



UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA

Dipartimento di Psicologia Generale

Corso di Laurea Magistrale in Psicologia Cognitiva Applicata

Tesi di laurea Magistrale

**Sulla relazione funzionale tra Memoria di
Lavoro Visiva e Acuità Numerica**

**On the functional relationship between Visual Working
Memory and Numerical Acuity**

Relatore

Prof. Roberto dell'Acqua

Correlatore

Dott. Mattia Doro

Laureando: Edoardo Rossi

Matricola: 2050624

Anno Accademico 2022-2023

Indice

1. Introduzione	4
2. Memoria di Lavoro Visuo-spaziale	4
2.1. Modelli della Memoria di Lavoro Visuo-spaziale.....	5
2.1.1. Modelli Discreti e Modelli Continui	5
2.1.2. Interference Model	13
2.2. Memoria di Lavoro, Intelligenza Fluida e Controllo Attentivo.....	15
2.3. Potenziali Evento-Relati e Correlati Oscillatori.....	19
2.3.1. Controlateral Delay Activity e Negative Slow Wave.....	19
2.3.2. Correlati Oscillatori	22
3. Acuità Numerica	23
3.1. Senso del Numero: Modelli a due Sistemi e Modelli Unitari.....	23
3.1.1. Modelli a due Sistemi	24
3.1.2. Modelli Unitari	30
3.2. Approximate Number System	32
3.2.1. Modelli Ortodossi dell'Approximate Number System.....	38
3.2.2. Modelli Non Ortodossi dell'Approximate Number System.....	39
4. Memoria di Lavoro Visiva e Acuità Numerica	42
4.1. Evidenze a sostegno della dissociazione tra Acuità Numerica e Memoria di Lavoro Visuo-spaziale	43
4.2. Evidenze a sostegno di un ruolo della Memoria di Lavoro Visuo-spaziale nelle stime numeriche.....	44
5. Il Nostro Studio	47
6. Metodi e Procedure	50
6.1. Esperimento 1.....	50
6.1.1. Partecipanti.....	50
6.1.2. Change Detection Task: stimoli e procedura.....	51
6.1.3. Confronto di numerosità: stimoli e procedura	52
6.1.4. Registrazione e Analisi EEG	53
6.2. Esperimento 2	54
6.2.1. Partecipanti	54
6.2.2. Change Detection Task: stimoli e procedura.....	55
6.2.3. Confronto di numerosità: stimoli e procedura	56
7. Risultati	56
7.1. Esperimento 1	56
7.1.1. Risultati Change Detection Task	56
7.1.2. Risultati Confronto di numerosità e Correlazione con WMC	57
7.1.3. Risultati analisi Potenziali Evento-Relati	58
7.2. Esperimento 2.....	60
7.2.1. Risultati Change Detection Task	60

7.2.2. Risultati Confronto di Numerosità e Correlazione con WMC	61
8. Discussione	62
9. Limiti dello Studio	68
10. Prospettive Future	70
11. Conclusioni.....	72
<i>Bibliografia.....</i>	<i>74</i>

1. Introduzione

Questa tesi si pone come obiettivo approfondire il legame funzionale tra la memoria di lavoro visuo-spaziale e il meccanismo deputato all'elaborazione delle informazioni numeriche non astratte detto Approximate Number System (o ANS). La memoria di lavoro è un sistema fondamentale per il funzionamento cognitivo e svolge un insieme di funzioni piuttosto eterogenee. La sua attività e i suoi limiti soggettivi in termini di capacità massima di informazioni che è possibile mantenere attive correlano con il funzionamento individuale della quasi totalità costrutti psicologici di alto livello. Per quanto la letteratura più recente si stia concentrando sull'indagine di un possibile coinvolgimento della memoria di lavoro nell'elaborazione numerica come meccanismo di codifica spaziale e di controllo esecutivo, le evidenze di una indipendenza di quest'ultima rimangono solide e numerose. La tesi parte quindi da un approfondimento dei principali modelli dei due costrutti e dei loro correlati neurali per poi analizzare e confrontare le principali evidenze empiriche della presenza o assenza di una sovrapposizione funzionale tra i due costrutti. Il nostro studio presenta due esperimenti, entrambi composti da un compito di memoria di lavoro e uno di confronto di numerosità, ed è finalizzato a replicare i risultati dell'esperimento che ha fornito le più importanti evidenze empiriche di una dissociazione tra questi due costrutti. Lo studio fonda inoltre sulla correzione di alcuni importanti difetti metodologici dello studio originale. Il primo esperimento nasce dall'intuizione che l'ANS possa essere il meccanismo sottostante alla preferenza per l'elaborazione degli stimoli presentati nell'emicampo visivo con il minor numero di oggetti in un compito di memoria di lavoro visiva. Oggetto di indagine è quindi il legame tra i limiti della memoria di lavoro e l'abilità nel discriminare efficacemente due numerosità. Grazie all'utilizzo dell'elettroencefalografia, viene inoltre analizzato l'andamento di due potenziali evento-relati che costituiscono degli strumenti fondamentali per l'indagine della variabilità soggettiva dei limiti della memoria di lavoro: il CDA e l'NSW. Dalla mancata significatività dei dati di neuroimmagine e dalla volontà di utilizzare un compito di memoria di lavoro più simile al compito utilizzato nello studio replicato, implementando un metodo di analisi statistica più solido, nasce invece il secondo esperimento. In entrambi si osserva se i soggetti che si mostrano più abili a discriminare tra numerosità simili possiedono o meno una maggiore capacità di memoria di lavoro. Replicare con successo l'apparente dissociazione tra memoria di lavoro visiva e ANS porterà ad una riflessione sulle possibili cause sottostanti all'emergere di risultati così divergenti rispetto allo stato dell'arte della ricerca.

2. Memoria di Lavoro Visuo-spaziale

La concettualizzazione della memoria di lavoro (in inglese Working Memory, abbreviata in WM) intesa come funzione cognitiva che permette di mantenere temporaneamente informazioni rilevanti per l'azione si deve a Miller, Galanter e Pribram (1960). Il primo vero e proprio sviluppo teorico ed empirico di

questo costrutto avverrà tuttavia solo diversi anni dopo per merito grazie all'utilizzo dell'elettroencefalografia, è stato inoltre studiato il lavoro di Baddeley e Hitch (1974). Non esiste una definizione accademicamente condivisa della memoria di lavoro, tuttavia una definizione generica e coerente con la maggior parte dei modelli individua la WM come un sistema o un insieme di processi che permettono di mantenere temporaneamente disponibili le rappresentazioni mentali per il pensiero o l'azione (Cowan, 2017). Coerentemente, la memoria di lavoro visuo-spaziale (in inglese Visual Working Memory, abbreviata in VWM), può essere definita come l'insieme di processi che permette, quando necessario, il mantenimento attivo delle informazioni visive finalizzate al compito corrente (Luck & Vogel, 2013).

Lo stato dell'arte dello studio della memoria di lavoro è caratterizzato da una grande varietà di proposte teoriche e una mole crescente nuove evidenze empiriche che superano il ritmo con cui vengono analizzate e integrate secondo i diversi modelli portando ad una crescente frammentazione teorica. Rimane tuttavia possibile descrivere in maniera coerente lo stato attuale della ricerca, perciò in questo capitolo verranno approfonditi alcuni tra i principali modelli della VWM, con particolare riguardo verso gli aspetti di funzionamento centrali per la tesi. Verranno successivamente approfonditi legami tra memoria di lavoro visuo-spaziale e le funzioni cognitive di base e i correlati neurali di questo sistema.

2.1. Modelli della Memoria di Lavoro Visuo-spaziale

2.1.1. Modelli Discreti e Modelli Continui

Una delle questioni fondamentali sulla quale c'è storicamente stata una forte divergenza riguarda la natura dei limiti della capacità della memoria di lavoro. Pur essendoci sostanziale accordo a proposito dell'esistenza di un limite massimo di informazioni che può essere mantenuto attivo (Vogel & Awh, 2008) e di come questo limite influenzi una lunga serie di abilità cognitive (Baddeley, 1986; Unsworth, Fukuda, Awh & Vogel, 2015), i modelli sono a lungo rimasti divisi tra concettualizzazioni dei limiti della memoria di lavoro diversi. Un primo filone teorico concepisce questi limiti in termini di "slot", ossia un numero finito di rappresentazioni discrete per le quali l'oggetto viene elaborato completamente oppure non viene elaborato affatto. La principale ipotesi alternativa invece, si basa su una concettualizzazione dei limiti in termini di risorse continue finite che possono essere allocate in maniera flessibile generando rappresentazioni di qualità variabile in base al numero di oggetti da rappresentare.

L'ipotesi di una rappresentazione di tipo discreto e a risoluzione fissa, per cui la qualità della rappresentazione generata in memoria non dipende dalla quantità di oggetti da rappresentare, è stata per la prima volta formulata da Miller (1956), tuttavia il suo primo sviluppo significativo è ad opera di Luck e Vogel (1997). Gli autori hanno utilizzato una serie di esperimenti basati su un paradigma di change detection per valutare la capacità della memoria di lavoro dei soggetti (ossia la quantità massima di informazioni che è possibile immagazzinare senza queste si deteriorino o vengano perse) e come questa

variasse in funzione di quante caratteristiche fisiche dello stimolo vengono mantenute in memoria. In questo tipo di compiti vengono presentati due display contenenti un numero variabile di stimoli (in questo caso da 1 a 12 quadrati colorati) intervallati da uno schermo nero e viene richiesto ai partecipanti di indicare se il secondo display fosse o meno uguale al primo (fig. 1).

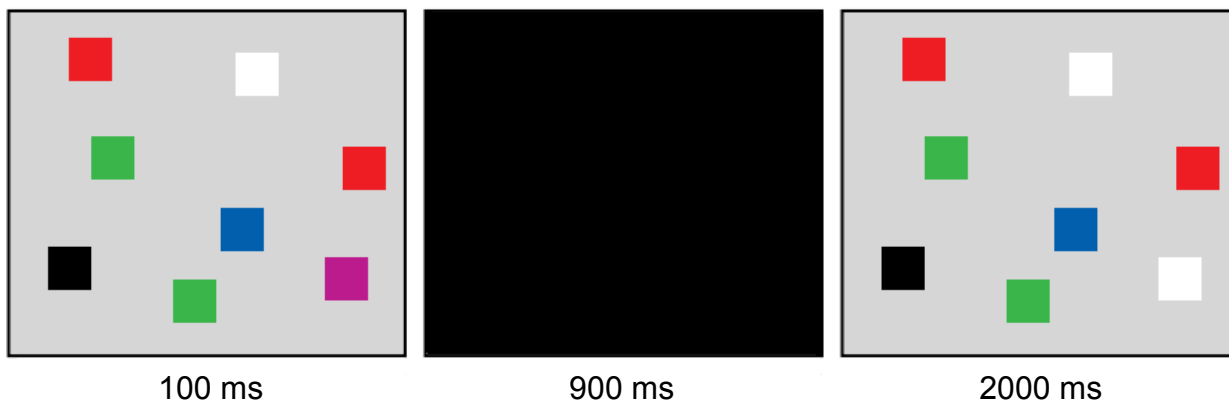


fig.1 Esempio di una prova del paradigma di change detection utilizzata nell'esperimento. Il primo display viene presentato per 100 ms ed è seguito da uno schermo di mascheramento presentato per 900 ms. Al termine di questo intervallo viene presentato un secondo display per 2000 ms, il quale differisce rispetto dal primo solo in metà delle prove e solo per il colore di uno solo degli stimoli.

Nella prima serie di esperimenti solo il colore di uno dei quadrati presentati, detto stimolo target, variava da un display all'altro. Si sono osservate performance vicine alla perfezione nei display contenenti fino a 3 stimoli per poi peggiorare progressivamente, in linea con l'ipotesi di un limite massimo di 4 caratteristiche tenute in memoria contemporaneamente (Pashler, 1988). Un paradigma alternativo nel quale lo stimolo target viene segnalato visivamente durante il primo display ha inoltre permesso di escludere che le performance dipendessero da processi di presa di decisione. In una seconda serie di esperimenti Luck e Vogel hanno utilizzato il medesimo paradigma con solo 2, 4 o 6 rettangoli, uno dei quali poteva cambiare per colore, orientamento o entrambi. Per quanto in quest'ultima condizione il numero di caratteristiche totali da rappresentare fosse il doppio rispetto alle altre, gli autori non hanno osservato differenze significative nelle performance. Sono quindi giunti alla conclusione che la memoria di lavoro visiva rappresentasse gli oggetti nel loro complesso piuttosto che la singola caratteristica, anche qualora non necessario. A ulteriore supporto di questa ipotesi i ricercatori hanno dimostrato che le performance rimangono identiche anche a fronte di stimoli rettangolari definiti da 4 caratteristiche (colore, orientamento, dimensione, presenza o meno di un buco in centro al rettangolo). Luck e Vogel hanno quindi concluso che la capacità della VWM è molto elevata per le singole caratteristiche ma limitata 3-4 oggetti, rappresentati per intero. Questa ipotesi è coerente sia con il funzionamento dei processi attentivi (Treisman, 1996) sia con l'ipotesi di un meccanismo neurale basato pattern di scarica sincronizzati per la codifica e il mantenimento della rappresentazione degli stimoli visivi (Singer & Gray, 1995; Niebur, Koch & Rosin, 1993). Con l'aumentare del numero di stimoli aumenta la possibilità di sovrapposizioni nell'attivazione dei neuroni deputati alla codifica di stimoli diversi e si osserva quindi un

calo dell'accuratezza.

Un altro fondamentale contributo allo sviluppo dei modelli discreti è stato apportato da Awh, Barton e Vogel (2007). Partendo dall'evidenza per la quale l'aumento della complessità degli oggetti (intesa come quantità di dettaglio visivo che necessita di essere rappresentato) porta ad un peggioramento nella performance in un compito di change detection (Alvarez & Cavanagh, 2004), gli autori sono riusciti a dimostrare che questo effetto dipendesse dal processo di confronto tra rappresentazioni piuttosto che dalla codifica. La complessità non influenza quindi le risorse per la codifica e il mantenimento attivo in memoria di lavoro, quanto piuttosto la probabilità di fare errori nella risposta.

Gli autori hanno dapprima dimostrato la presenza di una forte correlazione tra complessità degli oggetti e quanto questi siano percepiti simili e, in una seconda serie di esperimenti, che la complessità degli oggetti non influenza la performance se la similarità degli stimoli viene mantenuta costante. Queste evidenze hanno fornito un importante sostegno all'ipotesi che un numero fisso di rappresentazioni discrete spieghi la capacità della memoria di lavoro visiva anche con oggetti complessi, la quale costituiva una questione cruciale lasciata irrisolta dallo studio di Luck e Vogel (1997). Quando gli stimoli da rappresentare sono semplici, come nel caso di Luck e Vogel, la performance è determinata dal numero massimo di rappresentazioni che possono essere mantenute in memoria. Quando invece gli stimoli visivi sono complessi e la percezione di similarità aumenta, la performance dipende anche dall'abilità di confrontare le rappresentazioni, indipendentemente dalla capacità della VWM.

Zhang e Luck sono tra i primi autori a formulare un modello discreto integrando elementi di natura teorica e metodologica tipicamente utilizzati nei modelli continui (per modelli ibridi precedenti si vedano Alvarez & Cavanagh, 2004; Xu & Chun, 2006). Gli sperimentatori hanno utilizzato un paradigma di richiamo a breve termine nel quale era richiesto di riportare il colore di un numero variabile di stimoli in mezzo a distrattori (fig. 2a). I dati sono stati analizzati in termini di probabilità che il target venisse codificato in VWM, e fosse quindi disponibile al richiamo cosciente al momento di rispondere, e di accuratezza della rappresentazione dello stimolo in memoria.

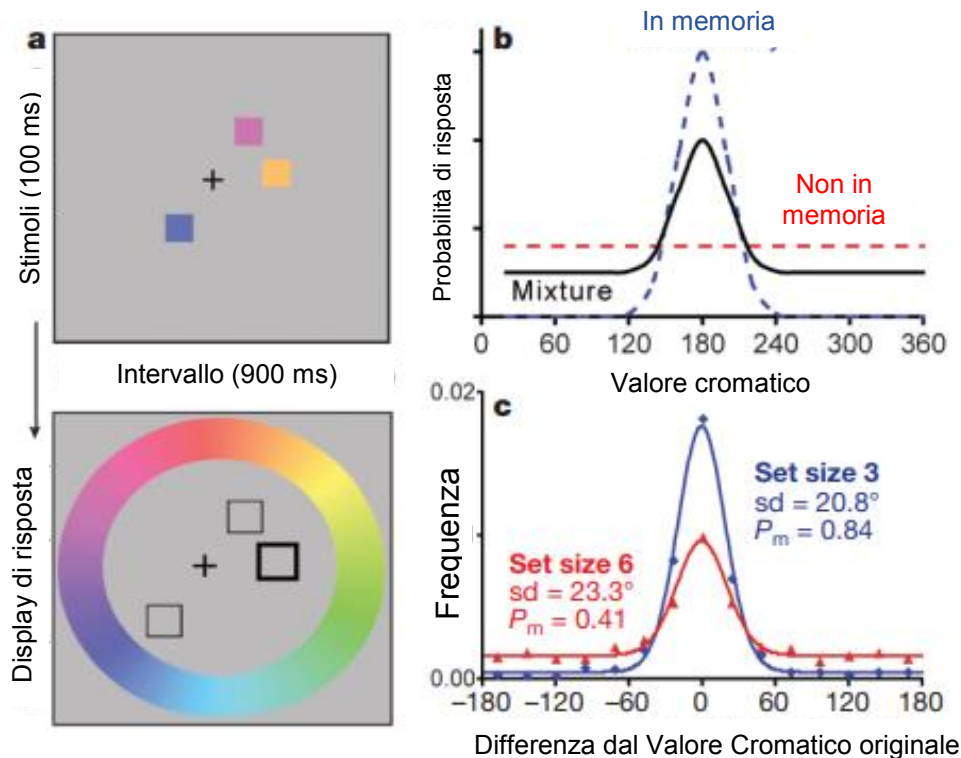


fig. 2 Paradigma e risultati del primo esperimento. **a**, Esempio di display di prova, presentato per 100 ms. Dopo 900 ms di intervallo è seguito da un display di risposta che fornisce un continuum di valori cromatici tra i quali il soggetto deve scegliere il più simile al colore posseduto dallo stimolo evidenziato. **b**, Modello della performance che mostra la probabilità che il soggetto risponda con ciascun valore cromatico dato uno stimolo di prova di valore 180. Se questo è presente in memoria le risposte tendono ad essere molto vicine all'originale (linea blu). Se la traccia dello stimolo è invece assente, il soggetto riporta tutti i valori con la stessa probabilità (linea rossa). Facendo la media complessiva di tutte le prove, il miscuglio di questi due tipi di risposte risulta nella linea nera centrale. **c**, Risultati del primo esperimento. Nella condizione in cui il numero di stimoli è inferiore al limite di capacità della VWM (set size 3, linea blu) l'andamento dei dati reali è analogo a quanto il modello ha previsto nel caso in cui lo stimolo sia stato memorizzato. Nella condizione in cui il numero di stimoli eccede i limiti della capacità della VWM (set size 6, linea rossa) l'andamento dei dati reali è analogo a quanto il modello ha previsto nella condizione di risposte miste. P_m e sd indicano rispettivamente la probabilità che lo stimolo target venga memorizzato e la deviazione standard della distribuzione delle risposte.

L'esperimento si è basato sull'assunto per il quale, in accordo con l'ipotesi di risorse discrete, se l'item è stato memorizzato il colore riportato sarà molto vicino all'originale e la risposta molto accurata, altrimenti le risposte saranno casuali. Il modello discreto a risoluzione fissa si è rivelato in grado di spiegare perfettamente il miscuglio di risposte riscontrate nel compito, le quali sono incompatibili con l'ipotesi di un insieme di risorse cognitive che viene distribuito per codificare tutti gli stimoli presentati con un'accuratezza che dipende dal numero totale di item mantenuti in memoria (ad esempio Wilken & Ma, 2004). Il modello è stato quindi chiamato Mixture Model perché spiega l'osservazione di un miscuglio di tra questi due tipi di risposte (figura 2b).

A ulteriore sostegno dei loro risultati iniziali gli autori hanno utilizzato, in un esperimento successivo, lo stesso paradigma aggiungendo un cue nel display da memorizzare per segnalare uno degli stimoli presentati. Nelle prove cosiddette valide, lo stimolo segnalato era quello che effettivamente cambiava colore, nelle prove invalide lo stimolo segnalato era un distrattore. Gli autori hanno osservato un forte

aumento della probabilità di codifica nelle prove valide rispetto alle invalide, dimostrando un alto impiego di risorse per la rappresentazione di un singolo oggetto. Un sistema basato su risorse flessibili, secondo il quale si sarebbe dovuto osservare una molto più ampia variabilità dell'accuratezza a fronte di una limitata differenza nelle probabilità che il target venisse o meno rappresentato, non può spiegare quanto emerso sperimentalmente. Zhang e Luck hanno ipotizzato che un modello di tipo "slot + average" sia il più adatto a spiegare i dati raccolti. Secondo gli autori gli slot in memoria sono infatti da considerare una forma di risorsa che può essere usata flessibilmente per rappresentare più volte lo stesso item e successivamente integrare, per mezzo di una procedura definita appunto "averaging", le diverse rappresentazioni in modo da massimizzare la precisione della stima. Questo permette di spiegare le evidenze per le quali un alto numero di risorse viene utilizzato per rappresentare un solo stimolo in termini di slot dedicati alla rappresentazione dello stesso oggetto. Meccanismi analoghi sono per altro già ampiamente utilizzati in altri modelli della percezione (Palmer, 1990; Bonnel & Miller, 1994).

Lo studio comprende infine una variante del paradigma nel quale gli stimoli vengono brevemente mascherati all'inizio della loro presentazione per valutare la presenza di un calo nell'accuratezza, aspettabile se si ipotizza un meccanismo di rappresentazione graduale. Gli autori hanno osservato invece solo un calo di probabilità che l'oggetto venisse rappresentato, consolidando ulteriormente l'ipotesi che ogni oggetto o viene codificato del tutto o non viene codificato. Non è tuttavia stato possibile escludere la presenza, prima del mascheramento, di una forma di accumulo di informazioni successivamente disponibili qualora il mascheramento non fosse avvenuto. Ciò, unito alla concettualizzazione degli slot come una forma di risorsa relativamente flessibile, permette di spiegare i dati osservati senza eliminare completamente l'approccio basato sulle risorse.

Questo modello assume quindi un'importanza centrale nei termini in cui è il primo a formalizzare il funzionamento della VWM come combinazione di risposte basate sull'elaborazione flessibile del target e sull'elaborazione discreta di tipo tutto o niente. Inoltre, il paradigma utilizzato da Zhang e Luck in questo studio è stato particolarmente importante nello studio dei limiti della VWM perché analizza in maniera indipendente probabilità di codifica e qualità della rappresentazione, permettendo per la prima volta di studiare nello stesso esperimento il fattore che viene considerato determinante rispettivamente nei modelli discreti e continui.

Per quanto il modello costituisca tutt'oggi un riferimento fondamentale, i principali limiti teorici e metodologici sono stati rigorosamente evidenziati l'anno successivo da Bays e colleghi (Bays, Catalao & Husain, 2009). Gli autori si sono concentrati in particolare sulla reinterpretazione delle risposte considerate casuali come conseguenza del raggiungimento del limite massimo di slot, le quali sono invece in larga parte spiegabili prendendo in considerazione la codifica della posizione degli oggetti nel campo visivo. Il Mixture Model trascurava completamente la necessità per i soggetti di codificare correttamente la posizione del target per poter successivamente determinare quale colore vada riportato. Bays e colleghi

hanno non solo dimostrato che parte delle risposte considerate randomiche fossero in realtà errori nel processo di accoppiamento colore-posizione (colore e posizione dei due item sono noti e disponibili ma vengono invertiti), ma anche la presenza di un bias sistematico delle risposte errate verso i colori dei distrattori. La maggior parte degli errori non dipenderebbe quindi dall'assenza di una rappresentazione in memoria del colore del target, ma dalla mancata codifica della loro posizione. Coerentemente, con l'aumentare del numero di item si osserva un aumento della variabilità sia della memoria dei colori sia di quella della posizione. Un'altra porzione minoritaria di risposte originariamente giudicata randomica può infine essere spiegata dai tempi di presentazione degli stimoli troppo brevi per essere efficacemente codificati.

Negli anni successivi due differenti studi hanno dimostrato che i risultati di Zhang e Luck possono essere spiegati da un modello continuo che prevede la codifica di tutti gli stimoli in ogni prova assumendo che la qualità delle rappresentazioni possa variare significativamente anche se il numero degli item rimane costante (van den Berg et al., 2012; van den Berg, Awh & Ma, 2014). Nello studio del 2014 in particolare, van den Berg e colleghi hanno effettuato un confronto fattoriale tra 32 modelli di VWM, evidenziando innanzitutto come i modelli che concettualizzano la capacità in termini di risorse continue impiegate in maniera flessibile tra stimoli e prove diverse si mostrino molto più adatti a spiegare la variazione della precisione delle rappresentazioni in memoria rispetto ai modelli discreti, compreso il Mixture Model. Gli autori individuano inoltre le cause di questa variabilità nella precisione in una combinazione di fattori tra cui fluttuazioni attentive temporali (Cohen & Maunsell, 2010; Nienborg & Cumming, 2009) e spaziali (Lara & Wallis, 2012), diversità nelle proprietà degli stimoli (Bae, Wilson, & Flombaum, 2013) e tempi di decadimento differenti (Fougnie, Suchow, & Alvarez, 2012).

La stessa analisi non è tuttavia stata in grado di individuare una famiglia di modelli che spieghi significativamente meglio delle altre i limiti della VWM in termini di numero massimo di stimoli rappresentabili, lasciando aperta la questione sul ruolo di questi limiti nel generare risposte casuali. Diversi anni dopo, Adam, Vogel e Awh (2017) hanno ottenuto evidenze decisive in merito grazie all'impiego di un paradigma che ha permesso di aggirare i limiti metodologici dei modelli precedenti, focalizzati sull'analisi della varianza della distribuzione degli errori in compiti di change detection. I ricercatori hanno utilizzato un paradigma basato su un compito di richiamo nel quale ai soggetti è richiesto di elencare, dopo un intervallo di 1000-1300 ms, il colore o l'orientamento di una serie di stimoli brevemente presentati. Così facendo hanno ottenuto una misura diretta della qualità delle rappresentazioni di tutti gli oggetti simultaneamente, la quale dovrebbe essere indipendente dal numero di stimoli presentati in caso di assenza di un limite massimo. Ciò che gli autori invece hanno osservato è che i soggetti riportano correttamente i primi 3-4 item per poi rispondere a caso. Anche nella condizione in cui ad ogni prova viene assegnato un ordine aleatorio con cui riportare gli item la maggior parte dei soggetti risponde casualmente in metà delle prove qualora ci siano 6 stimoli da ricordare, con una frequenza che

risulta inoltre perfettamente spiegabile dal Mixture Model di Zhang e Luck.

Queste evidenze non solo consolidano l'ipotesi che la capacità della VWM funzioni anche in termini di un numero massimo di oggetti rappresentabili, ma invalida i modelli che giustificano la presenza di risposte casuali sulla base di una bassa qualità della rappresentazione di un oggetto dovuta all'impiego di poche risorse (eg. van den Berg et al., 2012).

Infine, coerentemente con quanto concluso in precedenza da uno studio di metanalisi (Fukuda et al., 2010), questo studio porta importanti evidenze sperimentali a sostegno dell'ipotesi che la capacità, intesa come numero massimo di oggetti rappresentabili, sia fundamentalmente dissociabile dalla qualità della rappresentazione in termini di risoluzione. I modelli della memoria di lavoro visuo-spaziale devono quindi prendere in considerazione entrambi i fattori come distinti per poter fornire una rappresentazione del suo funzionamento più realistica e aderente ai dati.

L'ipotesi che il funzionamento della capacità della memoria di lavoro visuo-spaziale si basi sulla disponibilità di una quantità finita di risorse cognitive che vengono distribuite per formare e mantenere in memoria le rappresentazioni più precise possibili di tutti gli oggetti presentati, è stata per la prima volta formulata da Frick (1988). Secondo Frick la qualità della traccia recuperata dipenderebbe quindi dal numero di stimoli, la codifica iniziale e la facilità del processo di recupero.

I modelli continui si basano su approcci profondamente diversi dai modelli discreti anche a partire dalla metodologia sperimentale: invece che utilizzare compiti di change detection, si focalizzano sul valutare le variazioni dell'accuratezza delle rappresentazioni degli oggetti in funzione del loro numero nella scena visiva.

Wilken & Ma (2004) hanno fornito un'importante ipotesi alternativa ai dati sperimentali di Luck e Vogel utilizzando un modello continuo basato sulla Signal Detection Theory. Piuttosto che assumere una codifica discreta che non viene influenzata dalle informazioni relative agli stimoli non target, suggeriscono una rappresentazione degli stimoli in termini di variabile continua compresa del rumore di fondo dovuto alla presenza di distrattori. Il modello proposto non solo è più aderente al reale funzionamento neurale della codifica, la quale è impossibile avvenga senza l'interferenza degli altri stimoli presenti, ma riesce a spiegare più efficacemente i limiti osservati in termini di aumento del rumore in funzione della numerosità degli oggetti.

Oltre ai risultati di Luck e Vogel, questo modello si è rivelato in grado di spiegare efficacemente risultati sperimentali relativi a paradigmi in cui il numero complessivo di oggetti nella scena visiva è tenuto costante a fronte di una modulazione del numero di stimoli target (in tal modo il rumore neurale di codifica rimane costante) e a paradigmi di stima diretta nei quali ai soggetti era richiesto di manipolare uno stimolo di prova per renderlo il più simile possibile al target.

Bays e Husain (2008) hanno sviluppato un modello continuo attraverso l'impiego di paradigmi basati

sulla manipolazione della posizione spaziale degli stimoli oltre al semplice cambiamento di dimensioni fisiche come dimensione e colore. Gli autori hanno quindi studiato la capacità dei soggetti di ricordare orientamento e posizione di uno stimolo: dopo la breve presentazione di un numero variabile di oggetti e una schermata di mascheramento viene ripresentato uno degli stimoli e richiesto di indicare la direzione del suo spostamento o il senso di rotazione. I soggetti hanno mostrato alti livelli di accuratezza, la quale peggiorava all'aumentare del numero di stimoli seguendo un andamento normale piuttosto che un picco superati i 4 item. Lo stesso pattern di risposta è stato osservato dagli autori anche nella condizione in cui è richiesto ai soggetti di eseguire una saccade durante il mascheramento. In entrambe le condizioni gli autori hanno osservato un calo della performance lineare sin dal passaggio da 1 a 2 oggetti, supportando l'ipotesi per la quale le risorse della memoria di lavoro visiva sono condivise tra tutti gli stimoli da rappresentare. Pur non influenzando la quantità complessiva di risorse disponibili, l'esecuzione di una saccade o anche il solo dispiegamento dell'attenzione implicita (ottenuto illuminando brevemente uno degli stimoli immediatamente prima del mascheramento) influenza significativamente la qualità della rappresentazione dello stimolo target a discapito degli altri oggetti presentati. Secondo Bays e Husain questo fenomeno costituisce un'importante evidenza a sostegno dell'ipotesi che la capacità della VWM dipenda da risorse di natura continua dispiegabili in maniera flessibile tra gli stimoli da memorizzare. Il rapporto tra la quantità di risorse disponibili (operationalizzato come numero di stimoli presentati) e l'accuratezza delle risposte segue in questo esperimento una semplice legge esponenziale $P \propto R^k$ (con k costante, si veda fig. 3 per i relativi grafici). Secondo questo modello, l'accuratezza della rappresentazione varia in base alla grandezza del cambiamento seguendo un andamento esponenziale.

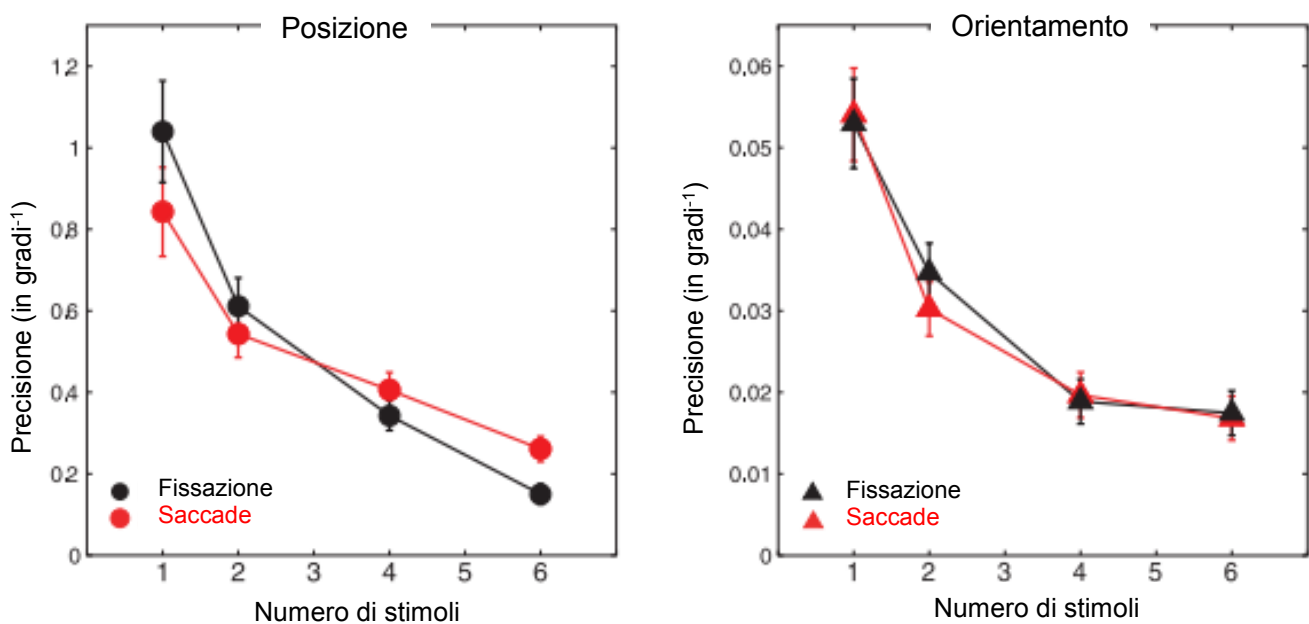


fig. 3 Grafici delle performance dei soggetti nei due compiti di memoria. In entrambi i paradigmi la precisione (calcolata come reciproco della deviazione standard della distribuzione delle risposte in gradi) diminuisce in funzione del numero di oggetti nel display. Nella condizione in cui è stato richiesto di eseguire una saccade (linea rossa) non si è osservato un andamento significativamente diverso rispetto a quando non richiesto (linea nera).

Ipotesi di funzionamento discreto si rivelano inadeguate a spiegare la relazione tra precisione e numero di stimoli qui osservata tenendo conto che la complessità visiva è mantenuta costante in tutto il paradigma. Come Luck e Vogel, anche gli autori di questo modello ipotizzano un meccanismo neurale di rappresentazione basato sull'attivazione sincronizzata di un'ampia popolazione di neuroni impiegato sia per la codifica delle informazioni relative all'orientamento che per quelle legate alla posizione.

2.1.2. Interference Model

Un'altra teoria di riferimento per lo studio del funzionamento della VWM è il cosiddetto Interference Model (Oberauer & Lin, 2017). In questo modello la memoria di lavoro visuo-spaziale è concettualizzata come il meccanismo di mantenimento dei legami temporanei tra le caratteristiche fisiche degli stimoli (chiamati "contenuti") e la loro posizione spaziale (chiamato "contesto"). Il modello ipotizza una rappresentazione basata sul population-coding, ossia pattern di attivazione organizzati in strati di unità neurali ordinati in modo tale da riflettere la similarità rispetto alla caratteristica su cui sono sintonizzati (eg. i neuroni che si attivano in risposta al colore rosso di un oggetto sono vicini ai neuroni che codificano l'arancione e lontani da quelli che codificano il blu). La rappresentazione del valore di ogni caratteristica è quindi il risultato di una distribuzione unimodale di attivazioni che ha al centro l'unità che mostra la risposta maggiore. L'ampiezza di ogni distribuzione di rappresentazione è quindi proporzionale alla sua bontà e determina il livello di sovrapposizione con le rappresentazioni di diversi valori della medesima caratteristica. L'associazione tra contenuti e contesto avviene per apprendimento seguendo la regola di Hebb, secondo la quale la connessione tra due neuroni si rafforza quanto più questi sono attivi contemporaneamente. Il legame tra contenuto e contesto viene quindi operazionalizzato in termini di cambiamento dei pesi delle connessioni tra due strati (fig. 4).

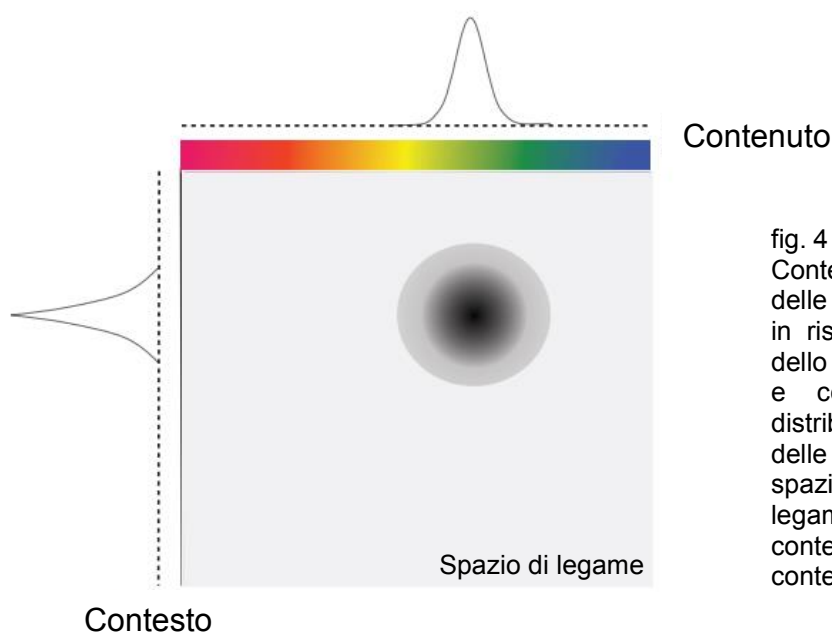


fig. 4 Illustrazione dell'Interference Model. Contenuto e contesto sono considerati delle distribuzioni continue di attivazione in risposta alle rispettive caratteristiche dello stimolo visivo. I legami tra contenuto e contesto presentano quindi una distribuzione bivariata e modellano i pesi delle connessioni neurali. Più il colore dello spazio di legame è scuro, più forte è il legame tra neuroni di codifica del contenuto e neuroni di codifica del contesto.

In questo modello l'accesso ad un oggetto in VMW si basa sul recupero cue-based: la caratteristica identificativa del target (generalmente la sua posizione), codificata nello strato del contesto, viene riattivata con una forza proporzionale al peso del legame con i neuroni dello strato di contenuto, in modo da massimizzare la bontà del recupero. Anche la rappresentazione della medesima caratteristica di altri oggetti prossimi nel campo visivo mostra un certo livello di attività, coerentemente con le osservazioni di maggiore confusione tra stimoli spazialmente vicini (Bays, 2016; Rerko, Oberauer, & Lin, 2014). Gli autori assumono infine che la codifica di ogni oggetto comporti anche la codifica di una certa quantità di rumore di fondo, con una distribuzione uniforme in tutti gli strati, e che l'attenzione abbia un ruolo centrale nel mantenimento in VWM. In particolare, l'attenzione aumenta la precisione (in termini di pattern e di intensità di attivazione) con cui vengono mantenuti attivi i neuroni di entrambi gli strati deputati alla codifica. Nel caso in cui l'attenzione sia direzionata sul target, il preciso mantenimento del pattern unito al recupero cue-based spiega la miglior rappresentazione che si osserva per questi oggetti. Questo modello si è mostrato particolarmente efficace nel descrivere il variare dell'accuratezza sulla base del numero di item da ricordare. L'aumento dell'ampiezza della distribuzione degli errori, in particolare verso gli errori gravi (eg. recuperare per un dato oggetto il colore verde invece che rosso), dipenderebbe dalla combinazione di 3 fattori: l'aumento dei distrattori all'interno del pattern di attivazione mantenuto in memoria, l'aumento del rumore di fondo e la diminuzione della probabilità che l'attenzione sia direzionata sul target.

La centralità dei meccanismi di codifica delle informazioni spaziali nel funzionamento della memoria di lavoro visiva e lo stretto legame funzionale di queste con la creazione e il mantenimento della rappresentazione degli stimoli visivi rende questo modello particolarmente significativo per la trattazione. Proprio la codifica delle informazioni spaziali e l'integrazione con informazioni di natura diversa è infatti uno dei meccanismi si ipotizza possa essere alla base della relazione funzionale tra acuità numerica e VWM.

2.2. Memoria di Lavoro, Intelligenza Fluida e Controllo Attentivo

Con capacità della memoria di lavoro (o WMC) si intende il limite massimo di informazioni che possono essere mantenute attive senza che queste si deteriorino o vengano perse col tempo o a causa di interferenze esterne, e ha storicamente assunto un ruolo fondamentale nelle teorie sul funzionamento cognitivo superiore (si vedano ad esempio Anderson, Matessa & Lebiere, 1997; Meyer & Kieras, 1997) e per spiegare le differenze individuali in una moltitudine di abilità cognitive.

Seppur inizialmente la ricerca su questo costrutto fosse incentrata sulla memoria di lavoro verbale, negli ultimi 25 anni si è assistito ad un quasi totale spostamento verso lo studio della memoria di lavoro visiva, perché basato su paradigmi che permettono di stimolare la capacità in maniera più precisa, controllabile e di

facile somministrazione. La capacità della VWM si è inoltre mostrata maggiormente correlata all'intelligenza fluida e alla misura di altre funzioni cognitive generali, arrivando a spiegarne quasi il 50% della variabilità anche attraverso l'utilizzo di compiti molto semplici e slegati dalla comunicazione con la memoria a lungo termine come il change detection (Johnson et al., 2013). Non è tuttavia chiara la direzione di questa correlazione, se sia quindi una maggiore capacità di VWM alla base della superiorità nelle performance in una moltitudine di test cognitivi o se invece persone che generalmente hanno alte prestazioni in questi test trovino strategie più efficaci per i compiti di memoria di lavoro visiva. È noto che negli adulti la memoria di lavoro abbia una capacità che arriva ad un massimo, indicato con il parametro k , di 3-4 oggetti (Vogel & Awh, 2008) tuttavia, come illustrato nel paragrafo precedente, lo stato dell'arte sulla natura e sul funzionamento dei limiti della VWM è distante dall'arrivo ad un modello universalmente condiviso.

Le differenze individuali che si osservano nella WMC sono in parte attribuibili a diversi livelli di disponibilità di risorse attentive in termini di efficienza nell'inibire la codifica di informazioni irrilevanti. Ciò è visibile sia a livello di performance (Vogel, McCollough & Machizawa, 2005), sia in maniera diretta tramite la risonanza magnetica funzionale. L'utilizzo di questa tecnica ha inoltre permesso di evidenziare come la codifica di informazioni irrilevanti rifletta una riduzione della connettività tra corteccia parietale, prefrontale e gangli della base (McNab & Klingberg, 2008) e sia correlata ad un più lento recupero dopo che l'attenzione è stata indirizzata verso uno stimolo irrilevante (Fukuda & Vogel, 2009).

L'alta predittività della WMC sembra essere legata alla distinzione tra processamento automatico, il quale non necessita attenzione o consapevolezza, e processamento controllato, che implica invece la supervisione di un sistema di controllo attentivo superiore. L'efficienza nel mantenere attive le informazioni a fronte di interferenze e distrazioni riflette infatti l'attività di processi di controllo, i quali sono coinvolti in tutte le operazioni cognitive che richiedono una forma di supervisione. Non è tuttavia la capacità della memoria di lavoro a determinare direttamente la variabilità individuale nelle capacità di controllo, ma entrambe dipendono da una più generale abilità di applicare in maniera dinamica e flessibile le risorse attentive (Mashburn, Tsukahara & Engle, 2021). A supporto di questa ipotesi sono presenti evidenze dell'importanza della capacità di memoria di lavoro visiva in una lunga serie di compiti cognitivi che implicano controllo, tra cui compiti anti-saccade (Kane et al., 2001; Unsworth, Schrock & Engle, 2004), flanker (Bleckley, Foster & Engle, 2015) e compiti di change detection, soprattutto se il paradigma richiede un'operazione di filtraggio e richiedono quindi attenzione top-down. A questo riguardo uno studio di Shipstead e colleghi (2014) ha portato a consolidare l'ipotesi che il controllo cognitivo sia il fattore centrale, assieme alla memoria iconica, per spiegare la correlazione tra WMC e Intelligenza Fluida in quanto fondamentale per spiegare la varianza di entrambi. In particolare, soggetti con alta capacità di memoria di lavoro visiva mostrano un'attività inibitoria più intensa (evidente da un

maggior ampiezza di P_D , un potenziale positivo che si osserva controlateralmente al distrattore 180-200 ms dopo la sua presentazione) più che una migliore capacità di processare selettivamente gli stimoli target migliorandone la rappresentazione (si veda Gaspar, Christie, Prime, Jolicœur & McDonald 2016). La correlazione tra l'inibizione di distrattori e WMC sembra inoltre essere mediata dalla difficoltà del compito: il controllo attentivo viene coinvolto solo quando è necessario supervisionare passaggi multipli (si veda anche Tuholski, Engle, Baylis, 2001).

In generale, le evidenze a sostegno del ruolo centrale della capacità individuale di controllo cognitivo per spiegare la variabilità della WMC e la sua elevata predittività sono presenti in modo trasversale in un'ampia varietà di studi condotti seguendo approcci significativamente differenti (si vedano ad esempio Friedman & Miyake, 2017; Gathercole et al., 2008; Gray et al., 2017; Kaufman, Schneider, & Kaufman, 2019; McCabe, Roediger, McDaniel, Balota, & Hambrick, 2010; Rueda, 2018).

In un recentissimo studio, Pratte e Green (2023) hanno portato una serie di evidenze sperimentali a supporto dell'ipotesi che le differenze di performance in compiti di memoria di lavoro visuo-spaziale non siano spiegabili in termini della relativa capacità, perché si osserva una forte correlazione tra queste e le performance basate sull'attività della memoria sensoriale iconica. La correlazione si osserva sia utilizzando lo stesso paradigma di change detection manipolando l'intervallo di tempo tra lo stimolo da memorizzare e lo stimolo prova (detto anche ISI, in questo caso di 33 ms nei compiti di memoria iconica e 1000 ms nei compiti di VWM) che utilizzando paradigmi diversi.

La performance dei compiti di change detection è determinata da un insieme di fattori oltre alla WMC, tra cui percezione visiva, strategie di codifica, attenzione selettiva e processi decisionali, i quali sono tutti determinanti anche nei compiti di memoria iconica. Se un gruppo di soggetti mostra individualmente e in modo consistente prestazioni simili nelle due condizioni, è quindi possibile dedurre che la WMC non sia, di per sé, un fattore sufficiente a determinare la performance nel compito di memoria di lavoro. Ad ulteriore sostegno di questa ipotesi, le performance in entrambi i tipi di compito condividono una serie di caratteristiche, tra cui una correlazione tra il numero di oggetti codificati e la qualità della loro rappresentazione e la natura discreta della codifica (Pratte, 2018). La presenza di prestazioni ed effetti simili suggerisce quindi, secondo gli autori, che le differenze individuali fondino su differenze nella percezione, attenzione e processi decisionali. Tra questi, l'attenzione sembra avere un ruolo particolarmente significativo perché alla base della codifica in entrambe le memorie (Mack, Erol & Clarke, 2015; Oberauer, 2019) e del trasferimento di informazioni dall'una all'altra (Atkinson & Shiffrin, 1968). Il controllo cognitivo determina sia l'utilizzo di strategie top-down più efficaci nella selezione del sottoinsieme di stimoli da codificare (Cusack et al., 2009), il quale si è osservato essere un fattore particolarmente rilevante nei compiti di change detection rispetto ad altre misure della WMC, sia il livello di disimpegno parziale dal compito, il quale influenza la codifica dello stimolo a livello di memoria iconica di lavoro (Adam et al., 2015, 2018).

Attraverso la manipolazione dei pattern di presentazione degli stimoli, Pratte e Green hanno inoltre potuto osservare che le differenze nelle strategie di allocazione delle risorse attentive influenzano sia la codifica sia il mantenimento del focus sui target, arrivando a concludere che l'effetto di queste manipolazioni dipendano non dal mantenimento in VWM ma piuttosto da bias attentivi bottom-up. Questi risultati portano quindi alla conclusione che l'intelligenza fluida e le altre abilità cognitive che correlano con la WMC correlino anche con la memoria iconica.

Lo studio dei correlati neurali del funzionamento della memoria di lavoro visuo-spaziale è fondamentale perché costituisce uno strumento indispensabile per la verifica della realistica dei modelli e l'indagine della correlazione con le altre funzioni cognitive. Permette di approfondire il legame tra processi di codifica e mantenimento delle caratteristiche visive degli stimoli, processi esecutivi e di controllo attentivo e codifica spaziale, elementi fondamentali nello studio della relazione funzionale con i processi di stima di numerosità.

Un elemento su cui c'è un alto livello di accordo tra i diversi modelli è la presenza di circuiti di feedback ricorrenti alla base del mantenimento delle rappresentazioni in memoria di lavoro. Il funzionamento dei circuiti rientranti offre una base solida per spiegare la persistenza delle informazioni in memoria, l'aumento dell'attività durante il periodo di delay e i pattern di attivazione ricorrente da un gruppo di neuroni all'altro durante i compiti di memoria di lavoro visiva. Affinché questo tipo di attività permetta di mantenere la rappresentazione di più oggetti senza che collasino in un singolo elemento, si ipotizza che tutti i neuroni deputati ad elaborare un item formino una rete caratterizzata da un timing di scarica sincronizzato, creando di fatto uno slot in memoria. Ogni gruppo è attivo in maniera esclusiva: quando scarica il gruppo che mantiene un determinato oggetto gli altri sono silenziosi. In questo modo la sincronizzazione intra gruppo permette un pattern di attivazione ricorrente mentre la desincronizzazione inter gruppo impedisce le interferenze. L'attivazione di ogni rete decade spontaneamente se non viene attivata per troppo tempo, perciò un numero troppo elevato di item da mantenere o un delay troppo lungo causano un decadimento ed eventualmente una perdita totale della traccia in VWM. A sostegno di questa ipotesi sono stati osservati picchi sincronizzati e oscillazioni dell'attività gamma accoppiate ad oscillazioni theta coerenti con l'attivazione di un numero di reti pari al numero di item in memoria (Pesaran et al., 2002; Liebe et al., 2012; Siegel, Warden & Miller, 2009).

Il riconoscimento visivo di un oggetto si basa quindi sulla comunicazione interattiva tra circuiti neurali dalla corteccia visiva a rappresentazioni distribuite di alto livello deputate alla categorizzazione e all'interazione con la memoria semantica. Il feedback di queste rappresentazioni è ritenuto fondamentale per il controllo attentivo (Cudeiro & Sillito, 2006; Sillito, Cudeiro, & Jones, 2006) e il funzionamento della VWM (van Kerkoerle, Self, & Roelfsema, 2017). L'effetto del controllo attentivo è osservabile a tutti i livelli del processo di percezione e categorizzazione dello stimolo, perciò anche la VWM è

modulata top-down da questi circuiti. Essendo la percezione visiva intrinsecamente legata ai riferimenti spaziali è inoltre sensato ipotizzare l'esistenza di collegamenti tra i circuiti di controllo frontoparietali del focus visivo e l'attenzione visuo-spaziale (VSA), evidenti ad esempio dall'influenza della pianificazione saccadica sulla VWM. Questi collegamenti possono inoltre spiegare perchè le differenze individuali che si osservano nei compiti di memoria di lavoro visiva sono in parte predicibili sulla base della posizione degli stimoli anche qualora questa sia irrilevante nel compito (Cai, Sheldon, Yu, & Postle, 2019).

La presenza di buffer di memoria di lavoro visuo-spaziale distribuiti in regioni non sensoriali è fondamentale per evitare l'interferenza tra il mantenimento attivo della traccia e il processo di percezione. Il meccanismo ritenuto alla base della non interferenza è la ricodifica delle informazioni in VWM in un formato che non interferisce con la codifica percettiva, mantenendole in uno stato di attività silente (Stokes, 2015) per poi utilizzarle direttamente per guidare pensiero e comportamento (Myers, Stokes, & Nobre, 2017; van Ede, Chekroud, Stokes, & Nobre, 2019). Secondo queste ipotesi lo schema di ricodifica non necessita di coinvolgere circuiti diversi da quelli utilizzati inizialmente per la codifica delle relative informazioni.

Secondo Postle (2021), il Priority-Based Remapping, un meccanismo che implica diversi livelli di rappresentazione sulla base del relativo livello di priorità in memoria di lavoro visiva il cui apice è rappresentato dal focus attentivo (Yu, Teng, Postle, 2020), permette di spiegare il principio generale con il quale si opera la non interferenza tra mantenimento e percezione attraverso processi di rimappatura basati sull'interazione tra rappresentazioni distribuite. Questo meccanismo sembra basarsi sulla trasformazione della rappresentazione in corteccia visiva dell'item de-prioritizzato nel complementare della propria rappresentazione quando mantenuta nel focus attentivo. Ad esempio, quando uno stimolo che presenta una rigatura orientata a 30° è considerato inutile all'azione ed è perciò momentaneamente de-prioritizzato, viene rappresentato con una rigatura orientata a 120° . Una volta che lo stimolo diventa il centro del focus attentivo, la rappresentazione ritorna uguale allo stimolo originale. In questo modo l'insieme delle mappature utilizzate per la codifica neurale (intesa come organizzazione sistematica delle mappature univoche tra dimensioni dello stimolo e pattern di attivazione) dello stimolo cambiano mantenendo comunque la stessa distanza tra un pattern e l'altro senza quindi modificare la codifica neurale stessa.

La codifica della posizione dello stimolo, individuata nel solco intraparietale, avviene anch'essa secondo un meccanismo di mappatura basato sul livello di priorità. Ciò costituisce un importante sostegno all'ipotesi che questo meccanismo tracci la posizione di tutti gli item e li trasformi in modo automatico anche qualora non sia richiesto dal compito e fornisce ulteriori prove del legame intrinseco tra posizione e identità dell'oggetto mantenuto in VWM.

Questa ipotesi è inoltre coerente con l'osservazione tramite elettroencefalografia di pattern di attivazione differenti per item di diversa priorità che si traduce in diverse probabilità di decodifica delle relative

informazioni (Wen, Snell & Grainer, 2019). Sono quindi presenti evidenze solide ed eterogenee a sostegno dell'ipotesi che la memoria di lavoro visuo-spaziale si basi su un sistema distribuito e non specializzato che permette la non interferenza tra codifica e percezione. La VWM opera, almeno in parte, seguendo un meccanismo di mappatura automatico basato sulle differenze nella priorità di elaborazione degli stimoli.

L'ipotesi di un tale meccanismo è inoltre coerente con il ruolo di mantenimento di informazioni relative al compito e di modulazione delle risposte a stimoli in ingresso e di rappresentazione ad alto livello di caratteristiche specifiche degli stimoli dei network frontali e parietali. I pattern di attivazione ricorrente rilevati durante i periodi di delay dimostrano come le rappresentazioni degli stimoli siano diffuse corticalmente sia nelle regioni visive e parietali posteriori che in aree frontoparietali. Le aree frontoparietali in particolare mostrano tre distinti pattern di attivazione: esclusivamente durante il delay (eg. giro frontale medio sinistro), esclusivamente in risposta a specifiche caratteristiche (eg. corteccia prefrontale dorsolaterale destra e ventrolaterale sinistra) e attive sia durante il delay che per la selezione di caratteristiche (eg. lobulo parietale superiore destro) (Ester, Sprague & Serences, 2015). Questa pluralità è possibile sottenda l'esistenza di network distinti la cui coordinazione permette al contempo il controllo top-down e la modulazione dei processi di selezione e rappresentazione nelle aree sensoriali.

Per quanto riguarda la resistenza agli stimoli distraenti, oltre ad un controllo top-down che dipende dai meccanismi sopra discussi, è stato osservato un processo proattivo di selezione bottom-up guidato dalle informazioni in VWM, evidente da una negatività precoce (200ms) in area occipito-temporale detta SN, la cui ampiezza, proporzionale alla congruenza tra distrattore e target, è negativamente associata alla resistenza alla distrazione (Hermann et al., 2021).

2.3. Potenziali Evento-Relati e Correlati Oscillatori

2.3.1. Controlateral Delay Activity e Negative Slow Wave

Lo studio dei correlati neurali assume un'importanza particolare nel caso della memoria di lavoro visuo-spaziale perché il loro andamento mostra un'elevata correlazione con le performance nei compiti specifici e quindi con la capacità individuale di memoria di lavoro. Questa correlazione è diventata particolarmente evidente grazie alla scoperta e al consolidamento nella pratica sperimentale di un particolare potenziale evento-relato chiamato Contralateral Delay Activity (o CDA). Questo ERP venne scoperto da Vogel e Machizawa (2004) attraverso l'impiego di un compito di change detection bilaterale. Dall'analisi dei dati elettroencefalografici emerse un'onda negativa lenta e lateralizzata presente durante il delay e sensibile al numero di item mantenuti in memoria di lavoro. Successivamente il CDA è stata osservato in altri tipi di compiti e paradigmi, permettendo di studiare diverse caratteristiche e funzioni della VWM. Ha origine parietale ma si registra in concomitanza ad attività frontoparietale e di aree ventrali della corteccia

extrastriata, le quali si suppone non contribuiscano al segnale registrato (Becke, Müller, Vellage & Schoenfeld, 2015; Robitaille, Grimault & Jolicœur 2009).

La più importante caratteristica di questo potenziale è che la sua ampiezza aumenta all'aumentare degli oggetti mantenuti in memoria di lavoro raggiungendo un asintoto tra i 3 e i 4. I soggetti che mostrano ampiezze superiori in risposta a nuovi item sono quelli che mostrano maggiori capacità di immagazzinamento e processamento delle informazioni. Come per la WMC, l'ampiezza del CDA si è dimostrata un ottimo predittore delle performance in compiti di intelligenza fluida, controllo attentivo e capacità di memoria a lungo termine (Unsworth, Fukuda, Ahw & Vogel 2014). I risultati di Unsworth e colleghi costituiscono delle evidenze solide a sostegno dell'ipotesi che questo potenziale rifletta, almeno in parte, l'attività di controllo superiore di origine frontale. L'andamento del CDA sembra quindi rispecchiare a pieno non solo le caratteristiche dei limiti della VWM, ma anche il suo coinvolgimento nelle funzioni di ordine superiore, confermando che la correlazione tra capacità e funzioni esecutive della VWM sia spiegabile dall'effetto combinato di una migliore capacità ed efficienza nel mantenere le rappresentazioni in memoria (attività parietale posteriore, in particolare del solco intraparietale) e nelle abilità di controllo attentivo (attività frontale). L'attività di questo potenziale sembra quindi essere spiegabile con un modello a due fattori, capacità e controllo attentivo per l'appunto, i quali determinano le differenze individuali, le quali dipendono in misura diversa per ogni soggetto da una combinazione di questi (o in alcuni casi dall'effetto esclusivo di uno dei due).

A ulteriore sostegno dell'ipotesi che il CDA sia un solido indicatore diretto della capacità di memoria di lavoro visiva, si è evidenziato come la sua ampiezza si riduca nelle prove incorrette e sia insensibile alla manipolazione di caratteristiche visuo-spaziali di basso livello (McCollough, Machizawa & Vogel, 2007) e della complessità dello stimolo (malgrado si osservi invece un peggioramento della performance). In particolare, il calo dell'accuratezza sembrerebbe dipendere dalla maggiore difficoltà nel confrontare gli item, non da quanto è accurata la rappresentazione. Si osserva infatti che, a fronte della presentazione di stimoli complessi, diminuire la richiastività del compito (eg. chiedere di ricordare solo il colore invece che colore, forma e orientamento dello stimolo) modula la performance ma non l'ampiezza del CDA. Ciò che correla con l'ampiezza del potenziale è la quantità di risorse impiegate per creare e mantenere la rappresentazione dello stimolo, coerentemente con quanto ipotizzato nel Mixture Model di Zhang e Luck per il quale rappresentazioni complesse richiedono l'utilizzo di più slot in memoria.

Il CDA viene calcolato attraverso la differenza tra l'ampiezza della negatività generata nell'emisfero controparietale e quella generata nell'emisfero ipsilaterale. Mentre quest'ultima si ipotizza dipenda dall'elaborazione precoce di caratteristiche di basso livello, l'attività controlaterale sembra rispecchiare in più anche l'attività della VWM. La sottrazione permette quindi di eliminare nella stessa operazione il rumore del segnale e l'elaborazione di basso livello. L'analisi singola di ciascuna onda è inoltre importante per capirne la polarità.

Le principali distinzioni di carattere generale che si possono fare sulle metodologie di applicazione dell'analisi del CDA sono due. La prima riguarda la scelta di studiare l'andamento dell'onda puro per verificare gli effetti di una o più manipolazioni sperimentali o di associarlo ad un'altra variabile, solitamente un parametro della capacità della memoria di lavoro. La seconda riguarda invece la scelta di utilizzare o meno paradigmi finalizzati al confronto del potenziale degli stessi soggetti in diverse condizioni, il quale permette un ulteriore controllo su eventuali inquinamenti sistematici del segnale. Oltre ad essere utilizzata come indicatore diretto della capacità soggettiva della memoria di lavoro visuo-spaziale, il CDA è stato inizialmente impiegato come stima delle capacità di filtraggio di informazioni distraenti in compiti di memoria di lavoro visiva (Vogel, McCollough & Machizawa, 2005). Poiché individui con bassa capacità mostrano prestazioni inferiori in questo tipo di compiti, Vogel e colleghi hanno ipotizzato e successivamente dimostrato che questo si rifletta in un'ampiezza proporzionale al numero di stimoli immagazzinati a prescindere dalla loro rilevanza. Soggetti con alta WMC si dimostrano in grado di escludere più efficientemente i distrattori dai processi di mantenimento ed elaborazione in memoria di lavoro, presentando CDA la cui ampiezza è modulata solo dal numero dei target. Il CDA è inoltre particolarmente adatta per lo studio delle abilità di "binding" (abilità di integrare nella medesima rappresentazione di un item l'insieme delle sue caratteristiche fisiche) e "grouping" (abilità di raggruppare più item rappresentandoli come se fossero un unico oggetto) perché mostra un'alta sensibilità al decremento degli oggetti mantenuti in memoria. L'utilizzo del CDA in questi compiti ha portato evidenze a sostegno dell'ipotesi che la rilevanza di una caratteristica rispetto al compito sia un fattore fondamentale nel processo di binding (Luria, Sessa, Gotler, Jolicœur & Dell'Acqua, 2010) e che il processo di grouping in VWM non avviene in maniera rapida e automatizzata, ma sia un processo lento (evidente dalla lenta decrescita dell'ampiezza del CDA) che integra informazioni dalla memoria a lungo termine (eg. lo storico dei movimenti degli stimoli nel campo visivi, si veda Luria & Vogel, 2014). Infine, il CDA è impiegato in compiti di ricerca visiva, nei quali mostra una correlazione inversa con l'efficienza nell'individuare il target e trasferirne la rappresentazione in memoria a lungo termine (Emrich, Al-Aidroos, Pratt & Ferber, 2009), e in compiti di tracciamento multiplo di oggetti, nei quali permette di isolare e studiare direttamente l'effetto di alcune manipolazioni sperimentali come l'aumento della velocità di movimento o del numero di distrattori (Drew, Horowitz, Wolfe & Vogel 2012; Drew, Horowitz & Vogel, 2013).

La Negative Slow Wave (o NSW) è un altro potenziale evento relativo la cui ampiezza correla con il carico in memoria di lavoro, anch'esso osservato per la prima volta in un compito di change detection (Ruchkin, Johnson, Grafman, Canoune, & Ritter, 1992). Mostra un'attività non lateralizzata (a differenza del CDA) la cui negatività aumenta proporzionalmente al numero di item presentati e viene anch'essa modulata da cambiamenti nel carico in VWM (eg. retro-cueing che riduce il numero di item da mantenere in memoria

si riflette in una riduzione dell'NSW, si veda Schneider, Barth, Getzmann, & Wascher, 2017) e, come il CDA, mostra ampiezza maggiore in individui con una WMC più elevata.

2.3.2. Correlati Oscillatori

Un punto di vista differente per lo studio del rapporto tra capacità di individuare e mantenere le rappresentazioni visive in memoria di lavoro e controllo attentivo nasce dall'analisi dei correlati oscillatori dell'attività della VWM e in particolare dalla riduzione dell'attività α in area occipito-parietale controlaterale all'emisfero target in compiti di change detection (Sauseng, Klimesch, Gerloff & Hummel, 2009). Malgrado questa riduzione mostri un andamento asintotico molto simile a quello dell'ampiezza del CDA ed entrambe correlino con la capacità individuale di memoria di lavoro visiva, i due correlati presentano pattern significativamente dissociabili (la soppressione di α è molto più duratura) e sottendono due processi neurali differenti alla base della varianza della WMC (Fukuda, Mance & Vogel, 2015).

Fukuda e colleghi hanno quindi ipotizzato che la più breve negatività lenta attiva solo durante il delay (ossia il CDA) rispecchi il controllo attentivo in quanto meccanismo che agisce principalmente in fase di codifica, mentre la riduzione dell'attività α dipenda dai meccanismi di mantenimento della rappresentazione fino alla risposta. Quest'ultima potrebbe quindi essere l'attività oscillatoria che corrisponde ai processi di sincronizzazione e desincronizzazione che permettono di mantenere distinte le rappresentazioni dei diversi item senza che queste decadano o interferiscano tra loro. Coerentemente con questa ipotesi è stata osservata infatti attività a bassa frequenza che caratterizza i neuroni attivi in maniera sincronizzata (Raffone & Wolters, 2001; Siegel, Warden & Miller 2009).

Un'ipotesi alternativa, avanzata da Bae e Luck (2018) a fronte di solide evidenze sperimentali, considera l'attività occipito-parietale negativa sostenuta indice dei processi di codifica e mantenimento delle caratteristiche visuo-spaziali degli oggetti in VWM, compreso il loro orientamento. L'attività oscillatoria sarebbe invece legata alla codifica delle informazioni relative alla posizione dello stimolo (coerentemente con precedenti evidenze di correlazione tra attività α e attenzione visuo-spaziale, si vedano Worden, Foxe, Wang & Simpson, 2000; Sauseng et al., 2005).

Studi successivi hanno confermato il ruolo dell'attività α parietale nell'attivazione sincronizzata e nell'assegnazione flessibile di priorità di elaborazione agli stimoli in memoria (de Vries, van Driel, Karacaoglu & Olivers, 2018). La codifica di stimoli prioritari è infatti caratterizzata da una maggior soppressione della relativa attività α , la quale sembra svolgere quindi una funzione di controllo attentivo basato su informazioni spaziali. Gli autori hanno inoltre osservato come un cambiamento dell'emicampo contenente l'oggetto identificato come prossimo target si riflettesse in uno switch dell'attività α lateralizzata all'emisfero opposto, confermando il ruolo fondamentale del retro-cueing (Myers, Walther, Wallis, Stokes & Nombro, 2015; Schneider, Mertes & Wascher, 2015, 2016) e delle aspettative temporali (van Ede, Niklaus & Nombro, 2017) nel funzionamento della VWM. Questa attività è inoltre risultata

essere modulata top-down dall'attività oscillatoria frontale α a lungo raggio in termini di aggiornamento a nuove indicazioni. Le due attività risultano accoppiate sia nel phasing che nell'ampiezza delle fluttuazioni. L'attivazione frontale rilevata durante il delay in compiti di change detection sia con EEG che con fMRI trova in un riscontro nell'osservazione di attività frontale α coerente con un ruolo di supervisione di queste regioni durante i processi di VWM.

3. Acuità Numerica

La funzione cognitiva sottostante alla capacità di rappresentare e manipolare con precisione quantità numeriche, e più in generale quell'insieme di abilità che costituisce la base per il ragionamento matematico complesso, è chiamata Senso del Numero (Dantzig, 1945).

Il senso del numero è una funzione filogeneticamente e ontogeneticamente primitiva: si osserva sin da qualche ora dopo la nascita (Izard, Sann, Spelke & Streri, 2009) ed è presente in specie evolutivamente molto distanti dall'homo sapiens come pesci e uccelli (si veda Vallortigara, 2017 per una revisione). Le capacità del senso del numero sono tuttavia estremamente limitate, si osservano solo in determinati contesti e si applicano non a quantità discrete ma solo a stime continue. Per un bambino di 3 mesi, la rappresentazione simbolica di $3 + 6$ oggetti non corrisponde alla rappresentazione discreta e precisa di 9 unità, ma circa 9 (potrebbe essere 8 o 10). Inoltre due quantità vicine come 12 e 11 non sono mentalmente del tutto distinte. La capacità di distinguere e rappresentare internamente in maniera precisa una determinata quantità, la quale migliora progressivamente con lo sviluppo, è definita Acuità Numerica.

3.1. Senso del Numero: Modelli a due Sistemi e Modelli Unitari

Guardando alle notazioni numeriche utilizzate dalle civiltà antiche in tutto il mondo appare evidente la tendenza a rappresentare i numeri fino al 3 o al 4 attraverso la ripetizione dello stimolo significante la singola unità (I-II-III per i romani, I-II-III-III per gli etruschi, • - •• - ••• - •••• per i maya, — - = - ≡ per i cinesi, ecc) e poi proseguire utilizzando simboli totalmente astratti e arbitrari. Questa usanza, presente in maniera trasversale tra culture senza fosse avvenuta alcuna contaminazione, richiama il forte calo in velocità e accuratezza che si osserva nei compiti di stima di numerosità di un insieme di stimoli quando questa supera le 4 unità: continuando ad usare la stessa notazione per numeri successivi al 4 non si sarebbe più in grado di distinguerli a colpo d'occhio senza doverle contare. La significativa differenza che si osserva nel rappresentare e nel rispondere a numerosità minori di 4 e grandi ha portato ad ipotizzare che il senso del numero si basi su due differenti modalità di elaborazione. Non c'è tuttavia ancora accordo se queste due modalità sottendano o meno diversi sistemi.

3.1.1. Modelli a due Sistemi

I modelli che concettualizzano il senso del numero come una funzione supportata da due sistemi distinti si basano sull'assunto che comportamenti e prestazioni così diverse per numeri compresi tra 1 e 4 risulterebbero difficilmente spiegabili da un solo sistema la cui bontà di elaborazione varia linearmente all'aumentare della numerosità.

Secondo il modello di Feigenson, Dehaene e Spelke (2004), sin dalla prima infanzia il senso del numero poggia su due sistemi di base distinti, impiegati a prescindere da volontà e consapevolezza e dedicati all'elaborazione di uno specifico tipo di informazioni. Sviluppandosi prima e a prescindere da educazione e inculturazione, supportano la rappresentazione di concetti matematici molto semplici, escludendo ed esempio frazioni, logaritmi, numeri negativi o anche numeri interi esatti.

Il primo dei due sistemi è chiamato Approximate Number System (o ANS), un sistema di rappresentazione astratta, indipendente dalla modalità sensoriale e grossolana basata sul confronto tra numerosità diverse. Il principale limite dell'ANS è intrinseco al suo operare attraverso la rappresentazione di grandezze e, di conseguenza, sulla base del rapporto tra quantità: neonati di 6 mesi riescono a distinguere in maniera consistente (>50%) solo quantità con rapporto 1:2. Grazie allo sviluppo e alla maturazione cerebrale, l'ANS si raffina progressivamente (2:3 a 3 anni, 3:4 a 4 anni, 4:5 a 5, ecc.) per discriminare rapporti sempre inferiori fino ad arrivare ad un minimo di 9:10 in età adulta (Halberda & Feigenson, 2008). Esistono due principali modelli matematici del funzionamento dell'ANS, i quali sono tutt'altro che mutualmente esclusivi e vengono spesso impiegati assieme per spiegare le performance basate su questo meccanismo. Il primo è un modello lineare con variabilità scalare (la variabilità delle stime aumenta linearmente all'aumentare della numerosità) che operationalizza la rappresentazione di quantità come una serie di distribuzioni Gaussiane equidistanti a cui corrisponde, all'aumentare della numerosità, un aumento dell'ampiezza (e quindi della varianza delle rappresentazioni) e una diminuzione dei picchi relativi (e quindi dell'attivazione neurale in risposta). Il secondo è modello logaritmico a variabilità fissa che descrive l'aumento dell'accuratezza in funzione del rapporto tra le numerosità presentate. È importante sottolineare come in entrambi i modelli all'aumentare della numerosità aumenti il livello di sovrapposizione tra le relative rappresentazioni, indicando come aumenti la dipendenza della bontà delle discriminazioni dal rapporto tra quantità.

La capacità di approssimare a colpo d'occhio numerosità grandi è generalmente piuttosto elevata, soprattutto alla luce della quasi totale mancanza di feedback sull'accuratezza in contesti quotidiani. Il confronto tra numerosità operato dall'ANS è soggetto sia al cosiddetto Effetto Distanza, per il quale l'accuratezza aumenta all'aumentare della differenza tra le due quantità, sia all'Effetto Grandezza, per il quale, a parità di distanza, l'accuratezza diminuisce con l'aumentare delle numerosità. In generale, l'accuratezza delle operazioni a carico dell'ANS, ossia l'Acuità Numerica, segue quella che viene definita Legge di Weber. Per la legge di Weber la distanza minima possibile tra due quantità necessaria perché un

soggetto le discrimini con una data accuratezza varia in maniera direttamente proporzionale alla loro numerosità (eg. se un soggetto discrimina un insieme di 18 punti da uno di 14 con un'accuratezza del 90%, ci si aspetta di osservare la medesima accuratezza nella discriminazione tra un insieme di 42 e uno di non meno di 54 punti).

Il secondo sistema di base, anch'esso sovra-modale in questo modello, svolge la funzione di individuare e tracciare numerosità di gruppi composti da meno di 4 oggetti e creare rappresentazioni precise (concettualizzati da Feigenson e colleghi come "object file") integrando le relative proprietà quantitative continue. Viene anche chiamato Object-Tracking System (o OTS) perché genera un modello mentale preciso che tiene conto del movimento degli oggetti dentro e fuori dal relativo gruppo. Da questo sistema dipendono le operazioni di stima immediata della numerosità chiamate subitizzazione, basate sull'individuazione e il tracciamento in parallelo degli stimoli. Come dimostrato da Feigenson, Carey e Spelke (2002), qualora messi di fronte a compiti di stima di numerosità inferiori a 4, l'accuratezza delle risposte dei bambini non mostra alcuna correlazione con il rapporto tra le quantità mostrate. Ciò che determina il comportamento è piuttosto il numero assoluto di oggetti presentati, anche controllando per caratteristiche fisiche continue degli stimoli (si veda anche Feigenson & Carey, 2003). Oltre al limite legato alla numerosità l'OTS, sembra inoltre fallire a rappresentare un'individualità se gli stimoli sono presentati sotto forma flussi continui, rendendo più difficile capire quando i singoli stimoli compaiono e scompaiono dalla scena (van Marle & Scholl, 2003). La forte influenza che le caratteristiche fisiche continue degli stimoli hanno nelle operazioni svolte dall'OTS portano ad ipotizzare che questo svolga una funzione di individualizzazione e computazione delle caratteristiche fisiche in parallelo processo di stima di numerosità. Mentre l'ANS produce solo rappresentazioni numeriche continue, l'OTS permette anche la rappresentazione di numerosità discrete, purché non superiori a 4 unità. Questo secondo sistema supporta quindi entrambi i tipi di elaborazione, impiegati sulla base degli stimoli con cui opera e al comportamento che deve determinare (si veda ad esempio Feigenson & Carey, 2003).

Secondo il modello fin ora esposto, diventato il riferimento teorico per la concettualizzazione a due sistemi del senso del numero, i due sistemi rappresentano la numerosità in modi differenti: l'ANS produce una stima imprecisa della numerosità di un gruppo di item rappresentando tutto il gruppo come un solo oggetto, l'OTS produce invece un simbolo per ciascun oggetto integrando informazioni di natura visuo-spaziale.

Nel modello di Feigenson, Dehaene e Spelke l'OTS è quindi un sistema non specifico del dominio numerico il cui funzionamento è intrinseco a quello della memoria di lavoro: quando le informazioni relative ad uno stimolo vengono mantenute attive in WM, il sistema codifica automaticamente anche il numero di slot in memoria occupati (massimo 4). Qualora venga aggiunto un nuovo oggetto, il sistema apre un nuovo slot in memoria che indica l'aggiunta di un'altra unità. Secondo questo modello, la

subitizzazione si operationalizza come la creazione di un collegamento tra la codifica degli slot occupati in WM e la relativa etichetta numerica. Questo meccanismo spiega la maggiore velocità ed accuratezza delle stime, la coincidenza dei limiti di OTS e WM e la forte correlazione che si osserva nelle capacità individuali relative alle due funzioni (si veda Piazza, Fumarola, Chinello & Melcher, 2011). Le operazioni di subitizzazione supportate dall'OTS non sono quindi automatiche e preattentive come vengono percepite soggettivamente da chi le svolge.

Già all'inizio degli anni '90 Trick e Pylyshyn osservarono come un gruppo di soggetti adulti falliva in un compito di subitizzazione qualora gli stimoli da contare, nello specifico da 2 a 4 cerchi concentrici, occupassero lo stesso spazio (Trick & Pylyshyn, 1994). La subitizzazione è ritenuta funzionalmente legata all'elaborazione visuo-spaziale e in particolare alla capacità di localizzare e tracciare oggetti nello spazio. Le aree occipitoparietali coinvolte nella codifica della posizione degli oggetti indipendentemente dalla loro identità, in particolare la giunzione temporo-parietale destra, risultano particolarmente attive durante compiti di stima di numerosità inferiori a 4 (Ansari, Lyons, van Eimeren & Xu, 2007).

L'architettura neurale che supporta la mappatura di un numero limitato di oggetti salienti e ne codifica la posizione sembra codificare in automatico una stima della relativa numerosità.

Sono tuttavia presenti evidenze che supportano l'ipotesi di un certo livello di dissociazione tra OTS e memoria di lavoro: mentre il primo raggiunge la capacità massima al termine del primo anno (Piazza, 2010), la WM continua a svilupparsi fino ai 6-7 anni di età (Cowan et al., 2010). Inoltre, malgrado l'utilizzo dell'OTS dipenda dalla disponibilità di risorse attentive di natura visuospatiale, si sono osservate interferenze di natura crossmodale nella subitizzazione in paradigmi di doppio compito (Anobile, Turi, Cicchini & Burr, 2012). Non è quindi ancora del tutto compreso quali meccanismi sottostiano al legame tra OTS e funzioni visuo-spaziali e nemmeno come e in quali situazioni questo sistema si generalizzi ad altre modalità sensoriali.

Un'interessante concezione alternativa dell'OTS, presentata in uno studio di Anobile, Arrighi e Burr (2019) ipotizza che la subitizzazione possa essere suddivisa in simultanea e sequenziale, e che a ciascuna corrisponda un sistema distinto. Gli autori hanno infatti osservato che, in un gruppo di oltre 130 soggetti, le performance nei compiti di subitizzazione simultanea erano consistentemente superiori rispetto a quella in sequenza, e che solo quest'ultima vedeva un significativo miglioramento tra i 7 e gli 11 anni. Non si è registrata inoltre nessuna correlazione tra la bontà delle due performance, per cui i soggetti più accurati nella stima simultanea non mostravano prestazioni equivalenti nella stima in sequenza. Inoltre, poiché solo i partecipanti non adulti mostravano una correlazione tra le performance di subitizzazione sequenziale di stimoli visivi e uditivi, si è ipotizzato che quest'ultimo sistema si sviluppi come crossmodale e si differenzi solo raggiunta la piena maturazione. Rimane tuttavia da chiarire la natura e il funzionamento specifico dei due sistemi, oltre al fatto che, ad oggi, la mancanza di correlazione riscontrata dagli autori è la sola evidenza a supporto dell'ipotesi di due sistemi differenziati per la

subitizzazione.

ANS e OTS mostrano una significativa divergenza anche osservando le traiettorie di sviluppo. Per quanto il miglioramento di entrambi sia supportato dalla maturazione cerebrale e dell'esperienza, l'OTS raggiunge prestazioni pari a quelle adulte già alla fine del primo anno di vita mentre il rapporto tra numerosità discriminabili dall'ANS diminuisce progressivamente per tutto lo sviluppo infantile. Inoltre, solo quest'ultimo risulta un predittore affidabile dello sviluppo di abilità matematiche formali (si ipotizza a causa del legame con l'apprendimento delle numerosità simboliche, si veda Chen & Li, 2014 per una meta-analisi). La mancanza evidenze solide a sostegno di un'associazione tra capacità di subitizzazione e abilità matematiche (si veda per una revisione Anobile, Arrighi & Burr, 2019) ha spinto ad approfondire una possibile ulteriore dissociazione tra i due sistemi nel funzionamento della discalculia (abbreviata in DD dall'inglese Developmental Dyscalculia). Con discalculia si identifica un disturbo del neurosviluppo che può causare un'ampia varietà di deficit nel calcolo mentale e scritto e in abilità di base come il confronto di numerosità e l'associazione di grandezze. L'associazione tra questo disturbo e deficit nell'ANS sono piuttosto consolidati, e si stima che i bambini discalculi mostrino un limite del rapporto tra numerosità discriminabili corrispondente a quello di bambini con sviluppo tipico 5 anni più giovani (Anobile, Cicchini, Gasperini & Burr, 2018; Mazzocco, Feigenson & Halberda, 2011).

Malgrado la presenza di evidenze di un legame tra DD e deficit in capacità visuo-spaziali e in particolare di VWM, gli studi che hanno indagato la relazione tra questo disturbo e l'OTS hanno portato a risultati contrastanti (Szucs, Devine, Soltesz, Nobes & Gabriel, 2013; Skagerlund & Träff, 2014; Olsson, Östergren & Träff, 2016). DeCarli e colleghi (2020) hanno recentemente fornito delle evidenze metodologicamente solide della dissociazione tra i deficit della DD e delle capacità di subitizzazione. In particolare, hanno lasciato a schermo i set di punti da enumerare per 500 ms invece che fino a risposta per evitare che i bambini con DD utilizzassero altre strategie e hanno calcolato il range di subitizzazione di ogni soggetto invece di utilizzarne uno stabilito a priori. Confrontando le capacità di subitizzazione, stima approssimativa e di memoria di lavoro di un gruppo di bambini discalculi e sani, gli autori hanno confermato la forte correlazione tra ANS e discalculia (replicando i risultati di Piazza, Fumarola, Chinello & Melcher, 2011) e non hanno rilevato nessuna differenza significativa tra i due gruppi nell'accuratezza della subitizzazione quando impossibilitati ad utilizzare strategie di esplorazione visiva seriale. I soggetti discalculi hanno tuttavia mostrato gravi deficit nei compiti di VWM, senza che questi mostrassero tuttavia alcuna correlazione con i deficit nelle stime di numerosità elevate. La dissociazione che è stata osservata tra OTS e abilità visuo-spaziali potrebbe suggerire che le due funzioni convergano più tardi nello sviluppo, ma non ci sono evidenze a sostegno di questa ipotesi.

Per riassumere, le concettualizzazioni più recenti del modello a due sistemi si basano sugli assunti che ANS e OTS siano funzionalmente e anatomicamente distinti, non siano specializzati per numerosità grandi o piccole e il loro impiego dipenda in maniera significativa dalla disponibilità di risorse per l'elaborazione visiva, attentive e di memoria di lavoro. Le numerosità inferiori a 4 unità richiedono una quantità di risorse tale da poter essere individuate e codificate in parallelo e rappresentate come unità e non come un'unica grandezza numerica, come invece avviene per numerosità più elevate (fig. 1). Questo spiega, secondo questo approccio, perché in condizioni in cui le risorse cognitive sono limitate anche il numero di pochi stimoli venga elaborato dall'ANS.

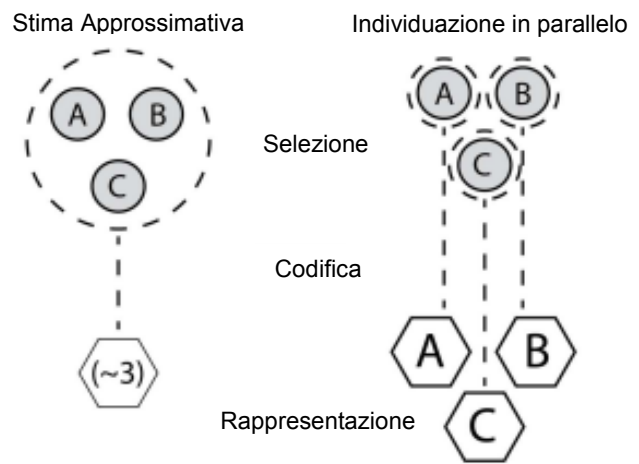


fig. 1 Illustrazione delle differenti modalità di funzionamento su cui si basano i due sistemi.

Studi di neuroimmagine basati sui potenziali evento-relati hanno portato una serie di evidenze a supporto dell'ipotesi che numerosità grandi e piccole vengano codificate in modo diverso. Sia in compiti di visualizzazione passiva (Hyde & Spelke, 2009) che in compiti di comparazione (Libertus et al. 2007) set di 1-4 stimoli evocano una risposta precoce in aree parietali posteriori (N1) la cui ampiezza è proporzionale al numero di individualità presentate a prescindere dalla numerosità della prova precedente. Diversamente, numerosità elevate evocano una componente più tardiva, a media latenza in area parietale posteriore (P2p) che varia in funzione del rapporto tra le numerosità presentate in successione. Una successiva indagine ha permesso di osservare più nello specifico le differenze anatomiche. I potenziali evocati in risposta all'attivazione dell'OTS sono stati registrati principalmente in porzioni superiori e laterali della corteccia visiva extrastriata e, più tardivamente, nella giunzione temporo-parietale destra (RTPJ) e in aree parietali sinistre, mentre i potenziali legati al processamento di numerosità elevate sono stati generati principalmente da regioni intraparietali destre (Hyde & Spelke, 2011). Risultati analoghi sono stati raccolti tramite risonanza magnetica funzionale (fMRI) da due diversi gruppi di ricerca, i quali hanno concordato nell'attribuire l'attività RTJP in risposta a numerosità piccole alla direzione dell'attenzione visuo-spaziale verso gli stimoli (Ansari, Lyons, Van Eimeren & Xu, 2007; Vetter, Butterworth & Bahrami 2011). L'impiego di tecniche fMRI ha inoltre evidenziato come il livello di attivazione della porzione inferiore del solco intraparietale (IPS) sia proporzionale al numero di stimoli mentre si è nei limiti del subitizing. È quindi stato ipotizzato che questa sia l'area correlata alle operazioni di selezione e individuazione dell'OTS (Xu & Chun, 2009). La porzione orizzontale dell'IPS sembra invece essere maggiormente coinvolta nell'elaborazione della numerosità pura ed è stata a lungo

considerata il substrato neurale del senso del numero, seppur nel corso degli anni siano emerse evidenze contrastanti.

Il legame di entrambe le aree modulate dalla numerosità degli stimoli (RTPJ e IPS) con la regolazione attentiva ha spostato l'interesse scientifico verso l'indagine delle differenze con cui l'attenzione e la memoria di lavoro operano per numerosità grandi e piccole. Utilizzando paradigmi basati sull'inibizione o sull'elevata richiesta di risorse attentive (eg. attentional blink e doppio compito, si vedano rispettivamente Xu & Liu, 2008 e Burr, Turi & Anobile, 2010) si è osservato un peggioramento delle prestazioni di subitizzazione ma non di stima di numerosità elevate.

Ricerche condotte utilizzando tecniche di neuroimmagine per indagare l'adattamento neurale alle numerosità hanno evidenziato come il fenomeno, normalmente osservato solo in risposta a numerosità elevate, si registri anche con meno di 4 stimoli in condizioni di alto carico attentivo (Burr, Anobile & Turi, 2011). In maniera analoga, durante compiti di visualizzazione passiva si è registrata tramite EEG una risposta elettrofisiologica tipicamente osservata per numerosità elevate anche con pochi stimoli in condizioni di alto carico attentivo o di superamento dei limiti di risoluzione dell'attenzione visiva (Hyde & Wood, 2011). Nel complesso queste evidenze supportano l'ipotesi che i due sistemi non si attivino semplicemente in risposta alla numerosità degli stimoli, ma siano impiegati in maniera dinamica sulla base delle caratteristiche visive dello stimolo e dei limiti contestuali di risorse attentive e di memoria di lavoro.

Evidenze di natura psicofisica che contrastano l'ipotesi di un sistema unitario riguardano anche tempi di reazione e accuratezza in compiti di stima e una più generale mancanza di correlazione tra variabilità intraindividuali delle risposte per i due ordini di numerosità (Revkin, Piazza, Izard, Cohen & Dehaene, 2008). Questo tipo di differenze nelle performance sono ben spiegate dalle caratteristiche di funzionamento del substrato neurale da cui dipendono. Per quanto i neuroni mostrino le stesse preferenze di codifica per determinate quantità in range di subitizzazione e in range di stima (Cai et al., 2021), all'interno di ogni mappatura di numerosità una parte maggiore di area corticale è dedicata all'elaborazione di numeri in range di subitizzazione. Questa caratteristica trova una giustificazione filogenetica nella maggiore probabilità di dover rappresentare numerosità poco elevate in ambienti ecologici. Inoltre, i neuroni che mostrano preferenza per la codifica di numeri bassi mostrano pattern di attivazione più precisa e specifica, mentre i neuroni che operano con numerosità elevate tendono ad attivarsi anche in risposta a stimoli simili (Piazza et al., 2004; Harvey, Klein, Petridou & Dumoulin, 2013). Questo meccanismo è coerente con la minor velocità e precisione che si osserva in range di stima opera l'ANS. L'osservazione di simili differenze anche in infanti (Cordes & Brannon, 2009; Hyde & Spelke, 2011) rafforza inoltre l'ipotesi che l'elaborazione da parte di due sistemi distinti sia innata piuttosto che conseguente all'esperienza o all'apprendimento di pattern.

3.1.2 Modelli Unitari

Esiste un filone teorico il quale, partendo da evidenze per cui l'ANS elabora numerosità sia grandi che piccole (in particolare, le performance di compiti di numerazione in condizione di soppressione articolatoria variano in base al rapporto anche con numerosità inferiori a 4, si veda Cantlon e Brannon, 2006), ipotizza la presenza di un sistema unitario. Questo approccio non nega l'esistenza dell'OTS, ma estende l'azione dell'ANS anche a numerosità molto piccole. Non c'è tuttavia totale accordo sulle modalità e sulle condizioni per le quali opera l'ANS. Burr e colleghi sostengono che, qualora vengano richieste informazioni di natura numerica su set di oggetti inferiori alle 4 unità, entrambi i sistemi si attivano ma solo quella dell'OTS determini la risposta comportamentale (Burr, Turi & Anobile, 2010; Burr Anobile & Turi, 2011). Cordes e Brannon ipotizzano invece che la rappresentazione generata dall'OTS venga successivamente rielaborata come numerosità approssimativa (Cordes & Brannon, 2009).

Un modello unitario più recente e completo è quello di Cheyette e Piantadosi (2020) secondo i quali le differenze nei pattern di risposta per numerosità grandi e piccole possono essere spiegate da un solo sistema che genera rappresentazioni in maniera da minimizzare gli errori di stima a fronte di limiti di risorse. Il modello matematico proposto tiene in considerazione le principali osservazioni psicofisiche sull'elaborazione del numero, tra cui l'altissima accuratezza nella stima di numerosità molto piccole, la variabilità scalare delle stime per numerosità elevate, il bias di sottostima che diminuisce all'aumentare del tempo di esposizione, l'influenza del tempo di esposizione e del contrasto visivo sull'acuità numerica e sulla subitizzazione (Cheyette & Piantadosi 2019) e la distribuzione approssimabile alla normale delle stime di quantità (Nieder & Dehaene, 2009).

Il modello parte inoltre dalla ragionevole ipotesi che il cervello sia calibrato per stimare perlopiù quantità molto piccole dato che in contesti ecologici la "need probability", ossia la possibilità di incontrare una data numerosità, diminuisce esponenzialmente all'aumentare della numerosità in questione (Anderson & Schooler, 1991). Perciò, ad esempio, è legittimo asserire che ognuno rappresenta una numerosità pari a 3 sedici volte più di frequente di quanto non rappresenti una numerosità pari a 12. Unendo a ciò la limitata capacità di elaborazione neurale, e che gli eventi rari richiedono più risorse per essere rappresentati (Stone, 2018), è sensato aspettarsi una marcata discontinuità nelle risposte a numerosità piccole e grandi se si assume che queste ultime richiedano un set di risorse differente.

Gli autori hanno osservato che il loro modello basato sulla transizione da rappresentazione esatta ad approssimativa sulla base delle risorse necessarie spiega più efficacemente dei modelli a due sistemi le variazioni nell'accuratezza delle stime tra numerosità piccole e grandi in un sistema finalizzato a minimizzare l'errore. Per fare ciò si serve di una singola funzione a cui corrisponde un singolo sistema di rappresentazione di numerosità il cui funzionamento è rappresentato in figura 2.

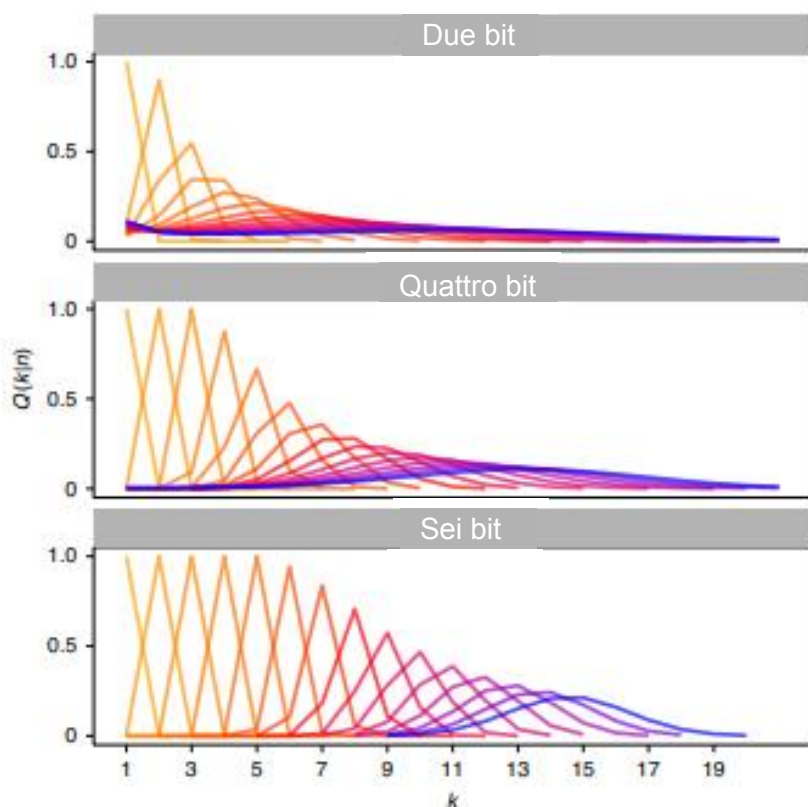


fig. 2 Modello della probabilità di codifica a posteriori con oggetti di numerosità k (asse delle ascisse) da 1 a 15, indicate con colori differenti. Le tre condizioni qui rappresentate differiscono per la quantità di informazioni visive disponibili espresse in bit. La quantità di informazioni necessarie per rappresentare una data numerosità è tanto maggiore quanto più questa è elevata. Minori sono i bit disponibili e più significativo sarà il bias di sottostima osservato, arrivando alla completa mancanza di codifica. Sull'asse delle ordinate è rappresentata la probabilità $Q(k|n)$ che il soggetto rappresenti un numero n di oggetti con la numerosità interna k , la quale è massima per numerosità inferiori a 4 per poi assumere progressivamente una distribuzione Gaussiana che segue la legge di Weber.

Il modello propone inoltre un'integrazione coerente dell'influenza delle caratteristiche visuo-spaziali degli stimoli ipotizzando che regolarità spaziali, maggiormente frequenti in ambienti ecologici, diminuiscano le risorse necessarie per l'elaborazione dei relativi stimoli a livello del sistema visivo. Questa ipotesi è quindi in linea con la concettualizzazione della VWM come funzione in grado allocare risorse cognitive in maniera flessibile e continuativa (Brady, Störmer & Alvarez, 2016). Cheyette e Piantadosi interpretano le ridotte capacità di subitizzazione di bambini e altre specie animali in termini di minor disponibilità di risorse in memoria di lavoro e fa quindi dipendere il limite di risorse soggettivo, oltre il quale il soggetto passa dal subitizing alla stima approssimativa, dalla relativa capacità di VWM. Questo modello è particolarmente rilevante perché è l'unico che integra i limiti di elaborazione neurale con le caratteristiche della subitizzazione e delle stime approssimative ed evidenzia una possibile sovrapposizione tra discontinuità nei comportamenti osservati e nei sistemi di elaborazione sottostanti.

3.2. Approximate Number System

L'Approximate Number System è il sistema di elaborazione sottostante al senso del numero che permette una rappresentazione astratta, flessibile e approssimativa della numerosità di un insieme di stimoli.

Attraverso l'interazione con altre funzioni cognitive permette, oltre a stimare, di generare una serie di tracce in memoria a breve e lungo termine, raggrupparle, manipolarle per eseguire operazioni matematiche elementari, confrontarle e applicare etichette verbali. L'ANS è presente fin dalla nascita e le prime differenze individuali cominciano ad emergere già a partire dal sesto mese (Starr, Libertus & Brannon, 2013), sviluppandosi secondo l'influenza di fattori genetici (Tosto et al., 2014), ambientali (in particolare l'educazione, si veda Piazza, Pica, Izard, Spelke e Dehaene, 2013) e altri di natura ancora non chiaramente definita. Sembra inoltre costituire il fondamento della rappresentazione simbolica del numero e supporta l'apprendimento di pensiero e abilità matematiche (VanMarcke, Chu, Li & Geary, 2014), permettendo di rappresentare le relazioni tra grandezze numeriche (Lyons & Beilock, 2011) e funzionando come sistema di detezione degli errori (Feigenson, Libertus & Halberda, 2013).

Come accennato in precedenza, l'accuratezza soggettiva delle stime a carico dell'ANS, ossia l'Acuità Numerica, viene stimata attraverso la Frazione di Weber (indicata con ω), ossia la misura soggettiva del minor rapporto possibile tra due quantità dato il quale queste sono discriminabili con una data accuratezza (generalmente fissata al 75%, valore di Y in figura 3b, come indicatore della "Just Noticeable Difference"). Questa si esprime matematicamente come un valore soggettivo per cui la numerosità di un dato stimolo va moltiplicata per ottenere di quante unità va aumentata affinché sia distinguibile da uno stimolo di pari numerosità con un'accuratezza media del 75% (eg. se abbiamo un soggetto con $\omega = 0.0125$ affinché questo riesca a distinguere uno stimolo di 16 punti da un altro con un'accuratezza del 75% quest'ultimo dovrà contare almeno $16 + (16 \times 0.0125) = 18$ unità). Di conseguenza, determina matematicamente il rapporto tra le due numerosità necessario affinché siano discriminabili con la data accuratezza.

Studi più recenti hanno tuttavia riconcettualizzato la ω come stima della variabilità intrinseca ai pattern di attivazione neurale osservabili in risposta ad una numerosità. Se si ipotizza che l'ANS rappresenti le numerosità seguendo una serie di distribuzioni Gaussiane che si sviluppano lungo la linea dei numeri, la frazione di Weber è il fattore scalare che spiega l'aumento della varianza delle stime in funzione dell'aumento della numerosità stimata. In altre parole, la ω spiega matematicamente il calo dell'accuratezza nelle stime e della confidenza interna e l'aumento dei tempi di reazione dovuti alla

maggior sovrapposizione delle rappresentazioni di numerosità elevate. Più il numero è alto minore è il picco di attivazione e maggiore è la riposta di neuroni deputati alla rappresentazione dei numeri prossimi ad esso (Dehaene, 1997; Piazza et al., 2004).

Questo si esprime matematicamente attraverso l'equazione $SD_n = x_n \cdot \omega$ (con SD_n deviazione standard della Gaussiana relativa alla rappresentazione di una data numerosità e x_n media dei valori della relativa rappresentazione).

In quest'ottica la ω è quindi un indice della precisione (o confidenza) della rappresentazione approssimativa della numerosità di un soggetto piuttosto che un semplice indicatore della soglia di discriminabilità. Uno dei punti di forza di questa ipotesi è il riuscire a spiegare le

prestazioni osservate utilizzando una tendenza di funzionamento neurale piuttosto diffusa a livello corticale e subcorticale (si vedano ad esempio Moser, Kropff & Moser, 2008; Cantlon, Platt & Brannon, 2009). La discriminazione di molte altre grandezze (eg. rumorosità degli stimoli uditivi e luminosità degli stimoli visivi) dipende infatti da schemi di codifica caratterizzati da variabilità scalare e basati sul livello di confidenza interna. Inoltre, l'interpretazione categorica della frazione di Weber è eccessivamente semplicistica, sperimentalmente non si osserva un cambiamento netto di performance per rapporti tra numerosità sopra e sotto quelli definiti dalla ω (Piazza et al., 2010; Halberda, Wilmer, Naiman & Dumoulin, 2012). I soggetti non acquisiscono automaticamente la capacità di distinguere le numerosità: quello che cambia non è il successo o meno nel distinguere i due stimoli, ma piuttosto il numero di prove necessarie per osservare differenze statisticamente significative tra le due condizioni. Questa concezione della frazione di Weber acquista ancora più importanza nel confronto tra le ω di diversi soggetti perché è considerato non più un semplice indicatore di una soglia di accuratezza categorica e soggettiva definita in maniera arbitraria, ma della precisione dell'ANS dell'individuo. Un valore più basso di ω corrisponde infatti ad una Gaussiana più stretta, miglior discriminazione e un segnale neurale meno rumoroso. Il confronto tra acuità numeriche rappresentate come funzione scalare dell'attivazione neurale e funzione logaritmica dell'accuratezza è in definitiva molto più informativo rispetto al semplice confronto dei valori di ω interpretati come soglia soggettiva di discriminazione tra numerosità.

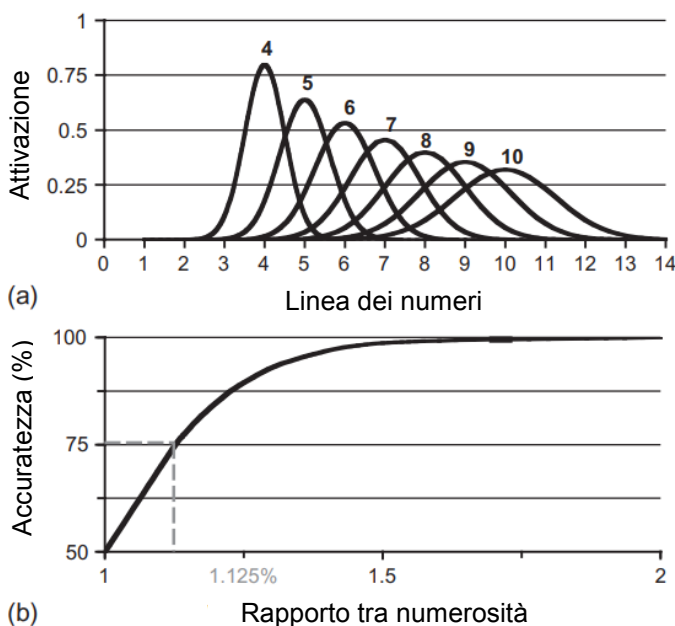


fig. 3 Modelli di funzionamento dell'ANS. a, Modello lineare che rappresenta la variabilità scalare dell'attività neurale in risposta alla numerosità elaborata come serie di Gaussiane equidistanti. b, Modello logaritmico che descrive l'aumento dell'accuratezza della discriminazione in funzione del rapporto tra numerosità.

La funzionalità e i limiti delle nostre capacità di matematiche sono strettamente legate alle caratteristiche neurologiche e strutturali del nostro cervello. Ogni operazione di rappresentazione, stima, approssimazione, trasformazione, confronto, numerazione e calcolo, fino alla cognizione di costrutti matematici più astratti, dipende dall'attività coerente e specializzata di un ampio network di circuiti corticali. Essendo il nostro cervello rimasto biologicamente invariato dalla comparsa dell'homo sapiens, siamo sprovvisti di unità di elaborazione specifiche per numeri e ragionamenti matematici complessi, e si rende quindi necessario il reclutamento e in alcuni casi la specializzazione di circuiti neurali alternativi. Sono tuttavia presenti solide evidenze teoriche e sperimentali a sostegno dell'idea che la numerosità sia considerabile una dimensione fondamentale alla percezione dell'ambiente circostante che recluta in maniera relativamente stabile una serie di circuiti dedicati alla sua elaborazione.

Come anticipato nel paragrafo 3.1.1., aree parietali e in particolare la parte orizzontale del solco intraparietale (hIPS) sembrano costituire il centro del substrato neurale sottostante l'ANS e sede dei neuroni deputati alla codifica di specifiche numerosità (Nieder & Miller, 2004). Quest'area mostra infatti una consistente attivazione sovra-modale agli stimoli numerici e pattern di attivazione coerenti con l'effetto distanza e grandezza osservati a livello comportamentale. Lesioni in quest'area sono associate alla discalculia ed è plausibilmente la sede in cui avviene l'interazione tra informazioni di natura numerica e percettiva. L'IPS sembra essere parte di un circuito frontoparietale più ampio e fortemente lateralizzato a destra che include aree premotorie e della corteccia frontale dorsolaterale, le quali avrebbero la funzione di accumulare le informazioni relative alla numerosità in memoria di lavoro per mantenerle attive e permettere il confronto (coerente con quanto accade per altre funzioni cognitive, si vedano Coull & Nobre, 1998; Jonides et al., 1998). L'attività sovra-modale di questo circuito rispecchia l'idea del sistema di rappresentazione astratto che è alla base dei modelli ortodossi dell'ANS (Piazza, Mechelli, Price & Butterworth, 2006).

Sempre maggiore attenzione viene tuttavia dedicata al ruolo di aree visive deputate all'elaborazione precoce nella prima codifica di informazioni numeriche (Fornaciai, Brannon, Woldorff, & Park, 2017; Fornaciai & Park, 2017; Park, DeWind, Woldorff, & Brannon, 2016). Questi studi hanno mostrato tramite EEG come attività in risposta alla numerosità sia presente da 75 ms dopo la presentazione dello stimolo in V2 e V3 e sono supportati da evidenze di risonanza magnetica funzionale di attivazioni nel giro occipitale inferiore e più in generale nelle aree occipitali (Roggerman, Santens, Fias & Verguts, 2011; Cavdaroglu, Katz & Knops, 2015). Se dal punto di vista dell'elaborazione visiva la percezione di numerosità si basa su unità definite dalle proprietà topologiche dello stimolo (He, Zhou, Zhou, He & Chen, 2015), l'attività di queste aree non si può tuttavia definire sufficiente alla codifica sensoriale della numerosità perché non riflette in modo consistente queste proprietà. Attraverso l'utilizzo della illusione di connessione (effetto per il quale la numerosità di un insieme di punti è fortemente sottostimata se alcuni di questi sono collegati a coppie da segmenti) in compiti di visualizzazione passiva è stato dimostrato che l'attività di

queste aree non è soggetta a questo effetto e non è quindi modulata dalle caratteristiche topologiche degli stimoli. I pattern di risposta mostrano una forte dissociazione tra l'attività che riflette la numerosità (contrasto tra 16 e 32 item) e quella che riflette la presenza o meno dell'illusione di connessione: quest'ultima è presente solo tardivamente (150 ms) e solo in V3. Sembra quindi che l'elaborazione precoce (<100 ms) in queste aree dipenda da un'attivazione feedforward e che la prima rappresentazione visiva cosciente della numerosità sia il risultato di una seconda elaborazione più tardiva (150 ms) in V3. Questa seconda elaborazione è modulata dall'attività di circuiti rientranti (coerentemente con quanto osservato per processi percettivi simili, si veda ad esempio Fahrenfort et al., 2007) che originano dall'interazione di aree visive di medio livello presenti nel dorsal e ventral stream come V3A, V4 e la corteccia occipito-laterale (Fornaciai & Park, 2018). Si ipotizza che questa seconda elaborazione sia necessaria al processo di estrazione della numerosità pura corrispondente all'attività occipitoparietale che si osserva circa 185 ms dopo la presentazione dello stimolo (Park, DeWind, Woldorff & Brannon, 2016). La mancanza di attività parietale in assenza di compiti espliciti, già osservata in studi simili (DeWind, Park, Woldorff, & Brannon, 2018), supporta ulteriormente l'ipotesi che il coinvolgimento di queste aree sia, almeno in parte, subordinato alla necessità di processi decisionali legati alle operazioni di confronto. La percezione della numerosità sembra quindi possa avvenire direttamente nel sistema visivo e senza processare informazioni relative alle grandezze fisiche.

L'analisi dei correlati neurali del senso del numero permette inoltre di approfondire la questione del ruolo delle caratteristiche fisiche degli stimoli. È noto che nella corteccia parietale sia presente un certo livello di sovrapposizione tra le aree deputate all'elaborazione delle informazioni relative alla mappatura topografica della numerosità e quella deputate all'estrazione di grandezze continue (Dormal, Andres & Presenti, 2008; Bueti & Walsh, 2009), tuttavia si sono osservati popolazioni e pattern di sintonizzazione differenti in risposta alla manipolazione selettiva di ciascuna dimensione che hanno portato a ipotizzare l'esistenza di differenti meccanismi di elaborazione (Harvey, Fracasso, Petridou & Dumoulin, 2015; Harvey & Dumoulin, 2017).

Sviluppi importanti a questo riguardo sono emersi da un recente studio con fMRI di Castaldi, Piazza, Dehaene, Vignaud e Eger (2019,) i quali hanno osservato la presenza di un meccanismo neurale direttamente sensibile alla numerosità nel dorsal visual stream anche tenendo conto simultaneamente dell'effetto di tutte le caratteristiche percettive dello stimolo. L'attivazione di queste aree è risultata inoltre selettivamente amplificata manipolando l'attenzione impiegata sulla dimensione numerica, confermando la specificità del circuito per la codifica di numerosità pura. Per le dimensioni fisiche, seppur individuate precocemente nelle aree visive e rese disponibili in parallelo con la numerosità, il relativo livello di informazioni disponibili rimane inalterato qualora i soggetti si aspettino informazioni di natura numerica. Questi risultati supportano quindi l'ipotesi di un meccanismo diffuso che estrae direttamente la numerosità e lascia aperta la questione su quale sia il livello di elaborazione da cui dipende l'influenza

degli elementi percettivi sulla stima di numerosità. È interessante osservare che l'incremento di attivazione è stato registrato nelle regioni occipitali intermedie come V3 e V7 e parietali come IPS mediale e laterale-inferiore. Mentre la porzione mediale sembra essere coinvolta nei circuiti di mappatura visiva, l'attività laterale e inferiore si ipotizza sia maggiormente legata alle operazioni matematiche di base. L'attività delle aree visive primarie V1, V2 e V3 è rimasta inalterata dallo spostamento dell'attenzione verso la dimensione numerica. Il coinvolgimento delle aree parietali sembra quindi osservabile anche senza la necessità di prendere decisioni e ulteriori indagini sono necessarie per giungere a conclusioni certe sulla questione. Questi risultati sono inconsistenti con le evidenze di una codifica della numerosità in aree intraparietali a livello del singolo neurone indipendente dal compito nei macachi e nell'uomo (Nieder & Miller, 2004). Un modello multi-fase, in cui le informazioni sulla numerosità vengono estratte con modalità diverse in diversi livelli del dorsal stream (gerarchia di aree che ricevono in maniera indipendente proiezioni dalla corteccia visiva primaria la cui attività coordinata permette l'elaborazione di informazioni visuo-spaziali di alto livello), potrebbe essere il più adeguato a spiegare i risultati di Castaldi e colleghi. Gli autori ipotizzano che, mentre l'attività in corteccia visiva e occipitoparietale riflette la codifica grezza e basata sulla mappatura degli stimoli, le aree intraparietali trasformano progressivamente questa in una codifica operata a livello del singolo neurone, la quale costituisce la base per stime e confronti di numerosità. Questa ipotesi è coerente con evidenze per cui le performance in compiti di discriminazione correlano con l'attività intraparietale ma non con quella di aree di elaborazione più precoce (Lasne et al., 2019).

Anche studi con EEG hanno portato importanti evidenze a sostegno dell'esistenza nella corteccia visiva di un meccanismo in grado di estrarre precocemente la numerosità pura. Van Rinsveld e colleghi (2020), hanno utilizzato un paradigma di visualizzazione passiva di stimoli interrotti periodicamente da uno stimolo deviante in una sola dimensione (numerosità, area totale, grandezza dei singoli punti, perimetro e densità). Ciò ha permesso di isolare la risposta neurale alla variazione di una sola specifica dimensione evidenziando come il cervello discrimini spontaneamente i cambiamenti di numerosità in modo analogo e indipendente alle altre caratteristiche percettive. Coerentemente con quanto riportato da Park e colleghi e discusso nel paragrafo precedente, le risposte emergono principalmente nelle aree occipitali e sono temporalmente molto precoci (>100 ms). Questi risultati supportano ulteriormente l'ipotesi che il processo di sommazione avvenga direttamente nella corteccia visiva mentre l'eventuale influenza di informazioni sensoriali (sia essa interpretata come interferenza da normalizzare o come informazioni da integrare per una stima più efficace) sia legata a processi tardivi e di natura strategica che avvengono in aree parietali e frontali e non dipenda da meccanismi percettivi.

Un ulteriore fondamentale contributo per comprendere il funzionamento della rappresentazione della numerosità viene dagli studi sui meccanismi di regolazione neurale, il cui legame con la percezione di

quantità in particolare è più che consolidato (Nieder & Dehaene, 2009; Kersey & Cantlon, 2017) e fonda sull'organizzazione topografica dei neuroni della corteccia visiva. Questi neuroni mostrano pattern di attivazione specifici per una determinata numerosità (e per le numerosità vicine, con una sovrapposizione che aumenta all'aumentare della numerosità) descrivibili con una funzione Gaussiana logaritmica. Oltre a fornire una spiegazione funzionale per le differenze di performance tra condizioni di stima e subitizzazione, lo studio della sintonizzazione neurale aiuta a comprendere i fenomeni di adattamento per i quali l'esposizione a numerosità basse porta alla sovrastima di una numerosità presentata successivamente (e viceversa). La ripetuta stimolazione porta ad una soppressione della risposta neurale proporzionale alla preferenza del neurone, perciò la codifica dello stimolo successivo sarà caratterizzata da un contributo inferiore da parte della popolazione adibita alla codifica di numerosità vicine a quella precedentemente esposta, causando un bias di stima in direzione opposta (questo spiega anche perché in range di subitizzazione i fenomeni di adattamento abbiamo un effetto così debole sulla performance). L'organizzazione topografica relativa alla codifica numerica viene quindi alterata da questo fenomeno in maniera analoga alla percezione.

Malgrado diversi autori ipotizzino l'esistenza di una base neurale comune per l'elaborazione di tutte le grandezze (Walsh, 2003; Bonn & Cantlon, 2017), se si dissocia l'osservazione di attività nelle stesse aree dall'effettiva codifica neurale, emerge un certo livello di specificità per ogni dimensione. La maggior parte dei neuroni sembra rispondere solamente ad una quantità (Marcos et al., 2017), e anche le cellule sintonizzate su più dimensioni mostrano pattern diversi e indipendenti per ciascuna di esse. Queste ultime sembrano costituire il substrato responsabile della sovrapposizione osservata in risposta a diverse quantità e potrebbero fornire la base funzionale per gli effetti di interazione delle caratteristiche fisiche sulle stime di numerosità che si osservano a livello comportamentale. Questa influenza non sarebbe quindi da attribuire a una codifica comune, quanto alla presenza di strutture colonnari e laminari di neuroni che si sintonizzano in maniera indipendente all'interno delle organizzazioni topografiche (Tsouli et al., 2022).

3.2.1. Modelli Ortodossi dell'Approximate Number System

I modelli cosiddetti ortodossi o diretti dell'ANS si basano sull'ipotesi che sia un sistema dominio-specifico specializzato ad estrarre numerosità pure non inferite da altre grandezze dello stimolo. Secondo questo approccio l'ANS genera rappresentazioni astratte del numero, ossia basate solo sulla grandezza numerica. Le evidenze a supporto di questa ipotesi sono numerose e derivano da ambiti di indagine differenti.

Una prima serie di evidenze riguardano la natura sovra-modale delle rappresentazioni generate, evidenti ad esempio dall'accoppiamento spontaneo di numerosità presentate visivamente e uditivamente osservato nei neonati e dalla capacità di confrontare e manipolare numerosità estratte da domini differenti. Sono inoltre stati osservati fenomeni di adattamento cross-modali, per i quali la visualizzazione passiva di

quantità visive causa decremento di attivazione anche in risposta a stimoli uditivi e viceversa. Altre evidenze a favore dell'ipotesi ortodossa si basano sull'interpretazione dell'effetto di congruenza inversa (si registrano risposte più veloci e accurate in compiti di stima o di confronto quando la numerosità degli stimoli varia in modo inversamente proporzionale ad altre caratteristiche fisiche come ad esempio l'area totale occupata dagli stimoli) in termini di competizione tra sistemi che elaborano informazioni di natura differente. Sono inoltre presenti solide evidenze di natura neurofisiologica che validano questo punto di vista: informazioni numeriche e non numeriche degli stimoli sono codificate da reti neurali distinte che competono anche a livello di selezione della risposta (Kadosh, Kadosh, Kaas, Henik & Goebel, 2007). Studi di questo tipo hanno inoltre mostrato come aree di elaborazione precoce appartenenti al network di processamento delle informazioni visive sono sensibili a cambiamenti di numerosità indipendentemente da altre caratteristiche fisiche. Anche dal punto di vista del neurosviluppo, i miglioramenti dell'acuità numerica conseguenti ai processi di maturazione cerebrale sono indipendenti dalle altre dimensioni fisiche (Odic, 2017).

Un recentissimo studio di neuroimmagine di Gennari, Dehaene, Valera e Dehaene-Lambertz (2023), ha inoltre dimostrato che, contrariamente all'ipotesi per cui le stime di numerosità diventano indipendenti dalle caratteristiche fisiche degli stimoli solo in età adulta (Rousselle, Palmers & Noël, 2004; Aulet & Lourenco, 2021, 2023), bambini di 3 mesi codificano le informazioni numeriche separatamente dalle altre grandezze in maniera automatica e preattentiva anche a fronte di stimolazioni ricche e complesse. Questi risultati sono particolarmente significativi perché smentiscono l'interpretazione dell'integrazione cross-modale delle informazioni numeriche come conseguenza di un sistema generalizzato di rappresentazione delle grandezze a favore di un sistema sovra-modale di estrazione di numerosità pura. Non sono ancora presenti evidenze analoghe in soggetti adulti, tuttavia la natura sovra-modale dell'elaborazione e la natura basilare e la specificità per le caratteristiche spaziali dei meccanismi codifica neurale fanno ipotizzare che la natura del sistema si mantenga in età adulta.

Il primo vero e propriomodello di riferimento per il funzionamento dell'ANS è stato delineato da Deheane (1997) e ipotizza che ad una prima fase di processamento delle informazioni sensoriali in cui tutte le dimensioni sono confuse, si passi ad una fase di normalizzazione nella quale le informazioni sensoriali vengono eliminate. Le informazioni relative alla numerosità vengono e estratte e ritenute in un sotto-sistema definito "accumulatore". La natura approssimativa delle stime è legata al livello di incertezza intrinseca alla codifica di ogni stimolo (interpretata nel modello come interferenza delle informazioni sensoriali non eliminate), perciò maggiori sono gli stimoli presenti nell'accumulatore, meno precisa sarà la stima complessiva.

Gli altri principali modelli ortodossi dell'ANS sono quello contenuto nel modello a due sistemi di Feigenson e colleghi, basato sul modello di Dehaene e già ampiamente analizzato nel paragrafo 3.1.1, e il modello unificato di Cantlon, Platt e Brannon (2009), secondo i quali l'ANS opera attraverso un

meccanismo che rappresenta sia la numerosità che le altre grandezze. Viene considerato un modello ortodosso perché ipotizza che l'ANS, seppur non sia dominio-specifico, estragga la numerosità pura e non influenzata dalle altre grandezze.

3.2.2. Modelli Non Ortodossi dell'Approximate Number System

I principali limiti dei modelli ortodossi sono legati all'impossibilità di escludere completamente l'influenza delle grandezze fisiche degli stimoli all'interno dei paradigmi utilizzati. Leibovich e Henik (2013) sono stati i primi autori a concludere che fosse impossibile creare due set di stimoli che differiscono solo per la loro numerosità, e una lunga serie di critiche sono state mosse nei confronti dei principali metodi di manipolazione delle grandezze continue per minimizzarne l'effetto sulle performance dei compiti di stima (per una revisione si veda Leibovich, Katzin, Harel & Henik, 2017). In particolare, gli autori hanno osservato come queste manipolazioni tendano a basarsi sull'assunto che se le caratteristiche fisiche sono irrilevanti per il compito e non correlano con la numerosità allora non influenzano la performance, tuttavia diversi studi dimostrano che questa assunzione è errata (Cantrell, Boyer, Cordes & Smith, 2015; Gebuis & Reynvoet, 2012). Sono infatti numerosi i casi di evidenze contrastanti nell'indagine degli stessi fenomeni. Si evidenzia inoltre come nei compiti di confronto tra numerosità le performance risultino fortemente dipendenti dal metodo di controbilanciamento utilizzato (Clayton, Gilmore & Inglis, 2015; Smets, Sasanguie, Szucs & Reynvoet, 2015). L'esistenza di una fase di normalizzazione o più in generale di un meccanismo in grado di eliminare l'influenza delle dimensioni continue permettendo l'estrazione della numerosità pura è stato quindi fortemente messo in discussione dal punto di vista teorico e dei relativi paradigmi sperimentali utilizzati. I modelli ortodossi lasciano inoltre aperto l'interrogativo sul perché dovrebbe esistere un meccanismo che estrae numerosità pura se rimane inevitabilmente influenzato dalle altre dimensioni fisiche.

Questa serie di evidenze ha portato allo sviluppo di una serie di modelli basati sull'ipotesi che l'ANS non sia un meccanismo che permette di estrarre la numerosità pura, quanto piuttosto un sistema il cui funzionamento fonda sull'interazione tra informazioni numeriche e grandezze fisiche. Essendo la correlazione tra queste quasi sempre presente in natura, è lecito ipotizzare che la stima di numerosità si basi su un meccanismo olistico che processa automaticamente entrambi i tipi di informazione piuttosto che su un meccanismo elabora solo una dimensione discreta ignorando tutte le caratteristiche fisiche continue dello stimolo.

Uno dei primi modelli non ortodossi o indiretti è contenuto nel già citato studio di Leibovich e Henik, secondo i quali la capacità di rappresentare, stimare e confrontare grandezze fisiche, ma non la numerosità, è innata (si vedano anche Gebuis & Gevers, 2011; Gebuis & Reynvoet, 2012). Il senso del numero e il concetto di numerosità si sviluppa solo attraverso l'esperienza e il progressivo consolidarsi dell'associazione tra dimensioni (Leibovich & Henik, 2013). Questa serie di ipotesi ed osservazioni si è

concretizzata in un modello teorico vero e proprio, secondo il quale l'ANS costituisce, assieme all'OTS, un sottosistema deputato al processamento non simbolico delle grandezze discrete e parte di un sistema sovraordinato chiamato Magnitude Processing System (o MPS) (Leibovich & Henik, 2014). L'MPS è responsabile dell'elaborazione di tutte le grandezze e si sviluppa attraverso due sottosistemi che operano in parallelo, uno finalizzato all'elaborazione delle caratteristiche continue e uno delle caratteristiche discrete, a sua volta suddiviso in processi simbolici e non. I due principali sottosistemi sono fortemente interdipendenti, e in particolare si ipotizza che le informazioni in entrata al modulo per l'elaborazione non simbolica derivino dall'interazione tra caratteristiche continue e discrete.

In contemporanea, Cantrell e Smith (2013) hanno proposto un modello basato sulla Signal Clarity Theory. Partendo dall'assunto che i soggetti si focalizzano su una tra le dimensioni potenzialmente rilevanti per la rappresentazione di uno stimolo (forma, colore, estensione, densità, numerosità, ecc) in base a quale tra queste è più facilmente estraibile ed è più stabilmente presente durante il compito, gli autori ipotizzano che l'influenza di dimensioni continue sulla stima numerica dipenda da condizioni in cui la chiarezza del segnale numerico è debole, soprattutto in presenza di dimensione fisiche che mostrano una forte covarianza con la numerosità.

La Sensory-Integration Theory (Gebuis, Kadosh & Gevers, 2016) è un modello non ortodosso che sottende un approccio profondamente differente, per il quale le informazioni estratte dalle dimensioni continue non sono in competizione con quelle di natura numerica ma vengono invece integrate dall'ANS nel processo di stima, con un peso proporzionale alla loro rilevanza nella scena visiva. In questo modello l'ANS non produce come output una rappresentazione astratta del numero, perché influenzata da altri fattori oltre alla numerosità. Per gli autori le proprietà fisiche si confondono con la numerosità e contribuiscono alla bontà delle operazioni di confronto piuttosto che essere escluse per poter estrarre la numerosità come teorizzato nei modelli ortodossi. Il modello è in grado di spiegare efficacemente sia l'effetto incongruenza, sia i due effetti tipicamente associati all'attività dell'ANS di cui abbiamo discusso nel paragrafo 3.1.1. L'osservazione dell'effetto distanza è infatti spiegabile se si considera che differenze fisiche maggiori sono più facilmente rilevabili, hanno un peso maggiore nel determinare la risposta e correlano sistematicamente con la distanza numerica, mentre l'effetto grandezza è spiegabile dall'aumento di informazioni sensoriali in entrata che rallenta l'elaborazione.

Il modello che nasce dalla sopracitata revisione di Leibovich, Katzin, Harel & Henik (2017) parte dall'osservazione di come la correlazione tra numerosità e grandezze fisiche sia, in contesti ecologici, tutt'altro che perfetta. Ipotizzano quindi che anche meccanismi inibitori e di controllo cognitivo siano coinvolti nel processo di integrazione tra le differenti dimensioni qualora la correlazione venga violata. Per quanto sia noto che il controllo cognitivo correla con abilità matematiche (Bull, Espy & Wiebe, 2008), il suo ruolo è difficilmente indagabile a causa dell'impossibilità di dissociare sperimentalmente acuità numerica e controllo cognitivo. In particolare risulta impossibile separare l'effetto sulle performance di

stima dell'abilità di discriminare tra numerosità molto simili e l'effetto dovuto alla capacità di inibire grandezze fisiche irrilevanti o distraenti. L'effetto incongruenza si riflette infatti anche sulla frazione di Weber, la quale è più alta quando dimensioni fisiche e numerosità sono anti-correlate (Tokita & Ishiguchi, 2013). Al contempo, come abbiamo visto, gli autori ritengono impossibile essere certi che la discriminazione di basata sulla numerosità in condizioni di congruenza. Questa indissociabilità si riflette anche a livello neurofunzionale: diverse aree del network frontoparietale sono coinvolte sia nel controllo cognitivo che nell'elaborazione di grandezze continue (Brass et al., 2005). Lo stesso si osserva analizzando l'attività del giro frontale inferiore, associata sia all'elaborazione di numerosità sia al controllo di ordine superiore osservabile solo durante compiti di comparazione di numerosità (Cavdaroglu, Katz & Knops, 2015). Anche l'attività dell'IPS sembra emergere più distintamente confrontando l'attivazione di prove congruenti e incongruenti (Leibovich & Ansari, 2016). Il modello proposto si basa su un sistema generale di elaborazione delle grandezze e ipotizza il senso del numero emerga tramite apprendimento statistico della correlazione tra numerosità e grandezze fisiche tramite la mediazione di una serie di abilità cognitive non presenti alla nascita tra cui individuazione, controllo cognitivo e linguaggio.

Un ultimo modello alternativo particolarmente interessante è quello teorizzato da Pomè, Anobile Cecchini e Burr (2019), basato su una serie di evidenze che mettono in discussione la validità della legge di Weber per descrivere le stime operate dall'ANS. Gli autori hanno infatti osservato pattern di risposte in cui il coefficiente di variazione delle rappresentazioni di numerosità ($CV = SD_n/x_n$, il quale corrisponde a ω quando le performance seguono la legge di Weber) non è sempre costante. Mentre la stima di numerosità di stimoli presentati nel campo visivo in maniera distanziata tende a seguire la legge di Weber, questo non avviene qualora un meccanismo basato sulla texture density, ossia la densità apparente di una configurazione di elementi insegregabili, subentra in risposta a configurazioni con densità elevata. In particolare, superata una certa densità (0.25 punti per angolo visivo quadrato, si veda Anobile, Cicchini & Burr, 2014) la ω smette di essere costante e inizia a diminuire in maniera proporzionale alla radice quadrata della numerosità (per una revisione di studi con risultati simili si veda Testolin & McClelland, 2021). In questo secondo meccanismo la soglia di discriminabilità non aumenta più in maniera direttamente proporzionale alla numerosità, ma alla sua radice quadrata. Coerentemente, gli autori del modello hanno osservato un pattern analogo anche nei tempi di reazione, i quali, dopo un graduale crescita una volta usciti dal range di subitizzazione, ricominciano a diminuire superata la soglia sopra individuata mostrando una buona correlazione con il CV utilizzato. Sembra quindi che il risultato delle operazioni a carico dell'ANS non siano sempre descrivibili tramite la legge di Weber.

Il passaggio dal meccanismo che estrae la numerosità pura a quello basato sulla texture density sembrerebbe essere regolato dal livello di affollamento visivo. Questo è determinato da una serie di fattori tra cui il livello di eccentricità, la quale determina la forza della correlazione tra tempi di reazione e CV, e

se il transizionamento della scena avviene prima in periferia che nel centro del campo visivo (per un approfondimento si veda Anobile, Turi, Cicchini & Burr, 2015). L'approccio a due meccanismi riesce a conciliare i risultati apparentemente contrastanti che costituiscono il fondamento dei modelli alternativi fin ora esposti: entrambi operano fuori dal range di subitizzazione e l'uno o l'altro subentra in base a quale dimensione è più rilevante nello stimolo (Anobile, Cicchini & Burr 2014; Cicchini, Anobile & Burr 2016). Zimmermann e Fink (2016) hanno fornito importanti evidenze a sostegno dell'ipotesi su cui si basa il modello di Pomè e colleghi: la manipolazione della densità e dell'area totale degli stimoli (operata per adattamento visivo attraverso la presentazione di un disco di dimensione variabile prima di ogni trial) produce un forte effetto sulla performance di un compito di confronto tra numerosità per numerosità molto elevate (>100), mentre ha un effetto trascurabile nel confronto di numerosità inferiori a 50. Studi EEG hanno inoltre dimostrato che numerosità molto elevate elicitano pattern di risposte precoci (~ 100 ms) con una distribuzione temporale positiva più diffusa e meno lateralizzata rispetto a numerosità minori (Fornaciai & Park, 2017; Park, DeWind, Woldorff & Brannon, 2016). È importante sottolineare come i due meccanismi siano tutt'altro che indipendenti ed entrambi i sistemi operino in realtà per un range di numerosità molto più ampio.

4. Memoria di Lavoro Visiva e Acuità Numerica

La memoria di lavoro visiva è una funzione cognitiva la cui attività correla, come abbiamo visto, con una moltitudine di altre funzioni e abilità di carattere più o meno generale. Cercherò ora di riassumere prima gli spunti teorici e le più significative evidenze sperimentali a sostegno dell'ipotesi che l'ANS non rientri tra i meccanismi funzionalmente mediati dalla VWM e poi quelli a sostegno dell'ipotesi opposta, per la quale la VWM ha un ruolo rilevante nella stima di numerosità..

4.1. Evidenze a sostegno della dissociazione tra Acuità Numerica e Memoria di Lavoro Visuo-spaziale

Quanto segue è una rassegna delle evidenze presenti in letteratura a favore dell'ipotesi che la memoria di lavoro visuo-spaziale non svolga un ruolo nell'elaborazione delle informazioni numeriche già affrontate nel dettaglio in questa tesi nel capitolo 3. Sono qui riassunte per fornire una più chiara visione d'insieme e facilitare il procedimento dialettico di questo capitolo.

Una prima prova fondamentale a sostegno dell'ipotesi che la memoria di lavoro visuo-spaziale non abbia un ruolo nei processi di stima di numerosità elevate risiede nella natura stessa dell'ANS, il quale è un meccanismo presente dalla nascita che estrae ed elabora la numerosità pura, una dimensione sovramodale che spesso correla con altre grandezze fisiche, ma non necessariamente visive (Gennari, Dehaene, Valera & Dehaene-Lambertz, 2023). L'attivazione che si registra in risposta a manipolazioni di

informazioni numeriche in bambini di 3 mesi è selettiva, automatica e preattentiva.

A sostegno dell'ipotesi che la natura preattentiva di questo meccanismo permanga anche in età adulta sono presenti una serie di evidenze da studi di EEG. L'elaborazione precoce delle informazioni numeriche in corteccia sensoriale avviene in un tempo troppo veloce per il dispiegamento dell'attenzione e il coinvolgimento delle aree parietali nel processo sembra essere subordinato alle richieste di compiti espliciti (DeWind, Park, Woldorff, & Brannon, 2018; Fornaciai, Brannon, Woldorff, & Park, 2017; Park, DeWind, Woldorff, & Brannon, 2016). Simili pattern di attivazione precoce sono stati osservati in aree occipitali anche attraverso paradigmi di visualizzazione passiva (Van Rinsveld et al., 2020).

Anche studi con la risonanza magnetica funzionale hanno apportato contributi importanti all'ipotesi di circuiti indipendenti dall'azione della VWM. È stata infatti osservata la presenza di attività sensibile selettivamente alla numerosità lungo il dorsal stream che risponde selettivamente alle manipolazioni dell'attenzione della dimensione numerica (Castaldi, Piazza, Dehaene, Vignaud & Eger, 2019).

Si osserva inoltre l'elaborazione di numerosità inferiori a 4 da parte dell'ANS invece che dall'OTS in situazioni di mancanza di risorse attentive sia a livello di performance (Burr et al., 2011) che di risposta neurale (Hyde & Wood, 2011). Coerentemente, diversi studi hanno evidenziato come lo svolgimento in parallelo di compiti di WM interferisca con le stime di numerosità piccole operate dall'OTS ma non di numerosità elevate (Xu & Liu, 2008; Burr et al., 2010).

Anche in corteccia parietale, nella quale esiste una significativa sovrapposizione tra le aree deputate all'elaborazione numerica e quelle deputate all'elaborazione delle altre dimensioni fisiche, si osserva attività relativa a popolazioni e pattern di sintonizzazione differenti (Harvey, Fracasso, Petridou & Dumoulin, 2015; Harvey & Dumouli, 2017).

Il funzionamento di pazienti discalculi, generalmente considerato una delle principali evidenze a supporto di una sovrapposizione tra VWM e ANS, ad una più approfondita analisi si osserva come i due contribuiscano in maniera indipendente ai deficit mostrati e spieghino porzioni della varianza diverse (DeCarli et al., 2020).

Infine, dal punto di vista teorico, i vantaggi di possedere un sistema in grado di codificare la numerosità pura sono innegabili e riguardano la flessibilità che caratterizza una rappresentazione astratta e indipendente da stato attentivo, modalità sensoriale e caratteristiche spaziali e temporali dello stimolo. Queste evidenze portano quindi ad ipotizzare le informazioni numeriche come relative ad una dimensione di base che contribuisce in maniera indipendente a costruzione della rappresentazione dell'ambiente.

4.2. Evidenze a sostegno di un ruolo della Memoria di Lavoro Visuo-spaziale nelle stime numeriche

In letteratura sono presenti anche una serie di evidenze che contrastano l'idea di una possibile dissociazione funzionale tra i due costrutti. Queste sono riconducibili ad un'azione flessibile della VWM

di controllo superiore e di mediazione dell'effetto delle caratteristiche visuo-spaziali degli stimoli. Se è vero che i deficit pazienti discalculi mostrano contributi indipendenti dai due meccanismi, è anche vero che mostrano performance peggiori quando le informazioni relative alle grandezze non numeriche sono più salienti solo in compiti di stima di numerosità (e non in compiti di stima di altre dimensioni fisiche, si veda Castaldi et al., 2018). Altre evidenze a sostegno di una sovrapposizione riguardano l'effetto congruenza e l'indissociabilità dell'attività dei due meccanismi che si osserva in alcune aree del network frontoparietale e il giro frontale inferiore, le quali mostrano attività consistente solo durante compiti di comparazione di numerosità. Anche l'attività dell'IPS risulta più evidente dal contrasto tra prove in cui le informazioni relative alle grandezze non numeriche sono congruenti e incongruenti. Inoltre, se è vero che nei compiti di stima si osserva attività feedforward precoce (<100 ms) nelle corteccie visive primarie modulata selettivamente dalla numerosità, è consolidato che questa attività non sia di per sé sufficiente a generare una rappresentazione finita, e sia necessaria la successiva elaborazione tramite circuiti rientranti di aree deputate all'elaborazione di altre caratteristiche visive lungo il dorsal stream (Fornaciai & Park, 2018).

Oltre a questa serie di evidenze indirette presenti nella letteratura scientifica, sono presenti almeno tre studi che portano solide evidenze sperimentali totalmente incompatibili con l'ipotesi di una dissociazione funzionale tra ANS e VWM. Il più significativo tra questi è un recente studio di Castaldi, Piazza e Eger (2021), secondo i quali le stime di numerosità pura fondano sul contributo della VWM per eliminare l'interferenza delle caratteristiche attraverso un meccanismo basato su risorse comuni tra i due sistemi. Partendo dalle osservazioni di una maggiore vulnerabilità all'interferenza di grandezze non numeriche in soggetti sani (DeWind, Adams, Platt & Brannon, 2015; Gebuis & Reynvoet, 2012) e discalculi (Castaldi et al., 2018; Piazza, De Feo, Panzeri & Dehaene, 2018) e dal coinvolgimento della VWM nella creazione di mappe di codifica basate sulla salienza delle informazioni relative alla posizione degli stimoli nei processi di subitizzazione, gli autori hanno utilizzato il paradigma di Castaldi e colleghi (2018) per indagare l'interferenza delle dimensioni fisiche. Questo paradigma prevede la somministrazione di un compito di discriminazione di numerosità e uno di change detection svolti prima da soli e poi in parallelo in doppio compito. Nelle due condizioni vengono valutate l'accuratezza della stima e il livello di interferenza di una dimensione fisica (in questo caso dimensione, superficie totale o area totale) sulla performance di stima numerica con il fine di stabilire se le risorse cognitive necessarie per le operazioni di codifica delle posizioni in VWM siano o meno dissociabili da quelle utilizzate per le stime di numerosità pura. Lo studio ha evidenziato un'interferenza bidirezionale per la quale nel paradigma di doppio compito si è osservato un peggioramento sia della performance di stima sia di quella di change detection rispetto a quando i compiti erano svolti singolarmente. In condizione di doppio compito si è inoltre osservata una maggiore interferenza delle grandezze non numeriche sui giudizi di numerosità, rafforzando l'ipotesi che sia in particolare il controllo cognitivo il meccanismo della VWM responsabile

dell'effetto osservato. La proposta degli autori è che questa attività di filtraggio sia funzionalmente legata alla creazione di mappe di codifica basate sulla salienza delle informazioni analoghe a quelle osservate per numerosità piccole, ipotesi che trova sostegno nell'attività sovrapposta in corteccia parietale posteriore (Roggeman, Fias & Verguts, 2010) e nell'osservazione di un incremento dell'accuratezza delle stime all'aumentare del tempo di esposizione degli stimoli (effetto quasi totalmente mediato dal tempo in cui gli stimoli rimangono nel focus attentivo, si veda Cheyette & Piantadosi, 2016). Il legame funzionale con la memoria di lavoro visiva dipenderebbe quindi sia dalla necessità di limitare l'interferenza di informazioni non numerica sia dal ruolo di estrazione e integrazione delle informazioni spaziali sulla posizione degli stimoli.

Il secondo studio, di poco precedente, utilizza un paradigma di confronto di numerosità nel quale le dimensioni fisiche vengono sistematicamente manipolate ad ogni prova per testare se il controllo attentivo determina la suscettibilità delle performance in un compito di confronto di numerosità alle informazioni visive non numeriche. Gli autori ipotizzano che soggetti con un minore livello di abilità esecutive di VWM (indicate nello studio come Executive Working Memory o EWM) avrebbero mostrato un maggior effetto congruenza in maniera indipendente da un eventuale miglioramento della prestazione (Lee & Cho, 2019). Gli autori hanno osservato come soggetti con minor EWM mostrassero un incremento di performance in termini di accuratezza maggiore rispetto ai soggetti con alta capacità in condizione di effetto congruenza e che questa interazione non fosse in alcun modo mediata dal rapporto tra numerosità confrontate. In particolare ci si riferisce ad un effetto di congruenza inversa per il quale in condizioni in cui la convex hull (ossia la dimensione fisica che descrive la lunghezza della linea immaginaria che racchiude tutti gli oggetti che compongono lo stimolo visivo, si veda fig. 1c al paragrafo 5 per un esempio) è mantenuta costante i soggetti per rispondere si basano sull'area totale, portando a migliori prestazioni qualora questa correli negativamente con la numerosità. Inoltre, le differenze di accuratezza tra i gruppi di soggetti ad alta e bassa EWM sono risultate totalmente spiegabili dalla differenza nella suscettibilità alle dimensioni fisiche. Il rapporto tra grandezze è risultato il fattore principale per spiegare la performance solo del gruppo ad alta capacità esecutiva.

È tuttavia importante sottolineare che il ruolo di controllo cognitivo svolto dalla VWM potrebbe dipendere, almeno in parte, dal tipo di paradigma utilizzato. Clayton e Gilmore (2015) hanno infatti osservato come i paradigmi di studio dell'ANS basati sul confronto tra numerosità richiedano maggiore controllo inibitorio proprio a causa del conflitto legato al confrontare stimoli che mostrano incongruenza tra informazioni numeriche e non. Utilizzando un paradigma nel quale veniva manipolato il numero di stimoli in ciascun gruppo mantenendo il rapporto tra questi costante, gli autori hanno osservato un calo nell'accuratezza dovuta alla crescente incongruenza tra numerosità e grandezze fisiche che non si registra utilizzando paradigmi di stima. I ricercatori hanno quindi concluso che le performance in questi paradigmi riflettano sia le capacità di ANS che di controllo inibitorio, il che indebolisce l'ipotesi che la

sovrapposizione tra le due sia legata al funzionamento cognitivo generale.

Non tutte le ipotesi di una relazione funzionale tra questi costrutti si basano tuttavia sul controllo inibitorio, e nemmeno sull'utilizzo di paradigmi di confronto. Cheyette, Wu e Piantadosi, autori del modello unitario del funzionamento di ANS e OTS discusso nel paragrafo 3.1.2., hanno dimostrato come un modello computazionale di processamento visuo-spaziale riesca a spiegare le performance in compiti di stima di numerosità riflettendo l'andamento tipico della legge di Weber, effetto congruenza, distribuzione quasi normale delle stime, effetto del tempo di esposizione dello stimolo e sottostima sistematica di numerosità elevate (Cheyette, Wu & Piantadosi, 2023).

Il modello sviluppato dagli autori si basa sull'individuazione spaziale degli oggetti, la quale può facilmente essere convertita nella stima del numero di oggetti presenti computando la somma di tutte le individualità generate. Invece di un modello che elabora la numerosità come conseguenza della rappresentazione imperfetta della scena visiva (si vedano ad esempio Kim et al., 2021; Stoianov & Zorzi, 2012), è stato creato un modello per la rappresentazione ottimale delle informazioni spaziali ed è stata valutata la sua adeguatezza nel rappresentare correttamente la numerosità. Come per il modello unitario, Cheyette, Wu e Piantadosi assumono che la limitata disponibilità di informazioni per la codifica spaziale precoce si rifletta in una transizione fluida dalla rappresentazione precisa e individuale tipica della subitizzazione alla stima inesatta associata all'azione dell'ANS. L'ipotesi che tutte le numerosità siano percepite con la stessa facilità e che le differenze nella performance dipendano dalla differente frequenza di rappresentazione è in questo modello ampliata anche al processamento visivo che precede la rappresentazione della numerosità. Utilizzando l'output del modello computazionale per la rappresentazione della posizione degli stimoli come input del modello per la stima di numerosità è stato possibile prevedere le caratteristiche psicofisiche delle stime come funzione del numero di item rappresentati e della capacità di memoria.

Adattando i parametri del modello ai dati relativi al compito di change detection (progettato in modo che la numerosità non potesse essere usata come indizio) si è osservato un effetto del numero di target e del tempo di esposizione, accuratezza quasi perfetta nei trial con pochi target e un rapido incremento della numerosità della rappresentazione al loro aumentare. Gli stessi parametri si sono rivelati efficaci anche per spiegare i dati del compito di stima di numerosità, malgrado il modello abbia restituito una prestazione lievemente migliore rispetto ai dati reali (miglioramento inferiore al 10%), effetto che si è tuttavia osservato anche per il modello visuo-spaziale. Oltre ad un esperimento per ciascuno dei due modelli, gli autori hanno eseguito un terzo esperimento nel quale hanno somministrato entrambi i compiti ad un terzo gruppo di soggetti. In questo modo hanno potuto verificare se la covarianza nelle performance tra i due compiti fosse spiegabile utilizzando gli stessi parametri con dati provenienti da un unico campione. La regressione tra l'accuratezza media di stima e di localizzazione ha evidenziato una correlazione molto elevata, confermando, secondo gli autori, che i correlati psicofisici dell'ANS possono

essere largamente attribuite a processi di natura visuo-spaziale piuttosto che numerica. Questo non nega l'esistenza di un meccanismo di estrazione della numerosità pura, perché le informazioni relative alla quantità devono essere estratte dalla rappresentazione visiva. Piuttosto, porta a concludere che le caratteristiche della subitizzazione e in generale tutti gli effetti attribuiti al funzionamento dell'ANS non possono essere il risultato diretto di questo semplice processo di estrazione. Gli autori fanno specificatamente riferimento ai risultati di Piazza e colleghi (2011) nel sottolineare come il funzionamento della codifica visuo-spaziale sia coerente con l'osservazione di un effetto molto superiore nel range di subitizzazione, e che l'assenza di un effetto per le numerosità elevate possa essere dovuto al tipo di paradigma utilizzato. Paradigmi di change detection in cui cambia una sola dimensione fisica non sarebbero infatti in grado di evidenziare l'effetto della codifica delle informazioni relative alla posizione dello stimolo, che si sono rivelate invece determinanti per la stima numerica. D'altra parte, questo modello si basa su una semplificazione riguardo le caratteristiche non numeriche degli oggetti da enumerare, i quali sono considerati tutti identici, trascurando il noto effetto di superficie totale, convex hull e densità sulla stima di numerosità.

5. Il Nostro Studio

Con il fine di indagare se fosse possibile replicare con più precisione i risultati di Piazza e colleghi (2011) sulla dissociazione tra ANS e memoria di lavoro, abbiamo sottoposto ad un gruppo di adulti sani due diversi paradigmi sperimentali, entrambi composti da un compito di change detection e uno di confronto tra numerosità.

Nell'Esperimento 1 abbiamo utilizzato uno dei più recenti paradigmi di change detection bilaterale per misurare le capacità soggettive di memoria di lavoro visuo-spaziale (si veda Feldman-Wüstefeld, 2020) e successivamente un paradigma di confronto tra numerosità analogo a quello di Piazza e colleghi (2011). Questo esperimento nasce dall'ipotesi che un'operazione di estrazione delle informazioni numeriche possa essere alla base di un fenomeno di sistematica preferenza per l'emicampo con il minor numero di stimoli osservato da Feldman-Wüstefeld nel proprio studio. L'autore ha osservato come gli oggetti appartenenti all'emicampo con meno stimoli avessero un 6.4% di probabilità in più di essere codificati. Essendo il paradigma progettato in modo da bilanciare le dimensioni fisiche tra i due emicampi per evitare bias attentivi, è sensato ipotizzare che questa tendenza possa essere guidata dalle informazioni numeriche. Se l'abilità di processare stimoli presentati bilateralmente è limitata dalla capacità di rappresentare e mantenere gli stimoli in VWM senza sovrapposizioni nell'attività neurale e l'elaborazione numerica è alla base della preferenza per l'emicampo con meno stimoli, è possibile sia presente una qualche sovrapposizione funzionale tra i due meccanismi. Per verificare ciò, si è osservato se i soggetti che mostrano una migliore acuità numerica mostrano anche una maggiore capacità di VWM.

L'utilizzo di un compito bilaterale ha inoltre permesso l'impiego di tecniche di neuroimmagine, in particolare l'analisi dei potenziali evento-relati. L'andamento di CDA e NSW di tutti i soggetti è stato infatti oggetto di studio, costituendo un importante indicatore dei limiti della WMC di ogni partecipante e una misura diretta dell'attività in diverse condizioni di sbilanciamento visivo. Per tutta la durata dell'esperimento l'attività neurale dei soggetti è stata quindi registrata tramite elettroencefalografia, i cui dati grezzi sono stati elaborati per una successiva analisi dei due ERP.

Il paradigma di confronto è stato strutturato con l'obiettivo di bilanciare gli stimoli per poter escludere l'effetto delle dimensioni non numeriche sui dati finali, per quanto rimanga impossibile affermare che le risposte dipendano esclusivamente dalla numerosità. Per fare ciò è stato utilizzato uno specifico toolbox di Matlab chiamato CUSTOM (De Marco & Cutini, 2020), il quale permette la generazione di stimoli numerici non simbolici manipolando diametro di ciascuno stimolo, perimetro complessivo, superficie totale, convex hull (rappresentati rispettivamente nei riquadri a, b e c in figura 1) e densità.

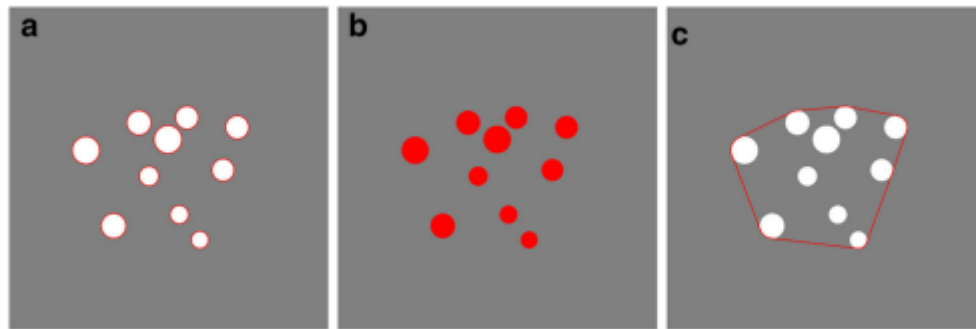


fig. 1 Illustrazione delle caratteristiche fisiche direttamente manipolabili dal software. a, Somma della lunghezza delle circonferenze di tutti gli stimoli del display. b, Somma delle aree delle circonferenze di tutti gli stimoli del display. c, Superficie sottesa da una immaginaria linea chiusa tangente alle circonferenze periferiche del display. Si ottiene dal rapporto tra densità e superficie totale. Solo 2 di queste 3 dimensioni possono essere manipolate contemporaneamente.

A differenza di algoritmi simili già presenti (ad esempio DeWind, Adams, Platt & Brannon, 2015; Salti et al., 2017), questo strumento permette la totale manipolazione degli stimoli garantendo una precisione superiore e l'adattamento flessibile a diversi paradigmi grazie alla disponibilità di algoritmi specifici. I limiti di questo strumento rimangono nell'assenza di accordo scientifico riguardo definizione, metodi di stima e manipolazione di densità e complex hull e nella natura geometrica degli stimoli generati. Se si sceglie infatti di mantenere uguale il diametro di tutti gli stimoli, all'aumentare della numerosità aumenteranno necessariamente superficie e perimetro totali. Se si sceglie di mantenere uguale la superficie totale, all'aumentare della numerosità aumenterà necessariamente il perimetro totale. Infine, se si sceglie di mantenere uguale il perimetro totale, all'aumentare della numerosità diminuirà necessariamente la superficie totale, perciò una condizione di congruenza (o congruenza inversa) è pressoché inevitabile all'interno di un paradigma. Nel presentare due stimoli da confrontare diventa quindi fondamentale bilanciare il rapporto tra numerosità e caratteristiche fisiche per evitare che nel

confronto una diventi sistematicamente più evidente dell'altra e alternare prove in condizione di congruenza e incongruenza. È infine importante ribadire quanto già detto nel paragrafo 3.2.2. parlando dei modelli non ortodossi, ossia che utilizzare un paradigma che scoraggia i soggetti dall'utilizzare le caratteristiche visive per il processo di stima non permette di interpretare la performance come se questa dipendesse dalla numerosità pura.

Il paradigma originariamente utilizzato da Piazza e colleghi (2011) è stato modificato in termini di tempi di presentazione degli stimoli del compito di change detection perché un'esposizione troppo prolungata incoraggia l'utilizzo di strategie di scan visivo di tipo seriale invece che in parallelo mantenendo il focus sul punto di fissazione centrale. Questo è particolarmente importante perché strategie seriali implicano codifica e recupero delle etichette verbali relative alla dimensione rappresentata, provocando un coinvolgimento della memoria a lungo termine e di circuiti legati all'elaborazione verbale (Luria, Sessa, Gotler, Jolicœur, & Dell'Acqua, 2010). Piazza e colleghi (2011) hanno utilizzato una formula per calcolare l'indicatore del limite di memoria di lavoro k (ossia quella di Cowan, 2001) non adeguata per lo studio perché basata sulla concezione dei limiti della capacità della VWM come fissi e non correla quindi con il numero di stimoli mantenuti in memoria. La formula di Pashler (1988) restituisce invece un parametro che aumenta all'aumentare del carico in VWM e il suo impiego necessario in compiti di change detection in cui lo stimolo di prova è composto da tutto il display piuttosto che da un solo stimolo (o in cui lo stimolo da ricordare non è segnalato prima del mascheramento).

Inoltre, gli autori hanno calcolato per ogni soggetto la media dei valori di k a prescindere dal numero di item presentati. Questo è errato se l'obiettivo è misurare i limiti di capacità massimi di ogni soggetto perché per fare ciò si dovrebbero considerare i valori massimi di k osservati quando il numero di item da ricordare supera la capacità massima arrivando ad asintoto.

L'Esperimento 2 è incentrato su un paradigma comportamentale che presenta il medesimo compito di confronto di numerosità dell'Esperimento 1, ma un diverso compito di change detection. Non essendo previsto lo studio dei potenziali evento-relati e in particolare del CDA, in questo secondo paradigma la presentazione degli stimoli è centrale e lo stimolo di prova è composto da tutto il display invece che dal solo stimolo target. Questo secondo esperimento nasce per consolidare quanto emerso nel primo utilizzando un compito di change detection più simile a quello usato da Piazza e colleghi (2011), allontanandosi dall'ipotesi di un coinvolgimento dell'ANS nell'elaborazione preferenziale per l'emicampo con il numero minore di stimoli e indagando la correlazione con la VWM in termini di risorse comuni. La scelta di impiegare un paradigma puramente comportamentale è dovuta ai risultati insoddisfacenti dell'analisi dei potenziali evento relati emersi nell'Esperimento 1, che verranno in seguito discussi. L'impiego di un paradigma comportamentale ha permesso di rendere la somministrazione più breve e meno cognitivamente impegnativa e di ottenere un campione maggiore.

A fronte della replica dell'osservazione di una mancanza di correlazione tra k e ω nel nostro studio si

rende necessaria una riflessione teorica e metodologica per comprendere le possibili motivazioni sottostanti alla presenza di evidenze così contraddittorie, formulare delle ipotesi su come queste possano coesistere all'interno di un più ampio quadro teorico e individuare nello specifico gli elementi su cui concentrare la ricerca futura.

6. Metodi e Procedure

6.1 Esperimento 1

6.1.1. Partecipanti

Trenta studenti dell'Università di Padova con vista normale o corretta e nessun precedente di disturbi neurologici o psichiatrici hanno partecipato volontariamente all'esperimento. La dichiarazione di partecipazione volontaria è stata fornita, a fronte di una comprensione delle procedure sperimentali e di montaggio delle apparecchiature per l'elettroencefalografia, attraverso la firma scritta del documento per il consenso informato. Quattro partecipanti sono stati esclusi, tre per la troppo bassa accuratezza (<60 %) nel compito di change detection e uno per valori anomali negli ERP. Il campione finale è quindi costituito da 26 soggetti (6 uomini e 20 donne, età media 21.6 anni con DS = 3.3).

I due compiti sono stati svolti durante la stessa sessione, separati da una pausa, gli stimoli sono stati presentati per mezzo del software EPrime 2 (Psychology Software Tools Inc.) per mezzo di un monitor 24'' a 60 Hz ad una distanza di 65cm e l'ordine di somministrazione è stato controbilanciato tra i soggetti. Il protocollo sperimentale è stato approvato dal Comitato Etico locale.

6.1.2. Change Detection Task: stimoli e procedura

Il compito di change detection è composto da un totale di 800 prove divise in 25 blocchi da 32 prove ciascuno, preceduti da 10 prove di pratica e presentati secondo 3 possibili condizioni determinate dal numero di target (o set size): ai soggetti era infatti richiesto di ricordare 2, 4 o 6 stimoli. Ciascuna condizione si suddivide inoltre sulla base della differenza tra il numero di target nei due emicampi visivi, detto "net load", il quale determina la percezione di sbilanciamento visivo. Il paradigma prevede quindi un totale di 8 condizioni, presentate casualmente. Nella condizione con 2 target, questi possono essere presentati nello stesso emicampo quindi con net load pari a 2 (2-0; 123 trial) oppure con net load pari a 0 (1-1; 62 trial), nella condizione con 4 target sono stati presentati con net load 4 (4-0; 123 trial), 2 (3-1; 123 trial) o 0 (2-2; 62 trial) e infine, nella condizione con 6 target, sono stati presentati con net load 4 (5-1; 123 trial), 2 (4-2; 123 trial) o 0 (3-3; 62 trial). In tutte le condizioni i target sono presentati con la stessa frequenza nei due emicampi.

Prima dell'inizio ogni trial lo schermo grigio chiaro (RGB: 128- 128-128) presenta solo un punto di fissazione centrale. Dopo la pressione della barra spaziatrice, una croce di fissazione nera (RGB: 0-0-0) di

larghezza pari a 1.5° di angolo visivo è presentata per 500 ms, al termine dei quali 12 stimoli (6 per emicampo) compaiono per 500 ms. Tra questi sono presenti, a seconda delle condizioni sopra specificate, un numero variabile di stimoli target composti da cerchi di diametro 1.5° e di distrattori, composti da quadrati con lato 1.33° . Ogni stimolo presenta uno tra 13 colori (rosso [255-0-0], verde chiaro [0-255-0], blu [0-0-255], giallo [255-255-0], magenta [255-0-255], ciano [0-255-255], verde scuro [30-140-60], viola [128-0-255], arancione [255-128-0], marrone [157-0-23], rosa [255-174-201], nero [0-0-0] o bianco [255-255-255]), assegnato casualmente e non ripetuto all'interno dello stesso trial. I 12 stimoli sono distribuiti equamente in una griglia 6 x 6 di superficie totale $12.8^\circ \times 6.6^\circ$. Gli stimoli sono presentati, per ogni emicampo, all'interno di un'area di larghezza pari a 4.4° distante 2.0° dalla croce di fissazione (fig. 1). Ai partecipanti richiesto di memorizzare colore e posizione dei cerchi ignorando i quadrati.

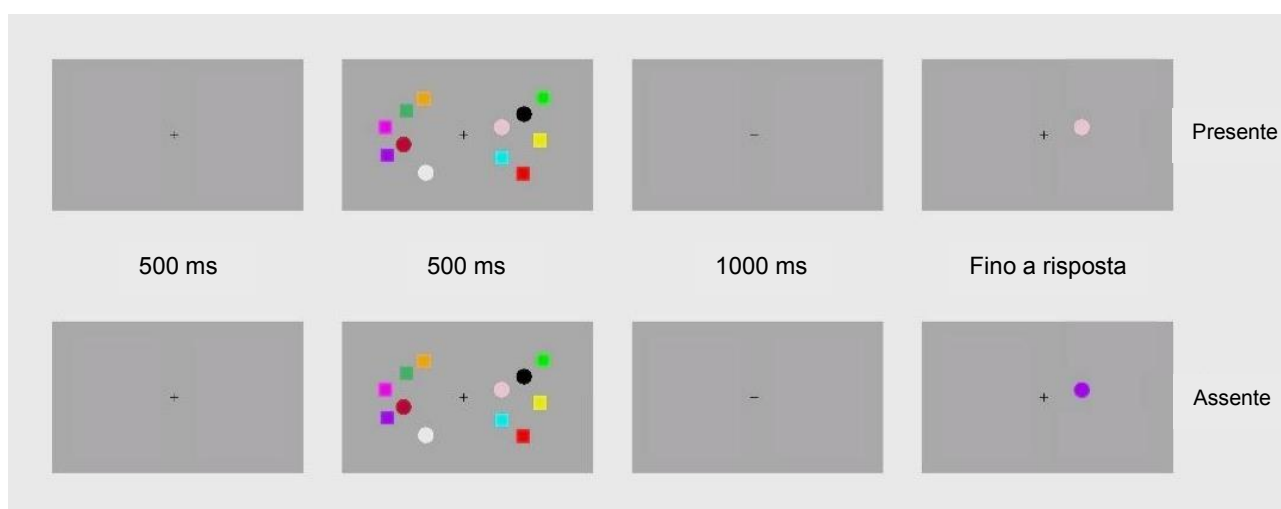


fig. 1 Illustrazione di una prova del compito di change detection nella condizione valida (in alto) e invalida (in basso). Non essendo fornito alcun indicatore di quale stimolo verrà chiesto di recuperare per poter rispondere, i soggetti devono memorizzare tutti i potenziali target (cerchi) del display.

Alla presentazione degli stimoli segue un intervallo di 1000 ms in cui è visibile solo la croce di fissazione. Al termine di questo intervallo viene presentato lo stimolo di prova (o probe), il quale consiste in un cerchio con la stessa posizione di uno dei target precedentemente mostrati, ma con lo stesso colore del relativo target solo in metà delle prove. I partecipanti sono tenuti a premere il tasto “A” se lo stimolo probe è presente anche nel display da memorizzare o il tasto “L” qualora questo non fosse presente. Lo stimolo di prova rimane presente sullo schermo fino alla pressione del tasto di risposta, al seguito del quale viene fornito un feedback sulla correttezza tramite un segno “+” in caso di risposta corretta o “-” in caso di risposta errata. Prima di ripresentare la schermata contenente il solo punto di fissazione, viene mostrata una schermata nera per 1000 ms.

6.1.3. Confronto di numerosità: stimoli e procedura

Il compito di confronto di numerosità non simboliche è composto da un totale di 192 prove divise in 12 blocchi da 16 ciascuno, precedute da 10 prove di pratica e presentate secondo 16 possibili condizioni sulla base della numerosità dei punti presentati. L'emicampo definito di riferimento, detto n_1 , contiene o 16 o 32 oggetti mentre l'altro, detto n_2 , contiene una tra otto diverse numerosità in base alla quantità rappresentata nell'emicampo di riferimento (12, 13, 14, 15, 17, 18, 19 o 20 nella condizione in cui n_1 ne contiene 16 oppure 24, 26, 28, 30, 34, 36, 38 o 40 nella condizione in cui n_1 ne contiene 32). Gli stimoli sono cerchi di colore bianco (RGB: 255-255-255) presentati all'interno di riquadri grigi (RGB:128-128-128) di lato 3° e posizionati a 2.5° di distanza dal punto di fissazione, una croce bianca di ampiezza pari a 0.5° . I riquadri sono posizionati su uno sfondo di colore nero (RGB: 0-0-0) (fig. 2).

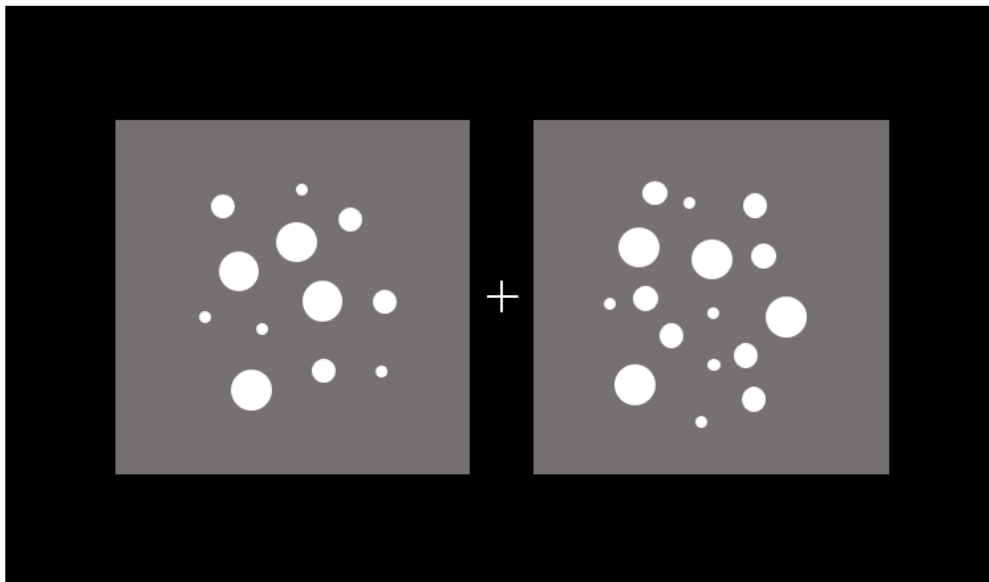


fig. 2 Illustrazione di una prova del paradigma di confronto di numerosità. Ai soggetti è stato richiesto di mantenere lo sguardo fisso sulla croce di fissazione e scegliere, tramite la pressione di un tasto, quale dei due display presenta il numero maggiore di stimoli.

Le caratteristiche percettive degli stimoli sono manipolate in modo tale che la superficie totale degli stimoli e la densità dei punti presenti in un emicampo correlino con la numerosità solo in metà delle prove. Questo controbilanciamento è realizzato manipolando gli stimoli di ogni singolo trial e riguarda in ugual modo i punti di n_1 e n_2 , ed è stato programmato attraverso un apposito toolbox di MATLAB (De Marco & Cutini, 2020). Ai partecipanti è richiesto di stimare, senza contare, quale emicampo contiene più item premendo il tasto "A" per scegliere l'emicampo sinistro e "L" per quello destro.

Ciascun trial inizia, dopo la pressione della barra spaziatrice, con la presentazione per 600 ms della sola croce di fissazione grigio chiaro (RGB: 220, 220, 220) sottostante un'area di $.8^\circ \times .8^\circ$ su sfondo nero (RGB 0-0-0), alla quale segue la comparsa dei soli riquadri grigi per un tempo variabile tra i 1500 e i 1700 ms. Al termine di questo intervallo compaiono i due insiemi di punti secondo una delle 16 possibili

condizioni sopra descritta, e rimangono a schermo fino alla pressione di uno dei tasti di risposta o per un massimo di 2000 ms.

6.1.4. Registrazione e Analisi EEG

I dati relativi alla registrazione elettroencefalografica sono stati registrati utilizzando un sistema a 32 elettrodi, mantenuti ad un livello di impedenza inferiore a $20\text{k}\Omega$. Le elettrooculografie orizzontali sono state registrate tramite un elettrodo posizionato 1cm a sinistra dell'occhio sinistro e un elettrodo posizionato 1cm a destra dell'occhio destro. Le elettrooculografie verticali invece con un elettrodo posizionato 1cm al di sotto dell'occhio sinistro e l'elettrodo in posizione FP1. L'elettrodo di riferimento è stato posizionato sul lobo dell'orecchio sinistro del soggetto.

Nell'analisi dei dati elettroencefalografici sono stati esclusi tutti i dati relativi ad elettrodi il cui segnale medio durante la registrazione presenta una curtosi 4 devizioni standard superiore o inferiore alla media di tutti i canali durante la medesima registrazione. Sono inoltre stati filtrati tutti i segnali con un potenziale superiore ai $50\mu\text{V}$.

Dopo aver diviso il segnale in epoche che vanno da 100 ms prima a 1500 ms dopo l'onset dello stimolo, sono stati individuati 3 tipologie di artefatti: saccadi (individuate dal superamento di $80\mu\text{V}$ nel canale relativo all'elettrooculografia orizzontale), battiti della palpebra (individuatati dal superamento di $80\mu\text{V}$ nel canale relativo all'elettrooculografia verticale) e artefatti vari (individuatati dal superamento di $100\mu\text{V}$ in tutti i canali relativi allo scalpo). Tutte le epoche con artefatti sono state escluse dall'averaging.

Per ogni soggetto è stato quindi calcolato il potenziale evento-relato NSW per ciascuna delle condizioni determinate dal numero di target presentati (2-4-6) facendo una media dei segnali degli elettrodi occipitoparietali P07-P08. Inoltre, è stata effettuata una grand average per tutti i soggetti sulla base della loro acuità numerica (stimata suddividendo in due gruppi i soggetti sulla base del loro ω).

Per ogni soggetto è stato infine calcolato il potenziale evento-relato CDA sia per ciascuna delle condizioni determinate dal numero di target, che per ogni condizione di sbilanciamento del campo visivo. Questo perché il CDA si ottiene dalla differenza tra il segnale registrato controlateralmente e quello registrato ipsilateralmente all'emicampo. Non sono state quindi prese in considerazione le condizioni in cui, a prescindere dal numero di target, lo sbilanciamento fosse nullo (1-1, 2-2, 3-3). Inoltre, sono state effettuate una serie di grand average per tutti i soggetti sulla base della loro acuità numerica e, separatamente, sulla base della loro capacità di memoria di lavoro (stimata suddividendo in due gruppi i soggetti sulla base del loro k)

6.2. Esperimento 2

6.2.1. Partecipanti

Quarantasei studenti dell'Università di Padova (19 uomini e 27 donne, età media 22.7 anni, SD = 2.7) con vista normale o corretta e nessun precedente di disturbi neurologici o psichiatrici hanno partecipato volontariamente all'esperimento. La dichiarazione di partecipazione volontaria è stata fornita, a fronte di una comprensione delle procedure sperimentali, attraverso la firma scritta del documento per il consenso informato.

Tre partecipanti sono stati esclusi per la troppo bassa accuratezza (<60 %) nel compito di change detection e due perché la loro performance nel compito di stima di numerosità differiva dalla media campionaria di oltre 3 deviazioni standard. Il campione finale è quindi costituito da 41 soggetti.

Il protocollo sperimentale è stato approvato dal Comitato Etico locale (Protocollo #4683).

Come per l'Esperimento 1, i due compiti sono stati svolti da ciascun partecipante durante la stessa sessione, separati da una pausa, gli stimoli sono stati presentati per mezzo del software EPrime 2 (Psychology Software Tools Inc.) per mezzo di un monitor 24'' a 60 Hz ad una distanza di 65cm e l'ordine di somministrazione è stato controbalanciato tra i soggetti.

6.2.2. Change Detection Task: stimoli e procedura

Nell'Esperimento 2 il compito di change detection è composto da un totale di 810 prove divise in 27 blocchi da 30 prove ciascuno, preceduti da 16 prove di pratica e presentati secondo 3 possibili condizioni determinate dal set size (trova traduzione): ai soggetti era richiesto di ricordare 2, 3 o 5 stimoli target. Gli stimoli sono quadrati di area $1^\circ \times 1^\circ$ di angolo visivo il cui colore è assegnato randomicamente (i colori possibili sono i medesimi dell'Esperimento 1).

Prima dell'inizio ogni trial lo schermo nero (RGB: 0-0-0) presenta solo un punto di fissazione centrale. Dopo la pressione della barra spaziatrice, una croce di fissazione grigio chiaro (RGB: 220, 220, 220) sottendendo un'area $.8^\circ \times .8^\circ$ di angolo visivo è presentata per un intervallo di 900-1000 ms, al termine dei quali gli stimoli, in numero variabile in base alla condizione compaiono per 150 ms. L'array da memorizzare viene mascherato da uno schermo nero presentato per 900 ms ai termini di quali viene presentato il display di prova. Questo è in metà delle prove esattamente identico al primo, e nell'altra metà differente solo per il colore di uno solo degli stimoli mostrati (si veda l'illustrazione in fig. 3). La schermata probe rimane a schermo finché il soggetto non risponde premendo il tasto "1" se gli stimoli sono identici o "2" se uno di questi cambia (o viceversa, controbalanciato tra i partecipanti).

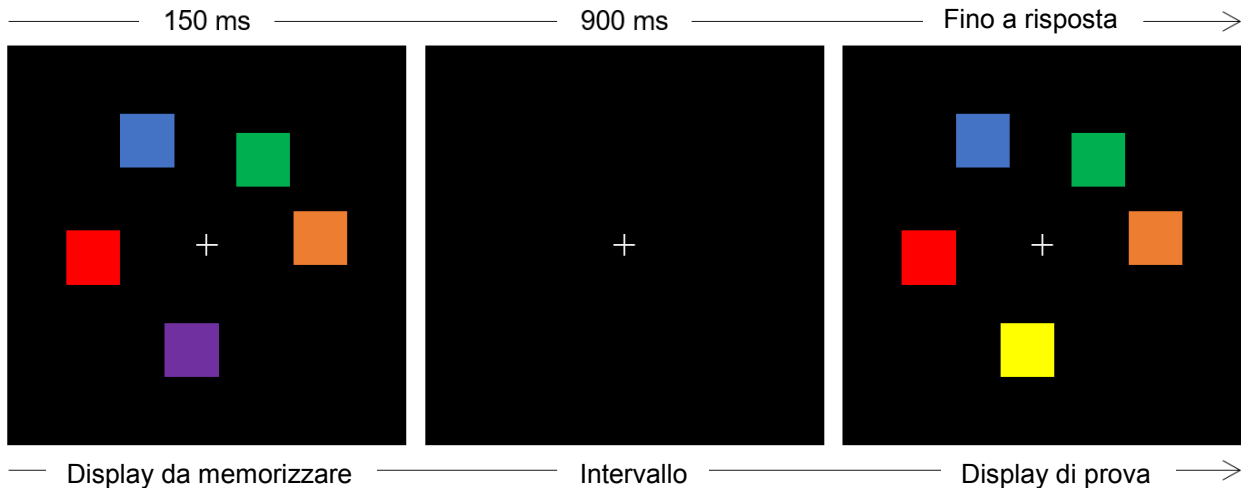


fig. 3 Esempio di una prova valida del paradigma di change detection. La presentazione degli stimoli è non centralizzata e il display di prova è costituito da tutti gli stimoli inizialmente presentati rendendo questo un paradigma “whole-report”. Ai soggetti è stato richiesto di mantenere lo sguardo sul punto di fissazione e memorizzare tutti gli stimoli presentati a schermo per 150 ms. Dopo un intervallo di 900 ms, il display di prova rimane a schermo finché il soggetto non determina, attraverso la pressione di un tasto, se quest’ultimo è uguale o meno al display originale.

I quadrati vengono presentati con una posizione casuale all’interno di un’area $5^\circ \times 5^\circ$ in modo tale che i vertici dei quadrati presentino una distanza minima di 1.5° con i quadrati adiacenti e di 1.3° con il punto di fissazione.

6.2.3. Confronto di numerosità: stimoli e procedura

Stimoli e procedura del compito di confronto di numerosità sono i medesimi utilizzati nell’Esperimento 1.

7. Risultati

7.1. Esperimento 1

7.1.1. Risultati Change Detection Task

La media di risposte corrette è risultata essere 0.835 nella condizione con 2 target, 0.729 nella condizione con 4 target e 0.688 nella condizione con 6 target. Un’ANOVA entro i partecipanti ad una via ha evidenziato un effetto significativo del set size come fattore per spiegare la varianza della performance dei soggetti. Essendo l’assunto di sfericità violato, i risultati riportati sono relativi al test corretto di Greenhouse-Geisser ($\epsilon = 0.63$), il quale conferma l’effetto del numero di target da memorizzare sull’accuratezza delle risposte ($F(1.26, 31.5) = 83.66, \eta^2 = 0.375, p[GG] < .001$). La relazione tra set size e accuratezza è stata ulteriormente indagata attraverso una serie di confronti post hoc condotti tramite t-test indipendenti usando il metodo di Bonferroni per minimizzare la possibilità di rifiutare impropriamente

l'ipotesi nulla (Benjamini & Hochberg, 1995). Tutti i t-test sono risultati significativi confermando come il set size spieghi esaustivamente le differenze nella performance osservate tra la condizione con 2 target rispetto alla condizione a 4 ($t(46) = 4.17, p < .001$) e rispetto a quella a 6 ($t(38) = 6.33, p < .001$). Infine, lo stesso effetto è stato osservato anche tra 4 e 6 target ($t(45) = 2.18, p < .001$).

Come anticipato nel capitolo 4, il numero k di item mantenuti in memoria da ogni soggetto è stato calcolato usando la formula di Pashler (1988): $K_x = N \frac{(h_x - f_x)}{(1 - f_x)}$ con N numero di target presenti (set size), h_x numero di cambiamenti correttamente individuati dal soggetto (hit) e f_x numero di cambiamenti erroneamente individuati dal soggetto (false alarm). La distribuzione dei k medi del campione è stata sottoposta ad un'analisi della varianza tramite ANOVA entro i partecipanti a una via tenendo in considerazione il set size come fattore. Essendo anche in questo caso l'assunto di sfericità è stato violato, perciò i risultati sono relativi al test di Greenhouse-Geisser ($\epsilon = 0.76$), per il quale l'effetto del numero di target è risultato significativo ($F(1.52, 38) = 73.04 \eta^2 = 0.31, p[GG] < .001$). Come per l'accuratezza, i confronti post hoc tramite t-test con correzione di Bonferroni confermano l'effetto significativo del set size per spiegare la varianza di K : minimo nelle condizioni con 2 target rispetto a 4 ($t(44) = 3.38, p < .001$) e 6 ($t(42) = 6.04, p < 0.001$) e minore nella condizione con 4 target rispetto a 6 ($t(50) = 2.43, p < .001$). Per testare la robustezza dei dati è stata inoltre valutata la correlazione del k medio di tutto il campione tra le diverse condizioni di set size (Balaban et al., 2019), evidenziando una correlazione positiva tra tutte le condizioni ($r(24) = .87, p < .001$ tra 2 e 4 target; $r(24) = .67, p < .001$ tra 2 e 6 target; $r(24) = .86, p < .001$ tra 4 e 6 target). Secondo Balaban e colleghi infatti se il k stima correttamente il numero di colori rappresentati in memoria allora il k in una specifica condizione dovrebbe essere predittivo dei k nelle altre condizioni.

Il parametro d' rappresentante la qualità della rappresentazione in memoria in termini di differenza tra oggetti ricordati e non, calcolato come $d' = Z(\hat{h}) - Z(\hat{f})$ con $Z(\hat{h})$ punteggio Z relativo ai cambiamenti correttamente rilevati e $Z(\hat{f})$ punteggio Z relativo ai falsi allarmi, è risultato diminuire all'aumentare del set size.

7.1.2. Risultati Confronto di numerosità e Correlazione con WMC

Dai dati relativi alla performance dei soggetti nel compito di confronto tra numerosità è stata calcolato per ognuno il valore ω della relativa Frazione di Weber utilizzando il metodo di Piazza, Izard, Pinel, Le Bihan e Dehaene (2004), spiegato estensivamente nel paragrafo 3.2, basato sul rapporto tra accuratezza e rapporto delle numerosità confrontate. Il valore medio di ω su tutto il campione è risultato essere 0.199 e ha permesso quindi di suddividere i partecipanti in due gruppi sulla base dell'acuità numerica dimostrata. Abbiamo quindi effettuato un'analisi correlazionale per verificare se gli individui con acuità numerica elevata mostrassero una codifica e un mantenimento in memoria di lavoro più efficienti rispetto ai

soggetti con bassa acuità numerica. Per fare ciò è stata indagata sia la correlazione tra ω_x (qui operazionalizzato come $1 - \omega$ perché renderli direttamente proporzionale all'acuità numerica) e k_x massima registrata da ciascun soggetto ($r(24) = 0.178$, $p = 0.382$) sia la correlazione tra ω_x e la differenza tra k_x massimo e k_x medio mostrato da ogni partecipante nella condizione di carico minore ($r(24) = 0.235$, $p = 0.247$). Nessuna delle due correlazioni è quindi risultata significativa (fig. 1).

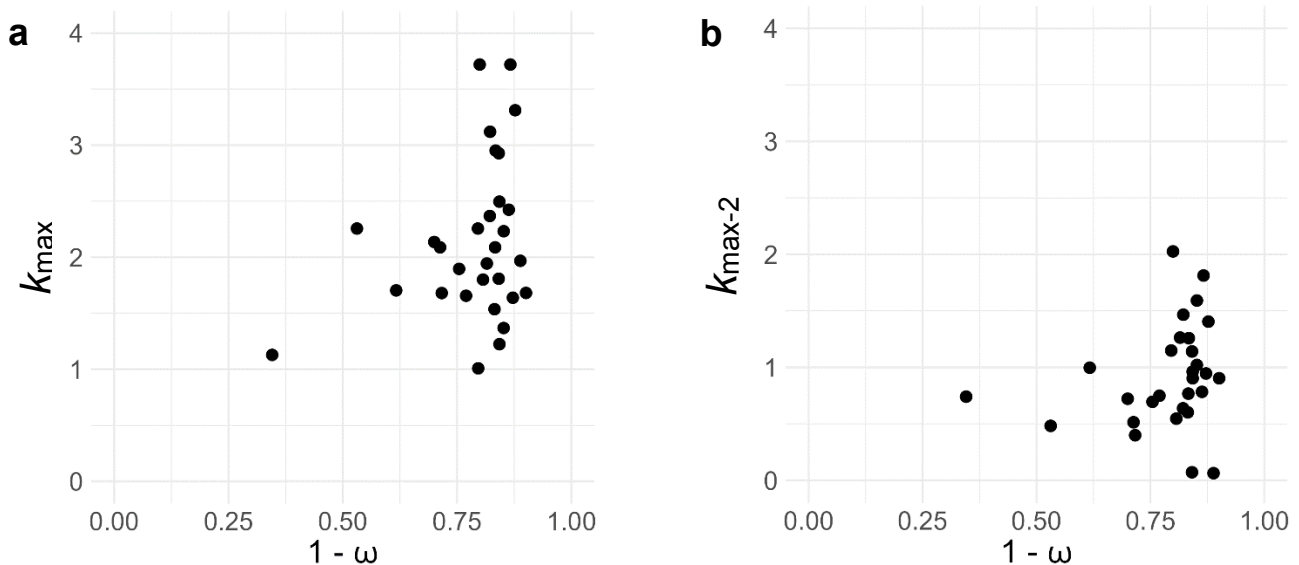


fig. 1 Grafici relativi agli studi di correlazione. a, Grafico della correlazione tra acuità numerica (rappresentata sull'asse delle ascisse come $1 - \omega$) e il k massimo osservato in ogni soggetto. b, Grafico della correlazione tra acuità numerica e differenza tra k massimo e k medio nella condizione di carico minore (set size 2) osservato in ogni soggetto. In nessuno dei due studi si osserva alcuna correlazione.

7.1.3. Risultati analisi Potenziali Evento-Relati

Coerentemente con quanto emerso dallo studio della correlazione tra acuità numerica e capacità della memoria di lavoro visuo-spaziale stimata attraverso k , il CDA non ha mostrato un andamento significativamente diverso tra soggetti con acuità numerica superiore o inferiore alla media in termini di maggiore negatività relativa al mantenimento delle rappresentazioni in memoria. Non si osserva infatti nei soggetti con maggiore acuità numerica una maggiore negatività nelle condizioni di maggiore net load, al quale corrisponderebbe una maggiore capacità di VWM (fig. 2).

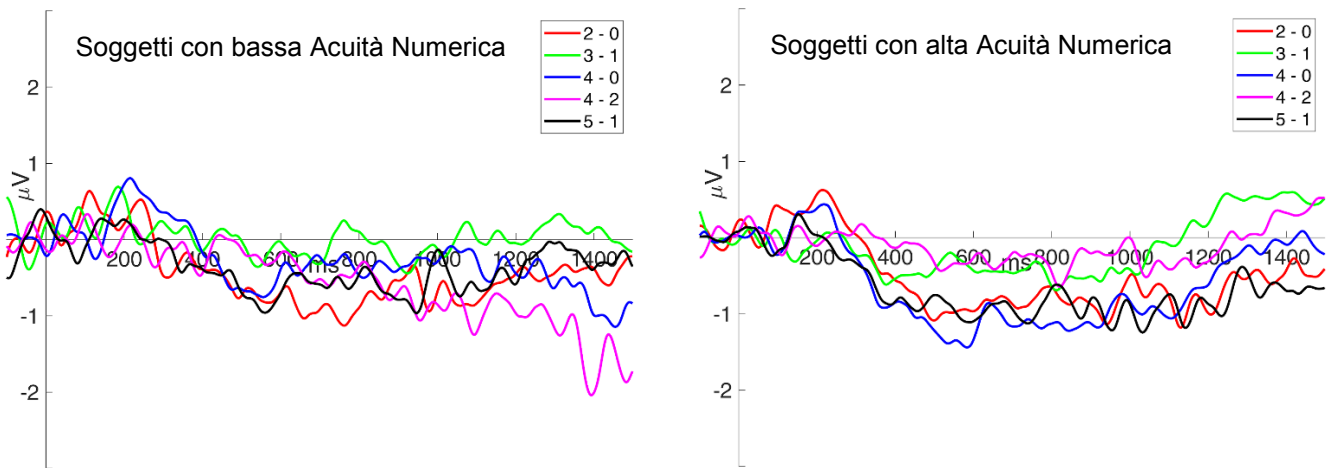


fig. 2 Grafici relativi all'andamento del potenziale evento-relato CDA durante il compito divisi in base all'acuità numerica. I soggetti con acuità numerica elevata non mostrano una maggiore negatività sostenuta nelle condizioni di più alto sbilanciamento visivo (5-1, rappresentato graficamente dalla linea nera, e 4-0, rappresentato graficamente dalla linea blu). Questo evidenzia una mancanza di coinvolgimento della capacità della VWM nelle prestazioni del compito di confronto di numerosità.

È tuttavia importante sottolineare che l'andamento del CDA in questo campione mostra delle anomalie anche confrontando i soggetti sulla base del loro k (fig. 3). I soggetti con alta capacità di VWM mostrano una negatività maggiore nella condizione di net load 4 (5 target in un emicampo e 1 nell'altro) rispetto ai soggetti con k inferiori alla media, tuttavia si osserva un effetto simile anche nella condizione di net load 2 (2 target in un emicampo e 0 nell'altro). Non sembra quindi che l'andamento di questo potenziale sia rappresentativo del numero di colori mantenuti in memoria di lavoro durante il compito, e risulta quindi difficile poter trarre delle conclusioni su un eventuale legame tra capacità della VWM e acuità numerica.

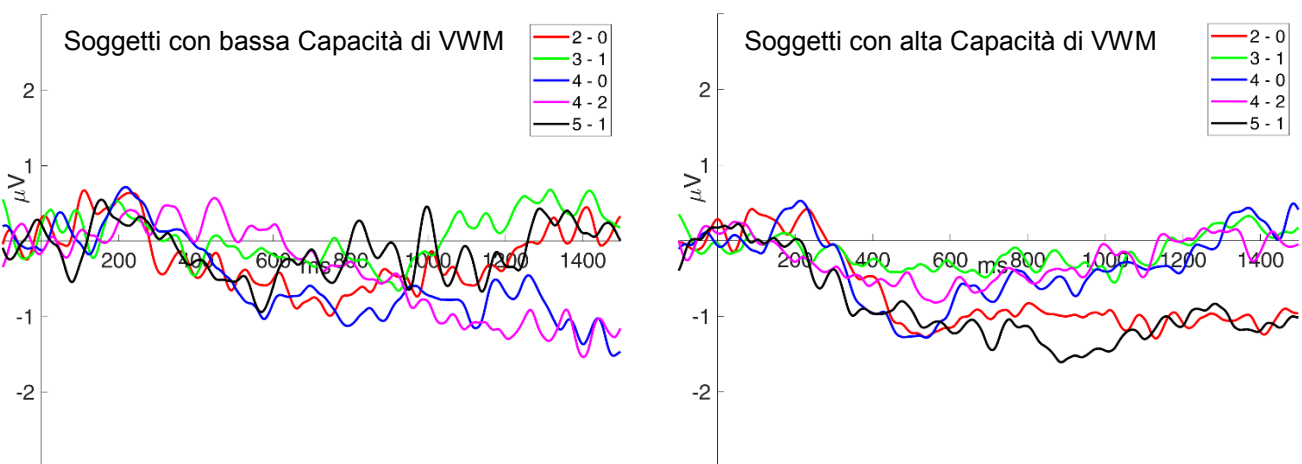


fig. 3 Grafici relativi all'andamento del potenziale evento-relato CDA durante il compito divisi in base ai limiti di capacità di memoria di lavoro visiva (calcolata attraverso la stima del parametro k). I soggetti con capacità elevata non mostrano una maggiore negatività sostenuta nelle condizioni di più alto sbilanciamento visivo (5-1, rappresentato graficamente dalla linea nera, e 4-0, rappresentato graficamente dalla linea blu). L'andamento di questo potenziale non sembra quindi essere direttamente rappresentativo del carico in VWM.

In modo analogo, l'NSW non solo non ha mostrato un andamento significativamente diverso tra soggetti con diversa acuità numerica, ma presenta un comportamento anomalo rispetto a quanto osservato precedentemente in compiti simili anche per quanto riguarda il funzionamento della VWM (Feldmann-Wüstefeld, 2020). Non si osserva infatti una negatività maggiore per set size più elevati durante il periodo di mantenimento dello stimolo in memoria (fig 4).

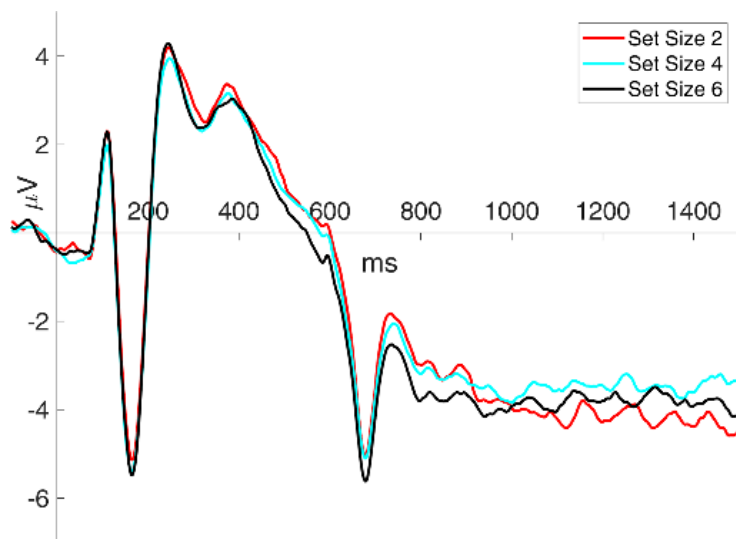


fig. 4 Grafico relativo all'andamento del potenziale evento-relato NSW di tutto il campione. La negatività sostenuta non è maggiore nelle condizioni con il maggior numero di stimoli da memorizzare (set size 6, rappresentato graficamente dalla linea nera). L'andamento di questo potenziale non sembra quindi essere rappresentativo del carico in VWM.

7.2. Esperimento 2

7.2.1. Risultati Change Detection Task

L'accuratezza del compito di change detection è risultata nel complesso superiore rispetto al compito utilizzato nell'Esperimento 1, mostrando una media di 0.95 nella condizione con 2 target, 0.91 con 3 target e 0.80 con 5 target. Come nell'esperimento 1, è stata eseguita un'ANOVA entro i soggetti a due vie per verificare se il numero di target fosse il fattore in grado di spiegare la varianza delle performance individuali, con riscontro positivo ($F(2, 80) = 209.4, \eta^2 p = .840, p < .001$). La successiva indagine di questi risultati tramite una serie di t-test con correzione di Bonferroni ha confermato come l'accuratezza media dei soggetti fosse massima nei trial con 2 target, superiore sia rispetto alle condizioni con set size 3 ($t(40) = 9.3, p < .001$), sia alla condizione con set size 5 ($t(40) = 14.3, p < .001$) la quale è risultata condizione con la performance peggiore ($t(40) = 15.5, p < .001$).

Uno studio tramite ANOVA entro i soggetti ad una via della varianza degli indicatori k per ogni soggetto usando come fattore il set size ha evidenziato come questo l'elemento più significativo anche nello spiegare la varianza del carico in memoria di lavoro ($F(2, 80) = 128.6, \eta^2 p = .974, p < .001$). All'analisi tramite t-test, il k medio di ogni soggetto è risultato minimo nelle prove in cui era richiesto di mantenere in memoria 2 stimoli rispetto alle condizioni in cui i target erano 3 ($t(40) = -42.4, p < .001$) o 5 ($t(40) = -31.4, p < .001$). Inoltre, in maniera analoga a quanto successo per l'accuratezza, questa tendenza si

conferma anche osservando il rapporto tra la condizione con set size 3 e 5 ($t(40) = -42.9, p < .001$). Anche in questo esperimento è stato valutato se i dati rispettassero il criterio di Balaban di validità del costrutto k attraverso la verifica della presenza di una correlazione del k medio di tutto il campione tra le diverse condizioni di set size. Si è osservata una correlazione positiva tra tutte le condizioni ($r(39) = .61, p < .001$ tra 2 e 3 target; $r(39) = .59, p < .001$ tra 2 e 5 target; $r(39) = .66, p < .001$ tra 3 e 5 target). Infine, è stato osservato come l'indicatore d' della forza del segnale in memoria, calcolato come nell'Esperimento 1, diminuisca all'aumentare del numero di item da mantenere in memoria.

Per verificare se l'andamento dei k medi in base al numero di target fosse arrivato a plateau, indicativo del raggiungimento di limite della memoria di lavoro visuo-spaziale, è stata effettuata una simulazione dei valori che i dati avrebbero assunto con 6 stimoli. Sono state quindi generate 10000 distribuzioni casuali di 41 k simulati adattando i polinomi lineari relativi a media, deviazione standard, skewness e curtosi di un sottogruppo di momenti della distribuzione di k . Per fare ciò è stato utilizzato è stata utilizzata la funzione "rpearson" del pacchetto PersonDS del software R. La simulazione dei dati nella condizione con 6 stimoli ha evidenziato come la maggioranza dei partecipanti ha raggiunto il proprio limite di capacità di memoria di lavoro nella condizione con set size 5.

Osservando la distribuzione di densità del parametro k si nota infatti come la maggior parte, ma non la totalità dei soggetti di questo campione simulato, riporta un picco massimo attorno a $k = 5.03$ (fig. 5)

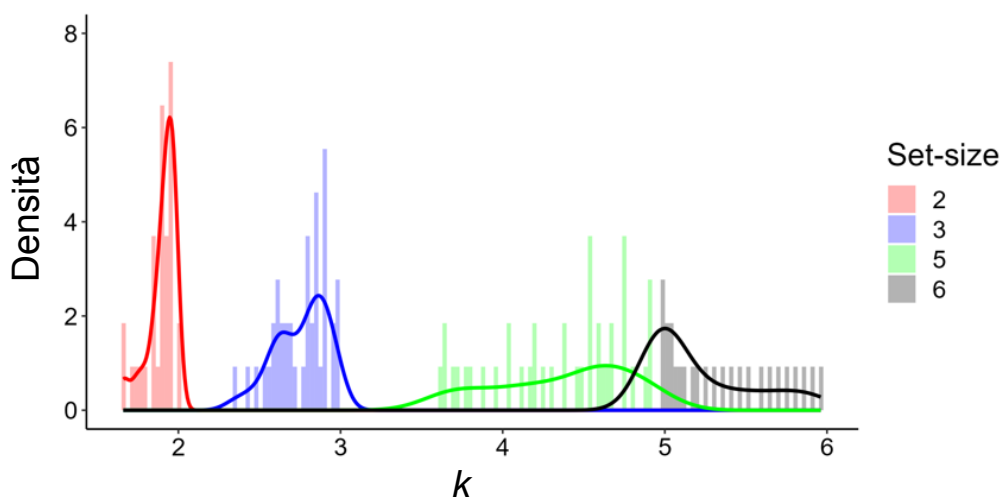


fig. 5 Grafico relativo alle distribuzioni del parametro k nel campione. Sull'asse delle ordinate è indicato il numero di soggetti che ha raggiunto il proprio limite ad un certo k . Le linee rossa, blu e verde indicano le reali distribuzioni di k nelle condizioni di set size 2, 3 e 5 rispettivamente. La linea nera mostra la distribuzione simulata nella condizione di set size 6

7.2.2. Risultati Confronto di Numerosità e Correlazione con WMC

Il valore medio di ω su tutto il campione è risultato essere pressoché identico a quello dell'Esperimento 1 ($\omega_{\text{tot}} = .20$). Qui è stata inoltre effettuata una stima indipendente del valore della frazione di Weber nelle prove con 16 e con 32 stimoli ed è stata osservata una correlazione significativa tra i due parametri ($r(39) = .67, p < .001$).

Infine, è stata effettuata la stessa analisi correlazionale dell'Esperimento 1 per verificare se gli individui con maggiore acuità numerica mostrassero capacità di VWM migliori. Per fare ciò è stata indagata sia la correlazione tra ω_x e il K_{max_x} raggiunto da ciascun soggetto nella condizione con 5 stimoli, sia la correlazione tra ω_x e la differenza tra K_{max_x} e il k_x medio mostrato da ogni partecipante nella condizione di carico minore. Aspettandosi un risultato nullo, per questo esperimento i fattori bayesiani (Bf_{01}) sono stati computati utilizzando una distribuzione beta a priori con scala $1/\sqrt{3}$, la quale si è osservato essere particolarmente adatta in studi finalizzati a dimostrare l'ipotesi nulla piuttosto che l'osservazione di un effetto (Ly, Verhagen, & Wagenmakers, 2016) e ha permesso di prendere in considerazione tutte le possibili correlazioni piuttosto che concentrarsi su un insieme limitato di valori di correlazione. I risultati di questa seconda analisi confermano l'assenza di una correlazione sia tra k massimo e acuità numerica ($r(39) = -.02, p = .885, Bf_{01} = 2.841$) che tra questo e la differenza di k massimo e k medio nella condizione con 2 target ($r(39) = -.07, p = .651, Bf_{01} = 2.625$) (fig. 5).

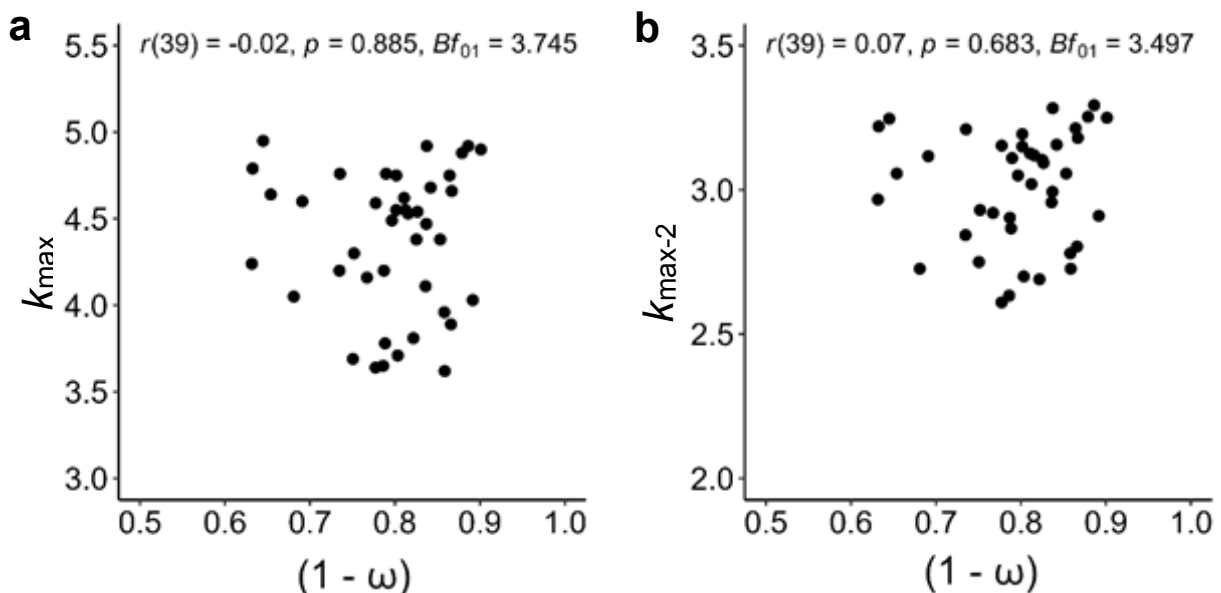


fig. 1 Grafici relativi agli studi di correlazione. a, Grafico della correlazione tra acuità numerica (rappresentata sull'asse delle ascisse come $1 - \omega$) e il k massimo osservato in ogni soggetto nella condizione di set size 5. b, Grafico della correlazione tra acuità numerica e differenza tra k massimo e k medio nella condizione di carico minore (set size 2) osservato in ogni soggetto. In nessuno dei due studi si osserva alcuna correlazione.

8. Discussione

Il nostro studio è incentrato sul superamento di alcuni limiti metodologici dei precedenti paradigmi sperimentali nei quali era stata osservata una dissociazione tra le performance relative a compiti di memoria di lavoro visuo-spaziale e di confronto di numerosità. I risultati dello studio di Piazza e colleghi (2011) sono stati replicati in entrambi i nostri esperimenti: i soggetti che hanno dimostrato di possedere un'abilità superiore alla media nel discriminare quale tra due stimoli presentati fosse il più numeroso non possiedono una capacità di memoria di lavoro significativamente diversa dagli altri soggetti.

In particolare sono stati apportati una serie di accorgimenti per massimizzare la rappresentatività dei k calcolati per ogni soggetto riguardo i limiti di capacità di memoria di lavoro visuo-spaziale. Per prima cosa è stato diminuito il tempo di presentazione degli stimoli da confrontare nel compito, scoraggiando in questo modo strategie che andrebbero ad interferire la misurazione dei limiti come la codifica seriale, il richiamo verbale (il quale implica un coinvolgimento della memoria a lungo termine) e più in generale qualsiasi strategie contestuale che i soggetti potrebbero apprendere. Secondo, è stata utilizzata una formula per il calcolo di k più adatta a rappresentare i limiti interni di ciascun soggetto. La formula di Cowan (2001) utilizzata originariamente da Piazza e colleghi (2011) era infatti doppiamente inadatta. Questa formula è utilizzata in paradigmi in cui lo stimolo prova è costituito dal solo stimolo target e non da tutto il display, come invece avviene nel suddetto studio, e si basa sull'assunto che la capacità della VWM sia una proprietà latente non modulata dal set size. Di conseguenza l'impiego di questa formula genera una misura k la cui varianza non correla con il numero di stimoli presentati. A contrario, la formula di Pashler (1988) genera un parametro che aumenta linearmente all'aumentare del set size e permette quindi una stima precisa dei limiti di ogni soggetto in termini di numero massimo di stimoli mantenuti in memoria di lavoro. Anche con il paradigma utilizzato nell'Esperimento 1 è corretto utilizzare la formula di Pashler perché, seppur lo stimolo di prova sia costituito da un solo oggetto, nessuno dei cerchi nel display di prova viene evidenziato come target perciò ai soggetti è richiesto di memorizzare un numero di oggetti variabile e sempre maggiore di 1. In entrambi i nostri esperimenti, la probabilità di rilevare un cambiamento quando questo avviene corrisponde a d' , il quale diminuisce all'aumentare del set size. Nelle prove invalide (ossia le prove nelle quali lo stimolo prova è identico a quello da memorizzare) la probabilità di rilevare un cambiamento è necessariamente nulla e il soggetto deve quindi indovinare se si tratta di una prova invalida o se invece non ha rilevato il cambiamento. All'aumentare del numero di target aumenta necessariamente anche la probabilità percepita del soggetto di trovarsi in quest'ultima condizione. Il numero falsi allarmi (f nella formula di Pashler) dipende quindi dai limiti della capacità del soggetto e aumenta all'aumentare del set size. È grazie a questo fattore se il parametro k che utilizziamo è sensibile a questi due effetti e ci permette di operationalizzare in maniera esaustiva i limiti della WMC dei soggetti.

Si è osservata una diminuzione dell'accuratezza delle risposte all'aumentare del numero di oggetti che era richiesto di rappresentare e la capacità di VWM soggettiva si è rivelata essere il fattore alla base di questo effetto. Coerentemente, all'aumentare del set size si è osservata una diminuzione del parametro d' , indicatore della qualità del segnale in memoria dato dalla differenza tra la rappresentazione degli stimoli target e dei distrattori. La combinazione di questi due effetti conferma che questi paradigmi hanno permesso di indagare efficacemente i limiti di risorse della VWM dei soggetti e come questi influiscano sulla performance.

I compiti di confronto tra numerosità hanno evidenziato un'acuità numerica piuttosto elevata in entrambi i campioni, la quale non è tuttavia risultata correlata ai limiti della capacità di memoria di lavoro dei soggetti. L'utilizzo di una metodologia di analisi bayesiana permette di dare un peso significativo all'ipotesi nulla dell'Esperimento 2 in particolare.

I risultati degli studi sui potenziali evento-relati sono stati nel complesso deludenti. L'NSW medio del campione mostra un andamento atipico che non riflette il carico in memoria di lavoro visuo-spaziale perché la sua ampiezza non è modulata dal numero di target. La mancata rappresentatività della capacità della memoria di lavoro rende di conseguenza inutilizzabile questo potenziale per lo studio della relazione funzionale con l'ANS. Anche il CDA mostra un andamento piuttosto atipico, mostrando la negatività massima durante il mantenimento degli stimoli nelle condizioni 2-0 e 5-1 nei soggetti con alta k invece che nelle condizioni di sbilanciamento visivo maggiore (ossia 4-0 e 5-1). Alla luce del ruolo che questi aspetti si è evidenziato abbiano nel mediare il funzionamento dell'ANS, è importante ricordare che l'andamento del CDA è modulato dell'efficienza del filtraggio e quindi da quante informazioni irrilevanti vengono mantenute in memoria di lavoro (Luria, Balaban, Awh & Vogel, 2016). L'osservazione di pattern simili nei cambiamenti dell'onda tra soggetti con alta e bassa k e soggetti con alta e bassa ω (negatività massima nelle condizioni 4-0 e 4-1 nei soggetti con bassa k e ω , negatività massima nelle condizioni 5-1 e 2-0 nei soggetti con alta k e ω) potrebbe suggerire la presenza di un effetto slegato dal solo limite di capacità soggettivo. Tuttavia dai risultati non emerge un andamento facilmente associabile con questa ipotesi, per la quale i soggetti con bassa k dovrebbero mostrare negatività proporzionale al numero di stimoli mostrati indipendentemente dal fatto che siano target o meno. Per poter trarre delle conclusioni significative sulla relazione tra VWM e acuità numerica sono quindi necessari studi più approfonditi e basati su un'analisi bifattoriale che prenda in considerazione in maniera indipendente i contributi di capacità e filtraggio.

Stando ai nostri risultati, sembra esserci una qualche forma di divergenza in termini di risorse tra le due funzioni, in forte contrasto con quanto emerso in studi più recenti (Lee & Cho, 2019; Castaldi, Piazza & Eger, 2021; Cheyette, Wu & Piantadosi, 2023). Questa dissociazione potrebbe essere legata alla parziale indipendenza neurofunzionale dei meccanismi di estrazione della numerosità pura presenti nelle aree visive primarie la cui attività è modulata in maniera selettiva dalle informazioni di questa natura

indipendentemente dalle altre dimensioni fisiche e spaziali dello stimolo. Anche a livelli di elaborazione successivi si registra la presenza di circuiti neurali organizzati in mappe topografiche che elaborano le numerosità simboliche in aree medio-temporali (Kutter, Bostroem, Elger, Mormann, & Nieder, 2018) e temporo-occipitali (Cai, Hofstetter, & Dumoulin 2023) in comunicazione con l'IPS. Queste evidenze supportano l'ipotesi che esistano a tutti i livelli dei circuiti che elaborano la numerosità in maniera indipendente dall'attività di controllo e filtraggio della memoria di lavoro visuo-spaziale.

Se queste evidenze offrono un punto di vista coerente per spiegare la mancanza di correlazione che si è osservata nei nostri esperimenti, risultano tuttavia insufficienti a spiegare una divergenza così profonda con la serie di studi nei quali la medesima correlazione si osserva in modo consistente. Ritengo quindi sia necessario un confronto tra le differenti metodologie di indagine utilizzate per verificare che non siano queste ad offrire una spiegazione più esaustiva dei nostri risultati e delle diverse conclusioni ai quali sono giunti altri studi simili.

Lo studio metodologicamente più simile al nostro è quello di Castaldi, Piazza e Eger (2021), il quale si basa sull'impiego di un compito di confronto tra numerosità per stimare l'acuità numerica e un compito di change detection del colore di uno stimolo geometrico per stimare la memoria di lavoro visuo-spaziale. La differenza fondamentale è che per indagare la sovrapposizione funzionale e in termini di risorse gli autori hanno utilizzato un paradigma di doppio compito, osservando un peggioramento della performance in entrambe le prove. Questo è un metodo più diretto ed efficace se l'obiettivo è lo studio delle risorse in comune tra i due meccanismi e ha dato, contrariamente al nostro studio, risultati positivi. L'analisi dei dati ha inoltre seguito un approccio profondamente diverso ed è stato incentrato sull'effetto della manipolazione delle dimensioni fisiche degli stimoli (in questo caso il diametro dei cerchi da confrontare). Gli autori hanno studiato l'effetto di questa manipolazione in termini di bias sul giudizio numerico in doppio compito osservando cambiamenti nella curva psicometrica del soggetto. In particolare è stato necessario analizzare l'effetto sui singoli soggetti perché i bias che si verificano quando gli oggetti sono più grandi o più piccoli tendono a cancellarsi analizzando il campione intero.

Il paradigma di Lee e Cho (2019) utilizza un compito di confronto tra numerosità analogo al nostro ma si focalizza sullo stimare le capacità esecutive dei soggetti attraverso un compito di span di figure, in questo caso frecce orientate in 8 possibili direzioni con uno "span size" (ossia il numero di operazioni interposte tra la presentazione dello stimolo e la richiesta di richiamo) variabile tra 2 e 5. A differenza di quanto è avvenuto nei nostri studi, Lee e Cho hanno scelto di mantenere fisso il convex hull di tutti gli stimoli e di manipolare il diametro dei singoli oggetti e l'area cumulativa per studiare il loro effetto sulla performance del compito di confronto. Inoltre, variabili non controllabili come lo spazio tra i vari oggetti del display (in inglese Inter-Dot Space, o IDS) sono state stimate per ogni prova e utilizzate come fattore nell'indagine della varianza delle performance per poterne escludere l'effetto. Come per lo studio di

Castaldi, Piazza e Eger (2021), è stato seguito l'approccio di manipolare intenzionalmente le caratteristiche non numeriche per studiare la loro influenza sulla stima di numerosità e come questa influenza sia modulata dalla memoria di lavoro visuo-spaziale. A contrario, nei nostri esperimenti abbiamo cercato di eliminare l'influenza di queste dimensioni e concentrarci sulle performance invece che sullo studio dell'effetto congruenza. Anche riguardo la metodologia di analisi si evidenziano delle differenze significative. Gli autori hanno infatti prima analizzato le performance del singolo soggetto in tutti i trial per studiare l'effetto congruenza e come questo fosse modulato dalle abilità di controllo esecutivo. Come nel nostro studio, i soggetti sono infatti stati divisi in due gruppi sulla base di un parametro che ha permesso di quantificare una caratteristica del funzionamento soggettivo della VWM, in questo caso il controllo esecutivo. Successivamente, hanno analizzato le performance di tutti i soggetti in ciascun trial per studiare l'effetto della manipolazione di grandezze fisiche in maniera indipendente dal rapporto tra numerosità confrontate e come questo effetto varia in base all'appartenenza al gruppo di soggetti con alta e bassa capacità.

Lo studio Cheyette, Wu e Piantadosi (2023) è quello metodologicamente più distante dei nostri esperimenti, tranne che per un aspetto chiave che rende il paragone molto informativo. I ricercatori hanno innanzitutto analizzato i dati relativi ad un compito di change detection della posizione di un numero variabile di stimoli (1-15) esposti per intervalli diversi di tempo (50-150-450 ms) e ad un compito di stima di numerosità con i medesimi stimoli somministrati a due campioni differenti. In entrambi sono stati indagati gli effetti relativi al tempo di esposizione e al set size. Hanno quindi valutato se il loro modello basato sull'individuazione spaziale degli stimoli si adattasse ai dati di entrambe le prove, con esito positivo. In maniera molto simile al nostro studio gli autori hanno quindi somministrato entrambe le prove ad un terzo campione, osservando una correlazione molto alta tra le performance. Il motivo di risultati così diversi è quindi da ricercarsi nell'utilizzo di un paradigma di change detection incentrato su caratteristiche spaziali invece del colore e nell'impiego di un compito di stima piuttosto che di confronto tra numerosità. Gli autori stessi ipotizzano infatti che questi due differenze siano sufficienti a spiegare la divergenza rispetto a quanto hanno osservato da Piazza e colleghi (2011) nello studio che abbiamo replicato, perché prendono in considerazione più nello specifico gli aspetti di elaborazione spaziale che sono comuni ad entrambi i meccanismi.

Le differenze metodologiche tra questi studi risultano nel complesso più che significative e sottendono tutte un approccio profondamente diverso dal nostro, tanto da giustificare l'osservazione di risultati così divergenti. Possono inoltre aiutarci a capire alcuni potenziali motivi della mancata osservazione di una correlazione tra ANS e memoria di lavoro visuo-spaziale nel nostro studio, i quali verranno indagati nello specifico nel capitolo successivo.

L'ipotesi che più sembra coerente con le evidenze del nostro studio e con un ampio numero di evidenze

presenti in letteratura, è che un meccanismo pre-attentivo e automatico della numerosità come dimensione primaria indipendente sia presente sin dalla nascita. Tuttavia, il suo funzionamento ecologico è integrato alla memoria di lavoro visuo-spaziale, la quale permette l'integrazione di informazioni spaziali e regola in maniera flessibile la sua attività attraverso il controllo attentivo in termini di filtraggio delle caratteristiche fisiche. Ciò sarebbe coerente con i modelli multifase dell'elaborazione della numerosità, secondo i quali ad una prima estrazione della numerosità segue un'elaborazione più profonda in area intraparietale che coincide con l'operazione di filtraggio e con le evidenze EEG per le quali la prima elaborazione in corteccia sensoriale dove avviene l'estrazione della numerosità pura sia sempre seguita da un'elaborazione in area parietale e frontale.

Questa ipotesi ha inoltre il pregio di essere coerente sia con le teorie ortodosse che con quelle non ortodosse. In tutti i modelli ortodossi dell'ANS è sempre previsto l'effetto delle dimensioni fisiche in termini di interferenza, perciò, se si assume che il filtraggio dipenda dall'azione di controllo attentivo della VWM, è coerente affermare che un certo livello di integrazione tra ANS e VWM sia presente. Ciò è in linea anche con quanto si osserva nelle performance: maggiore VWM comporta miglior filtraggio e quindi una stima più precisa in termini di minor attivazione neurale. Questo si traduce in una minore ampiezza delle gaussiane che rappresentano l'attività dell'ANS e quindi un minor ω . Nei modelli non ortodossi l'integrazione tra VWM e ANS è invece intrinseca ed ecologicamente motivata perché la stima numerica fonda sull'integrazione tra informazioni numeriche e informazioni relative alle altre grandezze fisiche con le quali co-varia sistematicamente.

Anche l'ipotesi del subentro di un meccanismo basato sulla densità nel processo di stima di numerosità molto elevate è coerente con questo punto di vista. Rimane da chiarire il funzionamento del meccanismo che regola il passaggio tra i due tipi di elaborazione e il ruolo specifico della VWM nell'estrarre e mantenere attive le informazioni di natura visuo-spaziali sulle quali si basano i giudizi di numerosità.

Appare comunque chiaro che l'osservazione di un passaggio da una situazione in cui i giudizi di numerosità si basano sulla numerosità pura e le informazioni spaziali hanno un ruolo marginale ad una in cui il giudizio si basa esclusivamente sulle ultime è possibile solo alla luce di un stretto legame funzionale tra ANS e VWM. A ulteriore sostegno di ciò, non ci sono evidenze di un limite rigido che determina l'impiego di uno dei due meccanismi, quanto piuttosto un continuum influenzato da una combinazione di fattori (principalmente densità degli stimoli, superficie visiva totale e centralità nel campo visivo), coerente con un'elevata sovrapposizione funzionale.

A livello di funzionamento neurale, l'esistenza di un meccanismo deputato all'elaborazione indipendente della numerosità è in linea con le recenti osservazioni di un'elaborazione precoce modulata selettivamente dalla numerosità nelle aree visive primarie. L'integrazione funzionale con i processi di filtraggio e confronto con le informazioni visuo-spaziali emerge dall'attività che si osserva sistematicamente lungo il dorsal stream corrispondente all'azione della VWM. Coerentemente, i pattern di attivazione neurale

sottostanti alla codifica della numerosità sono analoghi a quelli relativi alle altre caratteristiche fisiche. Questi neuroni sono organizzati in mappe topografiche distinte la cui sovrapposizione costituisce la base per le interazioni tra differenti caratteristiche che contribuiscono alla costruzione della rappresentazione dell'oggetto, numerosità compresa.

Questa ipotesi trova anche un senso da un punto di vista ecologico, perché permette i vantaggi di avere un sistema che estrae la numerosità pura e quindi di ottenere una dimensione che contribuisce in maniera indipendente e pre-attentiva alla costruzione di una rappresentazione complessa della realtà. Al contempo, l'azione della VWM permette di gestire in maniera flessibile l'inevitabile influenza delle informazioni non numeriche, che si voglia concettualizzarla come interferenza o come informazioni da integrare spontaneamente.

In quest'ottica la dimostrazione di una mancanza di correlazione nelle performance tra compiti di VWM e in stima di numerosità potrebbe essere interpretata come evidenza a sostegno dell'ipotesi che la totale assenza di interferenza delle caratteristiche fisiche sia una condizione limite nella quale il ruolo memoria di lavoro non si riflette direttamente sulla performance in questo tipo di compito. L'osservazione di una dissociazione in questo paradigma non andrebbe quindi interpretata come la dimostrazione che le due funzioni siano funzionalmente distinte, ma che il ruolo della VWM nella stima dipenda proprio dal livello di interferenza e che qui non si osservi perché eliminato artificialmente. Senza un effetto significativo delle caratteristiche non numeriche, anche l'attività relativa al controllo e al filtraggio che normalmente si registra durante le prove risulterebbe sensibilmente indebolita, spiegando il motivo dell'andamento atipico del CDA tra soggetti con alta e bassa acuità numerica.

Questa conclusione presenta tuttavia delle debolezze importanti. Innanzitutto è poco verosimile aver creato un paradigma che elimina l'influenza delle caratteristiche non numeriche sulla performance, e non è stato effettuato alcun controllo della presenza di un eventuale effetto congruenza per assicurarsi che questo fosse il caso. Risulta quindi impossibile poter affermare, alla luce delle caratteristiche del nostro paradigma sperimentale, che le risposte nei compiti di confronto di numerosità di entrambi gli esperimenti si siano basate esclusivamente sulle informazioni relative a questa dimensione. Inoltre, il pattern atipico del CDA si osserva quasi identico anche nel confronto tra soggetti sulla base della k , perciò il mancato effetto delle caratteristiche non numeriche non è evidentemente sufficiente a spiegare quanto è emerso. Ritengo molto più verosimile che la divergenza tra i nostri risultati e quelli degli studi presi in considerazione sia spiegabile delle diverse metodologie impiegate e dai relativi limiti. La differenza che ritengo più significativa risiede nel non aver preso in considerazione l'effetto delle caratteristiche non numeriche e il relativo ruolo della VWM ed aver invece basato lo studio della correlazione funzionale tra acuità numerica e capacità di memoria di lavoro visuo-spaziale sul confronto tra performance nei rispettivi compiti.

Anche ipotizzando che la mancata osservazione di una correlazione dipenda dal nostro bilanciamento è

quindi corretto assumere che il nostro esperimento non ci permetta di escludere una sovrapposizione funzionale tra VWM e ANS proprio in funzione dell'effetto delle altre caratteristiche visuo-spaziali.

9. Limiti dello Studio

Il nostro studio presenta una serie di limiti teorici, metodologici e statistici su cui è importante fare una riflessione per giungere ad una comprensione più profonda di quanto è emerso.

Il limite a mio avviso più importante di questo studio è il non aver controllato la presenza di effetti congruenza che si osservano sistematicamente in questo tipo di paradigma e che è impossibile eliminare completamente. Non è da escludere che le grandezze non numeriche siano state bilanciate a sufficienza da non influenzare i dati comportamentali, tuttavia essendo lo studio di questi effetti fondamentale per la comprensione profonda del rapporto funzionale tra i due meccanismi, la sua assenza è un limite importante. In maniera analoga a quanto fatto da Lee e Cho (2019) per assicurarsi che l'IDS non costituisse un fattore rilevante per spiegare la varianza della performance, per poter giungere a delle conclusioni più significative si sarebbero dovute misurare le variazioni delle dimensioni non controllate in ciascuna prova. Successivamente, in fase di analisi, verificare la presenza di una eventuale correlazione tra performance e queste variazioni avrebbe potuto con certezza escluderne l'effetto.

Un secondo limite relativo al paradigma è il non aver incluso un doppio compito, il quale avrebbe permesso di indagare in maniera più diretta la presenza di una base di risorse cognitive comuni tra i due meccanismi oggetto di indagine.

Un limite importante è relativo all'analisi degli ERP riguarda l'aver eseguito una procedura di averaging basata sulle condizioni del set size combinato con il nostro tipo di bilanciamento. Nel nostro studio si è infatti tenuta costante la densità in metà delle prove e la superficie totale nell'altra metà. Questo significa che l'aumento della dimensione fisica controllata conseguente all'aumento del numero di oggetti emerge nel momento in cui viene mediata con le altre prove nella medesima condizione di set size (si veda figura 1 per un esempio). Di conseguenza, diventa meno attendibile l'analisi dell'andamento del potenziale perché non si può escludere che le variazioni dipendano dall'elaborazione della numerosità e non delle altre dimensioni.

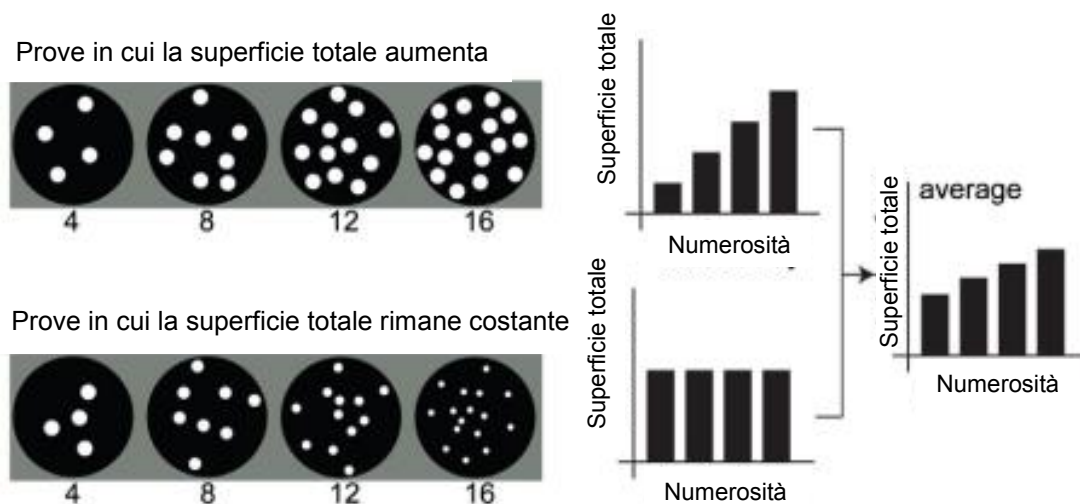


fig. 1 Esempio di paradigma in cui il bilanciamento non elimina l'effetto delle caratteristiche non numeriche sull'attività neurale che si registra in risposta allo stimolo. In questo caso la superficie totale degli stimoli cambia in metà delle prove (pannello in alto) e rimane costante nell'altra metà (pannello in basso), in media la superficie continua ad aumentare con la numerosità. Eseguendo quindi un processo di averaging dell'attività elettroencefalografica sulla base del numero di stimoli includendo entrambi questi tipi di prova, il potenziale risultante sarà influenzato anche dalla risposta all'aumento della superficie totale.

Infine, come già anticipato, un'analisi bifattoriale che permetta di analizzare in maniera indipendente il contributo delle funzioni di capacità e controllo attentivo è necessaria per una comprensione profonda dei meccanismi cognitivi alla base delle variazioni del CDA.

Per quanto riguarda gli aspetti statistici ritengo importante sottolineare una grave violazione dell'assunto di normalità della distribuzione relativa all'accuratezza nel compito di change detection dell'Esperimento 1, che potrebbe compromettere l'attendibilità delle analisi della sua varianza e della correlazione con l'acuità numerica dei soggetti.

Anche il calcolo di k possiede delle importanti limitazioni relative all'osservazione di un performance non perfette nel compito di change detection nelle condizioni con pochi target. Per quanto questo effetto dipenda da fisiologici cali di attenzione, questi interferiscono comunque in maniera significativa con la stima della capacità di memoria di lavoro. Sono presenti diversi modi per aggirare queste problematiche, ma non sono stati applicati in questo studio (si veda Rouder, Morey, Morey & Cowan, 2011).

Infine, un limite molto comune a questo tipo di esperimenti ma nondimeno significativo risiede nella mancanza di ecologicità del paradigma utilizzato. Come anticipato nel paragrafo 3.1.2., in condizioni ecologiche le grandezze fisiche correlano sistematicamente con la numerosità degli stimoli. Per questo motivo, un approccio che si basa sull'eliminazione artificiosa di questa correlazione nel tentativo di indagare il rapporto tra il meccanismo che estrae la numerosità pura e il meccanismo che regola l'effetto delle altre caratteristiche visive su queste stime, appare quantomeno limitato. Specialmente nell'ottica di comprendere il funzionamento cerebrale nel complesso e non in condizioni sperimentali rigidamente controllate che eliminano un fenomeno che, oltre ad essere presente nella vita di tutti i giorni, è anche

evolutive motivato.

10. Prospettive Future

Lo studio della relazione funzionale tra ANS e memoria di lavoro visuo-spaziale sta incominciando a delineare un ruolo fondamentale della codifica spaziale e del controllo esecutivo dalla VWM nell'elaborazione numerica senza che ciò precluda l'esistenza di un meccanismo dedicato e parzialmente indipendente che opera a sia livelli molto precoci nelle aree visive primarie sia più tardivamente lungo il dorsal stream. L'indagine di questa correlazione funzionale rimane lungi da giungere a conclusioni definitive e vorrei quindi individuare due elementi che ritengo particolarmente significativi per gli studi futuri.

Per quanto abbia portato scarsi risultati nel primo dei nostri due studi, l'utilizzo di paradigmi basati sulla neuroimmagine è a mio avviso fondamentale per isolare e studiare nello specifico l'elaborazione della numerosità pura, sia quella precoce nelle aree visive primarie che quella tardiva lungo il dorsal stream. Una possibilità interessante per approfondire l'analisi dei correlati elettroencefalografici e districare il contributo dei numerosi fattori che concorrono per determinare l'andamento dell'attività elettroencefalografica durante i compiti di stima e confronto di numerosità è lo studio dei correlati oscillatori. Come abbiamo visto nel paragrafo 2.3.2., lo studio dell'attività α in area occipito-parietale permette di separare il contributo dell'elaborazione delle informazioni relative alla posizione dello stimolo. Data l'importanza fondamentale che questo processo potrebbe avere nello spiegare il ruolo della VWM nelle stime di numerosità, ricercare un'eventuale correlazione tra questo tipo di attività in compiti di memoria di lavoro visuo-spaziale e acuità numerica potrebbe essere una direzione da esplorare.

Il secondo aspetto del funzionamento dell'ANS il cui studio potrebbe aiutare ad approfondire la comprensione del suo legame funzionale con la memoria di lavoro riguarda la sua natura sovra-modale. Lo studio di Gennari e colleghi (2023) porta forte evidenze a sostegno dell'ipotesi che l'ANS nasca come meccanismo di elaborazione della numerosità che opera allo stesso modo su informazioni visive ed uditive. A contrario, sia nello studio di Castaldi, Piazza e Eger (2021) che quello di Lee e Cho (2019) l'effetto della manipolazione delle dimensioni fisiche non numeriche che correlano con la numerosità si è osservato solo per la modalità visiva. Nello studio di Castaldi, Piazza e Eger in particolare la questione è trattata in maniera diretta, sottolineando come siano le risorse visive ad avere un ruolo fondamentale nel generare una rappresentazione della numerosità, anche utilizzando compiti diversi da quelli di stima e confronto (si veda ad esempio Anobile, Turi, Cicchini & Burr, 2012). Anche l'effetto della deprivazione attentiva sull'elaborazione di questo tipo di informazioni sembra osservarsi quasi esclusivamente se lo stimolo distraente è visivo (Pomè, Anobile, Cicchini & Burr, 2019). Appare chiaro che l'elaborazione della numerosità implichi l'utilizzo di risorse comuni a meccanismi cognitivi di natura spaziale,

coerentemente con diverse delle evidenze di cui abbiamo precedentemente discusso. Anche a livello neurale, le nelle regioni parietali associate alla mappatura spaziale degli stimoli l'attività risulta modulata selettivamente dal dispiegamento dell'attenzione verso informazioni numeriche (Castaldi, Piazza, Dehaene, Vignaud & Eren, 2019). Non sono invece presenti evidenze simili per le aree deputate all'elaborazione d stimoli di natura non visiva.

Negli adulti le osservazioni di attività neurale sovrapposte in risposta a numerosità presentate visivamente e uditivamente in compiti di stima sono poche (Piazza, Mechelli, Price & Butterworth, 2006) e non sono state replicate (Cavdaroglu & Knops, 2019), perciò ipotizzare una specializzazione per modalità dell'ANS con lo sviluppo è possibile. Tuttavia non è chiaro come e in che misura questa specializzazione avvenga, ci sono ad esempio evidenze di effetti di abitudine alla numerosità anche se gli stimoli sono presentati con modalità sensoriali diverse che farebbero pensare alla presenza di un meccanismo sovra-modale anche in età adulta (Arrighi, Togoli & Burr, 2014). Necessitano ulteriori approfondimenti anche lo studio di come questo fenomeno si intersechi con la differenza tra elaborazione di numerosità presentate contemporaneamente o in sequenza, perché comporti l'elaborazione preferenziale delle informazioni visive e come questo interagisca con i relativi disturbi del neurosviluppo, in particolare la discalculia.

Come avvenga il passaggio dalla condizione che si osserva a 3 mesi, nella quale l'ANS opera in maniera sovra-modale, alla condizione appena descritta che si osserva in età adulta rimane tuttavia la questione fondamentale da approfondire. Permetterebbe di chiarire alcuni aspetti del legame funzionale con la memoria di lavoro offrendo un punto di vista evolutivo in grado di fornire nuove possibili spiegazioni sull'origine e sulla natura di questa correlazione. Uno degli approcci percorribili è incentrato sui pazienti discalculi in virtù dei deficit che mostrano selettivamente nei compiti che utilizzano stimoli di natura visiva. Da una lunga revisione della letteratura scientifica sulla DD, Szucs, Devine, Soltesz, Nobes e Gabriel (2013) sono giunti alla conclusione che i deficit mostrati dai pazienti discalculi sono meglio spiegati dalla compromissione delle funzioni inibitorie della memoria di lavoro visiva piuttosto che dall'ANS. Coerentemente, sono presenti evidenze di una preservazione della plasticità a breve termine del meccanismo di elaborazione di informazioni numerica nei pazienti discalculi, evidente dall'osservazione di fenomeni di adattamento alle numerosità visive (Anobile, Cicchini, Gasperini & Burr, 2018). Se già in fase di sviluppo la compromissione della capacità di discriminare numerosità dipende più da deficit visuo-spaziali che dall'elaborazione numerica pura, è possibile che la natura sovra-modale di quest'ultima permanga.

Il legame tra discalculia e meccanismi visuo-spaziali appare quindi profondo e pervasivo in tutte le età dello sviluppo, e non è chiaro come ciò sia coniugabile con l'ipotesi di una progressiva specializzazione per la modalità visiva presente in diversi studi (si veda ad esempio Castaldi, Piazza & Eger, 2021; Gennari, Dehaene, Valera & Dehaene-Lambertz, 2023). L'indagine di questa apparente contraddizione

porterebbe a delle conclusioni significative sia sulla relazione funzionale tra meccanismi visuo-spaziali e ANS sia sulla natura sovra-modale di quest'ultimo.

11. Conclusioni

Il nostro studio ha fornito importanti evidenze a sostegno dell'ipotesi che il funzionamento del meccanismo deputato all'estrazione delle informazioni relative alla numerosità mostri una parziale indipendenza dall'attività della memoria di lavoro visuo-spaziale. La presenza di evidenze empiriche solide a sostegno dell'ipotesi di un certo livello di sovrapposizione funzionale tra i due meccanismi rende molto difficile parlare di una vera e propria dissociazione, ma proprio alla luce di ciò i nostri risultati sono particolarmente interessanti, per quanto non conclusivi. La replica dell'osservazione di una mancanza di correlazione nelle performance relative a compiti di consolidata efficacia sperimentale nel misurare il relativo costrutto è un risultato significativo sia per lo studio degli aspetti di elaborazione della numerosità che sono indipendenti dall'azione della VWM, sia per la riflessione metodologica che inevitabilmente produce.

Più in generale, l'analisi critica del nostro studio mi ha portato a riflettere sul ruolo fondamentale di due fattori per l'indagine scientifica. Il primo è l'importanza delle repliche sperimentali, specialmente di studi che sono giunti a risultati contraddittori rispetto alla direzione che si sta delineando nella pratica di ricerca corrente. Condurre uno studio basato sulla replica comporta un processo di revisione della metodologia impiegata nel paradigma originale e permette di ricontestualizzare rispetto allo stato dell'arte presente i risultati emersi. Nel nostro caso la replica ha permesso di escludere che la mancanza di correlazione riscontrata da Piazza e colleghi (2011) dipendesse dalla scelta di un parametro k inadeguato al compito e all'obiettivo di ricerca o dall'impiego di strategie seriali nel compito di confronto. Questi risultati hanno quindi costituito la base per la riflessione metodologica che ha permesso di approfondire le ragioni dell'osservazione di una mancanza di correlazione tra soggetti alta capacità di VWM e soggetti ad alta acuità numerica nel nostro campione. Allo stesso modo, studi futuri che intendono impiegare un approccio analogo per indagare la correlazione funzionale tra questi due meccanismi dovranno tenere conto dei limiti del nostro paradigma, ad esempio includendo un doppio compito o introducendo un cambiamento di posizione piuttosto che di colore nel compito di change detection. Da questo punto di vista il nostro studio, per quanto non abbia portato ad evidenze definitive, costituisce un importante progresso nel processo di indagine del funzionamento dell'ANS e una solida evidenza sperimentale di una parziale dissociazione tra questo costrutto e la memoria di lavoro visuo-spaziale.

Il secondo, strettamente interconnesso con il primo, è l'importanza di indagare e definire dei punti di riferimento metodologici condivisi. In questi termini un contributo molto significativo è stato dato da Oberauer e colleghi (2018), i quali unendo il contributo di una lunga serie di ricercatori hanno tentato di delineare una serie riferimenti per lo studio della memoria di lavoro. Il filone di ricerca sull'ANS avrebbe

specialmente bisogno di uno strumento simile, in grado di offrire dei cardini da utilizzare in fase di progettazione dell'esperimento e di orientare l'interpretazione dei risultati. Alla luce dell'alto livello di incertezza teorica riguardo la natura di questo sistema, il suo funzionamento e quale sia il contributo che la memoria di lavoro apporta nel suo processo di elaborazione, uno sforzo collettivo per chiarire i punti chiave ai quali oltre 30 anni di indagine scientifica hanno portato si rende fondamentale.

Ad esempio, i paradigmi nei quali le caratteristiche visive vengono manipolate tendano ad evidenziare più di frequente una correlazione tra ANS e VWM rispetto a studi come il nostro nei quali si cerca di bilanciare l'effetto (Gebuis, Kadosh & Gevers, 2016). È fondamentale che ciò sia noto, che siano chiari i fattori metodologici e funzionali sottostanti a questo effetto e a quale filone teorico fanno riferimento le differenti metodologie, in modo da costruire uno studio coerente e facilitare il confronto accademico.

In conclusione, la relazione funzionale tra i due costrutti presi in esame è senza dubbio presente e profonda, tuttavia non è possibile escludere un certo livello di indipendenza. Il nostro studio si inserisce proprio in questa nicchia di indagine, e ha evidenziato come in un ampio campione di soggetti un'elevata abilità nel discriminare tra stimoli di numerosità simile non correla con i limiti della capacità di mantenere rappresentazione delle caratteristiche visive degli stimoli in memoria di lavoro. Al contempo, ha permesso di escludere che questa osservazione dipendesse da una serie di difetti nel paradigma e nell'analisi inizialmente presenti nello studio di Piazza e colleghi (2011). La questione fondamentale per l'indagine futura rimane la costruzione di un modello coerente con le numerose evidenze di un'elaborazione numerica pura e il chiarimento dei fattori metodologici sottostanti all'osservazione di risultati sperimentali così divergenti.

Bibliografia

- Adam, K. C., Mance, I., Fukuda, K., & Vogel, E. K. (2015). The contribution of attentional lapses to individual differences in visual working memory capacity. *Journal of cognitive neuroscience*, 27(8), 1601-1616.
- Adam, K. C., Robison, M. K., & Vogel, E. K. (2018). Contralateral delay activity tracks fluctuations in working memory performance. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 30(9), 1229-1240.
- Adam, K. C., Vogel, E. K., & Awh, E. (2017). Clear evidence for item limits in visual working memory. *Cognitive psychology*, 97, 79-97.
- Alvarez, G. A., & Cavanagh, P. (2004). The capacity of visual short-term memory is set both by visual information load and by number of objects. *Psychological science*, 15(2), 106-111.
- Anderson, J. R., Matessa, M., & Lebiere, C. (1997). ACT-R: A theory of higher level cognition and its relation to visual attention. *Human-Computer Interaction*, 12(4), 439-462.
- Anderson, J. R., & Schooler, L. J. (1991). Reflections of the environment in memory. *Psychological science*, 2(6), 396-408.
- Anobile, G., Arrighi, R., & Burr, D. C. (2019). Simultaneous and sequential subitizing are separate systems, and neither predicts math abilities. *Journal of Experimental Child Psychology*, 178, 86-103.
- Anobile, G., Cicchini, G. M., & Burr, D. C. (2014). Separate mechanisms for perception of numerosity and density. *Psychological science*, 25(1) 265-270.
- Anobile, G., Cicchini, G. M., Gasperini, F., & Burr, D. C. (2018). Typical numerosity adaptation despite selectively impaired number acuity in dyscalculia. *Neuropsychologia*, 120, 43-49.
- Anobile, G., Turi, M., Cicchini, G. M., & Burr, D. C. (2012). The effects of cross-sensory attentional demand on subitizing and on mapping number onto space. *Vision research*, 74, 102-109.
- Anobile, G., Turi, M., Cicchini, G. M., & Burr, D. C. (2015). Mechanisms for perception of numerosity or texture-density are governed by crowding-like effects. *Journal of Vision*, 15(5), 4-4.
- Ansari, D., Lyons, I. M., van Eimeren, L., & Xu, F. (2007). Linking visual attention and number processing in the brain: The role of the temporo-parietal junction in small and large symbolic and nonsymbolic number comparison. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 19(11), 1845-1853.
- Arrighi, R., Togoli, I., & Burr, D. C. (2014). A generalized sense of number. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1797), 20141791.
- Atkinson, R. C., & Shiffrin, R. M. (1968). Human memory: A proposed system and its control processes. In *Psychology of learning and motivation* (Vol. 2, pp. 89-195). Academic press.
- Aulet, L. S., & Lourenco, S. F. (2021). The relative salience of numerical and non-numerical dimensions shifts over development: A re-analysis of. *Cognition*, 210, 104610.
- Aulet, L. S., & Lourenco, S. F. (2023). No intrinsic number bias: Evaluating the role of perceptual discriminability in magnitude categorization. *Developmental Science*, 26(2), e13305.
- Awh, E., Barton, B., & Vogel, E. K. (2007). Visual working memory represents a fixed number of items regardless of complexity. *Psychological science*, 18(7), 622-628.
- Awh, E., & Vogel, E. K. (2008). The bouncer in the brain. *Nature neuroscience*, 11(1), 5-6.
- Baddeley, A. (1986). *Working memory*. Clarendon Press/Oxford University Press.
- Baddeley, A. D., & Hitch, G. (1974). Working memory (pp. 47-89). *The Psychology of Learning and Motivation: Advances in Research and Theory*.
- Bae, G. Y., & Luck, S. J. (2018). Dissociable decoding of spatial attention and working memory from EEG oscillations and

- sustained potentials. *Journal of Neuroscience*, 38(2), 409-422.
- Bae, G. Y., Wilson, C., & Flombaum, J. (2013). Variability in color working memory precision reflects inherent stimulus properties. *Journal of Vision*, 13(9), 461-461.
- Bays, P. M. (2016). Evaluating and excluding swap errors in analogue tests of working memory. *Scientific reports*, 6(1), 19203.
- Bays, P. M., Catalao, R. F., & Husain, M. (2009). The precision of visual working memory is set by allocation of a shared resource. *Journal of vision*, 9(10), 7-7.
- Bays, P. M., & Husain, M. (2008). Dynamic shifts of limited working memory resources in human vision. *Science*, 321(5890), 851-854.
- Becke, A., Müller, N., Vellage, A., Schoenfeld, M. A., & Hopf, J. M. (2015). Neural sources of visual working memory maintenance in human parietal and ventral extrastriate visual cortex. *Neuroimage*, 110, 78-86.
- Bleckley, M. K., Foster, J. L., & Engle, R. W. (2015). Working memory capacity accounts for the ability to switch between object-based and location-based allocation of visual attention. *Memory & Cognition*, 43, 379-388.
- Bonn, C. D., & Cantlon, J. F. (2017). Spontaneous, modality-general abstraction of a ratio scale. *Cognition*, 169, 36-45.
- Bonnel, A. M., & Miller, J. (1994). Attentional effects on concurrent psychophysical discriminations: Investigations of a sample-size model. *Perception & Psychophysics*, 55, 162-179.
- Brady, T. F., Störmer, V. S., & Alvarez, G. A. (2016). Working memory is not fixed-capacity: More active storage capacity for real-world objects than for simple stimuli. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 113, 7459–7464. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.1520027113>
- Brass, M., Ullsperger, M., Knoesche, T. R., Cramon, D. Y. V., & Phillips, N. A. (2005). Who comes first? The role of the prefrontal and parietal cortex in cognitive control. *Journal of cognitive neuroscience*, 17(9), 1367-1375.
- Bueti, D., & Walsh, V. (2009). The parietal cortex and the representation of time, space, number and other magnitudes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1525), 1831-1840.
- Bull, R., Espy, K. A., & Wiebe, S. A. (2008). Short-term memory, working memory, and executive functioning in preschoolers: Longitudinal predictors of mathematical achievement at age 7 years. *Developmental neuropsychology*, 33(3), 205-228.
- Burr, D. C., Turi, M., & Anobile, G. (2010). Subitizing but not estimation of numerosity requires attentional resources. *Journal of Vision*, 10(6), 20-20.
- Burr, D., Anobile, G., & Turi, M. (2011). Adaptation affects both high and low (subitized) numbers under conditions of high attentional load. *Seeing and Perceiving*, 24(2), 141-150.
- Cai, Y., Sheldon, A. D., Yu, Q., & Postle, B. R. (2019). Overlapping and distinct contributions of stimulus location and of spatial context to nonspatial visual short-term memory. *Journal of neurophysiology*, 121(4), 1222-1231.
- Cantlon, J. F., & Brannon, E. M. (2006). Shared system for ordering small and large numbers in monkeys and humans. *Psychological science*, 17(5), 401-406.
- Cantlon, J. F., Platt, M. L., & Brannon, E. M. (2009). Beyond the number domain. *Trends in cognitive sciences*, 13(2), 83-91.
- Cantrell, L., & Smith, L. B. (2013). Open questions and a proposal: A critical review of the evidence on infant numerical abilities. *Cognition*, 128(3), 331-352.
- Cantrell, L., Boyer, T. W., Cordes, S., & Smith, L. B. (2015). Signal clarity: An account of the variability in infant quantity discrimination tasks. *Developmental Science*, 18(6), 877-893.
- Castaldi, E., Mirassou, A., Dehaene, S., Piazza, M., & Eger, E. (2018). Asymmetrical interference between number and item size perception provides evidence for a domain specific impairment in dyscalculia. *PLoS one*, 13(12), e0209256.
- Castaldi, E., Piazza, M., & Eger, E. (2021). Resources Underlying Visuo-Spatial Working Memory Enable Veridical Large Numerosity Perception. *Frontiers in Human Neuroscience*, 15, 751098.

- Castaldi, E., Piazza, M., Dehaene, S., Vignaud, A., & Eger, E. (2019). Attentional amplification of neural codes for number independent of other quantities along the dorsal visual stream. *Elife*, *8*, e45160.
- Cavdaroglu, S., Katz, C., & Knops, A. (2015). Dissociating estimation from comparison and response eliminates parietal involvement in sequential numerosity perception. *NeuroImage*, *116*, 135-148.
- Cavdaroglu, S., & Knops, A. (2019). Evidence for a posterior parietal cortex contribution to spatial but not temporal numerosity perception. *Cerebral Cortex*, *29*(7), 2965-2977.
- Chen, Q., & Li, J. (2014). Association between individual differences in non-symbolic number acuity and math performance: A meta-analysis. *Acta psychologica*, *148*, 163-172.
- Cheyette, S. J., & Piantadosi, S. T. (2019). A primarily serial, foveal accumulator underlies approximate numerical estimation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *116*(36), 17729-17734.
- Cheyette, S. J., & Piantadosi, S. T. (2020). A unified account of numerosity perception. *Nature Human Behaviour*, *4*(12), 1265-1272.
- Cheyette, S., Wu, S., & Piantadosi, S. T. (2023). Limited information-processing capacity in vision explains number psychophysics.
- Christophel, T. B., Klink, P. C., Spitzer, B., Roelfsema, P. R., & Haynes, J. D. (2017). The distributed nature of working memory. *Trends in cognitive sciences*, *21*(2), 111-124.
- Cicchini, G. M., Anobile, G., & Burr, D. C. (2016). Spontaneous perception of numerosity in humans. *Nature communications*, *7*(1), 12536.
- Clayton, S., & Gilmore, C. (2015). Inhibition in dot comparison tasks. *Zdm*, *47*(5), 759-770.
- Clayton, S., Gilmore, C., & Inglis, M. (2015). Dot comparison stimuli are not all alike: The effect of different visual controls on ANS measurement. *Acta Psychologica*, *161*, 177-184.
- Cohen, M. R., & Maunsell, J. H. (2010). A neuronal population measure of attention predicts behavioral performance on individual trials. *Journal of Neuroscience*, *30*(45), 15241-15253.
- Cowan, N. (2010). The magical mystery four: How is working memory capacity limited, and why?. *Current directions in psychological science*, *19*(1), 51-57.
- Cowan, N. (2017). The many faces of working memory and short-term storage. *Psychonomic bulletin & review*, *24*, 1158-1170.
- Cudeiro, J., & Sillito, A. M. (2006). Looking back: corticothalamic feedback and early visual processing. *Trends in neurosciences*, *29*(6), 298-306.
- Cusack, R., Lehmann, M., Veldsman, M., & Mitchell, D. J. (2009). Encoding strategy and not visual working memory capacity correlates with intelligence. *Psychonomic bulletin & review*, *16*(4), 641-647.
- Dantzig, T. (1945). *Number: The language of science*. Macmillan Company.
- Dehaene, S. (2011). *The number sense: How the mind creates mathematics*. OUP USA.
- de Vries, I. E., van Driel, J., Karacaoglu, M., & Olivers, C. N. (2018). Priority switches in visual working memory are supported by frontal delta and posterior alpha interactions. *Cerebral Cortex*, *28*(11), 4090-4104.
- Decarli, G., Paris, E., Tencati, C., Nardelli, C., Vescovi, M., Surian, L., & Piazza, M. (2020). Impaired large numerosity estimation and intact subitizing in developmental dyscalculia. *PLoS One*, *15*(12), e0244578.
- DeWind, N. K., Adams, G. K., Platt, M. L., & Brannon, E. M. (2015). Modeling the approximate number system to quantify the contribution of visual stimulus features. *Cognition*, *142*, 247-265.
- Drew, T., Horowitz, T. S., & Vogel, E. K. (2013). Swapping or dropping? Electrophysiological measures of difficulty during multiple object tracking. *Cognition*, *126*(2), 213-223.
- DeWind, N. K., Park, J., Woldorff, M. G., & Brannon, E. M. (2019). Numerical encoding in early visual cortex. *Cortex*, *114*, 76-89.

- Drew, T., Horowitz, T. S., Wolfe, J. M., & Vogel, E. K. (2012). Neural measures of dynamic changes in attentive tracking load. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 24(2), 440-450.
- Druzgal, T. J., & D'Esposito, M. (2003). Dissecting contributions of prefrontal cortex and fusiform face area to face working memory. *Journal of cognitive neuroscience*, 15(6), 771-784.
- Emrich, S. M., Al-Aidroos, N., Pratt, J., & Ferber, S. (2009). Visual search elicits the electrophysiological marker of visual working memory. *PloS one*, 4(11), e8042.
- Ester, E. F., Sprague, T. C., & Serences, J. T. (2015). Parietal and frontal cortex encode stimulus-specific mnemonic representations during visual working memory. *Neuron*, 87(4), 893-905.
- Failing, M., & Theeuwes, J. (2018). Selection history: How reward modulates selectivity of visual attention. *Psychonomic bulletin & review*, 25(2), 514-538.
- Feigenson, L., & Carey, S. (2003). Tracking individuals via object-files: evidence from infants' manual search. *Developmental Science*, 6(5), 568-584.
- Feigenson, L., Carey, S., & Spelke, E. (2002). Infants' discrimination of number vs. continuous extent. *Cognitive psychology*, 44(1), 33-66.
- Feigenson, L., Dehaene, S., & Spelke, E. (2004). Core systems of number. *Trends in cognitive sciences*, 8(7), 307-314.
- Feigenson, L., Libertus, M. E., & Halberda, J. (2013). Links between the intuitive sense of number and formal mathematics ability. *Child development perspectives*, 7(2), 74-79.
- Fornaciai, M., Brannon, E. M., Woldorff, M. G., & Park, J. (2017). Numerosity processing in early visual cortex. *NeuroImage*, 157, 429-438.
- Fornaciai, M., & Park, J. (2017). Distinct neural signatures for very small and very large numerosities. *Frontiers in Human Neuroscience*, 11, 21.
- Fornaciai, M., & Park, J. (2018). Early numerosity encoding in visual cortex is not sufficient for the representation of numerical magnitude. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 30(12), 1788-1802.
- Fougnie, D., Suchow, J. W., & Alvarez, G. A. (2012). Variability in the quality of visual working memory. *Nature communications*, 3(1), 1229.
- Frick, R. W. (1988). Issues of representation and limited capacity in the visuospatial sketchpad. *British Journal of Psychology*, 79(3), 289-308.
- Friedman, N. P., & Miyake, A. (2017). Unity and diversity of executive functions: Individual differences as a window on cognitive structure. *Cortex*, 86, 186-204.
- Fukuda, K., Awh, E., & Vogel, E. K. (2010). Discrete capacity limits in visual working memory. *Current opinion in neurobiology*, 20(2), 177-182.
- Fukuda, K., Mance, I., & Vogel, E. K. (2015). α power modulation and event-related slow wave provide dissociable correlates of visual working memory. *Journal of Neuroscience*, 35(41), 14009-14016.
- Fukuda, K., & Vogel, E. K. (2009). Human variation in overriding attentional capture. *Journal of Neuroscience*, 29(27), 8726-8733.
- Fukuda, K., Vogel, E., Mayr, U., & Awh, E. (2010). Quantity, not quality: The relationship between fluid intelligence and working memory capacity. *Psychonomic bulletin & review*, 17, 673-679.
- Gaspar, J. M., Christie, G. J., Prime, D. J., Jolicœur, P., & McDonald, J. J. (2016). Inability to suppress salient distractors predicts low visual working memory capacity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(13), 3693-3698.
- Gathercole, S. E., Alloway, T. P., Kirkwood, H. J., Elliott, J. G., Holmes, J., & Hilton, K. A. (2008). Attentional and executive function behaviours in children with poor working memory. *Learning and individual differences*, 18(2), 214-223.

- Gebuis, T., & Gevers, W. (2011). Numerosities and space; indeed a cognitive illusion! A reply to de Hevia and Spelke (2009). *Cognition*, *121*(2), 248-252.
- Gebuis, T., Kadosh, R. C., & Gevers, W. (2016). Sensory-integration system rather than approximate number system underlies numerosity processing: A critical review. *Acta psychologica*, *171*, 17-35.
- Gebuis, T., & Reynvoet, B. (2012). The role of visual information in numerosity estimation. *PloS one*, *7*(5), e37426.
- Gennari, G., Dehaene, S., Valera, C., & Dehaene-Lambertz, G. (2023). Spontaneous supra-modal encoding of number in the infant brain. *Current Biology*, *33*(10), 1906-1915.
- Gray, S., Green, S., Alt, M., Hogan, T., Kuo, T., Brinkley, S., & Cowan, N. (2017). The structure of working memory in young children and its relation to intelligence. *Journal of memory and language*, *92*, 183-201.
- Halberda, J., & Feigenson, L. (2008). Developmental change in the acuity of the "Number Sense": The Approximate Number System in 3-, 4-, 5-, and 6-year-olds and adults. *Developmental psychology*, *44*(5), 1457.
- Halberda, J., Ly, R., Wilmer, J. B., Naiman, D. Q., & Germine, L. (2012). Number sense across the lifespan as revealed by a massive Internet-based sample. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *109*(28), 11116-11120.
- Harvey, B. M., & Dumoulin, S. O. (2017). A network of topographic numerosity maps in human association cortex. *Nature Human Behaviour*, *1*(2), 0036.
- Harvey, B. M., Fracasso, A., Petridou, N., & Dumoulin, S. O. (2015). Topographic representations of object size and relationships with numerosity reveal generalized quantity processing in human parietal cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *112*(44), 13525-13530.
- Harvey, B. M., Klein, B. P., Petridou, N., & Dumoulin, S. O. (2013). Topographic representation of numerosity in the human parietal cortex. *Science*, *341*(6150), 1123-1126.
- He, L. X., Zhou, K., Zhou, T. G., He, S., & Chen, L. (2015). Topology-defined units in numerosity perception. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *112*(41), E5647-E5655. <https://doi.org/10.1073/pnas.1512408112>
- Hermann, P., Weiss, B., Knakker, B., Madurka, P., Manga, A., Nárai, Á., & Vidnyánszky, Z. (2021). Neural basis of distractor resistance during visual working memory maintenance. *NeuroImage*, *245*, 118650.
- Hyde, D. C. (2011). Two systems of non-symbolic numerical cognition. *Frontiers in human neuroscience*, *5*, 150.
- Hyde, D. C. (2023). Cognitive neuroscience: An abstract sense of number in the infant brain. *Current Biology*, *33*(10), R400-R402.
- Hyde, D. C., & Spelke, E. S. (2009). All numbers are not equal: an electrophysiological investigation of small and large number representations. *Journal of cognitive neuroscience*, *21*(6), 1039-1053.
- Hyde, D. C., & Spelke, E. S. (2011). Neural signatures of number processing in human infants: evidence for two core systems underlying numerical cognition. *Developmental science*, *14*(2), 360-371.
- Hyde, D. C., & Wood, J. N. (2011). Spatial attention determines the nature of nonverbal number representation. *Journal of cognitive neuroscience*, *23*(9), 2336-2351.
- Izard, V., Sann, C., Spelke, E. S., & Streri, A. (2009). Newborn infants perceive abstract numbers. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *106*(25), 10382-10385.
- Johnson, M. K., McMahon, R. P., Robinson, B. M., Harvey, A. N., Hahn, B., Leonard, C. J., ... & Gold, J. M. (2013). The relationship between working memory capacity and broad measures of cognitive ability in healthy adults and people with schizophrenia. *Neuropsychology*, *27*(2), 220.
- Johnson, J. S., Simmering, V. R., & Buss, A. T. (2014). Beyond slots and resources: Grounding cognitive concepts in neural dynamics. *Attention, Perception, & Psychophysics*, *76*, 1630-1654.
- Johnson, J. S., Spencer, J. P., Luck, S. J., & Schöner, G. (2009). A dynamic neural field model of visual working memory and change detection. *Psychological science*, *20*(5), 568-577.

- Johnson, J. S., Spencer, J. P., & Schöner, G. (2008). Moving to higher ground: The dynamic field theory and the dynamics of visual cognition. *New ideas in psychology*, 26(2), 227-251.
- Kadosh, R. C., Kadosh, K. C., Kaas, A., Henik, A., & Goebel, R. (2007). Notation-dependent and-independent representations of numbers in the parietal lobes. *Neuron*, 53(2), 307-314.
- Kane, M. J., Bleckley, M. K., Conway, A. R., & Engle, R. W. (2001). A controlled-attention view of working-memory capacity. *Journal of experimental psychology: General*, 130(2), 169.
- Kaufman, A. S., Schneider, W. J., & Kaufman, J. C. (2019). Psychometric approaches to intelligence. *Human intelligence: An introduction*, 67-102.
- Kersey, A. J., & Cantlon, J. F. (2017). Neural tuning to numerosity relates to perceptual tuning in 3–6-year-old children. *Journal of Neuroscience*, 37(3), 512-522.
- Lara, A. H., & Wallis, J. D. (2012). Capacity and precision in an animal model of visual short-term memory. *Journal of Vision*, 12(3), 13-13.
- Lasne G, Piazza M, Dehaene S, Kleinschmidt A, Eger E. 2019. Discriminability of numerosity-evoked fMRI activity patterns in human intra-parietal cortex reflects behavioral numerical acuity. *Cortex* 114:90–101. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2018.03.008>, PMID: 29655488
- Lee, K., & Cho, S. (2019). Visuo-spatial (but not verbal) executive working memory capacity modulates susceptibility to non-numerical visual magnitudes during numerosity comparison. *Plos one*, 14(3), e0214270.
- Leibovich, T., & Ansari, D. (2016). The symbol-grounding problem in numerical cognition: A review of theory, evidence, and outstanding questions. *Canadian Journal of Experimental Psychology/Revue canadienne de psychologie expérimentale*, 70(1), 12.
- Leibovich, T., & Henik, A. (2013). Magnitude processing in non-symbolic stimuli. *Frontiers in Psychology*, 4, 375.
- Leibovich, T., & Henik, A. (2014). Comparing performance in discrete and continuous comparison tasks. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 67(5), 899-917.
- Leibovich, T., Katzin, N., Harel, M., & Henik, A. (2017). From “sense of number” to “sense of magnitude”: The role of continuous magnitudes in numerical cognition. *Behavioral and Brain Sciences*, 40, e164.
- Libertus, M. E., Woldorff, M. G., & Brannon, E. M. (2007). Electrophysiological evidence for notation independence in numerical processing. *Behavioral and Brain Functions*, 3, 1-15.
- Liebe, S., Hoerzer, G. M., Logothetis, N. K., & Rainer, G. (2012). Theta coupling between V4 and prefrontal cortex predicts visual short-term memory performance. *Nature neuroscience*, 15(3), 456-462.
- Linden, D. E., Bittner, R. A., Muckli, L., Waltz, J. A., Kriegeskorte, N., Goebel, R., ... & Munk, M. H. (2003). Cortical capacity constraints for visual working memory: dissociation of fMRI load effects in a fronto-parietal network. *Neuroimage*, 20(3), 1518-1530.
- Luck, S. J., & Vogel, E. K. (1997). The capacity of visual working memory for features and conjunctions. *Nature*, 390(6657), 279-281.
- Luck, S. J., & Vogel, E. K. (2013). Visual working memory capacity: from psychophysics and neurobiology to individual differences. *Trends in cognitive sciences*, 17(8), 391-400.
- Luria, R., Balaban, H., Awh, E., & Vogel, E. K. (2016). The contralateral delay activity as a neural measure of visual working memory. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 62, 100-108.
- Luria, R., Sessa, P., Gotler, A., Jolicœur, P., & Dell'Acqua, R. (2010). Visual short-term memory capacity for simple and complex objects. *Journal of cognitive neuroscience*, 22(3), 496-512.
- Luria, R., & Vogel, E. K. (2014). Come together, right now: Dynamic overwriting of an object's history through common fate. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 26(8), 1819-1828.

- Lyons, I. M., & Beilock, S. L. (2011). Numerical ordering ability mediates the relation between number-sense and arithmetic competence. *Cognition*, *121*(2), 256-261.
- Ma, W. J., Husain, M., & Bays, P. M. (2014). Changing concepts of working memory. *Nature neuroscience*, *17*(3), 347-356.
- Mack, A., Erol, M., & Clarke, J. (2015). Iconic memory is not a case of attention-free awareness. *Consciousness and cognition*, *33*, 291-299.
- Mashburn, C. A., Tsukahara, J. S., & Engle, R. W. (2021). Individual differences in attention control: Implications for the relationship between working memory capacity and fluid intelligence. In R. H. Logie, V. Camos, & N. Cowan (Eds.), *Working memory: State of the science* (pp. 175–211). Oxford University Press.
- Mazzocco, M. M., Feigenson, L., & Halberda, J. (2011). Impaired acuity of the approximate number system underlies mathematical learning disability (dyscalculia). *Child development*, *82*(4), 1224-1237.
- McCabe, D. P., Roediger III, H. L., McDaniel, M. A., Balota, D. A., & Hambrick, D. Z. (2010). The relationship between working memory capacity and executive functioning: evidence for a common executive attention construct. *Neuropsychology*, *24*(2), 222.
- McCollough, A. W., Machizawa, M. G., & Vogel, E. K. (2007). Electrophysiological measures of maintaining representations in visual working memory. *Cortex*, *43*(1), 77-94.
- McNab, F., & Klingberg, T. (2008). Prefrontal cortex and basal ganglia control access to working memory. *Nature neuroscience*, *11*(1), 103-107.
- Meyer, D. E., & Kieras, D. E. (1997). A computational theory of executive cognitive processes and multiple-task performance: Part I. Basic mechanisms. *Psychological review*, *104*(1), 3.
- Miller, G. A. (1956). The magical number seven, plus or minus two: Some limits on our capacity for processing information. *Psychological Review*, *63*, 81-97.
- Miller, G. A., Eugene, G., & Pribram, K. H. (1960). Plans and the Structure of Behaviour. In *Systems Research for Behavioral Science* (pp. 369-382). Routledge.
- Moser, E. I., Kropff, E., & Moser, M. B. (2008). Place cells, grid cells, and the brain's spatial representation system. *Annu. Rev. Neurosci.*, *31*, 69-89.
- Myers, N. E., Walther, L., Wallis, G., Stokes, M. G., & Nobre, A. C. (2015). Temporal dynamics of attention during encoding versus maintenance of working memory: complementary views from event-related potentials and alpha-band oscillations. *Journal of cognitive neuroscience*, *27*(3), 492-508.
- Myers, N. E., Stokes, M. G., & Nobre, A. C. (2017). Prioritizing information during working memory: beyond sustained internal attention. *Trends in cognitive sciences*, *21*(6), 449-461.
- Nieder, A., & Dehaene, S. (2009). Representation of number in the brain. *Annual review of neuroscience*, *32*, 185-208.
- Niebur, E., Koch, C., & Rosin, C. (1993). An oscillation-based model for the neuronal basis of attention. *Vision research*, *33*(18), 2789-2802.
- Nieder, A., & Miller, E. K. (2004). A parieto-frontal network for visual numerical information in the monkey. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *101*(19), 7457-7462.
- Nienborg, H., & Cumming, B. G. (2009). Decision-related activity in sensory neurons reflects more than a neuron's causal effect. *Nature*, *459*(7243), 89-92.
- Oberauer, K. (2019). Working memory and attention—A conceptual analysis and review. *Journal of cognition*, *2*(1).
- Oberauer, K. (2021). Towards a Theory of Working Memory: From Metaphors to Mechanisms. In R. H. Logie, V. Camos, & N. Cowan (Eds.), *Working memory: State of the science* (pp. 175–211). Oxford University Press.
- Oberauer, K., & Lin, H. Y. (2017). An interference model of visual working memory. *Psychological review*, *124*(1), 21.

- Odic, D. (2017). The contributions of non-numeric dimensions to number encoding, representations, and decision-making factors. *Behavioral and Brain Sciences*, *40*, e182.
- Odic, D., & Starr, A. (2018). An introduction to the approximate number system. *Child Development Perspectives*, *12*(4), 223-229.
- Olsson, L., Östergren, R., & Träff, U. (2016). Developmental dyscalculia: A deficit in the approximate number system or an access deficit?. *Cognitive Development*, *39*, 154-167.
- Palmer, S. E. (1990). Modern theories of Gestalt perception.
- Park, J., DeWind, N. K., Woldorff, M. G., & Brannon, E. M. (2016). Rapid and direct encoding of numerosity in the visual stream. *Cerebral cortex*, *26*(2), 748-763.
- Pashler, H. (1988). Familiarity and visual change detection. *Perception & psychophysics*, *44*, 369-378.
- Pesaran, B., Pezaris, J. S., Sahani, M., Mitra, P. P., & Andersen, R. A. (2002). Temporal structure in neuronal activity during working memory in macaque parietal cortex. *Nature neuroscience*, *5*(8), 805-811.
- Pessoa, L., & Ungerleider, L. G. (2004). Neural correlates of change detection and change blindness in a working memory task. *Cerebral Cortex*, *14*(5), 511-520.
- Piazza, M. (2010). Neurocognitive start-up tools for symbolic number representations. *Trends in cognitive sciences*, *14*(12), 542-551.
- Piazza, M., De Feo, V., Panzeri, S., & Dehaene, S. (2018). Learning to focus on number. *Cognition*, *181*, 35-45.
- Piazza, M., & Eger, E. (2016). Neural foundations and functional specificity of number representations. *Neuropsychologia*, *83*, 257-273.
- Piazza, M., Facoetti, A., Trussardi, A. N., Berteletti, I., Conte, S., Lucangeli, D., ... & Zorzi, M. (2010). Developmental trajectory of number acuity reveals a severe impairment in developmental dyscalculia. *Cognition*, *116*(1), 33-41.
- Piazza, M., Fumarola, A., Chinello, A., & Melcher, D. (2011). Subitizing reflects visuo-spatial object individuation capacity. *Cognition*, *121*(1), 147-153.
- Piazza, M., Izard, V., Pinel, P., Le Bihan, D., & Dehaene, S. (2004). Tuning curves for approximate numerosity in the human intraparietal sulcus. *Neuron*, *44*(3), 547-555.
- Piazza, M., Mechelli, A., Price, C. J., & Butterworth, B. (2006). Exact and approximate judgements of visual and auditory numerosity: An fMRI study. *Brain research*, *1106*(1), 177-188.
- Piazza, M., Pica, P., Izard, V., Spelke, E. S., & Dehaene, S. (2013). Education enhances the acuity of the nonverbal approximate number system. *Psychological science*, *24*(6), 1037-1043.
- Pomè, A., Anobile, G., Cicchini, G. M., & Burr, D. C. (2019). Different reaction-times for subitizing, estimation, and texture. *Journal of Vision*, *19*(6), 14-14.
- Postle, B. R. (2006). Working memory as an emergent property of the mind and brain. *Neuroscience*, *139*(1), 23-38.
- Postle, B. R. (2015). The cognitive neuroscience of visual short-term memory. *Current opinion in behavioral sciences*, *1*, 40-46.
- Postle, B. R. (2021). Cognitive Neuroscience of Visual Working Memory. In R. H. Logie, V. Camos, & N. Cowan (Eds.), *Working memory: State of the science* (pp. 175–211). Oxford University Press.
- Yu, Q., Teng, C., & Postle, B. R. (2020). Different states of priority recruit different neural representations in visual working memory. *PLoS biology*, *18*(6), e3000769.
- Pratte, M. S. (2018). Iconic memories die a sudden death. *Psychological science*, *29*(6), 877-887.
- Pratte, M. S., & Green, M. L. (2023). Systematic differences in visual working memory performance are not caused by differences in working memory storage. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, *49*(3), 335–349.

- Raffone, A., & Wolters, G. (2001). A cortical mechanism for binding in visual working memory. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *13*(6), 766-785.
- Railo, H., Koivisto, M., Revonsuo, A., & Hannula, M. M. (2008). The role of attention in subitizing. *Cognition*, *107*(1), 82-104.
- Ravizza, S. M., & Conn, K. M. (2022). Gotcha: Working memory prioritization from automatic attentional biases. *Psychonomic Bulletin & Review*, 1-15.
- Rerko, L., Oberauer, K., & Lin, H. Y. (2014). Spatial transposition gradients in visual working memory. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *67*(1), 3-15.
- Revkin, S. K., Piazza, M., Izard, V., Cohen, L., & Dehaene, S. (2008). Does subitizing reflect numerical estimation?. *Psychological science*, *19*(6), 607-614.
- Robitaille, N., Grimault, S., & Jolicœur, P. (2009). Bilateral parietal and contralateral responses during maintenance of unilaterally encoded objects in visual short-term memory: Evidence from magnetoencephalography. *Psychophysiology*, *46*(5), 1090-1099.
- Roggeman, C., Fias, W., & Verguts, T. (2010). Saliency maps in parietal cortex: imaging and computational modeling. *Neuroimage*, *52*(3), 1005-1014.
- Roggeman, C., Santens, S., Fias, W., & Verguts, T. (2011). Stages of nonsymbolic number processing in occipitoparietal cortex disentangled by fMRI adaptation. *Journal of Neuroscience*, *31*(19), 7168-7173.
- Rotzer, S., Loenneker, T., Kucian, K., Martin, E., Klaver, P., & Von Aster, M. (2009). Dysfunctional neural network of spatial working memory contributes to developmental dyscalculia. *Neuropsychologia*, *47*(13), 2859-2865.
- Rousselle, L., Palmers, E., & Noël, M. P. (2004). Magnitude comparison in preschoolers: What counts? Influence of perceptual variables. *Journal of experimental child psychology*, *87*(1), 57-84.
- Ruchkin, D. S., Johnson Jr, R., Grafman, J., Canoune, H., & Ritter, W. (1992). Distinctions and similarities among working memory processes: An event-related potential study. *Cognitive Brain Research*, *1*(1), 53-66.
- Rueda, M. R. (2018). Attention in the heart of intelligence. *Trends in Neuroscience and Education*, *13*, 26-33.
- Sauseng, P., Klimesch, W., Doppelmayr, M., Pecherstorfer, T., Freunberger, R., & Hanslmayr, S. (2005). EEG alpha synchronization and functional coupling during top-down processing in a working memory task. *Human brain mapping*, *26*(2), 148-155.
- Sauseng, P., Klimesch, W., Gerloff, C., & Hummel, F. C. (2009). Spontaneous locally restricted EEG alpha activity determines cortical excitability in the motor cortex. *Neuropsychologia*, *47*(1), 284-288.
- Schneider, D., Barth, A., Getzmann, S., & Wascher, E. (2017). On the neural mechanisms underlying the protective function of retroactive cuing against perceptual interference: Evidence by event-related potentials of the EEG. *Biological Psychology*, *124*, 47-56.
- Schneider, D., Mertes, C., & Wascher, E. (2015). On the fate of non-cued mental representations in visuo-spatial working memory: Evidence by a retro-cuing paradigm. *Behavioural Brain Research*, *293*, 114-124.
- Schneider, D., Mertes, C., & Wascher, E. (2016). The time course of visuo-spatial working memory updating revealed by a retro-cuing paradigm. *Scientific reports*, *6*(1), 21442.
- Schurigin, M. W., Wixted, J. T., & Brady, T. F. (2020). Psychophysical scaling reveals a unified theory of visual memory strength. *Nature human behaviour*, *4*(11), 1156-1172.
- Shipstead, Z., Lindsey, D. R., Marshall, R. L., & Engle, R. W. (2014). The mechanisms of working memory capacity: Primary memory, secondary memory, and attention control. *Journal of Memory and Language*, *72*, 116-141.
- Siegel, M., Warden, M. R., & Miller, E. K. (2009). Phase-dependent neuronal coding of objects in short-term memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *106*(50), 21341-21346.
- Sillito, A. M., Cudeiro, J., & Jones, H. E. (2006). Always returning: feedback and sensory processing in visual cortex and

thalamus. *Trends in neurosciences*, 29(6), 307-316.

Simmering, V. R. (2016). I. Working memory capacity in context: Modeling dynamic processes of behavior, memory, and development. *Monographs of the Society for Research in Child Development*, 81(3), 7-24.

Singer, W., & Gray, C. M. (1995). Visual feature integration and the temporal correlation hypothesis. *Annual review of neuroscience*, 18(1), 555-586.

Skagerlund, K., & Träff, U. (2016). Number processing and heterogeneity of developmental dyscalculia: Subtypes with different cognitive profiles and deficits. *Journal of learning disabilities*, 49(1), 36-50.

Smets, K., Sasanguie, D., Szűcs, D., & Reynvoet, B. (2015). The effect of different methods to construct non-symbolic stimuli in numerosity estimation and comparison. *Journal of Cognitive Psychology*, 27(3), 310-325.

Sokolowski, H. M., Fias, W., Ononye, C. B., & Ansari, D. (2017). Are numbers grounded in a general magnitude processing system? A functional neuroimaging meta-analysis. *Neuropsychologia*, 105, 50-69.

Starr, A., Libertus, M. E., & Brannon, E. M. (2013). Infants show ratio-dependent number discrimination regardless of set size. *Infancy*, 18(6), 927-941.

Stoianov, I., & Zorzi, M. (2012). Emergence of a 'visual number sense' in hierarchical generative models. *Nature neuroscience*, 15(2), 194-196.

Stone, J. V. *Principles of Neural Information Theory* (Sebtel, 2018).

Szucs, D., Devine, A., Soltesz, F., Nobes, A., & Gabriel, F. (2013). Developmental dyscalculia is related to visuo-spatial memory and inhibition impairment. *cortex*, 49(10), 2674-2688.

Testolin, A., & McClelland, J. L. (2021). Do estimates of numerosity really adhere to Weber's law? A reexamination of two case studies. *Psychonomic Bulletin & Review*, 28, 158-168.

Todd, J. J., & Marois, R. (2004). Capacity limit of visual short-term memory in human posterior parietal cortex. *Nature*, 428(6984), 751-754.

Tokita, M., & Ishiguchi, A. (2013). Effects of perceptual variables on numerosity comparison in 5–6-year-olds and adults. *Frontiers in Psychology*, 4, 431.

Tosto, M. G., Petrill, S. A., Halberda, J., Trzaskowski, M., Tikhomirova, T. N., Bogdanova, O. Y., ... & Kovas, Y. (2014). Why do we differ in number sense? Evidence from a genetically sensitive investigation. *Intelligence*, 43, 35-46.

Treisman, A. (1996). The binding problem. *Current opinion in neurobiology*, 6(2), 171-178.

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.

Tsouli, A., Harvey, B. M., Hofstetter, S., Cai, Y., van der Smagt, M. J., Te Pas, S. F., & Dumoulin, S. O. (2022). The role of neural tuning in quantity perception. *Trends in Cognitive Sciences*, 26(1), 11-24.

Tuholski, S. W., Engle, R. W., & Baylis, G. C. (2001). Individual differences in working memory capacity and enumeration. *Memory & cognition*, 29, 484-492.

Unsworth, N., Schrock, J. C., & Engle, R. W. (2004). Working memory capacity and the antisaccade task: individual differences in voluntary saccade control. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 30(6), 1302.

Unsworth, N., Fukuda, K., Awh, E., & Vogel, E. K. (2014). Working memory and fluid intelligence: Capacity, attention control, and secondary memory retrieval. *Cognitive psychology*, 71, 1-26.

Unsworth, N., Fukuda, K., Awh, E., & Vogel, E. K. (2015). Working memory delay activity predicts individual differences in cognitive abilities. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 27(5), 853-865.

Vallortigara, G. (2017). 2.2 An animal's sense of number. *The nature and development of mathematics: cross disciplinary perspectives on cognition, learning and culture*, 43-65.

- Van den Berg, R., Shin, H., Chou, W. C., George, R., & Ma, W. J. (2012). Variability in encoding precision accounts for visual short-term memory limitations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *109*(22), 8780-8785.
- Van den Berg, R., Awh, E., & Ma, W. J. (2014). Factorial comparison of working memory models. *Psychological review*, *121*(1), 124.
- Van Ede, F., Chekroud, S. R., Stokes, M. G., & Nobre, A. C. (2019). Concurrent visual and motor selection during visual working memory guided action. *Nature Neuroscience*, *22*(3), 477-483.
- van Ede, F., Niklaus, M., & Nobre, A. C. (2017). Temporal expectations guide dynamic prioritization in visual working memory through attenuated α oscillations. *Journal of Neuroscience*, *37*(2), 437-445.
- Van Kerkoerle, T., Self, M. W., & Roelfsema, P. R. (2017). Layer-specificity in the effects of attention and working memory on activity in primary visual cortex. *Nature communications*, *8*(1), 13804.
- van Marle, K., & Scholl, B. J. (2003). Attentive tracking of objects versus substances. *Psychological Science*, *14*, 498–504. doi: 10.1111/ 1467-9280.03451
- Van Rinsveld, A., Guillaume, M., Kohler, P. J., Schiltz, C., Gevers, W., & Content, A. (2020). The neural signature of numerosity by separating numerical and continuous magnitude extraction in visual cortex with frequency-tagged EEG. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *117*(11), 5726-5732.
- Vetter, P., Butterworth, B., & Bahrami, B. (2011). A candidate for the attentional bottleneck: set-size specific modulation of the right TPJ during attentive enumeration. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *23*(3), 728-736.
- Vogel, E. K., & Awh, E. (2008). How to exploit diversity for scientific gain: Using individual differences to constrain cognitive theory. *Current directions in psychological science*, *17*(2), 171-176.
- Vogel, E. K., & Machizawa, M. G. (2004). Neural activity predicts individual differences in visual working memory capacity. *Nature*, *428*(6984), 748-751.
- Vogel, E. K., McCollough, A. W., & Machizawa, M. G. (2005). Neural measures reveal individual differences in controlling access to working memory. *Nature*, *438*(7067), 500-503.
- Wen, Y., Snell, J., & Grainger, J. (2019). Parallel, cascaded, interactive processing of words during sentence reading. *Cognition*, *189*, 221-226.
- Wijeakumar S. & Spencer J. (2021). A Dynamic Field Theory of Visual Working Memory . In R. H. Logie, V. Camos, & N. Cowan (Eds.), *Working memory: State of the science* (pp. 116–149). Oxford, UK: Oxford University Press
- Wilken, P., & Ma, W. J. (2004). A detection theory account of change detection. *Journal of vision*, *4*(12), 11-11.
- Worden, M. S., Foxe, J. J., Wang, N., & Simpson, G. V. (2000). Anticipatory biasing of visuospatial attention indexed by retinotopically specific alpha-band electroencephalography increases over occipital cortex. *The Journal of neuroscience: the official journal of the Society for Neuroscience*, *20*(6), RC63-RC63.
- Xu, Y., & Chun, M. M. (2006). Dissociable neural mechanisms supporting visual short-term memory for objects. *Nature*, *440*(7080), 91-95.
- Xu, Y., & Chun, M. M. (2009). Selecting and perceiving multiple visual objects. *Trends in cognitive sciences*, *13*(4), 167-174.
- Xu, X., & Liu, C. (2008). Can subitizing survive the attentional blink? An ERP study. *Neuroscience Letters*, *440*(2), 140-144.
- Yu, Q., Teng, C., & Postle, B. R. (2020). Different states of priority recruit different neural representations in visual working memory. *PLoS biology*, *18*(6), e3000769.
- Zhang, W., & Luck, S. J. (2008). Discrete fixed-resolution representations in visual working memory. *Nature*, *453*(7192), 233-235.
- Zimmermann, E., & Fink, G. R. (2016). Numerosity perception after size adaptation. *Scientific Reports*, *6*(1), 32810.