



UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA

Dipartimento di Psicologia Generale (DPG)

**Corso di Laurea Magistrale in
Psicologia Cognitiva Applicata**

Tesi di Laurea Magistrale

**Discriminazione di quantità
spontanea ed appresa nello scarabeo
*Anthia thoracica***

**Spontaneous and learned quantity discrimination
in the beetle *Anthia thoracica***

Relatrice

Prof.ssa Regolin Lucia

Correlatrice

Prof.ssa Rugani Rosa

Laureando: Mattia Zugliani

Matricola: 2053016

Anno Accademico 2022/2023

INDICE

ABSTRACT	5
-----------------	----------

INTRODUZIONE

CAPITOLO 1 – La cognizione numerica	7
1.1 – Sistemi numerici verbali e non-verbali	8
1.2 – <i>Analogue Number System e Object File System</i>	9

CAPITOLO 2 – Lo studio comparato della cognizione numerica	11
2.1 – Studi sugli animali	12
2.2 – Studi sugli invertebrati	15
2.3 – Paradigmi di studio	20

SEZIONE SPERIMENTALE

CAPITOLO 3 – Lo studio sperimentale	22
3.1 – Ipotesi e obiettivi	22
3.2 – Materiali e metodi	23
3.2.1 – Soggetti	23
3.2.2 – Materiali	28
3.2.3 – Procedura sperimentale	29
3.3 – Risultati	33
3.3.1 - Paradigmi di discriminazione spontanea	33
3.3.2 - Paradigma di discriminazione a seguito d'apprendimento	36
3.4 - Discussione dei risultati	40
3.4.1 - Paradigmi di discriminazione spontanea	40
3.4.2 - Paradigma di discriminazione a seguito d'apprendimento	41

CAPITOLO 4 – Conclusioni	42
---------------------------------	-----------

BIBLIOGRAFIA	46
---------------------	-----------

ABSTRACT

La cognizione numerica costituisce un ampio ventaglio di abilità riguardanti l'utilizzo di informazioni quantitative per svolgere operazioni mentali complesse.

La cognizione animale ha indagato la presenza e l'utilizzo di queste capacità in varie specie, riscontrandone forme diverse in mammiferi, uccelli, anfibi e pesci, nonché ha trovato risultati sorprendenti negli invertebrati.

Questo studio partecipa al filone di ricerca che ha indagato come gli insetti, ritenuti da sempre una Classe caratterizzata da rigidi automatismi, fossero invece capaci di strategie cognitive complesse e flessibili coinvolgenti abilità quantitative e protonumeriche.

Lo scopo è quello di valutare se fossero in grado di compiere una discriminazione tra quantità diverse, capire se alcune quantità sono più facilmente distinguibili tra loro rispetto ad altre e comprendere i meccanismi cognitivi alla base di tale processo.

Un campione di 11 esemplari di scarabeo *Anthia thoracica* è stato impiegato in tre paradigmi sperimentali, atti a valutare la loro abilità nella discriminazione numerica spontanea (condizioni 1 vs. 3 e 1 vs. 4) e a seguito di apprendimento (condizione 2 vs. 3).

I dati hanno mostrato un'efficiente discriminazione spontanea del rapporto 1:3 ma non del rapporto 1:4, nonostante i risultati migliori sono stati ottenuti nella discriminazione appresa con il rapporto 2:3.

Questi risultati dimostrano come anche gli invertebrati posseggano abilità di tipo numerico, gettando ulteriore luce sulle loro potenzialità e limiti cognitivi, e che queste sembrerebbero adibite ad un sistema numerico (*Object File System* – OFS) che funziona al meglio con valori piccoli in maniera indipendente dal rapporto esistente tra di essi.

Parole chiave: discriminazione quantitativa, cognizione numerica, carabidi, invertebrati

1 – LA COGNIZIONE NUMERICA

La cognizione numerica indica una serie di abilità che permettono di orientarsi in un mondo di stimoli quantificabili ed in relazione tra loro.

Queste possono essere suddivise in diversi livelli, che vanno da abilità più elementari e concrete ad abilità complesse che implicano la capacità di astrazione.

Al livello più basso si colloca la semplice distinzione di quantità diverse, senza contare ma solo collocandole su una scala ordinale, cioè, distinguere valori diversi come tali e riconoscere quale sia più grande o più piccolo.

Al livello successivo vi è l'abilità di contare elementi per ottenere una nozione precisa della loro quantità, abilità che si appoggia ad una memoria di lavoro al fine di mantenere il conteggio degli stimoli presentati.

Al terzo livello si trovano le abilità proto-aritmetiche, ovvero la capacità di sommare o sottrarre numeri di elementi identici: sono necessarie capacità d'astrazione per poter raffigurare l'operazione mentalmente.

Al quarto si parla di riuscire a creare una corrispondenza tra numeri e simboli, compito che necessita una capacità di astrazione tale da associare un simbolo arbitrario (una raffigurazione visiva, un suono) ad una quantità effettiva.

Un caso particolare è quello che interessa la nozione dello 'zero', che ad un livello più immediato e concreto rappresenta l'assenza di elementi, ma che attraverso capacità astrattive può essere concepito come un numero, collocabile al principio della serie dei numeri, rappresentabile attraverso un simbolo ed impiegabile in calcoli matematici.

Un'ulteriore nozione numerica è la rappresentazione dei numeri in una linea immaginaria dal più basso (a sinistra) al più alto (a destra), permettendo così una rappresentazione spaziale dei numeri.

La cognizione numerica è quindi costituita da un ampio ventaglio di abilità specifiche, tipicamente studiate negli esseri umani ma che via via stanno venendo scoperte ed indagate anche in altre specie.

1.1 – Sistemi numerici verbali e non-verbali

Le abilità che costituiscono la cognizione numerica possono essere distinte in due sottoinsiemi, coerentemente al loro funzionamento e grado di complessità.

I primi tre livelli (la discriminazione di quantità, contare e le abilità proto-aritmetiche) includono capacità definibili come sistemi numerici non-verbali (o non-simbolici), ovvero abilità numeriche più semplici che non si appoggiano a capacità linguistiche o simboliche per essere utilizzate e anzi costituiscono la base per abilità affini di complessità maggiore.

Al livello più alto (associazione tra numeri e simboli) corrispondono i sistemi numerici verbali (o simbolici), ovvero abilità numeriche che si appoggiano allo sviluppo di capacità linguistiche e verbali in grado di permettere lo svolgimento di compiti più complessi e che necessitano capacità d'astrazione, quali calcoli ed operazioni matematiche.

Gelman e Gallister (1978) hanno definito attraverso il loro lavoro i cinque criteri secondo i quali si può decretare il processo del contare: iniettività (*one-one principle*; ad ogni simbolo corrisponde un solo valore), ordine stabile (*stable-order principle*; i numeri devono seguirne uno), cardinalità (*cardinal principle*; il simbolo applicato all'ultimo numero di un insieme rappresenta il numero di oggetti in esso contenuto), astrazione (*abstraction principle*; regole e criteri possono essere applicati a situazioni diverse) ed irrilevanza dell'ordine (*order-irrelevance principle*; l'ordine del conteggio è irrilevante).

Secondo questi criteri, quindi, il vero conteggio si basa su un sistema numerico verbale, in quanto necessita etichette verbali.

Inoltre, i criteri elencati si appoggiano a facoltà mentali particolarmente complesse, accessibili anche nell'essere umano solamente ad un certo grado di sviluppo, coerentemente con lo sviluppo delle abilità linguistiche e verbali, escludendo intuitivamente forme di vita che presentano uno sviluppo cerebrale meno complesso rispetto a noi.

Le abilità numeriche che non riscontrano tali criteri possono essere definite abilità proto-conteggio (Davis & Pérusse, 1988).

Sistemi verbali e non-verbali sono comunque in relazione tra loro, in quanto è attraverso i meccanismi preverbali che si creano i prerequisiti dell'acquisizione di abilità verbali; inoltre, la comunicazione tra i due sistemi è ciò che permette la traslitterazione tra grandezza numerica (non verbale) a etichetta verbale del numero, nonché il processo vicendevole (Gallistel & Gelman, 1992), per questo, nonostante lo sviluppo di facoltà mentali superiori, si mantengono al contempo i meccanismi di base.

1.2 – *Approximate Number System e Object File System*

Gli umani condividono con altre specie animali meccanismi di conteggio non verbali atti a stimare mentalmente la grandezza (Gallistel & Gelman, 1992).

La stima della numerosità si affida a due sistemi differenti: l'*Object File System* (OFS; Hauser & Spelke, 2004) uno adibito a quantità piccole e l'*Approximate Number System* (ANS) per quantità più grandi.

L'OFS può essere considerato un meccanismo attenzionale basato sull'oggetto, cioè, che processa gli oggetti presenti in una scena e li immagazzina nella memoria di lavoro come file discreti.

Quindi non sembrerebbe un vero e proprio sistema numerico ma piuttosto tiene implicitamente conto del numero di file presenti in memoria.

Una sua caratteristica fondante è la capienza limitata di stimoli che può registrare, che coincide con i limiti della memoria di lavoro (3-4 stimoli, con un massimo di due gruppi in caso di confronto quantitativo) (Trick & Pylyshyn, 1994).

Secondo questa concezione dell'OFS, questi necessiterebbe due prerequisiti: una memoria di lavoro capiente e durevole nel tempo e la capacità di considerare oggetti diversi come entità separate.

Il conteggio che origina dall'OFS è tipicamente rapido (40-200msec) ed accurato e prende il nome di *subitizing* (Kaufman et al., 1949).

L'ANS può invece essere pensato come un meccanismo di conteggio basato sull'attenzione spaziale, in quanto questa è necessaria per stimare le relazioni spaziali e integrare le caratteristiche degli stimoli (Trick & Pylyshyn, 1994), azioni necessarie per l'analisi di un numero alto di stimoli.

L'ANS, nel confronto tra due quantità, utilizza il rapporto che sussiste tra le due, obbedendo alla legge di Weber: questa comprende due effetti, l'effetto della distanza numerica (*numerical*

distance effect), secondo il quale valori tra loro vicini sono più difficili da distinguere, e l'effetto della grandezza numerica (*numerical size effect*), che stabilisce come sia più facile distinguere valori vicini tra loro quando questi sono piccoli rispetto a valori più grandi alla stessa distanza. La legge di Weber vuole quindi dimostrare che la discriminazione tra due valori sembra dipendere dal rapporto tra i due piuttosto che dal loro valore assoluto.

Il conteggio adibito all'ANS è più lento (250-300msec), richiede maggior sforzo e tende agli errori.

In ogni caso, diversi autori sostengono che l'ANS non si limiti a numeri grandi, ma opererebbe anche sui piccoli numeri, sostituendo l'OFS: questo sembrerebbe il caso di diversi animali non-umani, per i quali le prove a sostegno di due sistemi distinti per grandi e piccoli numeri risultano meno chiare.

Secondo diversi autori, nel discriminare quale di due insiemi è il più grande, l'ANS fornisce la risposta basandosi sul rapporto esistente tra i due insiemi (Hyde, 2011).

Seguendo quanto detto dalla legge di Weber si potrebbe pensare, negli animali non-umani, ad un unico sistema (ANS) i cui fallimenti nella discriminazione tra quantità diverse dipendono da un rapporto numerico troppo ravvicinato, ma che allo stesso tempo permette discriminazioni numeriche tra valori bassi secondo l'effetto della grandezza numerica.

2 – LO STUDIO COMPARATO DELLA COGNIZIONE NUMERICA

Queste capacità sono storicamente state osservate ed attribuite quasi esclusivamente agli esseri umani, in quanto nel corso dello sviluppo risultano palesi i progressi nelle abilità numeriche, che crescono per complessità man mano che si sviluppano le abilità verbali, linguistiche e logiche.

Inoltre, la nostra specie è rinomata per l'eccezionale sviluppo prefrontale, area del cervello adibita a sofisticate abilità cognitive intellettuali, razionali ed associative complesse, tutte qualità necessarie per lo svolgimento di compiti matematici di un certo livello.

Questa visione antropocentrica dei numeri ha influenzato lo studio delle altre specie e delle loro effettive abilità numeriche, che per molto tempo sono stati considerati non in grado di possedere qualsiasi forma di comprensione numerica in linea col pensiero aristotelico: questi, reputando la matematica come la forma logica più elevata ed a stretto contatto col linguaggio, la ritiene dominio esclusivo della mente umana.

Inoltre, la difficoltà nello studiare tali facoltà negli animali non ha fatto che scoraggiarne lo studio: quanto accadde durante gli esperimenti svolti sul cavallo Hans (*Fig. 1*), da cui deriva il nome del *Clever Hans effect*, ha messo in luce quanto lo studio del comportamento animale sia influenzato da una moltitudine di variabili spesso al di fuori del nostro controllo consapevole e che anzi spesso risultano insite nelle modalità del compito sperimentale o nel ruolo dello sperimentatore che lo somministra.

Isolare le variabili d'interesse e individuare come ottenere l'effettivo comportamento dal soggetto animale sembra essere una sfida per gli studiosi dell'ambito.

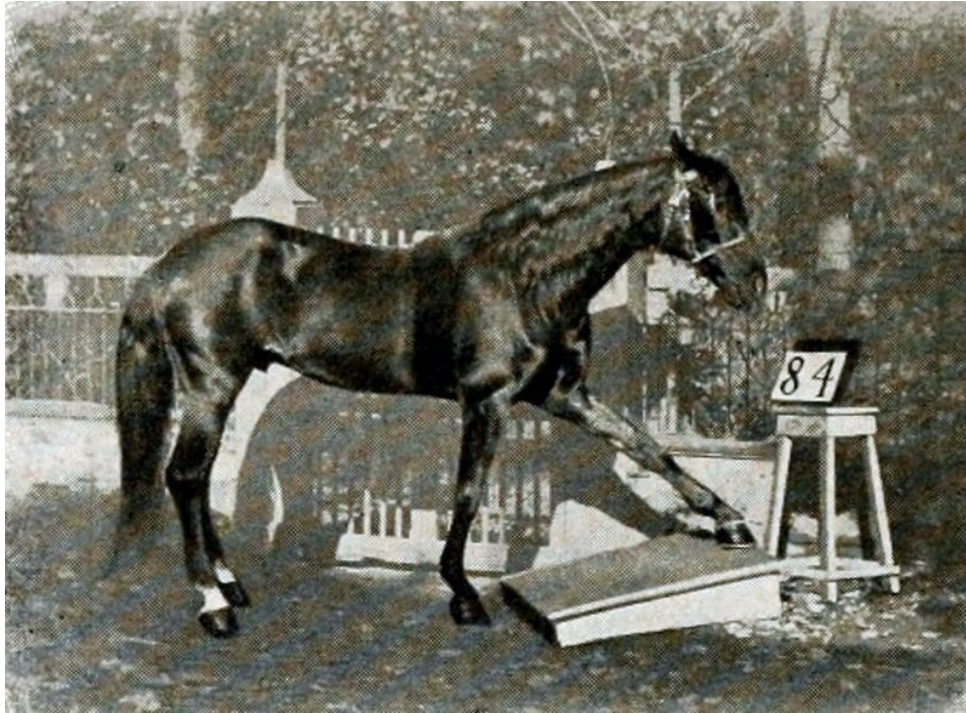


Figura 1 – Il cavallo Hans che “conta” battendo lo zoccolo (Krall, 1912).

L’animale rispondeva solo se la persona che faceva le domande conosceva le risposte: Hans era in grado di cogliere i segnali emozionali che le persone mostrano quando viene emessa una risposta corretta.

Più che capacità numeriche (semplici), sarebbero coinvolte delle capacità sociali complesse.

2.1 - Studi sugli animali

Nonostante le difficoltà metodologiche e lo scetticismo, nel corso dell’ultimo secolo sono stati intrapresi diversi studi sulle che hanno coinvolto una moltitudine di specie, studi che sono riusciti a smentire l’ipotesi dei numeri come prerogativa esclusivamente umana e che anzi hanno dimostrato come molte specie diverse dalla nostra posseggano effettivamente abilità numeriche e di calcolo.

Si è compreso che gli animali non-umani sfruttano le informazioni numeriche solamente quando non hanno a disposizione altro tipo di dato (Vallortigara, 2018) e che quindi tendenzialmente queste vengono utilizzate insieme alle altre informazioni non-numeriche al fine di svolgere attività più complesse (Rugani et al., 2017).

Il compito della ricerca sulle abilità numeriche è stato quindi quello di isolare efficacemente le variabili numeriche al fine di osservare come gli animali fossero in grado di attingervi.

Esperimenti sui mammiferi hanno evidenziato come ratti (Cox & Montrose, 2016), gatti (Bánszegi et al., 2016), cani e coyote (Baker et al., 2012), cavalli (Uller & Lewis, 2009) ed elefanti (Perdue et al., 2012; Irie et al., 2019) fossero in grado di effettuare discriminazione numerica spontanea; abilità affini sono state trovate anche in leoni e iene, che sembrano calcolare il numero di rivali in modo da decidere se attuare o meno comportamenti agonistici (McComb et al., 1994; Benson-Amram et al., 2011).

Ciononostante, i risultati migliori sono stati ottenuti dai nostri parenti più prossimi, le scimmie: studi su orangotanghi, babbuini, macachi rhesus, scimmie cappuccino e scimpanzé hanno mostrato come, oltre alla distinzione di quantità (Call, 2000; Barnard et al., 2013; Brannon & Terrace 1998; Adessi et al., 2008) (*Fig. 2*), queste riuscissero anche a contare e comparare stimoli in movimento (Beran, 2008), eseguire addizioni (Flombaum et al., 2005) e sottrazioni (Sulkowski & Hauser, 2001), riconoscere i numeri ed usarli in operazioni nonché riconoscere lo zero come il numero più basso (Biro & Matsuzawa, 2001).



Figura 2 – *Compito di discriminazione di quantità nelle scimmie cappuccine (Cebus apella) (Adessi et al., 2008).*

In questo esperimento i soggetti devono approssimare una delle due differenti quantità di token che potranno poi scambiare con del cibo. Si è osservata una preferenza stabile verso il numero maggiore di token.

Ma anche in specie filogeneticamente lontane da noi troviamo attitudini matematiche, in particolar modo negli uccelli: questi sanno distinguere quantità (Al Aïn et al., 2009; Garland et al., 2012; Tornick et al., 2015), contare (Hunt et al., 2008; Pepperberg, 2006), posseggono abilità proto-aritmetiche quali svolgere addizioni e sottrazioni, individuate nelle rondini (Garland & Low, 2014) e persino nei pulcini del pollo (Rugani et al., 2009) e nei piccioni, che sembrano possedere un continuum numerico non logaritmico ma relativo al numero oggettivo (Brannon et al., 2001).

Facoltà più elevate sono state riscontrate nei pappagalli, che sembrano essere in grado di rappresentare foneticamente i numeri da 1 a 6 (Pepperberg, 2006) (*Fig. 3*), ma anche di comprendere l'assenza degli elementi, mostrando una comprensione della nozione di “zero” addirittura più astratta rispetto alle scimmie (Pepperberg & Gordon, 2005).

Figura 3 – Il pappagallo grigio (*Psittacus erithacus*) Alex alle prese con un compito di comprensione numerica (Pepperberg, 2006).

Davanti al soggetto sono posti diversi oggetti dello stesso colore o lo stesso oggetto in colori diversi; successivamente gli vengono poste domande quali “di che colore è il numero X?” ($X = 1-6$).

La sua risposta implica un processamento corretto delle caratteristiche degli stimoli, la loro quantità e l'etichetta numerica ad essa associata.



E non solo: ulteriori ricerche sull'ambito hanno messo in luce le abilità numeriche di pesci, che riuscirebbero a quantificare la grandezza dei banchi di conspecifici in modo da unirsi al più ampio (Agrillo et al., 2008; Gómez-Laplaza & Gerlai, 2011; Starcher et al., 2013).

Anche gli anfibi quali salamandre e rane sembrano possedere capacità numeriche, che vanno dalla discriminazione numerica (Uller et al., 2003; Starcher et al., 2015) all'abilità di contare: le rane sono infatti capaci di tener conto del numero di note e sequenze di note del richiamo dei conspecifici per aggiustare il proprio in caso di competizione riproduttiva (Rose, 2018).

Le rane degli alberi inoltre distinguono e prediligono zone d'erba più folte da quelle più rade, in modo da garantirsi maggior protezione e risorse (Lucon-Xiccato et al., 2018) (*Fig. 4*).

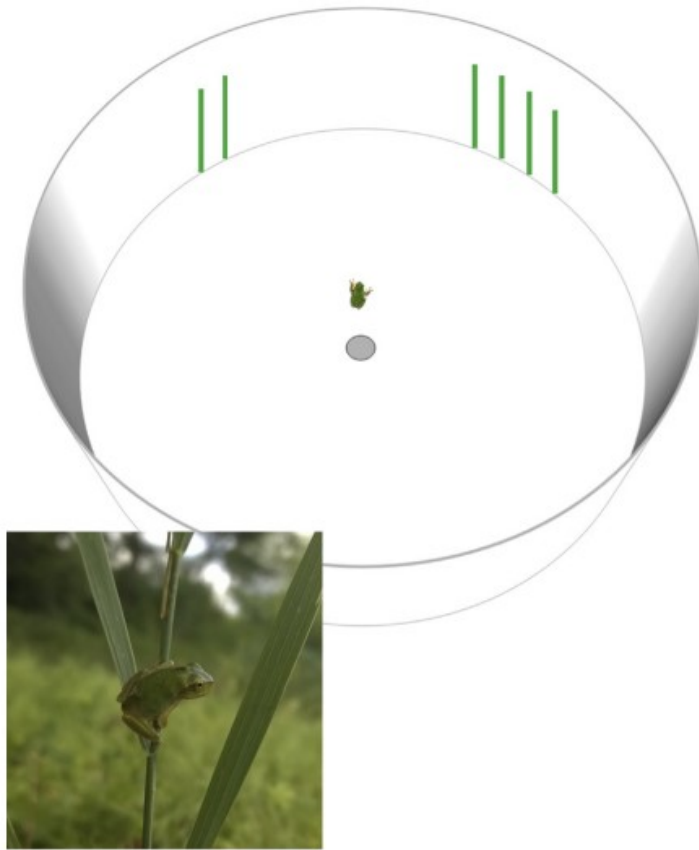


Figura 4 – compito di discriminazione numerica eseguito dalla raganella italiana (*Hyla intermedia*) (Lucon-Xiccato et al., 2018).

Alla rana veniva offerta una scelta dicotomica tra due set di barre verdi verticali simboleggianti i ciuffi d'erba. I risultati hanno mostrato una preferenza verso la quantità maggiore nella discriminazione 1 vs. 2 e 2 vs. 4, indicando un uso di variabili quantitative nei processi decisionali.

2.2 - Studi sugli invertebrati

La ricerca etologica ha trovato risultati sorprendenti studiando le abilità degli invertebrati: questi, da sempre considerati come organismi mossi da riflessi incondizionati ed automatismi, hanno mostrato di possedere abilità cognitive decisamente più flessibili e adattabili all'ambiente e le sue esigenze, abilità di stampo numerico che hanno permesso l'evoluzione di comportamenti particolarmente sofisticati atti all'acquisizione, memorizzazione ed utilizzo delle informazioni necessarie, derivanti dall'ambiente, per l'acquisizione di cibo e risorse, esplorare ed orientarsi nello spazio, socializzare ed accoppiarsi con i conspecifici ed evitare predatori o parassiti.

I ragni aracnofagi, per esempio, sembrano basare le loro decisioni di caccia in base al numero di conspecifici presenti nelle vicinanze, preferendo un ragno rispetto a zero, due o tre (Jackson & Nelson, 2012).

Le tarme della farina (*Tenebrio molitor*) riescono a discriminare da un insieme di odori la quantità di femmine presenti, in modo da dirigersi dov'è presente il maggior numero di possibili partner e aumentare così il successo riproduttivo (Carazo et al., 2009) (Fig. 5) e contemporaneamente mantengono un conteggio dei maschi incontrati, in modo da assestare il proprio comportamento per la competizione spermatica, sorvegliando la femmina fecondata per più tempo in caso di concorrenti (Carazo et al., 2012).

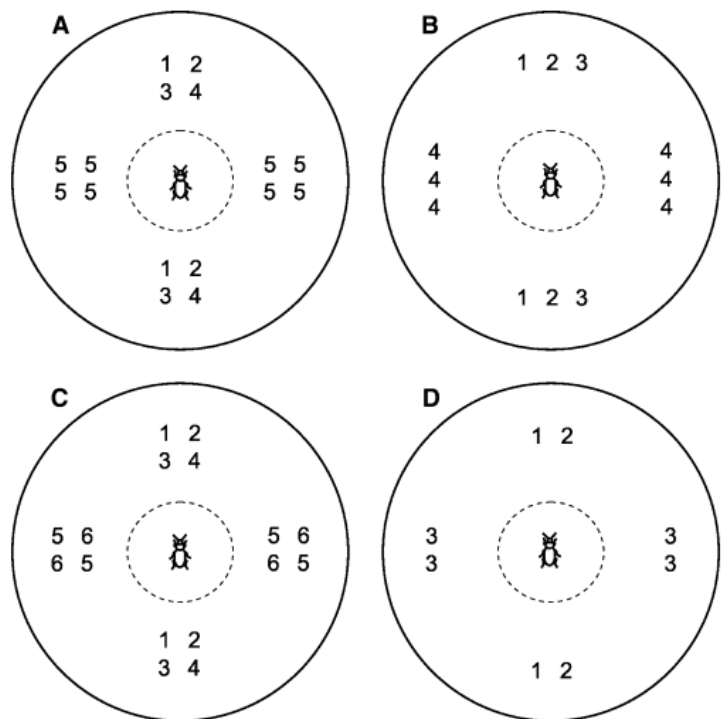
I bombi invece utilizzano regolarità numeriche nella distribuzione del nettare nei fiori per capire se un fiore è già stato bottinato o meno, in modo da aumentare l'efficienza della raccolta (Bar-Shai et al., 2011).

Addirittura, alcune cicale periodiche (*Magicicada sp.*) disporrebbero di meccanismi in grado di contare precisamente i cicli stagionali in modo da schiudersi in maniera precisa dopo 17 anni passati in stadio di pupa sottoterra (Karban et al., 2000).

Figura 5 – Discriminazione olfattiva di quantità nelle tarme della farina (*Tenebrio molitor*) (Carazo et al., 2008).

È stata testata la risposta dei soggetti maschi alle tracce odorose di diverse femmine, in relazioni numeriche diverse (a. 1vs.4, b. 1vs.3, c. 2vs.4, d. 1vs.2).

I risultati mostrano un'efficace discriminazione 1 vs. 4 e 1 vs. 3 (relazioni inferiori a 1:2), con una preferenza marcata verso il quantitativo maggiore.



Studi sull'orientamento spaziale di alcune specie hanno messo in luce strategie complesse.

Le api riescono a tener conto dei punti di riferimento incontrati, essendo in grado di memorizzarne fino ad un massimo di quattro (Dacke & Srinivasan, 2008; Gross et al., 2009),

contandoli in modo indipendente dall'oggetto e dalla quantità relativa e quindi astraendone il valore assoluto, riuscendo ad applicare il conteggio anche a punti di riferimento diversi tra loro. Nonostante siano cifre piccole, l'astrazione dimostra una certa complessità delle abilità numeriche delle api, supportata dalla loro capacità di sommare e sottrarre 1 elemento (Howard et al., 2018) e riconoscere l'assenza di elementi, quindi lo "zero" (Howard et al., 2018).

Invece, le formiche del deserto (*Cataglyphis fortis*) tengono conto dei propri passi (o perlomeno integrano alcuni parametri inerenti al movimento delle zampe durante la marcia) in modo da calcolare la distanza percorsa (Wittlinger et al., 2006); le formiche rosse (*Formica sp.*) invece contano il numero di oggetti oltrepassati durante il percorso verso il cibo e, una volta tornate al formicaio, lo comunicano tramite antenne alle compagne raccogliatrici in modo che possano arrivare alla fonte di cibo (Reznikova & Ryabko, 1996).

Anche le *Camponotus aethiops* si affidano a forme di cognizione quantitativa nell'orientamento, utilizzando la quantità relativa degli stimoli incontrati e la loro relativa posizione per effettuare scelte proficue (d'Ettore et al., 2021).

Ulteriori studi svolti sulle formiche ne hanno evidenziato comportamenti numerici e proto-numerici.

La *Formica xerophila* calcola il numero approssimativo di potenziali competitori e si mostra più aggressiva quando si percepisce parte di un gruppo ampio (Tanner, 2006).

Le operaie delle *Myrmecina nipponica* sanno quantificare il numero di compagni in un nuovo formicaio durante la fase di ricollocazione (Cronin, 2014).

Le *Myrmica sabuleti* appaiono in grado di distinguere figure contenenti una quantità diversa dello stesso elemento (1 vs. 2, 2 vs. 3) e sembrano possedere una nozione, per quanto basica, dello "zero" (Cammaerts, 2008) (Fig. 6).

Le regine di *Lasius niger* valutano il numero di uova da deporre in base alla prole già presente nel formicaio, deponendone meno quando nel nido sono presenti tanti membri (Holman et al., 2010).



Figura 6 – Discriminazione quantitativa nelle formiche (*Myrmica sabuleti*)
(Cammerts & Cammaerts, 2020).

I soggetti sono stati addestrati ad associare una determinata quantità al cibo, per poi essere sottoposte a test di scelta tra quella quantità ed una minore o maggiore: le formiche hanno scelto prevalentemente la quantità associata al cibo, mostrando di possedere capacità numeriche discriminatorie.

Quindi, non solo la cognizione numerica nelle sue varie forme non è una prerogativa prettamente umana, ma anzi sembra essere legata all'evoluzione di diverse specie di invertebrati per garantire loro un vantaggio adattivo sotto molteplici aspetti.

Tuttavia, non risulta ancora chiaro come gli invertebrati approcciano l'informazione numerica, in quanto potrebbero basarsi su variabili affini ma confondenti: un esempio possiamo ritrovarlo nello studio di Gatto e Carlesso (2019), i quali hanno analizzato il comportamento dei grilli davanti ad una scelta dicotomica in cui venivano rappresentati differenti possibili rifugi rappresentati da immagini geometriche.

La scelta dei soggetti ricadeva sulla numerosità maggiore, con un limite di 3-4 stimoli, il che farebbe pensare ad una decisione basata sul conteggio degli oggetti presentati: la scelta dei grilli invece sembrerebbe basarsi sulle variabili continue degli stimoli, come l'area della superficie e la convessità dei contorni.

Ciò non esclude che i soggetti facciano uso di meccanismi numerici per scegliere il comportamento adeguato, ciononostante resta ancora poco chiaro quanto si affidino effettivamente ad esse rispetto ad altri indici.

Inoltre, gran parte degli studi sono stati effettuati su specie sociali, ovvero invertebrati che vivono in colonie o gruppi come un “super-organismo” la cui forza si basa sulla cooperazione ed integrazione di abilità diversificate al fine di garantire al proprio gruppo maggiori informazioni, risorse e prosperità.

Questo può aver portato allo sviluppo di una “cognizione distribuita” (O’Donnell, 2015): i vari membri della colonia non dispongono di una cognizione individuale ma piuttosto i diversi gruppi funzionali sono specializzati in una determinata competenza cognitiva.

In questo modo si assiste ad una fine specializzazione in determinati campi da parte di alcuni membri della colonia, il che è stato riscontrato per esempio nelle sofisticate abilità spazio-numeriche delle api operaie e delle formiche scout sopracitate.

Per di più, lo studio del cervello degli insetti sociali ha evidenziato la grandezza maggiore di alcune strutture cerebrali chiamate corpi fungiformi (*Fig. 7*) rispetto alle altre tipologie d’insetto (Felix Dujardin, 1850).

Questi corpi fungono da aree associative dedicate agli stimoli sensoriali: le maggiori dimensioni suggeriscono quindi una migliore elaborazione dei percetti, con la possibilità di migliori processi mnemonici e d’apprendimento ad essi connessi.

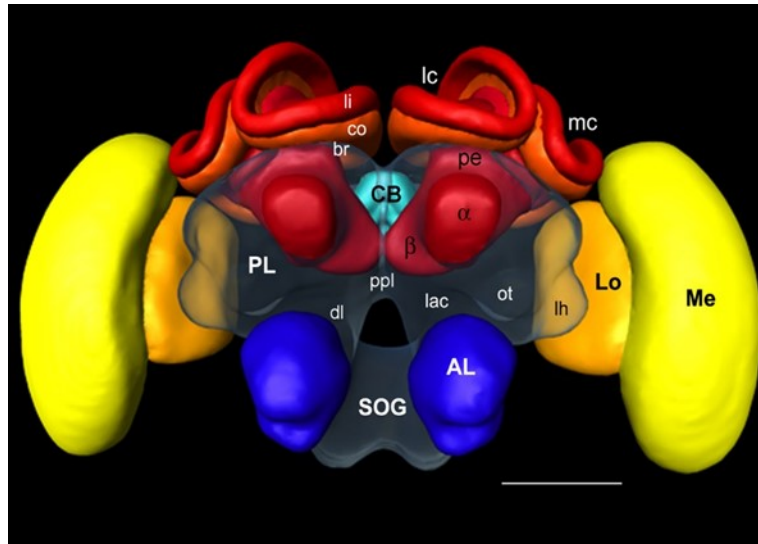


Figura 7 – Raffigurazione del cervello di un’ape (Rybak et al., 2010)
In rosso: i corpi fungiformi

Mancano ancora evidenze altrettanto nette per quanto riguarda specie di invertebrati individuali, in quanto più difficile studiarne le abilità numeriche dato il minor grado di specializzazione.

2.3 – Paradigmi di studio

Nella sperimentazione esistono diversi tipi di approccio per studiare il comportamento dei soggetti. Nel filo di ricerca che indaga le abilità numeriche vengono frequentemente utilizzati test di scelta spontanea (*spontaneous choice test*) e test di scelta conseguente ad addestramento (*training procedures*).

Nel primo caso si osserva il comportamento spontaneo del soggetto nell'approcciarsi a quantità diverse, che opererà per uno dei due stimoli quantitativamente diversi tra loro in base a caratteristiche motivazionali del soggetto e alle caratteristiche dello stimolo (stimoli alimentari, sociali, sessuali).

Le aspettative in questo tipo di approccio sono che il soggetto sia portato a preferire le quantità maggiori rispetto alle quantità minori (Davis & Pérusse, 1988), in quanto in natura un numero più alto di risorse garantisce maggiori benefici (tanto cibo garantisce maggiori probabilità di mangiare, tanta vegetazione garantisce un miglior rifugio, tanti partner sessuali garantiscono maggiori probabilità riproduttive).

I punti forti di questo approccio riguardano l'elevata validità ecologica, in quanto i comportamenti sono esibiti in maniera non forzata e senza manipolazioni esterne, rappresentando affidabilmente comportamenti che i soggetti adotterebbero in contesti naturali; allo stesso tempo è scarso il controllo delle variabili, sia di quelle d'interesse per lo studio che di quelle confondenti, nonché si assiste tendenzialmente ad un decremento della motivazione del soggetto al susseguirsi delle prove.

Nel secondo caso, invece, si basa sulle leggi del condizionamento operante (Skinner, 1971), secondo il quale è possibile creare un'associazione tra un rinforzo ed uno stimolo sensoriale attraverso un addestramento (*training*).

In seguito alla fase di addestramento, è possibile testare l'apprendimento del soggetto attraverso il test, nel quale si osserva il comportamento dell'individuo nei confronti dello stimolo in mancanza di rinforzo.

Questo approccio vanta un buon controllo delle variabili e della motivazione del soggetto, che viene mantenuta grazie all'utilizzo del rinforzo stimolandolo a continuare ad eseguire il compito; il rovescio della medaglia è la difficoltà e il tempo necessario per allestire il paradigma sperimentale e realizzare con successo l'apprendimento nel soggetto, processo che può richiedere numerose prove di training.

Questi due metodi, coi rispettivi pro e contro, si bilanciano efficacemente: è infatti ottimale un approccio integrato (Agrillo & Bisazza, 2014).

CAPITOLO 3 – STUDIO SPERIMENTALE

3.1 Ipotesi e obiettivi

Questo progetto di ricerca si è focalizzato, attraverso una serie di paradigmi sperimentali progettati appositamente, sullo studio ed indagine delle abilità spaziali e numeriche possedute da una specie di scarabeo, l'*Anthia thoracica*.

In particolare, attraverso tre paradigmi sperimentali, si è voluto indagare se gli esemplari di questa specie siano in grado di attuare discriminazioni numeriche di diverso tipo: gli esperimenti 1 vs. 3 ed 1 vs. 4 sono paradigmi di discriminazione numerica spontanea, che hanno il compito di indagare se i soggetti sono in grado di distinguere efficacemente stimoli quantitativamente diversi (1 rispetto a 3 o 4; 2 rispetto a 3) con attenzione a rapporti numerici diversi (0.25 nell'1 vs.4 e 0.33 nell'1 vs. 3), mentre l'esperimento 2 vs. 3 è un paradigma di discriminazione numerica a seguito di apprendimento, atto a testare la capacità dei soggetti di associare un valore numerico allo stimolo attraverso condizionamento operante e distinguerlo da altri stimoli qualitativamente simili ma quantitativamente diversi.

Questi due paradigmi hanno lo scopo di verificare se questa specie sia o meno in grado di effettuare la discriminazione numerica, e se questa è affidata a due sistemi distinti (ANS e OFS) in base alle proprietà dello stimolo oppure se si regge su un unico sistema per l'approssimazione numerica di quantità sia grandi che piccole.

Se quest'ultima ipotesi fosse vera, bisognerebbe approfondire quale dei due sistemi viene messo in atto: secondo la teoria esistente, si può ipotizzare che la discriminazione numerica sia dovuta dall'ANS, che permette di distinguere piccole quantità tra loro basandosi sull'effetto della grandezza numerica (*numerical size effect*), il quale renderebbe più semplice discriminare valori vicini tra loro quando questi sono piccoli.

Inoltre, secondo la legge di Weber, dovrebbe essere più semplice discriminare valori il cui rapporto è più piccolo.

In tal caso, ci aspetteremo risultati migliori nella discriminazione 1 vs. 4 rispetto a quella 1 vs. 3, dato il minore rapporto (0.25 rispetto a 0.33), in accordo con il *numerical distance effect*.

Un'ipotesi alternativa vede l'OFS come sistema numerico adibito alla discriminazione numerica di questa specie, poiché questo sistema funziona in maniera ottimale con valori piccoli; inoltre, essendo un meccanismo attenzionale basato sull'oggetto, questo lo svincolerebbe dal rapporto che sussiste tra i numeri da discriminare: ciò comporterebbe migliori risultati nella condizione 1 vs. 3 rispetto alla condizione 1 vs. 4, trattandosi di valori più bassi.

Per lo stesso ragionamento che avvalora l'ANS ci aspetteremmo risultati scarsi nel paradigma 2 vs. 3, trattandosi di un rapporto ancora più grande (0.67) tra numeri vicini tra loro; stando invece all'ipotesi che avvalora l'OFS, i risultati in questo paradigma dovrebbero essere ottimi, trattandosi di valori particolarmente bassi.

La riuscita in questo compito implicherebbe anche il possesso di facoltà cognitive più sofisticate, in quanto si tratta di un paradigma basato sull'apprendimento e che quindi necessita funzioni esecutive base quali una memoria di lavoro e capacità d'astrazione elementare, in modo da associare rinforzo allo stimolo e ricordarsi di tale associazione per poter eseguire la scelta dello stimolo corretto.

3.2 Materiali e metodi

3.2.1 Soggetti

Nelle varie tipologie sperimentali è stato utilizzato un campione composto da 11 esemplari adulti (7 femmine e 4 maschi) di *Anthia thoracica* (Thunberg, 1784), un coleottero appartenente alla specie dei carabidi proveniente dalle zone desertiche africane di Sud Africa, Namibia e Tanzania (Mawdsley et al., 2011).

Si contraddistinguono per le due macchie circolari gialle collocate sul dorso, che fungono da monito ad eventuali predatori segnalandone la tossicità: essi, infatti, sono in grado di attaccare spruzzando acido formico concentrato dall'addome fino ad un metro di distanza, mirando agli occhi ed al viso degli aggressori (Scott et al., 1975).

Questa specie è stata scelta per partecipare agli esperimenti in quanto, a seguito di precedenti prove con altre specie di insetti (*Messor barbarus*, *Camponotus cruentatus*, *Atta fabricius*, *Gromphadorinha portentosa*), abbiamo notato una maggiore motivazione nel raggiungere il rinforzo alimentare disponibile nell'arena sperimentale, probabilmente dovuta alla loro indole predatoria, nonché maggior efficienza nell'interazione con gli stimoli, il che potrebbe essere spiegato dalle loro ottime capacità visive: i carabidi si contraddistinguono per essere gli insetti dal più ampio spettro visivo ($\Delta\lambda = 348-620$ registrato nei *Carabus nemoralis* e *Carabus auratus*) (Briscoe & Chittka, 2001).

I soggetti fanno parte della collezione di *Esapolis*, museo zoologico ed insettario di Padova, che per la sperimentazione sono stati collocati in un terrario posizionato nel laboratorio sperimentale in modo da controllare al meglio le variabili intervenenti durante i mesi in cui è avvenuta la sperimentazione (tra aprile e ottobre 2023).

I soggetti provengono 5 da un terrario espositivo aperto al pubblico (80 x 50cm, alto 70cm) e 6 dal terrario presente in laboratorio (50 x 30 cm, alto 25 cm), mantenuti in condizioni pressoché uguali.

Il terrario è stato mantenuto ad una temperatura di 25-28°C con umidità al 50-60%, scaldato da una lampada ad infrarossi (posizionata a 40cm dal suolo del terrario) azionata dalle ore 7 alle ore 23 ad ore alterne attraverso un timer, ed è stato illuminato da lampade (quattro led piccoli – Ledberg Ikea® 1A/125VL 250V, posizionata a 40cm dal suolo del terrario) collegati anch'essi ad un timer, in modo da garantire un fotoperiodo di 12 ore di luce e 12 ore di buio; nel terrario veniva fornita acqua ad libitum quotidianamente e cibo ogni due giorni (larve di *Tenebrio molitor*; Linneo, 1758): il cibo limitato è stato necessario per mantenere alta la motivazione a ricercare il rinforzo durante le fasi sperimentali.

Gli esemplari sono stati identificati attraverso sigle (A1, A2, A3, A4, A5, A6, A7, A8, A9, A10, A11) (Fig. 8). Purtroppo, durante il corso del periodo di sperimentazione i soggetti A3, A5 e A6 sono deceduti, interrompendo la raccolta dati: A3 non è stato in grado di svolgere il paradigma 1 vs. 3, A6 non ha eseguito il paradigma 1 vs. 4 e nessuno dei due è riuscito a svolgere il paradigma 2 vs. 3; A5 ha eseguito quest'ultimo una sola volta (il test di controllo) prima del decesso.

Ai soggetti sono state prese diverse misure morfologiche, quali dimensioni, peso e segni particolari, in modo da essere identificati tra loro in modo univoco.

Le dimensioni sono state misurate disponendo i soggetti su della carta millimetrata e scattando foto con una macchina fotografica (Canon® EOS 5D Mark II; obiettivo Canon® macro 100mm), foto poi analizzate attraverso il software ImageJ® per ottenere informazioni precise riguardo lunghezza, larghezza a livello del pronoto, dimensioni di mandibole ed antenne ed eventuali segni particolari, i quali sono stati osservati confrontando gli esemplari tra loro e annotandone le differenze distintive.

Il peso è stato calcolato con una bilancia digitale di precisione (Eidyer® 0.01g-500g).

Soggetti	Sesso	Lunghezza (mm)	Antenna dx (mm)	Antenna sx (mm)	Larghezza pronoto (mm)
A1	F	5.1	2.5	2.5	1.8
A2	F	5.4	2.5	2.4	2
A3	M	4.4	2.2	2.1	1.6
A4	M	4.6	2	1.8	1.6
A5	M	4.7	2.2	2.2	1.5
A6	M	4.2	1.7	1.9	1.4
A7	F	4.1	1.7	1.7	1.5
A8	F	4	1.3	1.5	1.5
A9	F	4.4	1.9	1.8	1.6
A10	F	4.5	1.8	1.9	1.6
A11	F	4.7	1.3	1.5	1.7
Media	/	4.55	1.92	1.94	1.62

Soggetti	Mandibola dx (mm)	Mandibola sx (mm)	Area macchia dx (mm ²)	Area macchia sx (mm ²)	Peso (g)
A1	0.7	0.7	0.28	0.36	3.84
A2	0.8	0.8	0.32	0.3	3.76
A3	0.9	0.8	0.29	0.35	/
A4	1	0.9	0.23	0.34	2.56
A5	0.7	0.9	0.27	0.26	2.83
A6	0.7	0.7	0.23	0.21	2.7
A7	0.6	0.6	0.16	0.18	2.42
A8	0.5	0.4	0.15	0.15	2.44
A9	0.7	0.6	0.19	0.21	3.34
A10	0.5	0.6	0.2	0.19	3.42
A11	0.6	0.6	0.21	0.24	3.58
Media	0.70	0.69	0.23	0.25	3.09

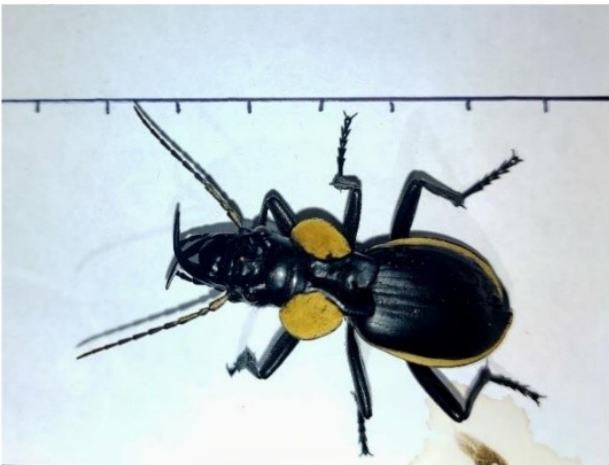
Tabella 1 – Misure morfometriche dei soggetti.



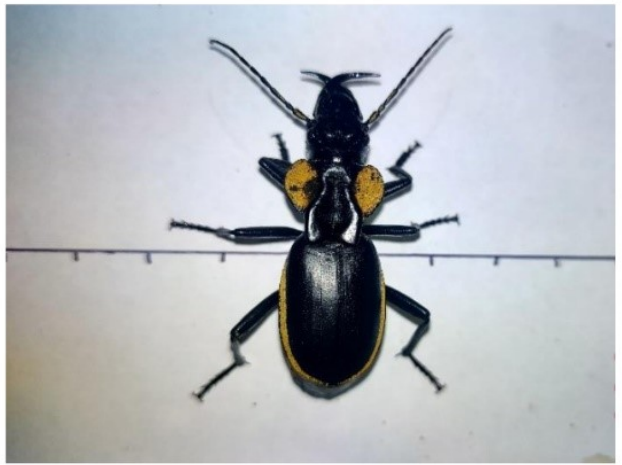
8a - Soggetto A1



8b - Soggetto A2



8c - Soggetto A3



8d - Soggetto A4



8e - Soggetto A5



8f - Soggetto A6



8g - Soggetto A7



8h - Soggetto A8



8i - Soggetto A9



8j - Soggetto A10



8k - Soggetto A11

Figura 8 – I soggetti sperimentali

Il campione utilizzato nella ricerca, composto da 11 esemplari della specie *Anthia thoracica*; nelle foto sono osservabili i tratti morfologici particolari di ogni soggetto in modo da distinguerli tra loro in modo univoco.

Ad esempio, A2 si distingue per la zampa posteriore sinistra amputata, mentre A10 per le numerose ammaccature sul dorso.

3.2.2 Materiali

L'apparato sperimentale è composto da una struttura in polionda polipropilene bianco, suddivisa in un'anticamera rettangolare (18cm x 24cm) dove viene posizionato il soggetto ad inizio della prova sperimentale ed un'arena trapezoidale (base minore 8cm, base maggiore 70cm, lati 40cm) dove si svolgerà l'effettivo esperimento (*Fig. 9*).

Le pareti che circondano la struttura sono alte 15cm.

L'anticamera è sopraelevata di 5cm rispetto all'arena ed è separata da essa da uno scivolo (lungo 9cm, pendenza 45°): ciò permette al soggetto sperimentale di vedere l'arena da un punto di vista rialzato prima di scendervi nonché di non poter tornare nell'anticamera una volta sceso nell'arena, essendo impossibile per gli esemplari risalire lo scivolo al contrario.

Inoltre, all'apice dello scivolo è posizionata una parete che presenta un'apertura centrale (4x4cm), che fa sì che i soggetti scendano al centro dello scivolo, in modo da standardizzarne la posizione una volta nell'arena.

Il suolo dell'arena è ricoperto da uno strato di sabbia (Brikoline®, sabbia multiuso), nel quale sono posizionati due contenitori quadrati (6 x 6cm, altezza 1.5cm) rispettivamente a destra e sinistra dello scivolo, a 10cm di distanza tra loro, 8cm di distanza dalle pareti dell'arena e 10cm di distanza dall'ingresso dell'arena; all'interno dei quali sono collocati i rinforzi, ovvero le larve di *Tenebrio molitor*.

I contenitori vengono puliti al termine di ogni sessione sperimentale, così come la sabbia viene rastrellata e ridistribuita ad ogni sessione nonché cambiata ex novo ogni settimana.

L'intero apparato è illuminato dall'alto in maniera omogenea da un totale di 6 luci led bianche, in modo da impedire la formazione di zone d'ombra.

Inoltre, viene utilizzato un contenitore trasparente rettangolare (13 x 9.5cm, altezza 6cm) aperto sul fondo, in modo da poter trattenere il soggetto nell'anticamera tra una prova e l'altra e all'occorrenza sollevarla per liberarlo ad inizio sperimentazione.

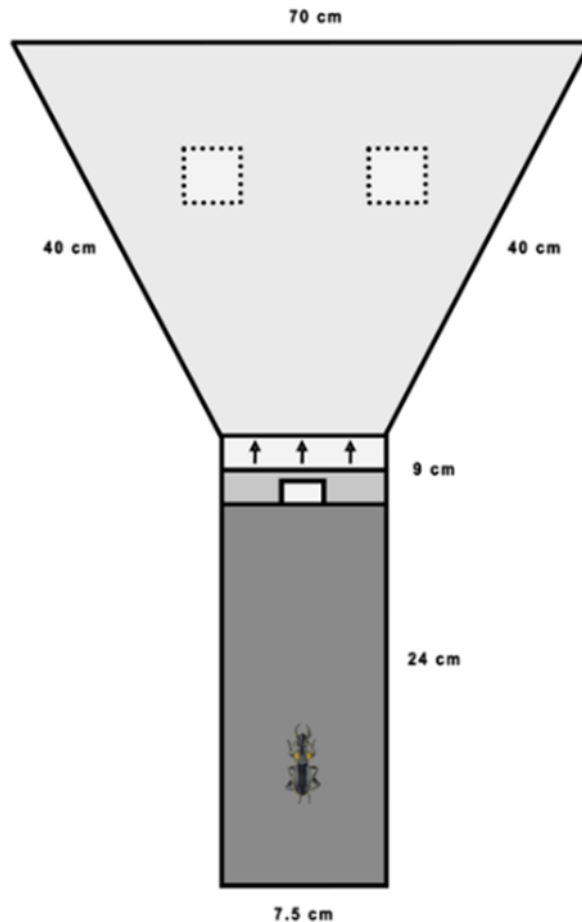


Figura 9 – Rappresentazione apparato sperimentale.

3.2.3 Procedura sperimentale

Inizialmente, il soggetto viene posizionato nell'anticamera sotto un contenitore trasparente per 1 minuto in una fase di abituazione dopo essere stato prelevato dal terrario; dopodiché viene sollevato il contenitore permettendo allo scarabeo di muoversi liberamente all'interno dell'apparato per altri 10 minuti, in modo che possa esplorare l'arena ed abituarsi.

Terminato il tempo, il soggetto viene prelevato e ricollocato nell'anticamera al di sotto del contenitore trasparente sempre per 1 minuto, dopo di che inizierà la fase di sperimentazione.

Come nella fase di abituazione, una volta alzato il contenitore l'esemplare testato sarà libero di muoversi per l'apparato per un tempo massimo di 10 minuti.

Un trial è da considerarsi valido se il soggetto approccia in modo interessato uno dei due contenitori con il rinforzo, a destra o a sinistra; non importa quindi che mangi effettivamente il rinforzo, il requisito è che mostri almeno l'intenzione di farlo, ad esempio aprendo e serrando le mandibole in prossimità della preda.

Altrimenti, il trial si conclude allo scadere del tempo limite, nel caso il soggetto non intraprenda nessuna azione reputata come un risultato effettivo, quindi in mancanza di approccio diretto verso il rinforzo: in tal caso la prova viene valutata come nulla.

A trial concluso, il soggetto viene dunque prelevato e posizionato nuovamente sotto il contenitore nell'anticamera, dal quale verrà liberato dopo 1 minuto (nel caso di un trial precedente nullo) o quando lo scarabeo avrà terminato di masticare il cibo (approssimativamente dopo 2-3 minuti).

Quando il soggetto è confinato sotto il contenitore, l'anticamera viene ripulita da eventuali pezzi di cibo residui, che costituiscono un distrattore in quanto talvolta i soggetti si fermano per continuare a mangiarli.

Nell'arena, i contenitori dei rinforzi vengono scambiati tra loro ogni 5 prove in modo da escludere ulteriori bias determinati da possibili tracce olfattive, così come anche le larve che rimangono nei contenitori per più trial di fila vengono scambiate tra loro o sostituite così da ovviare ad eventuali preferenze dei soggetti nei confronti del rinforzo presente.

Anche il rinforzo è soggetto a standardizzazione, difatti si è prestata particolare attenzione a selezionare larve simili tra loro per grandezza e vivacità.

A inizio trial, inoltre, le larve vengono stimolate con una pinzetta in modo che si muovano all'interno dei contenitori e risultino quindi maggiormente individuabili dal soggetto.

La disposizione del rinforzo nei due contenitori, ovvero la scelta di dove posizionare una quantità di larve maggiore, è stata effettuata seguendo una sequenza semi-randomica in modo da alternare destra e sinistra ed impedire un eventuale effetto di abituaione spaziale (*dx-sx-dx-sx-dx-dx-sx-sx-dx-sx-dx-sx-dx-sx-dx-dx-sx-dx*; Fellows, 1967; Stancher et al., 2015).

Ogni sessione sperimentale è composta di 20 trial per ogni paradigma sperimentale; nel caso di scarsa motivazione da parte dei soggetti la sessione viene suddivisa in due sessioni da 10 trial ciascuna da tenersi in giornate differenti.

Nel caso un soggetto faccia 3 trial nulli all'interno di una sessione, questa viene sospesa e la sperimentazione viene rimandata ad una giornata successiva: talvolta nemmeno nelle sessioni successive si è riuscito a completare tutti e 20 trial di una sessione, ciononostante si è riusciti ad ottenere un buon numero di prove anche dai soggetti meno motivati.

Paradigmi 1 vs. 3 e 1 vs. 4 – discriminazione numerica spontanea

Questi esperimenti vogliono analizzare la capacità dei soggetti di discriminare tra quantità diverse, in un caso 1 rispetto a 3, nell'altro 1 rispetto a 4.

Per far ciò in un contenitore verrà collocata 1 larva mentre nell'altro 3 o 4 larve in base al paradigma in atto; la scelta di dove posizionare la quantità maggiore sarà decisa in base alla sequenza semi-randomica sopraccitata.

Paradigma 2 vs. 3 – discriminazione numerica in seguito ad apprendimento

In questo tipo di esperimento sono impiegati degli stimoli visivi, composti da pezzi di cartoncino bianco plastificato (3.5 x 3.5cm) su cui fronte e retro sono raffigurati 2 o 3 quadratini neri (0.8 x 0.8cm) (*Fig. 10*); fronte e retro presentano lo stesso numero di quadratini ma con differente posizione spaziale.

I quadratini e la loro posizione spaziale sono generati in maniera randomica tramite uno script Python 3.11 (64 bit), grazie al quale sono state realizzate 50 versioni alternative dello stimolo "2" e 50 versioni alternative dello stimolo "3", ciascuna differente per la distribuzione spaziale dei quadratini neri all'interno dello spazio bianco, in modo da evitare abitudini visive nei soggetti.

Ad ogni sessione sperimentale, vengono cambiati gli stimoli con versioni differenti, sia fronte che retro.

Questi stimoli vengono posti per i primi 3 trial nel lato più esterno dei contenitori dell'arena, in modo che il rinforzo sia palese e che l'associazione stimolo-rinforzo possa crearsi più facilmente, per poi essere collocati davanti al contenitore, in modo che il rinforzo sia celato una volta che lo scarabeo giunge nell'arena e si possa effettivamente osservare la presenza di associazione stimolo-rinforzo.

Il posizionamento spaziale dei pannelli "2" e "3" è affidato sempre alla sequenza semi-randomica sopraccitata, ed il rinforzo (3 larve di *Tenebrio molitor*) viene posto sempre nel contenitore che presenta il "3", mentre il contenitore "2" è lasciato vuoto.

La sessione di 20 trial è suddivisa in due tipi di prove: gran parte dei trial (14) sono di *training*, nei quali il rinforzo alimentare sarà presente in modo da creare e rafforzare l'associazione stimolo-rinforzo, mentre 6 trial sono di *test*, durante i quali non è presente alcun rinforzo in modo da poter osservare il comportamento dell'esemplare successivamente ai vari training.

Il test è reputato valido se il soggetto si dirige verso il contenitore "3" esibendo comportamenti predatori (cercare le larve, esplorare il contenitore, aprire e serrare le mandibole), mentre è

considerato non valido se approccia il contenitore “2” o non approccia alcun contenitore nel tempo massimo di 10 minuti.

La distribuzione tra prove di training e test nelle 20 prove di una sessione sperimentale è alternata seguendo un'altra sequenza semi-randomica (*tr-tr-tr-tr-tr-T-tr-tr-tr-T-tr-T-tr-tr-T-tr-tr-T-tr-T*) (Rugani et al., 2016).

I soggetti sono stati testati per un totale di 6 sessioni sperimentali, in modo da ottenere un numero di test complessivi per soggetto pari a 34 (6+6+6+6+6+4), numero scelto basandosi sul calcolo della sample size.

La sample size è stata ottenuta utilizzando il programma G*Power 3.1.9.7, svolgendo l'analisi statistica attraverso un *t*-test a due code ed un test di Wilcoxon svolti a priori, utilizzando la popolazione iniziale impiegata nelle sperimentazioni preliminari di discriminazione spontanea (Effect size = 0.4955, Margine d'errore $\alpha = 0.5$, Intervallo confidenza = 0.80).

Per ottenere un numero complessivo di 34 test, l'ultima sessione di prove è stata strutturata con un totale di 13 trial, 4 dei quali test effettivi; sono state poi create due sequenze semi-randomiche per decretare la posizione dello stimolo 3 (*dx-sx-dx-dx-sx-dx-sx-sx-dx-sx-sx-dx-sx*) e la distribuzione dei 4 test all'interno dei 13 trial complessivi (*tr-tr-tr-T-tr-tr-T-tr-tr-T-tr-tr-T*).

Inoltre, sono stati eseguiti test di controllo in cui i soggetti sono stati addestrati a scegliere lo stimolo “2” rispetto allo stimolo “3”, in modo da escludere variabili contingenti alla quantità dello stimolo, in quanto ci si potrebbero aspettare effetti dovuti alla maggior numerosità del 3 sulla preferenza del target.

Questi sono stati eseguiti su due soggetti (A1 e A5 – gruppo controllo “C”) con una singola sessione sperimentale a testa, successivamente confrontata con quella delle prime prove degli altri soggetti rimanenti (A2, A4, A7, A8, A9, A10, A11 – gruppo test “T”) per un totale di 6 test a soggetto in modo da valutare eventuali differenze significative al variare dello stimolo, legate alla preferenza per la quantità maggiore.

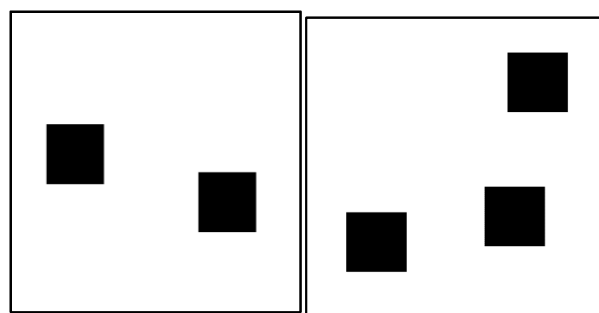


Figura 10 – Esempi di stimoli visivi “2” e “3”.

3.3 Risultati

Per lo svolgimento dei test statistici e per la realizzazione dei grafici sono stati impiegati i software JASP 0.18.1.0 e Rstudio 4.1.2.

3.3.1 - Paradigmi di discriminazione spontanea

Esperimento 1 vs. 3

Nell'analisi statistica è stato impiegato un *t*-test per campioni appaiati, così da confrontare le prove in cui è stato scelto l'1 rispetto a quelle in cui è stato preferito il 3 ed individuare eventuali differenze significative.

Osservando il comportamento dei soggetti, questi hanno esibito una preferenza significativa verso la quantità maggiore ($t = 4.3525$; $p = 0.002$).

È stato poi eseguito un test dei ranghi segnati di Wilcoxon, il quale dimostra la scelta dello stimolo da parte dei soggetti come non casuale ($V = 55$; $p = 0.002$).

La differenza della media complessiva nei tempi di risposta relativi alle prove in cui i soggetti hanno approcciato il 3 ($M = 104.6$; $SE = 15.99$) rispetto all'1 ($M = 124.5$; $SE = 26.23$) non differisce significativamente ($t = 0.42373$; $p = 0.6817$).

Soggetto	N. trial validi/ totali	N. trial sul 1	N. trial sul 3	Trial sul 1 (%)	Trial sul 3 (%)	Tempo medio sul 1 (s)	Tempo medio sul 3 (s)
A1	20/20	2	18	10	90	91.6	50.7
A2	20/20	5	15	25	75	44.8	66.2
A3	/						
A4	18/20	3	15	17	83	73	131.3
A5	9/20	4	5	44	56	256.8	173.6
A6	20/20	7	13	35	65	45.7	60.2
A7	19/20	8	11	42	58	210.2	172.4
A8	20/20	6	14	30	70	125.7	134
A9	16/20	5	11	31	69	190	223.9
A10	17/20	8	9	47	53	140.6	106.3
A11	20/20	8	12	40	60	27.3	30.3
Media	18.2/20	5.3/18.2	12.9/18.2	30.1%	67.9%	120.6s	114.9s

Tabella 2a – Risultati della condizione 1 vs. 3.

N. soggetti	Media	Errore standard della media	Deviazione standard	Minimo	Massimo
10	67.900	3.808	12.041	53.000	90.000

Tabella 2b – Statistiche descrittive della condizione 1 vs. 3.

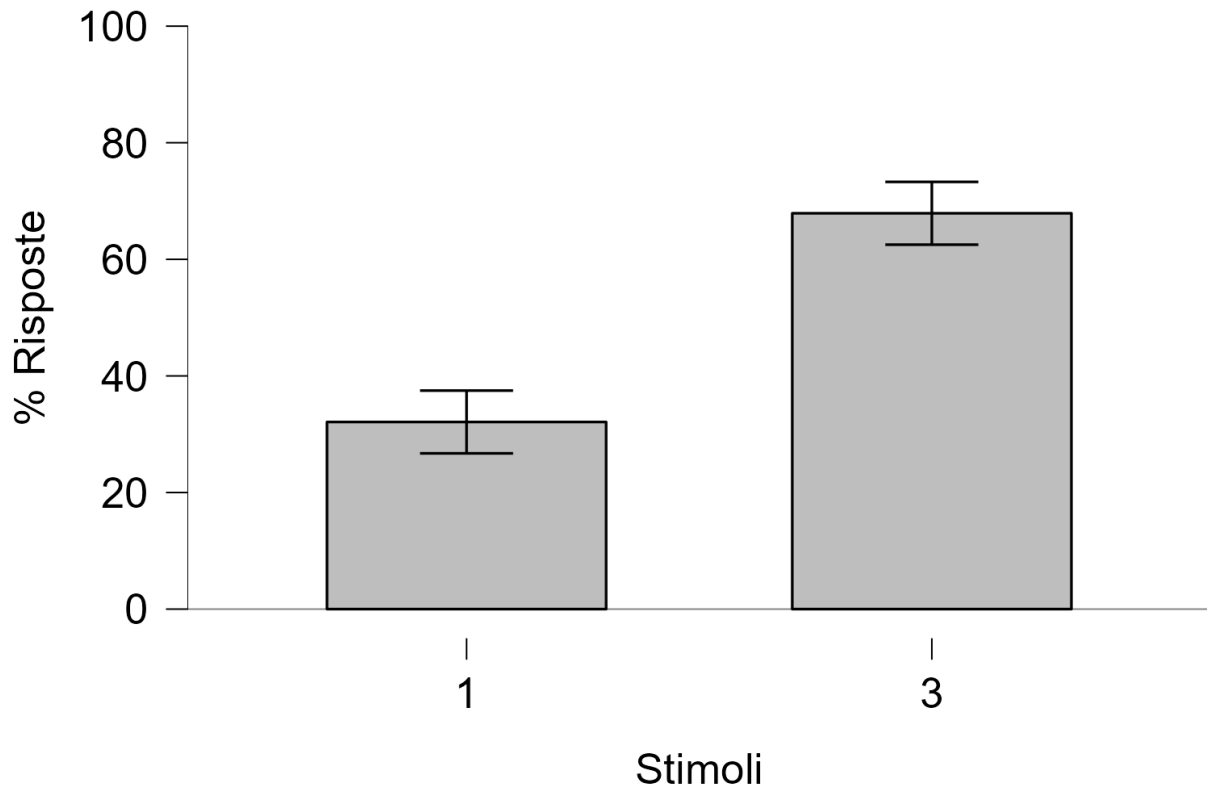


Grafico 1 – Risultati della condizione 1 vs. 3.

Esperimento 1 vs. 4

Anche per questo paradigma è stato utilizzato un *t*-test per campioni appaiati, così da individuare un'eventuale differenza significativa tra i due possibili risultati delle prove.

Non è stata osservata una preferenza significativa nei confronti di una quantità specifica ($t = 1.5876$; $p = 0.1082$).

Inoltre, secondo il test dei ranghi segnati di Wilcoxon l'andamento dei dati potrebbe riflettere un comportamento di scelta casuale nei soggetti ($V = 34$; $p = 0.191$).

Non sono state riscontrate differenze significative tra la media complessiva dei tempi nelle prove in cui è stato selezionato il 4 ($M = 156.3$; $SE = 36.60$) rispetto alla media complessiva delle prove in cui è stato scelto l'1 ($M = 124.6$; $SE = 34.44$) ($t = -1.042$; $p = 0.3246$).

Soggetto	N. trial validi/ totali	N. trial sul 1	N. trial sul 4	Trial sul 1 (%)	Trial sul 4 (%)	Tempo medio sul 1 (s)	Tempo medio sul 4 (s)
A1	20/20	9	11	45	55	105.1	43.9
A2	18/20	9	9	50	50	71.4	162.6
A3	19/20	5	14	26	74	98.2	152.4
A4	13/20	9	4	69	31	122.4	371.4
A5	8/20	3	5	37	63	423.7	341.6
A6	/						
A7	18/20	6	12	33	67	82	106.6
A8	9/20	3	6	33	67	130.3	179.3
A9	15/20	7	8	47	53	101	71
A10	11/20	6	5	55	45	28	91
A11	20/20	9	11	45	55	84.3	43.5
Media	<i>15.1/20</i>	<i>6.6/15.1</i>	<i>8.5/15.1</i>	<i>44.0%</i>	<i>56.0%</i>	<i>124.6s</i>	<i>156.3s</i>

Tabella 3a – Risultati della condizione 1 vs. 4.

N. soggetti	Media	Errore standard della media	Deviazione standard	Minimo	Massimo
10	56.000	3.955	12.508	31.000	74.000

Tabella 3b – Statistiche descrittive della condizione 1 vs. 4.

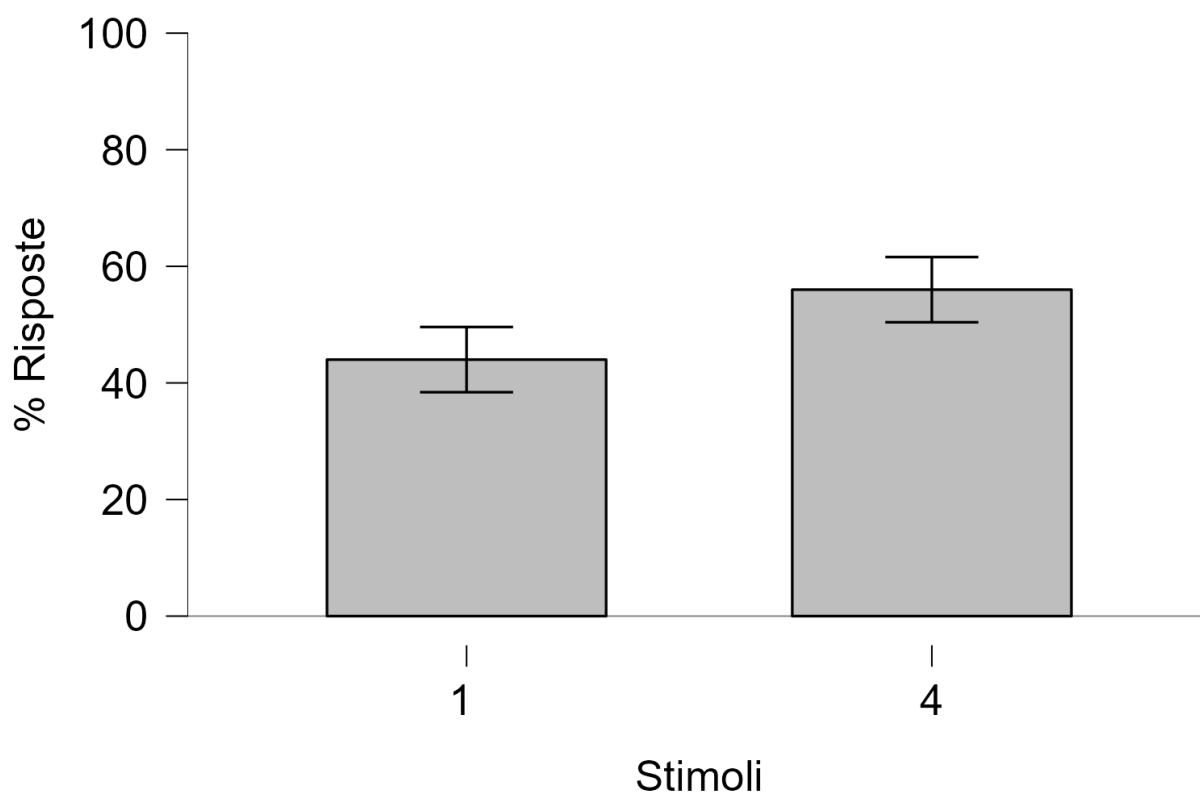


Grafico 2 – Risultati condizione 1 vs. 4.

3.3.2 - Paradigma di discriminazione a seguito d'apprendimento (2 vs. 3)

I dati ottenuti da questo paradigma sono stati sottoposti ad un *t*-test per campioni appaiati in modo da valutare una differenza significativa tra le risposte corrette (scelta del “3”) e le risposte non corrette (scelta del “2” e test nulli), accompagnato da un test dei ranghi segnati di Wilcoxon per valutare la casualità del comportamento dei soggetti.

L'analisi dei risultati ha evidenziato come il numero di test in cui è stato scelto il 3 ($M = 27.5$; $SE = 0.598$) è significativamente maggiore rispetto al numero di test in cui è stato scelto il 2 ($M = 3.5$; $SE = 0.38$) e dei test nulli ($M = 3$; $SE = 0.46$) considerati complessivamente come “test non corretti” ($M = 6.5$; $SE = 0.598$) ($t = 17.57$; $p < 0.01$).

Inoltre, il test dei ranghi segnati di Wilcoxon esclude la casualità dei risultati ottenuti ($V = 36$; $p = 0.014$).

Soggetto	N. test totali	N. test sul 3	N. test sul 2	N. test nulli	Test sul 3 (%)	Test sul 2 (%)	Test nulli (%)
A1	34	27	2	5	79.4	5.9	14.7
A2	34	29	3	2	85.3	8.8	5.9
A3	/						
A4	34	25	5	4	73.5	14.7	11.8
A5	/						
A6	/						
A7	34	26	5	3	76.5	14.7	8.8
A8	34	29	3	2	85.3	8.8	5.9
A9	34	30	3	1	88.2	8.8	2.9
A10	34	27	3	4	79.4	8.8	11.8
A11	34	27	4	3	79.4	11.8	8.8
Media	34	27.5/34	3.5/34	3/34	80.9%	10.3%	8.8%

Tabella 4a – Risultati della condizione 2 vs. 3.

Test	N. soggetti	Media	Deviazione standard	Errore standard	Coeff. di variazione
Corretti	8	80.875	4.970	1.757	0.061
Non corretti	8	19.125	4.970	1.757	0.260

Tabella 4b - Statistiche descrittive 2 vs. 3.

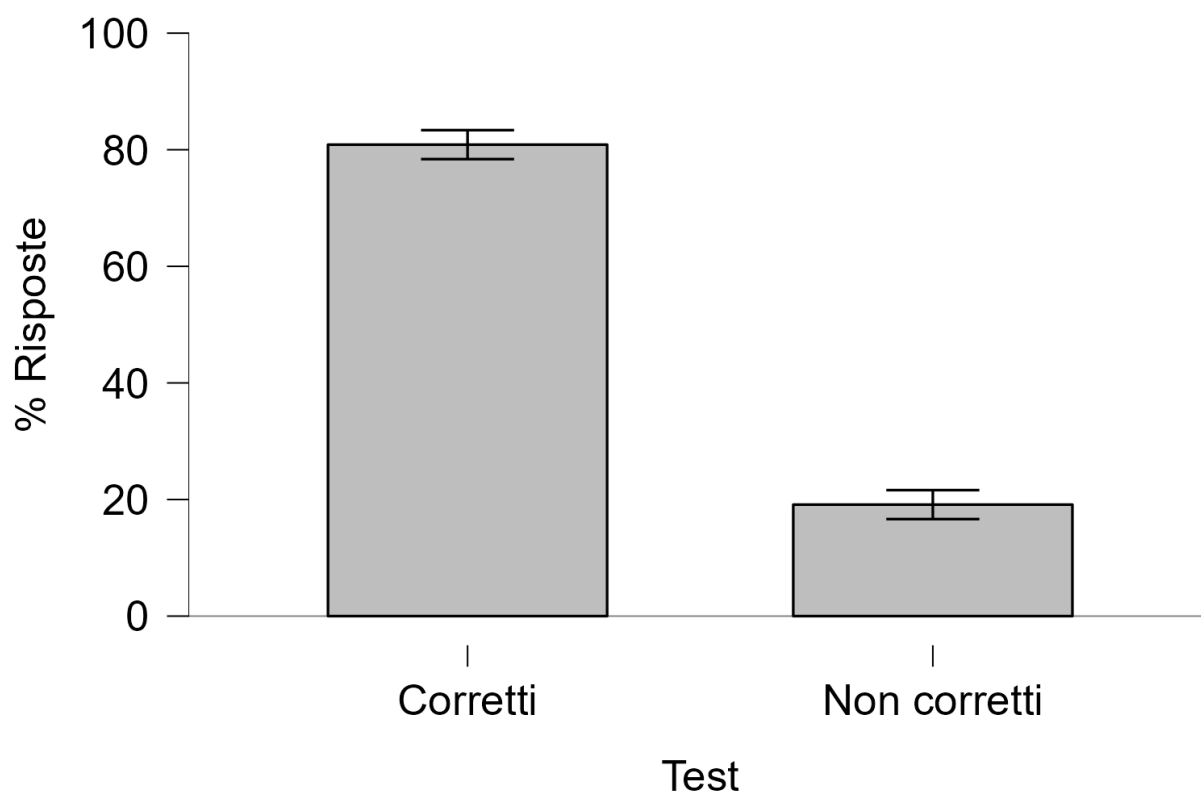


Grafico 3 – Risultati condizione 2 vs. 3.

Condizione di controllo

È stata poi eseguita l’analisi statistica per confrontare i dati ottenuti dal gruppo controllo (gruppo “C”), in cui i soggetti hanno appreso ad orientarsi verso il 2, e dal gruppo test (gruppo “T”), in cui lo stimolo da scegliere è il 3, attraverso un *t*-test per campioni appaiati a due vie così da individuare la presenza di differenze significative tra le due condizioni.

L’analisi non ha evidenziato una differenza significativa tra la condizione sperimentale ($M = 5.14$; $SE = 0.26$) e la condizione di controllo ($M = 4.5$; $SE = 0.5$) ($t = 1$; $p = 0.5$).

Soggetto	N. test totali	N. test sul 3	N. test sul 2	N. test nulli	Test sul 3 (%)	Test sul 2 (%)	Test nulli (%)
A1	6	1	5	0	16.7	83.3	0
A5	6	0	4	2	0	66.7	33.3
Media	6	0.5/6	4.5/6	1/6	8.3%	75%	16.7%

Tabella 5a – Risultati del gruppo C della condizione 2 vs. 3.

Soggetto	N. test totali	N. test sul 3	N. test sul 2	N. test nulli	Test sul 3 (%)	Test sul 2 (%)	Test nulli (%)
A2	6	6	0	0	100	0	0
A4	6	4	2	0	66.7	33.3	0
A7	6	5	1	0	83.3	16.7	0
A8	6	5	0	1	83.3	0	16.7
A9	6	5	1	0	83.3	16.7	0
A10	6	5	0	1	83.3	0	16.7
A11	6	6	0	0	100	0	0
Media	6	5.1/6	0.6/6	0.3/6	83.3%	11.9%	4.8%

Tabella 5b – Risultati del gruppo T della condizione 2 vs. 3.

Gruppo	N. soggetti	Media	Deviazione standard	Errore standard	Coeff. di variazione
Controllo	2	4.500	0.707	0.500	0.157
Test	7	5.143	0.690	0.261	0.134

Tabella 5c – Statistiche descrittive del confronto C vs. T.

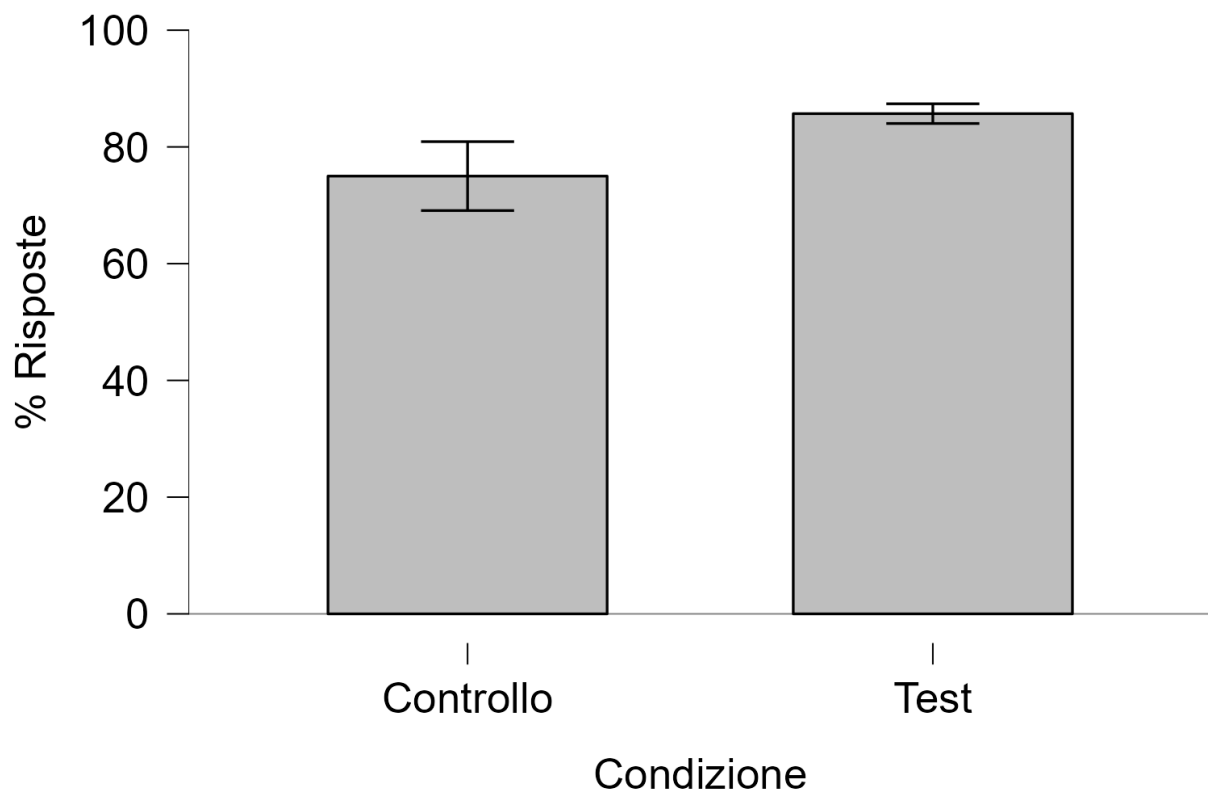


Grafico 4 – Risultati del confronto C vs. T.

3.4 – Discussione dei risultati

3.4.1 - Paradigmi di discriminazione spontanea

I risultati del paradigma 1 vs. 3 dimostrano una netta preferenza dei soggetti nei confronti dello stimolo costituito da 3 larve rispetto allo stimolo composto da una singola larva ($t = 4.3525$; $p = 0.002$), dimostrando quindi la capacità di discriminare tra le due quantità.

La scelta della quantità maggiore è coerente con quanto riportato in letteratura in specie vertebrate (Davis & Pérusse, 1988).

Al contrario, l'analisi delle prove nella condizione 1 vs. 4 non mostra un'effettiva preferenza verso il 4, come invece ci si aspetterebbe ($t = -1.042$; $p = 0.3246$), suggerendo una qualche difficoltà nell'effettuare una discriminazione efficace tra queste due quantità.

Questi risultati sembrano avvalorare l'ipotesi dell'utilizzo di un unico sistema numerico in questa specie, ovvero l'*Object File System*, in quanto l'efficace discriminazione quantitativa del rapporto 1:3 rispetto al rapporto 1:4 sembrerebbe dimostrare una maggior facilità nel distinguere più piccole, coerentemente con i limiti dell'OFS e con quanto riportato in letteratura sulla difficoltà che diverse specie presentano nell'analizzare le quantità uguali o maggiori di 4 (Feigenson et al., 2004; Skorupski et al., 2018).

Invece, l'ipotesi dell'*Approximate Number System* non sembra reggere, poiché i risultati evidenziano un successo maggiore nella condizione 1 vs. 3, caratterizzata da un rapporto maggiore rispetto alla condizione 1 vs. 4 (0.33 rispetto a 0.25), e quindi controintuitiva secondo quanto postulato dalla legge di Weber.

3.4.2 – Paradigma di discriminazione a seguito d'apprendimento (2 vs. 3)

L'analisi dei dati ricavati in questa condizione evidenzia una spiccata tendenza a scegliere lo stimolo target, ovvero lo stimolo "3" ($t = 17.57$; $p < 0.01$), dimostrando un'efficace discriminazione quantitativa nonché un'elevata capacità associativa nei soggetti.

I risultati ottenuti nella discriminazione 2 vs. 3 sono particolarmente incisivi, nonostante il maggior grado di difficoltà del compito, discreditando ancor di più l'ipotesi che sia l'ANS il sistema numerico adibito alle abilità di discriminazione numerica di questa specie, in quanto il rapporto presentato è il più ampio (0.67 rispetto a 0.33 dell'1 vs. 3 e 0.25 dell'1 vs. 4) e, stando

a quanto affermato dalla legge di Weber, da un rapporto così grande ci si dovrebbe aspettare risultati deludenti nei compiti sperimentali.

Al contrario l'OFS sembra configurarsi come l'opzione più papabile, trattandosi di una discriminazione numerica tra valori piccoli, che rispettano i limiti del sistema e delle capacità mnemoniche ritrovate negli invertebrati finora, ed indipendente dal rapporto che sussiste tra i due numeri.

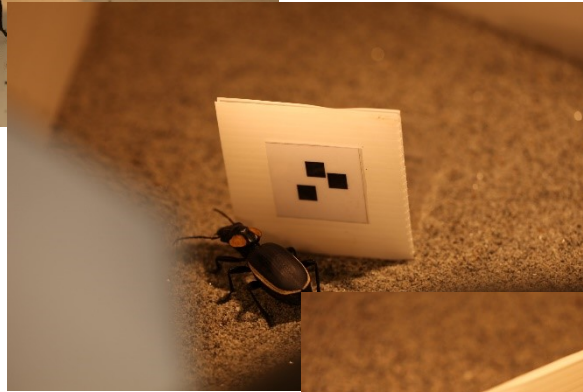
La buona riuscita del paradigma sperimentale a seguito di apprendimento conferma l'ipotesi che gli esemplari posseggano capacità cognitive complesse, in quanto la capacità di associare rinforzo e stimolo nel corso di pochi trial implica facoltà associative, supportate da una memoria di lavoro, ma anche capacità – per quanto basiche – di astrazione e flessibilità mentale, tali da permettere ai soggetti di distinguere correttamente gli stimoli “2” e “3” nonostante la distribuzione dei punti nello spazio dello stimolo differisse ogni sessione sperimentale e i continui cambi di posizione.

La memoria di lavoro e la capacità di astrarre i singoli stimoli di un insieme sono tra l'altro i requisiti necessari affinché l'OFS funzioni, avvalorando ulteriormente l'ipotesi che sia il sistema numerico d'elezione.

La condizione di controllo conferma quanto detto, poiché i soggetti sono stati in grado di apprendere la scelta dello stimolo “2” quando il compito lo richiedeva.



Figura 11 – Test 2 vs. 3 eseguito con successo.



4 – CONCLUSIONI

Lo studio delle abilità numeriche degli animali non-umani è da sempre un ambito dibattuto, dato lo scetticismo antropocentrico a riguardo e la difficoltà nel capire il funzionamento di tali capacità, in quanto gli animali sembrano usare le informazioni di tipo numerico solo quando non ne sono presenti di non-numeriche a cui attingere (Vallortigara, 2018).

Ciononostante, nell'ambiente sono presenti entrambi i tipi d'informazione spesso intrinsecamente legate tra loro: ciò permette agli animali che ne sono in grado di elaborare i dati numerici disponibili insieme agli altri stimoli presenti in natura per svolgere compiti più complessi (Rugani et al., 2017).

In questo ambito sono state studiate le capacità di un'ampia gamma di specie, dai mammiferi ai pesci, dagli uccelli agli anfibi, ed ha trovato risultati sorprendenti anche nello studio degli invertebrati: questi hanno mostrato abilità flessibili e ben più sofisticate di quanto si reputasse possibile, essendo per tanto tempo considerati in grado di agire solo grazie ad automatismi e riflessi.

Questo studio ha voluto apportare ulteriori evidenze riguardo le abilità proto-numeriche possedute dagli insetti, nello specifico possedute dallo scarabeo *Anthia thoracica*, in modo da accrescere i dati disponibili riguardo non solo alla specie presa in considerazione ma estendendone le conclusioni anche agli altri insetti non sociali, in quanto gran parte della ricerca in merito descrive le capacità esibite dagli insetti sociali.

Tra le varie abilità di tipo numerico, questa tesi si è focalizzata sulla discriminazione quantitativa, sia manifestata spontaneamente che in seguito ad apprendimento.

I paradigmi di discriminazione numerica spontanea hanno messo in luce alcuni aspetti riguardanti i meccanismi sottostanti questa loro capacità, in quanto i risultati migliori nell'esperimento 1 vs. 3 rispetto 1 vs. 4 sembrano supportare l'ipotesi dell'utilizzo dell'OFS come sistema numerico nella discriminazione data l'efficienza dei soggetti nel discriminare quantità più piccole nonostante il rapporto numerico maggiore (al contrario di quanto ci si aspetterebbe dall'ANS), oltre che i loro limiti delle abilità di conteggio, che sembrerebbe non eccedere i 4 elementi, coerentemente con quanto trovato in altre specie invertebrate (Feigenson et al., 2004; Gross et al., 2009; Skorupski et al., 2018).

Per una comprensione più ampia dei meccanismi spontanei d'interesse sarebbe opportuno implementare il numero di prove, in modo tale da avere un numero significativo di dati a supportare l'ipotesi.

Il paradigma di discriminazione numerica appresa a sua volta ha confermato quanto ipotizzato dai risultati ottenuti nei paradigmi spontanei riguardo alla relazione tra abilità discriminative e funzionamento cognitivo, portando evidenze consistenti riguardo all'impiego dell'OFS per piccole quantità in maniera indipendente dai rapporti numerici.

I risultati mostrano come i soggetti siano in grado di apprendere, implicando il possesso di facoltà cognitive (memoria di lavoro per il mantenimento degli stimoli, astrazione dei singoli stimoli per estrarne la quantità) tali da giustificare l'impiego dell'OFS nonché abilità proto-numeriche complesse: si può ipotizzare che possano essere in grado di contare un insieme di stimoli o addirittura svolgere operazioni semplici.

Ovviamente, tali conclusioni non sono confermate da questo studio ma presupporrebbero ulteriori ricerche supportate da paradigmi specifici per l'abilità numerica ipotizzata.

Ad ogni modo questo studio presenta le sue criticità e potenzialità di miglioramento: in primo luogo, il campione analizzato è stato particolarmente esiguo, essendo costituito da solamente 11 esemplari; in questo caso, per assicurarci risultati statisticamente significativi, abbiamo implementato il numero di prove in modo da raggiungere alternativamente un sample size adeguato, ma studi futuri dovrebbero accertarsi di utilizzare un campione più ampio.

Inoltre, lavorare con gli invertebrati presenta la complicazione dell'elevata mortalità dei soggetti (difatti, 3 dei nostri 11 esemplari sono deceduti prima della fine della sperimentazione), problema che con un campione più elevato non sussisterebbe in quanto un maggior numero di soggetti verrebbe testato per un minor numero di prove, portando quindi a sperimentazioni meno durature minimizzando le perdite all'interno del campione testato.

Studi futuri sulla discriminazione numerica potrebbero interessarsi di modificare caratteristiche degli stimoli, portando ulteriori risultati a questo filone di ricerca.

Nella discriminazione spontanea si potrebbe osservare il comportamento dei soggetti con quantità differenti e quindi rapporti differenti (1 vs. 2, 3 vs. 4, ...), ma anche controllare variabili inerenti al rinforzo, come la dimensione delle larve (larva grande vs. larve piccole), per valutare eventuali preferenze riguardo a caratteristiche del cibo.

Nella discriminazione appresa, oltre che sulla numerosità degli stimoli, si può anche intervenire sulle proprietà degli stimoli visivi, quali il colore e la forma degli elementi, in modo da osservare eventuali preferenze o bias per caratteristiche percettive, ma anche la loro area complessiva e il loro perimetro, così da comprendere se i soggetti basano le loro decisioni su proprietà specifiche degli stimoli piuttosto che sul loro numero, in modo simili a quanto osservato da Gatto e Carlesso (2019) nei grilli.

Inoltre, per una maggior generalizzazione dei risultati, sarebbe interessante testare altre specie di carabidi in modo da valutare eventuali differenze nelle abilità delle diverse tipologie e comprendere da quali meccanismi specifici e adattamenti esse dipendano, in quanto per esigenze quali procacciare cibo e risorse, trovare luoghi in cui nascondersi, individuare partner sessuali o esplorare più efficacemente l'ambiente circostante la capacità di discriminare quantità può comportare un vantaggio adattivo non indifferente.

In conclusione, si può affermare che questo studio costituisce un punto di partenza di un filone di ricerca atto ad espandere la conoscenza in merito alle abilità di tipo numerico dei carabidi nonché di un'ampia gamma di invertebrati che presentano caratteristiche e capacità simili, organismi dalle facoltà più complesse e sofisticate di quanto mai ipotizzato in precedenza e che,

col giusto paradigma sperimentale, potrebbero mostrare risultati sorprendenti in grado di rivelare ulteriori meccanismi cognitivi alla base di comportamenti flessibili ed intelligenti frutto di un'ancestrale linea filogenetica indipendente rispetto a quella delle specie vertebrate.

BIBLIOGRAFIA

- Addessi, E., Crescimbene, L., & Visalberghi, E. (2008). Food and token quantity discrimination in capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Animal Cognition*, 11, 275-282. <https://doi.org/10.1007/s10071-007-0111-6>
- Agrillo, C., & Bisazza, A. (2014). Spontaneous versus trained numerical abilities. A comparison between the two main tools to study numerical competence in non-human animals. *Journal of neuroscience methods*, 234, 82-91. <https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2014.04.027>
- Al Aïn, S., Giret, N., Grand, M., Kreutzer, M., & Bovet, D. (2009). The discrimination of discrete and continuous amounts in African grey parrots (*Psittacus erithacus*). *Animal Cognition*, 12, 145-154. <https://doi.org/10.1007/s10071-008-0178-8>
- Baker, J. M., Morath, J., Rodzon, K. S., & Jordan, K. E. (2012). A shared system of representation governing quantity discrimination in canids. *Frontiers in Psychology*, 3, 387. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2012.00387>
- Bánszegi, O., Urrutia, A., Szenczi, P., & Hudson, R. (2016). More or less: spontaneous discrimination in the domestic cat. *Animal Cognition*, 19, 879-888. <https://doi.org/10.1007/s10071-016-0985-2>
- Bar-Shai, N., Keasar, T., & Shmida, A. (2011). The use of numerical information by bees in foraging tasks. *Behavioral Ecology*, 22(2), 317-325.
- Barnard, A. M., Hughes, K. D., Gerhardt, R. R., DiVincenti Jr, L., Bovee, J. M., & Cantlon, J. F. (2013). Inherently analog quantity representations in olive baboons (*Papio anubis*). *Frontiers in Psychology*, 4, 253.
- Benson-Amram, S., Heinen, V. K., Dryer, S. L., & Holekamp, K. E. (2011). Numerical assessment and individual call discrimination by wild spotted hyaenas, *Crocuta crocuta*. *Animal Behaviour*, 82(4), 743-752.

- Beran, M. J. (2008). Monkeys (*Macaca mulatta* and *Cebus apella*) track, enumerate, and compare multiple sets of moving items. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 34(1), 63-74. <https://doi.org/10.1037/0097-7403.34.1.63>
- Biro, D., & Matsuzawa, T. (2001). Use of numerical symbols by the chimpanzee (*Pan troglodytes*): cardinals, ordinals, and the introduction of zero. *Animal Cognition*, 4(3-4), 193-199. <https://doi.org/10.1007/s100710100086>
- Brannon, E. M., & Terrace, H. S. (1998). Ordering of the Numerosities 1 to 9 by Monkeys. *Science, New Series*, 282(5389), 746-749. <https://doi.org/10.1126/science.282.5389.746>
- Brannon, E. M., Wusthoff, C. J., Gallistel, C. R., & Gibbon, J. (2001). Numerical subtraction in the pigeon: evidence for a linear subjective scale. *Psychological Sciences*, 12, 238-243. <https://doi.org/10.1111/1467-9280.00342>
- Briscoe, A. D., & Chittka, L. (2001). The evolution of color vision in insects. *Annual review of entomology*, 46(1), 471-510.
- Call, J. (2000). Estimating and operating on discrete quantities in orangutans (*Pongo pygmaeus*). *Journal of Comparative Psychology*, 114(2), 136.
- Cammaerts, M. C. (2008). Visual discrimination of cues differing as for their number of elements, their shape or their orientation, by the ant *Myrmica sabuleti*. *Biologia*, 63(6), 1169-1180.
- Cammaerts, M. C., & Cammaerts, R. (2020). Ants' Numerosity Ability Defined in Nine Studies. *Journal of Biology and Life Science*, 11(1), 121-142.
- Carazo, P., Fernández-Perea, R., & Font, E. (2012). Quantity estimation based on numerical cues in the mealworm beetle (*Tenebrio molitor*). *Front. Psychol.* 3:502. [doi:10.3389/fpsyg.2012.00502](https://doi.org/10.3389/fpsyg.2012.00502)

- Carazo, P., Font, E., Forteza-Behrendt, E., & Desfilis, E. (2009). Quantity discrimination in *Tenebrio molitor*: evidence of numerosity discrimination in an invertebrate? *Animal Cognition*, 12, 463-470. <https://doi.org/10.1007/s10071-008-0207-7>
- Cox, L., & Montrose, V. T. (2016). Quantity discrimination in domestic rats, *Rattus norvegicus*. *Animals*, 6, 46. <https://doi.org/10.3390/ani6080046>
- Cronin, A. L. (2014). Ratio-dependent quantity discrimination in quorum sensing ants. *Animal cognition*, 17, 1261-1268.
- Dacke, M., & Srinivasan, M. V. (2008). Evidence for counting in insects. *Animal Cognition*, 11, 683-689.
- Davis, H., & Pérusse, R. (1988). Numerical competence in animals: Definitional issues, current evidence, and a new research agenda. *Behavioral and Brain Sciences*, 11(4), 561-579.
- d’Ettorre, P., Meunier, P., Simonelli, P., & Call, J. (2021). Quantitative cognition in carpenter ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 75(5), 86.
- Dujardin, F. (1850). Mémoire sur le système nerveux des insectes. *Annales des Sciences Naturelles Zoologie*, 14, 195-206.
- Feigenson, L., Dehaene, S., & Spelke, E. (2004). Core systems of number. *Trends in cognitive sciences*, 8(7), 307-314.
- Fellows, B. J. (1967). Change stimulus sequences for discrimination tasks. *Psychological bulletin*, 67(2), 87.
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2004.09.004>
- Garland, A., & Low, J. (2014). Addition and subtraction in wild New Zealand robins. *Behavioral Processes*, 109, 103-110. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2014.08.022>

Garland, A., Low, J., & Burns, K. (2012). Large quantity discrimination by North Island robins (*Petroica longipes*). *Animal Cognition*, 15, 1129-1140. <https://doi.org/10.1007/s10071-012-0537-3>

Gatto, E., & Carlesso, D. (2019). Spontaneous quantity discrimination in crickets. *Ethology*, 125(9), 613-619.

Gallistel, C. R., & Gelman, R. (1992). Preverbal and verbal counting and computation. *Cognition*, 44(1-2), 43-74.

Gelman, R., & Gallistel, C. R. (1978). *The Child's Understanding of Number*. Cambridge, MA: Harvard University Press.

Gómez-Laplaza, L. M., & Gerlai R. (2011). Can angelfish (*Pterophyllum scalare*) count? Discrimination between different shoal sizes follows Weber's law. *Animal Cognition*, 14, 1-9. <https://doi.org/10.1007/s10071-010-0337-6>

Gross, H. J., Pahl, M., Si, A., Zhu, H., Tautz, J., & Zhang, S. (2009). Number-based visual generalization in the honeybee. *PLoS ONE*, 4(1), e4263. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0004263>

Hauser, M. D., & Spelke, E. (2004). Evolutionary and developmental foundations of human knowledge. *The cognitive neurosciences*, 3, 853-864.

Holman, L., Dreier, S., & d'Ettorre, P. (2010). Selfish strategies and honest signalling: reproductive conflicts in ant queen associations. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1690), 2007-2015.

Howard, S. R., Avarguès-Weber, A., Garcia, J. E., Greentree, A. D., & Dyer, A. G. (2018). Numerical ordering of zero in honey bees. *Science*, 360(6393), 1124-1126. <https://doi.org/10.1126/science.aar4975>

Hunt, S., Low, J., & Burns, K. (2008). Adaptive numerical competency in a food-hoarding songbird. *Proceedings of the Royal Society: B*, 275(1649), 2373-2379. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0702>

Hyde, D. C. (2011). Two systems of non-symbolic numerical cognition. *Frontiers in human neuroscience*, 5, 150.

Irie, N., Hirai-Hasegawa, M., & Kutsukake, N. (2019). Unique numerical competence of Asian elephants on the relative numerosity judgment task. *Journal of Ethology*, 37, 111-115. <https://doi.org/10.1007/s10164-018-0563-y>

Jackson, R. R., & Nelson, X. J. (2012). Attending to detail by communal spider-eating spiders. *Animal Cognition*, 15, 461–471.

Karban, R., Black, C. A., & Weinbaum, S. A. (2000). How 17-year cicadas keep track of time. *Ecology Letters*, 3(4), 253-256.

Kaufman, E. L., Lord, M. W., Reese, T. W., & Volkman, J. (1949). The discrimination of visual number. *The American journal of psychology*, 62(4), 498-525.

Krall, K. (1912). *Denkende Tiere: Beiträge zur Tierseelenkunde auf Grund eigener Versuche; der kluge Hans und meine Pferde Muhamed und Zarif*. Engelmann.

Linnaeus, C. V. (1758). *Systema naturae*, vol. 1. *Systema naturae, Vol. 1*.

Mawdsley, J. R., Erwin, T. L., Sithole, H., Mawdsley, J. L., & Mawdsley, A. S. (2011). The genus *Anthia* Weber in the Republic of South Africa, Identification, distribution, biogeography, and behavior (Coleoptera, Carabidae). *ZooKeys*, (143), 47.

McComb, K., Packer, C., & Pusey, A. (1994). Roaring and numerical assessment in contests between groups of female lions, *Panthera leo*. *Animal Behaviour*, 47(2), 379-387.

O'Donnell, S., Bulova, S. J., DeLeon, S., Khodak, P., Miller, S., & Sulger, E. (2015). Distributed cognition and social brains: reductions in mushroom body investment accompanied the origins

of sociality in wasps (Hymenoptera: Vespidae). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1810), 20150791.

Pepperberg, I. M. (2006). Grey parrot numerical competence: a review. *Animal Cognition*, 9(4), 377-391. <https://doi.org/10.1007/s10071-006-0034-7>

Pepperberg, I. M., & Gordon, J. D. (2005). Number comprehension by a grey parrot (*Psittacus erithacus*), including a zero-like concept. *Journal of Comparative Psychology*, 119(2), 197-209. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.119.2.197>

Perdue, B. M., Talbot, C. F., Stone, A. M., & Beran, M. J. (2012). Putting the elephant back in the herd: elephant relative quantity judgments match those of other species. *Animal Cognition*, 15, 955-961. <https://doi.org/10.1007/s10071-012-0521-y>

Reznikova, Z. I., & Ryabko, B. Y. (1996). Transmission of information regarding the quantitative characteristics of an object in ants. *Neuroscience and Behavioral Physiology*, 26(5), 397-405.

Rose, G. J. (2018). The numerical abilities of anurans and their neural correlates: insights from neuroethological studies of acoustic communication. *Proceedings of the Royal Society: B*, 373. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0512>

Rugani, R., Castiello, U., Priftis, K., Spoto, A., & Sartori, L. (2017). What is a number? The interplay between number and continuous magnitudes. *Behavioural and Brain Sciences*, 40, 39– 40. <https://doi.org/10.1017/S0140525X16002259>

Rugani, R., Fontanari, L., Simoni, E., Regolin, L., & Vallortigara, G. (2009). Arithmetic in newborn chicks. *Proceedings of the Royal Society: B*, 276, 2451-2460. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0044>

Rugani, R., McCrink, K., De Hevia, M. D., Vallortigara, G., & Regolin, L. (2016). Ratio abstraction over discrete magnitudes by newly hatched domestic chicks (*Gallus gallus*). *Scientific Reports*, 6(1), 30114.

Rybak, J., Kuß, A., Lamecker, H., Zachow, S., Hege, H. C., Lienhard, M., ... & Menzel, R. (2010). The digital bee brain: integrating and managing neurons in a common 3D reference system. *Frontiers in systems neuroscience*, 4, 30.

Scott, P. D., Hepburn, H. R., & Crewe, R. M. (1975). Pygidial defensive secretions of some carabid beetles. *Insect Biochemistry*, 5(6), 805-811.

Skinner, B. F. (1971). Operant conditioning. *The encyclopedia of education*, 7, 29-33.

Skorupski, P., MaBouDi, H., Galpayage Dona, H. S., & Chittka, L. (2018). Counting insects. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 373(1740), 20160513.

Stancher, G., Rugani, R., Regolin, L., & Vallortigara, G. (2015). Numerical discrimination by frogs (*Bombina orientalis*). *Animal Cognition*, 18, 219-229. <https://doi.org/10.1007/s10071-014-0791-7>

Stancher, G., Sovrano, V. A., Potrich, D., & Vallortigara, G. (2013). Discrimination of small quantities by fish (redtail splitfin, *Xenotoca eiseni*). *Animal Cognition*, 16, 307-312. <https://doi.org/10.1007/s10071-012-0590-y>

Sulkowski, G. M., & Hauser, M. D. (2001). Can rhesus monkeys spontaneously subtract? *Cognition*, 79, 239-262. [https://doi.org/10.1016/S0010-0277\(00\)00112-8](https://doi.org/10.1016/S0010-0277(00)00112-8)

Tanner, C. J. (2006). Numerical assessment affects aggression and competitive ability: a team-fighting strategy for the ant *Formica xerophila*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1602), 2737-2742.

Thunberg, C. P. (1784). *Flora japonica, sistens plantas insularum japonicarum... redactas ad XX classes, ordines, genera et species*. Müller.

Tornick, J. K., Callahan, E. S., & Gibson, B. M. (2015). An investigation of quantity discrimination in Clark's nutcrackers (*Nucifraga columbiana*). *Journal of Comparative Physiology*, 129(1), 17-25. <https://doi.org/10.1037/a0037863>

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

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

Uller, C., Jaeger, R., Guidry, G., & Martin, C. (2003). Salamanders (*Plethodon cinereus*) go for more: rudiments of number in an amphibian. *Animal Cognition*, 6, 105-112.
<https://doi.org/10.1007/s10071-003-0167-x>

Vallortigara, G. (2018). Comparative cognition of number and space: the case of geometry and of the mental number line. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 373(1740), 20170120.

Verguts, T., & Fias, W. (2004). Representation of number in animals and humans: a neural model. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 16(9), 1493-1504.
<https://doi.org/10.1162/0898929042568497>

Wittlinger, M., Wehner, R., & Wolf, H. (2006). The ant odometer: stepping on stilts and stumps. *Science* 312, 1965–1967.