogamente, Kilian e colleghi (2003) hanno dimostrato che un delfino adulto può arrivare a distinguere tra due gruppi di oggetti immersi nella vasca facendo primariamente riferimento a fattori percettivi, come l'area totale degli elementi. Solamente eliminando tale variabile è stato possibile addestrare il soggetto a distinguere tra i due gruppi utilizzando un meccanismo esclusivamente numerico.

Diversi punti di domanda relativi alla capacità dei pesci di fare affidamento solo alla numerosità degli elementi restano tuttora in sospeso; ciononostante i dati presentati in questa tesi forniscono il primo contributo in letteratura sulla cognizione numerica nei pesci, suggerendo come la teoria della numerosità come "ultima spiaggia" potrebbe in un futuro prossimo essere confermata anche in una specie filogeneticamente distante dall'uomo.

BIBLIOGRAFIA

Abrahams, M.V., & Colgan, P.W. (1985). Risk of predation, hydrodynamic efficiency and their influence on school structure. *Environmental Biology of Fishes*, 13, 195-202.

Agrillo, C., & Dadda, M. (2007). Discrimination of the larger shoal in the poeciliid fish *Girardinus falcatus*. *Ethology, Ecology and Evolution*, 19(2), 145-157.

Agrillo, C., Dadda, M., & Bisazza, A. (2006). Sexual harassment influences group choice in female mosquitofish. *Ethology*, 112, 592-598.

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

Al-Daham, N.K., Huq, M.F., & Sharma, K.P. (1977). Notes on the ecology of fishes of the genus *Aphanius* and *Gambusia affinis* in southern Iraq. *Freshwater Biology*, 7, 245-251.

Alexander, R.D. (1974). The evolution of social behaviour. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5, 325-383.

Barth, H., Kanwisher, N., & Spelke, E.S. (2003). Construction of large number representations in adults. *Cognition*, 86, 201-221.

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

Beran, M.J., & Beran, M.M. (2004). Chimpanzees remember the results of one-by-one addition of food items to sets over extended time periods. *Psychological Science*, 15, 94-99.

Bertram, J.C. (1980). Vigilance and group size in ostriches. *Animal Behaviour*, 28, 278-286.

Bertram, J.C. (1978). Living in groups: predators and prey. In *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. Krebs, J. & Davies, N. (Eds.), Oxford: Blackwell.

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.

Bisazza, A., Vaccari, G., & Pilastro, A. (2001). Female mate choice in a mating system dominated by male sexual coercion. *Behavioral Ecology*, 12, 59-64.

Bisazza, A., & Marin, G. (1995). Sexual selection and sexual size dimorphism in the eastern mosquitofish *Gambusia holbrooki* (Pisces: Poeciliidae). *Ethology, Ecology and Evolution*, 7, 169-183.

Bisazza, A. (1993). Male competition, female mate choice and sexual size dimorphism in poeciliid fishes. *Marine Behaviour and Physiology*, 23, 257-286.

Bisazza, A., Marconato, A., & Marin, G. (1989). Male mate preferences in the mosquitofish, *Gambusia holbrooki*. *Ethology*, 83, 335-343.

Brannon, E.M., Lutz, D., & Cordes, S. (2006). The development of area discrimination and its implications for numerical abilities in infancy. *Developmental Science*, 9, F59-F64.

Brannon, E.M., & Terrace, H.S. (1998). Ordering of the Numerosities 1 to 9 by Monkeys. *Science*, 282, 746-749.

Browman, H.I., & Marcotte, B.M. (1987). The effect of zooplankton abundance on feeding behaviour and prey size selection in Atlantic salmon, *Salmo salar*, alevins. *Ecography*, 10, 163-170.

Calvert, W.H., Hedrick, L.E., & Brouwer, L.P. (1979). Mortality of monarch butterfly (*Donaus plexipus L.*): avian predation at five overwintering sites in Mexico. *Science*, *204*, 847-851.

Cantlon, J.F., & Brannon, E.M. (2006). The effect of heterogeneity on numerical ordering in rhesus monkeys. *Infancy*, *9*, 173-189.

Clearfield, M.W., & Mix, K.S. (2001). Amount versus number: infants' use of area and contour length to discriminate small sets. *Journal of Cognition and Development*, *2*, 243-260.

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

Clutton-Brock, T.H., & Parker, G.A. (1992). Potential reproductive rates and the operation of sexual selection. *Quarterly Review of Biology*, *67*, 437-456.

Constantz, G.D. (1989). Reproductive biology of poeciliid fishes. In: *Ecology and Evolution of Livebearing Fishes* (Poeciliidae) (Meffe, G. K. & Snelson, F. F., eds). Prentice Hall, Englewood Cliffs.

Cordes, S., Gelman, R., Gallistel, C.R., & Whalen, J. (2001). Variability signatures distinguish verbal from nonverbal counting for both small and large numbers. *Psychonomic Bulletin and Review*, *8*, 698-707.

Davis, H., & Perusse, R. (1988). Numerical competence in animals: definitional issues, current evidence and a new research agenda. *Behavioural Brain Science*, *11*, 561-579.

Davis, H., & Bradford, S.A. (1986). Counting behaviour by rats in a simulated natural environment. *Ethology*, *73*, 265-280.

Dehaene, S., Dehaene-Lamberz, G., & Cohen, L. (1998). Abstract representations of numbers in the animal and human brain. *Trends Neuroscience*, *21*, 355-361.

Dulzetto, F. (1928). Osservazioni sulla vita sessuale di *Gambusia holbrooki*. *Atti della Repubblica Accademica dei Lincei*, 8, 46-101.

Duncan, P., & Vigne, N. (1979). The effects of group size in horses on the rates of attack by blood-sucking flies. *Animal Behaviour*, 27, 623-625.

Durgin, F.H. (1995). Texture density adaptation and the perceived numerosity and distribution of texture. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 21, 149-169.

Emmerton, J., & Delius, J.D. (1993). *Beyond sensation: Visual cognition in pigeons. Vision, brain and behavior in birds*. Cambridge, MA: MIT Press; H.P. Zeigler & H. Bischof (Eds).

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

Feigenson, L., Dehaene, S., & Spelke, E.S. (2004). Core systems of number. *Trends in Cognitive Sciences*, 7, 307-314.

Feigenson, L., Carey, S., & Hauser, M. (2002a). The representations underlying infants' choice of more: object-files versus analog magnitudes. *Psychological Science*, 13, 150-156.

Feigenson, L., Carey, S., & Spelke, E.S. (2002b). Infants' discrimination of number vs. continuous extent. *Cognitive Psychology*, 44, 33-66.

Flombaum, J.I., Junge, J.A., & Hauser, M.D. (2005). Rhesus Monkeys (*Macaca mulatta*) spontaneously compute addition operations over large numbers. *Cognition*, 97, 315-325.

Foster, W.A., & Treherne, J.E. (1981). Evidence of the dilution effect in the selfish herd from fish predation on a marine insect. *Nature*, 293, 466-467.

Gallistel, C.R., & Gelman, R. (2000). Non-verbal numerical cognition: From reals to integers. *Trends in Cognitive Sciences*, 4, 59-65.

Gelman, R., & Gallistel, C.R. (1978). *The child's understanding of number*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

Gentner, T.Q. (2004). Neural systems for individual song recognition in adult birds. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1016(1), 282-302.

Hager, M.C., & Helfman, G.S. (1991). Safety in numbers: shoal size choice by minnows under predatory threat. *Behavioral Ecology*, 29, 271-276.

Hamilton, W.D. (1971). Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology*, 31, 295-311.

Hanus, D., & Call, J. (2007). Discrete quantity judgments in the great apes (*Pan paniscus*, *Pan troglodytes*, *Gorilla gorilla*, *Pongo pygmaeus*). *Journal of Comparative Psychology*, 121(3), 241-249.

Hauser, M.D., & Spelke, E.S. (2004). *Evolutionary and developmental foundations of human knowledge: a case study of mathematics*. In M. Gazzaniga (Ed.), *The Cognitive Neurosciences*, Vol. 3. Cambridge: MIT Press.

Hauser, M.D., Tsao, F., Garcia, P., & Spelke, E.S. (2003). Evolutionary foundations of number: spontaneous representations of numerical magnitudes by cotton-top tamarins. *Proceedings of the Royal Society, London, B*, 270, 144-1446.

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

Hauser, M.D., MacNeilage, P., & Ware, M. (1996). Numerical representation in primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93, 1514-1517.

Haxby, J. (2002). Human neural systems for face recognition and social communication. *Biological Psychiatry*, *51*(1), 59-67.

Hoare, D.J., Couzin, I.D., Godin, J.G.J, & Krause, J. (2004). Context-dependent group size choice in fish. *Animal Behaviour*, *67*, 155-164.

Houde, A.E. (1997). *Sex, color, and mate choice in guppies*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.

Hoysak, D.J., & Godin, J.G.J. (2007). Repeatability of male mate choice in the mosquitofish, *Gambusia holbrooki*. *Ethology*, *113*, 1007-1018.

Jaakkola, K., Fellner, W., Erb, L., Rodriguez, A.M., & Guarino, E. (2005). Understanding of the concept of numerically “less” by bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Journal of Comparative Psychology*, *119*, 296-303.

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

Júlia, U.D., Bugnyar, T., & Miklósi, Á. (2007). Counting in Jackdaws: is the mind of a bird capable of spontaneous representation of numerosities? *Poster presented at the Ethologische Gesellschaft Meeting “Social Organization and Cognitive Tools: General Patterns in Vertebrates?” 22nd - 25th February 2007, Grunau (Austria)*.

Kahneman, D., Treisman, A., & Gibbs, S. (1992). The reviewing of object files: object specific integration of information. *Cognitive Psychology*, *24*, 175-219.

Kilian, A., Von Fersen, L., & Güntürkün, O. (2005). Left hemispheric advantage for numerical abilities in the bottlenose dolphin. *Behavioural Processes*, *68*, 179-184.

Kilian, A., Yaman, S., Fersen, L., & Gunturkun, O. (2003). A bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) discriminates visual stimuli differing in numerosity. *Learning and Behaviour*, *31*, 133-142.

Krakauer, D.C. (1995). Groups confuse predators by exploiting perceptual bottlenecks: a connectionist model of the confusion effect. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, *36*, 421-429.

Krebs, J.R., & Davies, N.B. (2002). *Etologia e comportamento animale*. Boringhieri editore, Torino.

Koehler, O. (1951). The ability of birds to "count". *Bulletin of Animal Behaviour*, *9*, 41-45.

Landeau, L., & Terborgh, J. (1986). Oddity and confusion effect in predation. *Animal Behaviour*, *34*, 1372-1380.

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

Lloyd, L. (1986). An alternative to insect control by 'mosquitofish', *Gambusia affinis*. *Arbovirus Research in Australia*, 156-163.

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

Magurran, A.E., & Seghers, B.H. (1994). Sexual conflict as a consequence of ecology: evidence from guppy, *Poecilia reticulata*, populations in Trinidad. *Proceedings of the Royal Society of London B*, *255*, 31-36.

Magurran, A.E., Oulton, W.J., & Pitcher, T.J. (1985). Vigilant behaviour and shoal size in minnows. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, *67*, 167-178.

Marler, P., & Tamura, M. (1962). Song "dialects" in three populations of White-crowned sparrows. *Condor*, *64*, 368-377.

Mathis, A., & Chivers, D.P. (2002). Overriding the oddity effect in mixed-species aggregations: group choice by armored and nonarmored prey. *Behavioral Ecology*, *3*, 334-339.

McComb, K., Packer, C., & Pusey, A. (1994). Roaring and numerical assessment in the contests between groups of female lions, *Panther leo*. *Animal Behaviour*, *47*, 379-387.

McKinney, F., Derrickson, S.R., & Mineau, P. (1983). Forced copulation in waterfowl. *Behaviour*, *86*, 250-294.

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.

Milinski, M. (1979). An evolutionarily stable feeding strategy in sticklebacks. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, *51*, 36-40.

Mitani, J.C. (1985). Sexual selection and adult male orangutan long calls. *Animal Behaviour*, *33*, 272-283.

Morgan, M.J. (1988). The influence of hunger, shoal size and predator presence on foraging in bluntnose minnows. *Animal Behaviour*, *36*, 1317-1322.

Morgan, M.J., & Colgan, P.W. (1987). The effects of predator presence and shoal size on foraging in bluntnose minnows, *Pimephales notatus*. *Environmental Biology of Fishes*, *20*, 105-111.

Neill, S.R.S.J., & Cullen, J.M. (1974). Experiments on whether schooling by their prey affects the hunting behaviour of cephalopods and fish predators. *Journal of Zoology*, *172*, 549-569.

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

Pepperberg, I.M., & Gordon, J.D. (2005). Numerical comprehension by a Grey parrot (*Psittacus erithacus*), including a zero-like concept. *Journal of Comparative Psychology*, *119*, 197-209.

Pilastro, A., Benetton, S., & Bisazza A. (2003). Female aggregation and male competition reduce costs of sexual harassment in the mosquitofish *Gambusia holbrooki*. *Animal Behaviour*, *65*, 1161-1167.

Pitcher, T.J., & Parrish, J.K. (1993). Functions of shoaling behaviour in teleosts. In: *Behaviour of Teleost Fishes*, 2nd edn (Pitcher J. K., ed.). Chapman & Hall, London.

Pritchard, V.L., Lawrence, J., Butlin, R.K., & Krause, J. (2001). Shoal choice in zebrafish, *Danio rerio*: the influence of shoal size and activity. *Animal Behaviour*, *62*, 1085-1088.

Pyke, G.H. (2005). A review of the biology of *Gambusia affinis* and *G. holbrooki*. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, *15*, 339-365.

Reebs, S.G., & Gallant, B.Y. (1997). Food-anticipatory activity as a cue for local enhancement in golden shiners (Pisces: Cyprinidae, *Notemigonus crysoleucas*). *Ethology*, *103*, 1060-1069.

Reynolds, W.W., & Casterlin, M.E. (1979). Effect of temperature on locomotor activity in the goldfish (*Carassius auratus*) and the bluegill (*Lepomis macrochirus*): Presence of an 'activity well' in the region of the final preferendum. *Hydrobiologia*, *65*, 3-5.

Roberts, A.W. (2005). How do pigeons represent numbers? Studies of number scale bisection. *Behavioural Processes*, *69*, 33-43.

Robins, A., Lippolis, G., Bisazza, A., Vallortigara, G., & Rogers L.J. (1998). Lateralized agonistic responses and hind-limb use in toads. *Animal Behaviour*, *56*, 875-881.

Rugani, R., Regolin, L., & Vallortigara, G. (2007). Rudimental numerical competence in 5-day-old domestic chicks: Identification of ordinal position. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *33*(1), 21-31.

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

Schradin, C. (2000). Confusion effect in a reptilian and a primate predator. *Ethology*, *106*, 691-700.

Seghers, B.H. (1974). Schooling behavior in the guppy (*Poecilia reticulata*): an evolutionary response to predation. *Evolution*, *28*, 486-489.

Shaw, E. (1978). Schooling fishes. *American Scientists*, *66*, 166-175.

Sherman, P.W. (1985). Alarm calls of Belding's ground squirrels to aerial predators: nepotism or self preservation? *Behavioral Ecology & Sociobiology*, *17*, 313-323.

Smith, C.C. (2007). Independent effects of male and female density on sexual harassment, female fitness, and male competition for mates in the western mosquitofish *Gambusia affinis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *61*, 1349-1358.

Smuts, B.B., & Smuts, R.W. (1993). Male aggression and sexual coercion of females in nonhuman primates and other mammals: evidence and theoretical implications. *Advances in the Study of Behaviour*, *22*, 1-63.

Sokal, R.R., & Rohlf, F.J. (1995). *Biometry*. New York: Freeman and Company.

Sovrano, V.A., Dadda, M., & Bisazza, A. (2005). Lateralized fish perform better than non lateralized fish in spatial reorientation tasks. *Behavioural Brain Research*, *163*, 122-127.

Sovrano, V.A., Bisazza, A., & Vallortigara, G. (2003). Modularity as a fish (*Xenotoca eiseni*) views it: conjoining geometric and nongeometric information for spatial reorientation. *Journal of Experimental Psychology - Animal Behavior Processes*, *29*, 199-210.

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

Sulkowski, G.M., & Hauser, M.D. (2001). Can rhesus monkeys spontaneously subtract? *Cognition*, *79*, 239-262.

Sumner, F.B. (1934). Does “protective coloration” protect? Results of some experiments with fishes and birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *20*(10), 559-564.

Suzuki, K., & Kobayashi, T. (2000). Numerical competence in rats (*Rattus norvegicus*): Davis & Bradford (1986) extended. *Journal of Comparative Psychology*, *114*, 73-85.

Thornhill, R., & Alcock, J. (1983). *The Evolution of Insect Mating Systems*. Harvard University Press, Cambridge.

Thornhill, R. (1980). Sexual selection in the black-tipped hanging fly. *Scientific American*, *242*, 162-172.

Trendall, J.T. (1982). Covariation of life history traits in the mosquitofish, *G. affinis*. *American Naturalist*, *119*, 774-783.

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*, 80-102.

Uller, C., Jaeger, R., Guidry, G., & Martin, C. (2003). Salamanders (*Plethodon cinereus*) go for more: rudiments of number in a species of basal vertebrate. *Animal Cognition*, *6*, 105-112.

Uller, C., Hauser, M.D., & Carey, S. (2001). Spontaneous representation of number in cotton-top tamarins. *Journal of Comparative Psychology*, *115*, 1-10.

Vondracek, B., Wurtsbaugh, W.A., & Cech, J.J. (1988). Growth and reproduction of the mosquitofish, *Gambusia affinis*, in relation to temperature and ration level: consequences for life history. *Environmental Biology of Fishes*, *21*, 45-57.

Vos, P.G., Van Oeffelen, M.P., Tibosch, H.J., & Allik, J. (1988). Area-numerosity interactions. *Psychological Research*, *50*, 148-150.

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

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

Westneat, D.F., Sherman, P.W., & Morton, M.L. (1990). The ecology and evolution of extra-pair copulations in birds, *Current Ornithology*, *7*, 331-369.

Whalen, J., Gallistel, C.R., & Gelman, R. (1999). Nonverbal counting in humans: the psychophysics of number representation. *Psychological Science*, *10*, 130-137.

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.

Winn, K. (1992). Addition and subtraction by human infants. *Nature*, *358*, 749-750.

Wood, J.N., & Spelke, E.S. (2005). Infants' enumeration of actions: numerical discrimination and its signature limits. *Developmental Science*, *8*(2), 173-181.

Bibliografia

Wynn, K., & Chiang, W.C. (1998). Limits to infants' knowledge of objects: the case of magical appearance. *Psychological Science*, *9*, 448-455.

Xu, F. (2003). Numerosity discrimination in infants: evidence for two systems of representations. *Cognition*, *89*(1), B15-B25.

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