



Neurobiologische Grundlagen der Verarbeitung von Anzahlen und Proportionen im Primatengehirn

Daniela Vallentin, Simon N. Jacob und Andreas Nieder

Zusammenfassung

Die Erfindung von Zahlensymbolen war ein entscheidender Schritt hin zur Entwicklung ausgeprägter mathematischer Fähigkeiten des Menschen, die ihrerseits den wissenschaftlich-technologischen Fortschritt ermöglichten. Vielfältige Studien zeigen, dass das grundlegende Verständnis von Anzahlen und Mengen nicht humanspezifisch, sondern im gesamten Tierreich verbreitet ist. Die Erforschung der neuronalen Grundlagen der numerischen Kognition hat in den letzten Jahren entscheidende Fortschritte erzielt. Bildgebende Verfahren beim Menschen und Einzelzellableitungen bei nicht-humanen Primaten konnten Regionen des Gehirns identifizieren und näher charakterisieren, die eine zentrale Rolle bei der Repräsentation von Quantitäten spielen. Es zeigte sich, dass sich im Stirn- und Scheitellappen der Großhirnrinde Neurone befinden, die auf Anzahlen und Proportionen abgestimmt sind. Quantitäten werden als analoge Größen repräsentiert; dieser Code ist automatisch, unabhängig vom Darstellungsformat und nicht an Sprache gebunden. Diese Befunde legen nahe, dass unser Sinn für Zahlen auf einem phylogenetisch alten Vorläufersystem zur Repräsentation von Quantitäten basiert, dessen Netzwerke im Laufe der Evolution übernommen und weiterentwickelt wurden.

Abstract

Neuronal representation of number and proportion in the primate brain.

Number symbols have allowed humans to develop superior mathematical skills that are a hallmark of technologically advanced cultures. Findings in animal cognition, developmental psychology, and anthropology indicate that these numerical skills are rooted in nonlinguistic biological primitives. Recent studies in human and nonhuman primates using a broad range of methodologies provide evidence that numerical information is represented and processed by regions of the prefrontal and posterior parietal lobes, where single neurons are tuned to preferred magnitudes. Until recently, data exploring ratios of quantities, as in proportions and fractions, were comparatively sparse. New data derived with complementary methods and from different model systems now shed light on the mechanisms of magnitude ratio representations. A coding scheme for proportions has emerged that is highly reminiscent of the representation of absolute number. The magnitude code is automatic, independent of language and the format of presentation. These findings suggest that the primate brain houses a phylogenetically old network for the representation of quantity that during human evolution has been coopted to build our remarkable sense of number.

Keywords: numerical competence; single cell recordings; functional magnetic resonance tomography; prefrontal cortex; parietal cortex

Einleitung

„Warum hat mein Bruder mehr Gummibärchen bekommen als ich?“. „Wieso habe ich weniger Weihnachtsgeschenke bekommen als meine Freundin?“. Kinder besitzen ein intuitives Verständnis von Mengen. Schon bevor Kinder zur Schule gehen und zählen gelernt haben, sind sie in der Lage, Mengen einzuschätzen. Dieses Zahlenverständnis ist im vorsprachlichen Stadium beim Menschen

nachzuweisen. In einer klassischen Studie konnte Karen Wynn (Wynn 1992) zeigen, dass schon Säuglinge sogar rudimentäre arithmetische Fähigkeiten angeborenermaßen besitzen und erkennen, dass eine Puppe und noch eine Puppe insgesamt zwei Puppen ergeben müssen. Ein weiteres Beispiel für das Verstehen von Mengen ohne Sprache liefert ein brasilianischer Stamm aus dem Amazonasgebiet. Die Zahlenreihe der Pirahã-

Indianer endet bei „zwei“ – alles, was darüber hinausgeht, wird mit „viele“ bezeichnet. Trotz dieser sprachlichen Limitation konnte der Psychologe Peter Gordon (Gordon 2004) beobachten, dass Angehörige dieses Stamms auch größere Mengen zumindest ungefähr abschätzen können.

Auch im Tierreich kann man Beispiele für den Umgang mit Mengen finden. Hört etwa ein Rudel Löwinnen aus der Ferne feindliche Artgenossen brüllen, müssen die Tiere beurteilen, ob es sich lohnt, das eigene Revier zu verteidigen. Entscheidend ist dabei die gegnerische Gruppengröße – der zahlenmäßig überlegene Trupp gewinnt in der Regel die Auseinandersetzung. Erstaunlich gut können die Großkatzen abschätzen, mit wie vielen Eindringlingen sie es zu tun haben, wie die Verhaltensforscherin Karen McComb (McComb et al. 1994) im Serengeti-Nationalpark in Tansania beobachtete.

Die Neurobiologie beschäftigt sich derzeit intensiv mit der Frage, in welchen Gehirnarealen und mit welchem Mechanismen absolute diskrete Mengen (z.B. die Anzahl von Punkten) oder absolute kontinuierliche Mengen (z.B. die Länge von Linien) verarbeitet werden. Allerdings reicht einfaches Einschätzen von Mengen oder genaues Abzählen nicht immer aus, um verhaltensrelevante Entscheidungen zu treffen. Häufig müssen wir zwei Mengen ausdrücklich zueinander ins Verhältnis setzen, um ein zwar komplexeres, aber nichtsdestoweniger verständlicheres Quantitätsmaß zu ermitteln: es muss eine Proportion bestimmt werden.

Auf einer elementaren Ebene beginnen wir nachzuvollziehen, wie das Gehirn ganze Anzahlen und Proportionen repräsentiert. Hier soll ein Überblick über die grundlegenden Studien zur neuronalen Verarbeitung von Mengen im Primatengehirn gegeben werden. Wie ist der aktuelle Stand der Forschung? Wie repräsentiert unser Gehirn absolute Mengen? Welche Unterschiede bzw. Ähnlichkeiten zeigen sich in Bezug auf die Verarbeitung von Mengenverhältnissen (Proportionen)?

Neurobiologische Grundlagen der Verarbeitung von absoluten Mengen

Wo im Gehirn sitzt der Zahlensinn? Bereits im Jahr 1919 bemerkte der schwedische Arzt Salomon Henschen (Henschen 1919), dass Menschen mit bestimmten Hirnschäden kein Gespür für Zahlen haben. Er nannte diese Störung »Akalkulie« (von griechisch *a-* für »nicht« und lateinisch *calcularre* für »rechnen«). Je nach Art und Schwere der Läsion zeigen die Patienten ganz verschiedene Symptome. So können einige nur noch mit Zahlen bis vier umgehen, während größere Zahlen

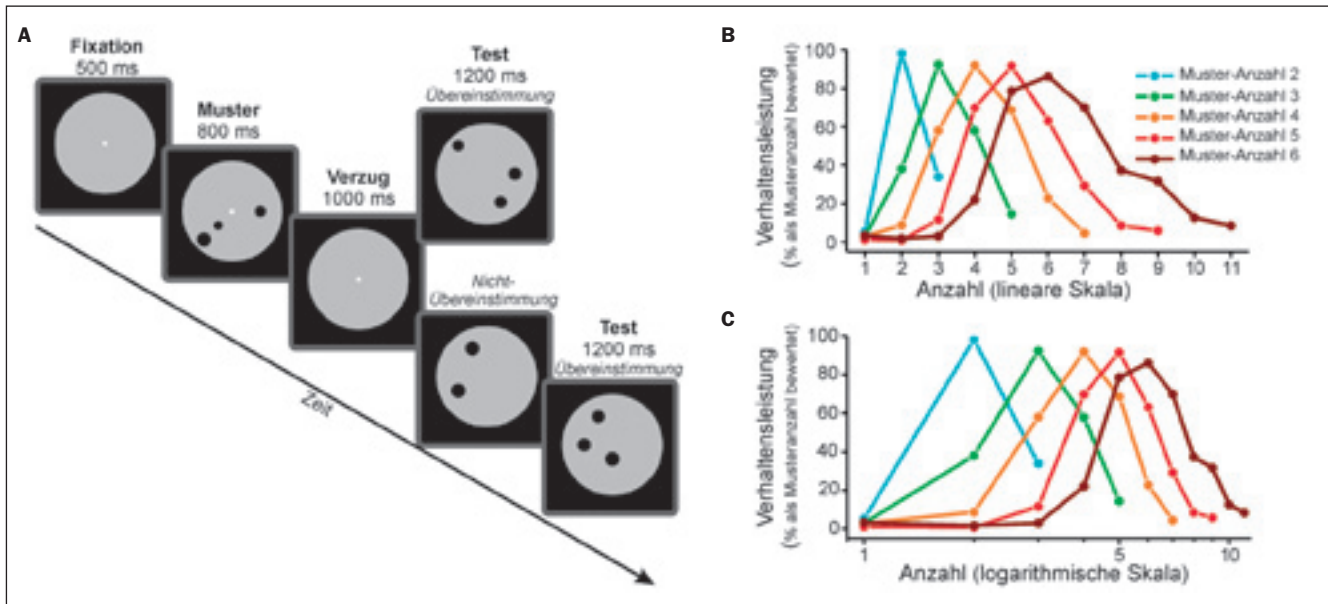


Abb. 1: Repräsentation visueller Anzahlen bei Rhesusaffen. A) Verhaltensprotokoll. Die Affen führten eine zeitlich verzögerte Anzahldiskriminierung durch. Dazu mussten sie die Anzahl visueller Objekte ermitteln, kurzzeitig memorieren und anschließend mit der Anzahl eines von zwei Testbildern zur Deckung bringen. B) Verhaltensdiskriminierung von Anzahlen durch zwei Affen, aufgetragen auf einer linearen Anzahlskala. Die Kurven zeigen an, wie häufig die Tiere im Teststimulus (nach der Verzögerungsphase) die gleiche Anzahl an Objekten wie im Musterreiz vermuteten. Die Maxima der Kurven kennzeichnen die Anzahl im Musterreiz, für den die Funktionen ermittelt wurden. C) Gleiche Verhaltensdaten wie in B), aber diesmal auf einer logarithmischen Skala aufgetragen.

wie ausgelöscht sind. Manchen bereiten besonders Subtraktionen und Zahlenvergleiche Probleme, andere können dagegen nicht mehr multiplizieren. Oft ist bei diesen Patienten eine Hirnregion am Übergang vom Scheitell- (parietal) zum Schläfenlappen (temporal) geschädigt; auch ein verletztes Stirnhirn (frontal) kann das Zahlengespür mindern. Zähl- und Rechenstörungen treten allerdings nicht nur nach Ausfall umschriebener Regionen der Großhirnrinde (Neokortex) auf. Nach neuesten Schätzungen besitzen etwa fünf Prozent der Bevölkerung von klein auf entwicklungsbedingte Probleme beim Lernen von Zahlen und Rechenoperationen. Solche Dyskalkulien (von griechisch *dys-* für schlecht) erweisen sich als ebenso großes Handicap in der Schule und am Arbeitsplatz wie Lese- und Rechtschreibschwierigkeiten.

Was genau beim Abschätzen von Anzahlen im Gehirn passiert, untersuchen wir seit einigen Jahren an der Universität Tübingen (Nieder 2005; Nieder und Dehaene 2009). Rhesusaffen wurden dazu trainiert, eine Verhaltensaufgabe zu lösen, die eine Unterscheidung von Anzahlen erforderte. Dazu sahen die Tiere auf einem Computermonitor eine bestimmte Menge von Punkten, die wenig später wieder erlosch (Musterreiz). Dann erschien ein neues Muster, das entweder die gleiche oder eine andere Punktezahl enthielt (Testreiz, Abbildung 1A). Um eine Belohnung zu erhalten, mussten die Tiere anzeigen,

wenn die zweite Punktemenge der ersten entsprach (sog. *delayed-match-to-sample* Protokoll). Bei den Verhaltensaufgaben zeigten die Tiere ganz typische psychophysische Effekte, die selbst wir Menschen beim symbolischen Zählen noch an den Tag legen: Je weiter zwei Anzahlen mengenmäßig voneinander entfernt lagen, desto leichter konnten sie unterschieden werden. Die Verhaltenskurven sind deshalb annähernd normalverteilte Glockenverteilungen (Abbildung 1B). Dieser Effekt ist als „numerischer Distanzeffekt“ bekannt. Auch ein zweiter, grundlegender psychophysischer Befund war klar zu sehen, der sog. „numerische Größeneffekt“: Bei gleichem Zahlenabstand konnten die Affen kleine Anzahlen besser unterscheiden als große. Beispielsweise fiel es ihnen leichter, zwei und drei Punkte auseinander zu halten als fünf und sechs, obwohl die numerische Distanz in beiden Fällen eins beträgt. Die Verhaltenskurven sind deshalb für kleine Anzahlen schmaler und werden für größere Mengen immer breiter (Abbildung 1B). Diese Effekte werden darauf zurückgeführt, dass das Einschätzen von Mengen auf einem analogen Code basiert: Obwohl es sich bei Anzahlen um diskrete Kardinalitäten handelt, werden sie nichtsprachlich im Gehirn als kontinuierliche Größen abgebildet. Diese Abbildungen sind allerdings etwas schief auf einem linearen gedachten Zahlenstrahl (Abbildung 1B); erst wenn die Verhaltenskurven auf einem

logarithmischen Zahlenstrahl aufgetragen werden, sind sie symmetrisch (Abbildung 1C). Das bedeutet, dass Mengen, bevor sie echt gezählt werden, auf einem nicht-linearen Zahlenstrahl im Gehirn abgebildet werden; der „mentale Zahlenstrahl“ ist zunächst logarithmisch. Erst im Laufe der Schulausbildung, wenn wir richtig Zählen lernen, erfolgt eine Transformation hin zu einem logarithmischen Zahlenstrahl.

Während die Rhesusaffen dieser Aufgabe (Abbildung 1A) nachgingen, wurde die elektrische Aktivität einzelner Nervenzellen im Präfrontalkortex (PFC), dem vorderen Bereich des Stirnhirns, sowie im intraparietalen Sulcus (IPS), einer Furche des Scheitellappens, mittels Mikroelektroden gemessen (Abbildung 2A). Sowohl PFC als auch der IPS sind sog. Assoziationsareale, d.h., sie erhalten vielfältige Eingänge aus untergeordneten Sinnesarealen und spielen eine wichtige Rolle bei der Verarbeitung von kognitiv anspruchsvollen Sachverhalten. Es lag daher nahe, zuallererst in diesen weit oben in der Prozessierungshierarchie stehenden Gehirnregionen nach neuronalen Korrelaten für Quantitäten zu suchen. Sowohl im PFC als auch im IPS gab es Neurone, die bevorzugt Aktionspotenziale generierten, sobald die Versuchstiere Mengen registrierten. Diese Zellen waren interessanterweise auf bestimmte Anzahlen abgestimmt. Sie entluden sich also häufiger für ihre „Lieblingszahl“

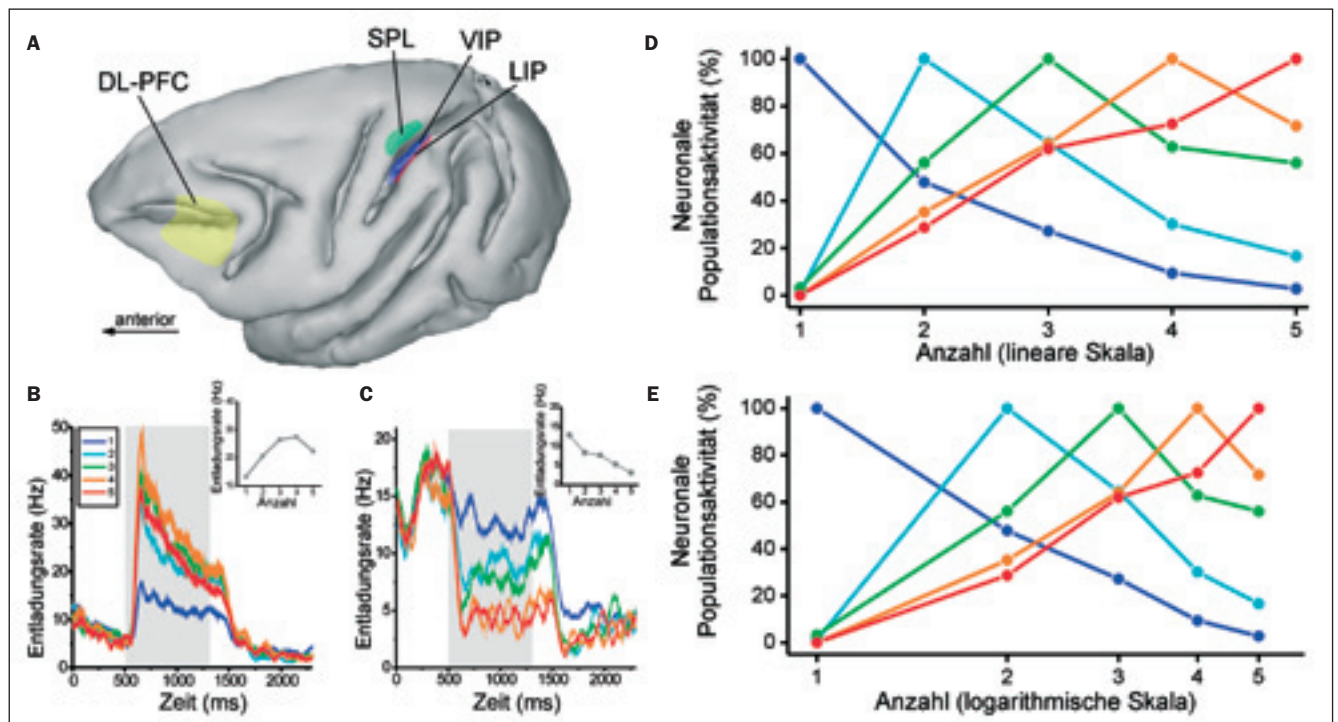


Abb. 2: Anzahlselektive Nervenzellen bei Rhesusaffen. A) Seitliche Ansicht eines Affengehirns und der Ableitorte im Präfrontalkortex und hinteren Parietalkortex, an denen Zellen gefunden wurden, die auf Anzahlen abgestimmt waren. (DL-PFC Dorsolateraler Präfrontalkortex; LIP Lateral intraparietal area; SPL Superior parietal lobule; VIP Ventral intraparietal area). B) Neuronale Antwort einer Einzelzelle, abgeleitet aus dem PFC. Die Zelle zeigt eine abgestufte Entladung während der Musterpräsentation (500-1300 ms) als Funktion der gezeigten Anzahl an Punkten (Anzahlen 1-5; mittlere Entladungsraten über die Zeit sind für die jeweiligen Anzahlen in unterschiedlichen Grauwerten im Einsatz oben rechts dargestellt). Diese Zelle hatte »4« als bevorzugte Anzahl. C) Neuronale Antwort einer Einzelzelle aus dem IPS, die »1« als bevorzugte Anzahl aufwies. Darstellung wie in B). D) Mittlere normalisierte Anzahlabstimmkurven aller selektiven Zellen aus dem PFC. Auftragung auf einer linearen Skala. E) Gleiche neuronalen Daten wie in D), aber aufgetragen auf einer logarithmischen Skala.

und graduell weniger, je weiter eine präsentierte Anzahl von der bevorzugten Quantität entfernt war (Abbildung 2B, C).

Für jede präsentierte Anzahl (eins bis fünf) wurden spezialisierte Nervenzellen gefunden. Nachfolgende Untersuchungen bei den Rhesusaffen konnten nachweisen, dass auch größere Anzahlen im Gehirn auf dieselbe Art verarbeitet werden (Nieder und Merten 2007). Die neurophysiologischen Experimente konnten nun die neuronale Grundlage der oben dargestellten charakteristischen Verhaltensmuster (Distanz- und Größeneffekt) zu Tage fördern: Nervenzellen verarbeiten absolute Mengen genau nach demselben Schema, das auch labeled line code (Platzcode) genannt wird. Wenn man die Feuerrate einzelner Nervenzellen als Funktion der präsentierten Quantitäten aufträgt, erhält man eine glockenförmige Verteilung mit einem globalen Maximum, der „Lieblingszahl“ dieses Neurons. Die Feuerraten sind umso niedriger, je weiter eine Anzahl von der bevorzugten Anzahl entfernt ist. Je größer die Lieblingsanzahlen sind, desto breiter werden die Abstimmkurven (Abbildung 2D).

Dieses Entladungsmuster erklärt sowohl den Distanz- als auch den Größeneffekt. Und auch hier – wie schon im Verhalten (Abbildung 1C) – sind die neuronalen Abstimmkurven erst dann symmetrisch, wenn sie auf einem logarithmischen Zahlenstrahl aufgetragen werden (Abbildung 2E).

Gründen der Zahlensinn des Menschen und damit unsere kulturellen Errungenschaften wie Mathematik, Architektur und Kunst womöglich auf dem evolutionär älteren Mengenschätzsystem? Wenn ja, müssten die Gehirne von Affen und Menschen numerische Informationen auf ähnliche Weise verarbeiten. Inzwischen existieren zahlreiche Studien, in denen Forscher mithilfe bildgebender Verfahren (funktionelle Magnetresonanztomografie, fMRT) ganz unterschiedliche numerische Aufgaben beim Menschen untersucht. Vor einigen Jahren machte sich der Neurowissenschaftler Stanislas Dehaene vom Neurospin Center bei Paris die Mühe, die Befunde – darunter auch Ergebnisse eigener Untersuchungen – miteinander zu vergleichen (Dehaene et al. 2004). Dabei offenbarte sich ein erstaunlich kohärentes

Bild: Egal ob wir Mengen schätzen, Zahlen bewusst oder unbewusst betrachten, mit Ziffern oder Zahlwörtern umgehen oder mathematische Gleichungen lösen – stets sind dabei Bereiche unseres hinteren Scheitellappens und des vorderen Stirnhirns aktiv. Bereits 1999 haben erste fMRT-Studien, die Kopfrechnen untersuchten, beschrieben, dass es eine reproduzierbare bilaterale Aktivität im parietalen und präfrontalen Kortex beim Menschen gibt (Dehaene et al. 1999). Es wurde später sogar gezeigt, dass eine aktive, bewusste Verarbeitung von Anzahlen keine Voraussetzung für Aktivität beispielsweise im IPS ist. Dieses Areal ist auch beteiligt, wenn die Probanden Punktmengen rein passiv mit den Augen fixieren (Piazza et al. 2004). Die aktiven Hirnareale entsprechen vom neuroanatomischen Bauplan her den zahlensensitiven Bereichen des Affengehirns und haben sich aus einer gemeinsamen Vorläuferstruktur entwickelt. Es handelt sich also um sogenannte homologe Areale. Vermutlich dienten diese Hirnregionen ursprünglich nur dem Umgang mit Mengen und wurden erst viel später – im Lauf der Evolution des Menschen – zusätzlich



dafür rekrutiert, Zahlen präzise abzubilden. Denn hierfür ist Sprache unentbehrlich: Nur symbolisches Zählen ermöglicht exaktes Rechnen. Dass unser präzises Zahlensystem nicht ohne das Schätzsystem auskommt, zeigte 2008 die Arbeitsgruppe um die Kognitionspsychologin Lisa Feigenson (Halberda et al. 2008). Von ihnen untersuchte Schulkinder, die Mengen besonders exakt schätzen konnten, lösten Matheaufgaben besser als Kinder, denen das Gespür für Quantitäten fehlte. Zuvor hatten Intelligenz- und Sprachtests allen Teilnehmern sehr ähnliche kognitive Voraussetzungen bescheinigt.

Neurobiologische Grundlagen der Verarbeitung von Mengenverhältnissen

Wir sind Mengenverhältnissen ohne Zweifel genauso oft ausgesetzt wie absoluten Anzahlen. Zum Beispiel erweckt ein Artikel beim Einkaufen unser Interesse, wenn er um die Hälfte reduziert ist. Allerdings existieren zwischen absoluten Zahlen und Bruchzahlen fundamentale konzeptuelle Unterschiede. Natürliche Zahlen haben einen direkten Nachfolger, nach der Zahl 2 kommt die Zahl 3, wohingegen Proportionen diesem

Sachverhalt nicht gerecht werden. Es ist gleichgültig, wie nahe ein Bruch an einer anderen Zahl liegt, wir können immer eine weitere Bruchzahl finden, die noch näher liegt. Bei der Menge der natürlichen Zahlen handelt es sich um eine abzählbare Menge, bei Proportionen um eine überabzählbare (Cantors Theorem).

In der Schule werden Kinder ab einem Alter von acht Jahren mit dem Konzept von Bruchzahlen konfrontiert. Schon in diesem frühen Stadium zeichnen sich Probleme ab, Proportionen zu verstehen. Viele Autoren argumentieren, dass das Verständnis von Bruchzahlen erschwert wird, weil wir uns zu sehr an ganzzahligen Mengen orientieren und hier erworbene Kenntnisse auf Mengenverhältnisse zu übertragen versuchen: 56 ist kleiner als 75, aber 1:56 ist damit nicht kleiner als 1:72.

Ähnliche Probleme verfolgen uns bis ins Erwachsenenalter. Diese Schwierigkeiten könnten dadurch erklärt werden, dass wir Zähler und Nenner zunächst in Worte fassen und so geneigt sind, das Konzept der ganzen (natürlichen) Zahlen anzuwenden. In mehreren psychologischen Experimenten wurde daher untersucht, ob Bruchzahlen tatsäch-

lich anhand ihrer einzelnen Komponenten verstanden werden (Komponentenmodell) oder ob es ein analoges System gibt, das es erlaubt, den eigentlichen numerischen Wert direkt auszulesen (analoges, integrales oder holistisches Modell). Es konnte gezeigt werden, dass Bruchzahlen tatsächlich basierend auf ihrem numerischen Wert verstanden werden können (Schneider und Siegler 2010). Schüler und Studenten sollten einstellige und mehrstellige Bruchzahlen mit einer Referenzbruchzahl vergleichen. Sie zeigten einen stark ausgeprägten Distanzeffekt für den eigentlichen Bruch und keinen Distanzeffekt für den jeweiligen Zähler oder Nenner. Wenn jedoch nur Zähler mit dem gleichen absoluten Wert gezeigt wurden, beschränkten sich die Probanden beim Vergleich der Bruchzahlen auf einen Vergleich des Nenners (Meert et al. 2009). Dieses Ergebnis deutet also darauf hin, dass das Komponentenmodell je nach gestellter Aufgabe und Strategie der Versuchspersonen auch richtig sein kann.

Kann man ein Verständnis für Proportionen auch im Tierreich nachweisen? In einer Studie, die das Operieren mit Mengenverhältnissen untersuchte, wurden fünf

Instruments that are music to your **hands**.



FINE SURGICAL
INSTRUMENTS
FOR RESEARCH™

SHIPPING GLOBALLY
SINCE 1974

Request a catalog at
finescience.de or call
+49 (0) 62 21 – 90 50 50

F · S · T®
FINE SCIENCE TOOLS

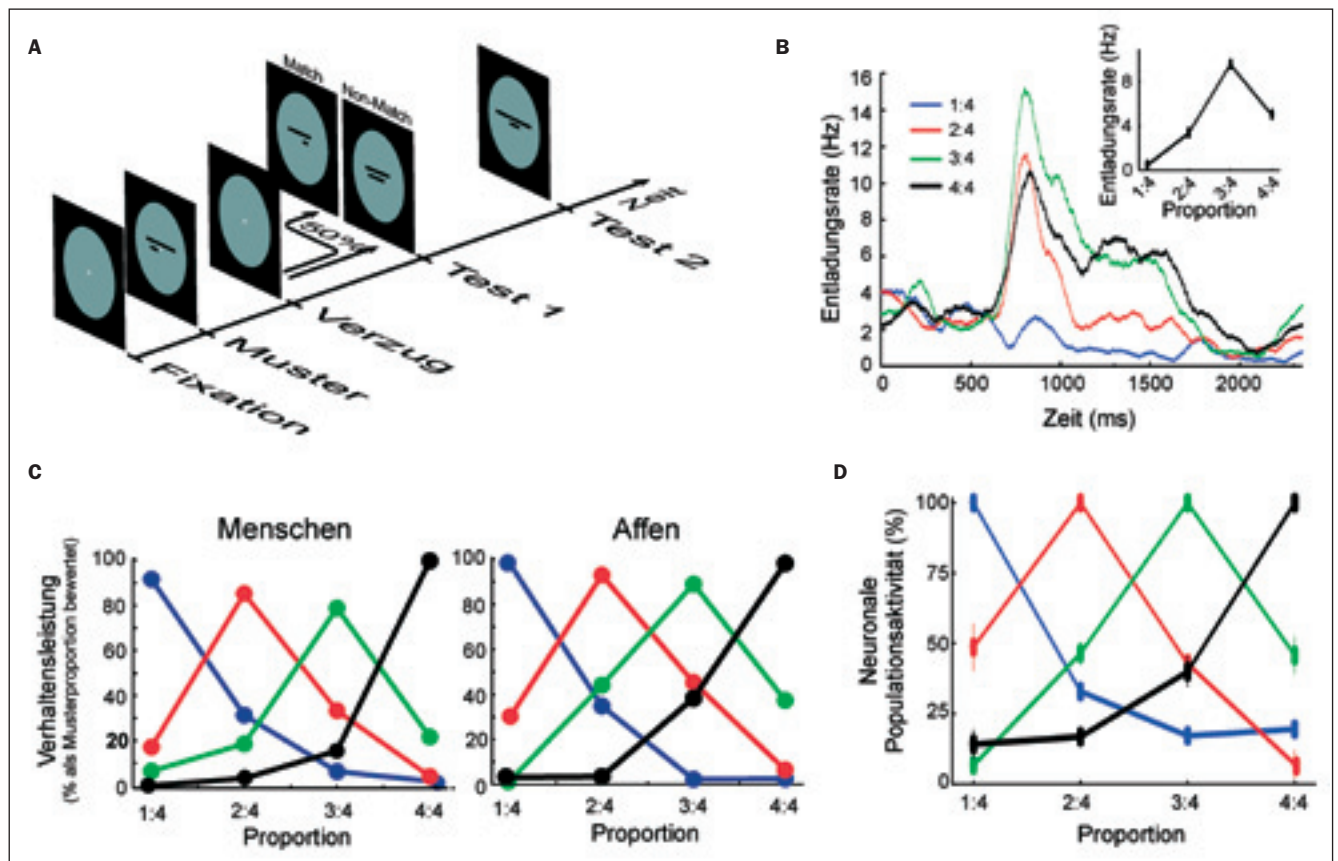


Abb. 3: Verhaltensdiskriminierung und neuronale Repräsentation von Linien-Proportionen. A) Verhaltensprotokoll. Zeitlich verzögerte Diskrimination von Proportionen. B) Beispielzelle im Präfrontalkortex eines Rhesusaffen, die auf die Proportion „3:4“ abgestimmt ist. (Darstellung wie in Abb. 2B). C) Verhaltensdiskriminierung von Proportionen durch Menschen und Affen. (Auftragung wie in Abb. 1B). D) Mittlere normalisierte Abstimmkurven aller proportionselektiven Zellen aus dem PFC.

Schimpansen darauf trainiert, Proportionen zu vergleichen, die in Form von verschiedenen Gegenständen dargestellt wurden, z.B. wurde ein halb volles Wasserglas einem halben Apfel gegenübergestellt (Woodruff und Premack 1981). Bezeichnenderweise bestanden vier Schimpansen diesen Test nicht. Nur ein Affe, der darauf trainiert worden war, sich mit erlernten Zeichen zu verständigen, konnte die Aufgabe lösen. Heißt das also, dass ein Zeichensystem Voraussetzung dafür ist, um Mengenverhältnisse zu verstehen? In der einzigen Studie, die diese Vermutung untersucht hat, wurden Rhesusaffen und Menschen mit der gleichen Verhaltensaufgabe konfrontiert (Vallentin und Nieder 2008). In einem *delayed-match-to-sample* Protokoll (s.o.) wurden Proportionen in Form von horizontalen Linien präsentiert. Die obere und untere Linie zeigten dabei ein spezifisches Längenverhältnis an: 1:4, 2:4, 3:4 oder 4:4 (Abbildung 3A). Die Präsentationszeit der Reize war sehr kurz, sodass Menschen davon abgehalten wurden, die Proportion in Worte zu fassen. Obwohl diese Aufgabe sehr einfach erscheint, lösten die Menschen sie nicht

perfekt. Nach abgeschlossenem Training zeigten die Affen eine den Menschen durchaus vergleichbare Leistung (Abbildung 3C). Transferversuche, in denen die Affen mit unbekannten Proportionen konfrontiert wurden und somit über die bekannten Reize hinaus verallgemeinern mussten, belegten, dass die Tiere das Konzept von Proportionen verstanden hatten. Ein Zeichensystem ist also nicht notwendig, um Mengenverhältnisse abzuleiten. Die Verhaltenskurven von Mensch und Tier zeigten dabei die charakteristischen Eigenschaften einer analogen Repräsentation von ganzzahligen Quantitäten inkl. Distanz- und Größeneffekt. Dieses Ergebnis bedeutet, dass Proportionen geschätzt und nach ihrem wahren (ungefähren) Wert beurteilt werden können.

Wie oben dargestellt, haben sich viele Studien mit der neurophysiologischen Kodierung von absoluten Anzahlen beschäftigt. Bis kürzlich existierten jedoch noch keine Daten zu der neuronalen Darstellung von Proportionen. Es war unklar, wo Mengenverhältnisse im Gehirn verarbeitet werden und wie dieser Prozess abläuft. Um den

neuronalen Code von Mengenverhältnissen auf der Einzelzellebene zu entschlüsseln, führten wir elektrophysiologische Studien durch, in denen elektrische Nervenzellaktivität im IPS und PFC von trainierten Rhesusaffen gemessen wurde, während die Tiere die oben beschriebene *match-to-sample* Aufgabe lösten (Abbildung 3A) (Vallentin und Nieder 2008; 2010). Es zeigte sich, dass im PFC rund 30 % der Zellen die gezeigten Proportionen verarbeiteten. Die neuronale Aktivität zeichnete sich dadurch aus, dass die Feuerrate maximal für eine bestimmte Proportion war und graduell abfiel als Funktion der Distanz von der präferierten Proportion (Abbildung 3B und 3D). Mit anderen Worten, einzelne Nervenzellen waren auf spezifische Proportionen abgestimmt. Der *labeled line code*, der für absolute Mengen beschrieben wurde, greift also auch für die Repräsentation von Mengenverhältnissen. Entladungsmuster von Nervenzellen im IPS (Areal 7a) waren denen im PFC sehr vergleichbar. Jedoch wurden hier signifikant weniger proportionsselektive Zellen gefunden (ungefähr 16 % aller abgeleiteten Zellen

in diesem Gebiet). Eine Auswertung der Fehlversuche der Tiere ergab, dass dann auch die Aktivität auf Einzelzellebene in beiden Gebieten signifikant vermindert war. Dies impliziert, dass die identifizierte neuronale Aktivität im PFC und IPS notwendig ist, um die Aufgabe erfolgreich zu lösen. Wenn sie nicht das Maximum erreichte, sondern auf ca. 80 % abfiel, machte das Versuchstier einen Fehler. Da die Ableitungen in beiden Arealen gleichzeitig stattfanden, war es möglich, den Beitrag der beiden Gebiete direkt zu vergleichen. Es zeigte sich, dass sich die Aktivität in PFC und IPS ähnelt in Bezug auf Stärke und Selektivität der Kodierung von Proportionen. IPS-Zellen zeigten die Tendenz, früher auf die Proportion zu antworten, was darauf hinweist, dass der parietale Kortex die Informationen zum PFC übermittelt. Ein ähnliches Ergebnis wurde schon für die Verarbeitung von diskreten und kontinuierlichen absoluten Mengen beschrieben.

Aber wie werden Anzahlen, Proportionen und Brüche im Gehirn von Menschen abgebildet? Humanexperimente mit

bildgebenden Verfahren haben gezeigt, dass hämodynamische Aktivität in einem weitverzweigten Netzwerk aus inferiorem Frontalgyrus, prämotorischen Kortex, prä-supplementär motorischen Arealen und dem IPS präsent ist, wenn Probanden Rechenaufgaben lösen. Diese Daten lassen aber noch keinen klaren Schluss auf die Darstellung der einzelnen Rechengrößen (z.B. Bruchzahlen) zu, da die untersuchten mathematischen Operationen zu komplex waren.

Jüngste fMRT-Experimente haben nun damit begonnen, diese Lücke zu schließen (Jacob und Nieder 2009a; 2009b). Erwachsene Versuchspersonen wurden im Scanner zunächst gebeten, Punktemuster lediglich mit den Augen zu fixieren. Sie erhielten darüber hinaus keine besonderen Instruktionen. In einem sogenannten Adaptationsprotokoll (Abbildung 4A) wurde eine bestimmte Anzahl in kurzen Abständen wiederholt gezeigt bis plötzlich eine abweichende Anzahl auf dem Bildschirm erschien. Das Kernspintomografie-Signal (BOLD-Signal) fiel während der Adaptationszeit beidseitig im IPS und im lateralen PFC langsam ab

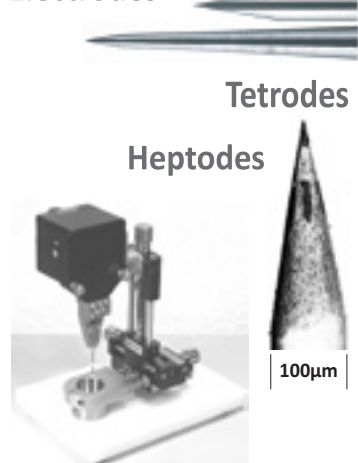
und stieg abrupt wieder an (sog. *Rebound* oder *Erholung von der Adaptation*), sobald eine neue, abweichende Anzahl gezeigt wurde (Abbildung 4B, C). Tatsächlich wurde im bilateralen IPS und PFC die gleiche BOLD-Signaladaptation inklusive anschließendem *Rebound* gefunden (Abbildung 4B, C). Anschließend wurden mit der gleichen Methode Proportionen untersucht, also das Verhältnis zweier unterschiedlich gefärbter Punktmengen in einer Gesamtpunktwolke (Jacob und Nieder 2009a). Auch hier erhöhte sich das BOLD-Signal deutlich mehr, wenn der Abstand zwischen der adaptierten und abweichenden Proportion größer war (Abbildung 4D, E). Dieser Befund impliziert, dass Populationen von Nervenzellen in den Schlüsselregionen für absolute Anzahlen, dem IPS und PFC, auch auf bevorzugte Proportionen abgestimmt sind. Jede abweichende Proportion aktiviert eine andere, noch nicht adaptierte Gruppe von Nervenzellen, was dann zu einer Erhöhung des Signals führt. Es scheinen also die gleichen Regionen bei der Repräsentation von Anzahlen involviert zu sein. Die Areale



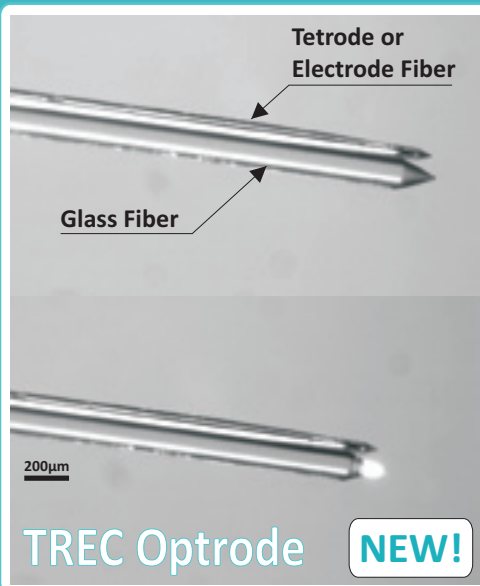
Thomas RECORDING GmbH

High Tech Made in GERMANY - info@ThomasRECORDING.com

Electrodes



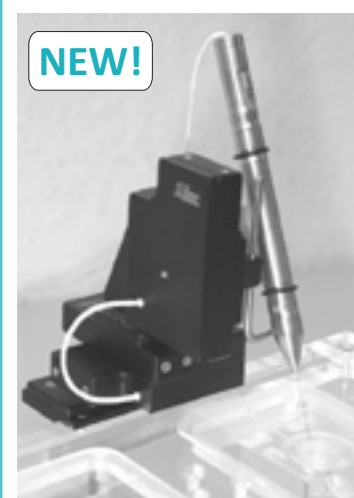
Microdrive Systems



TREC Optrode

NEW!

Slice Recording System



For more than 20 years complete Neuro-Laboratory Equipment available from:

www.ThomasRECORDING.com



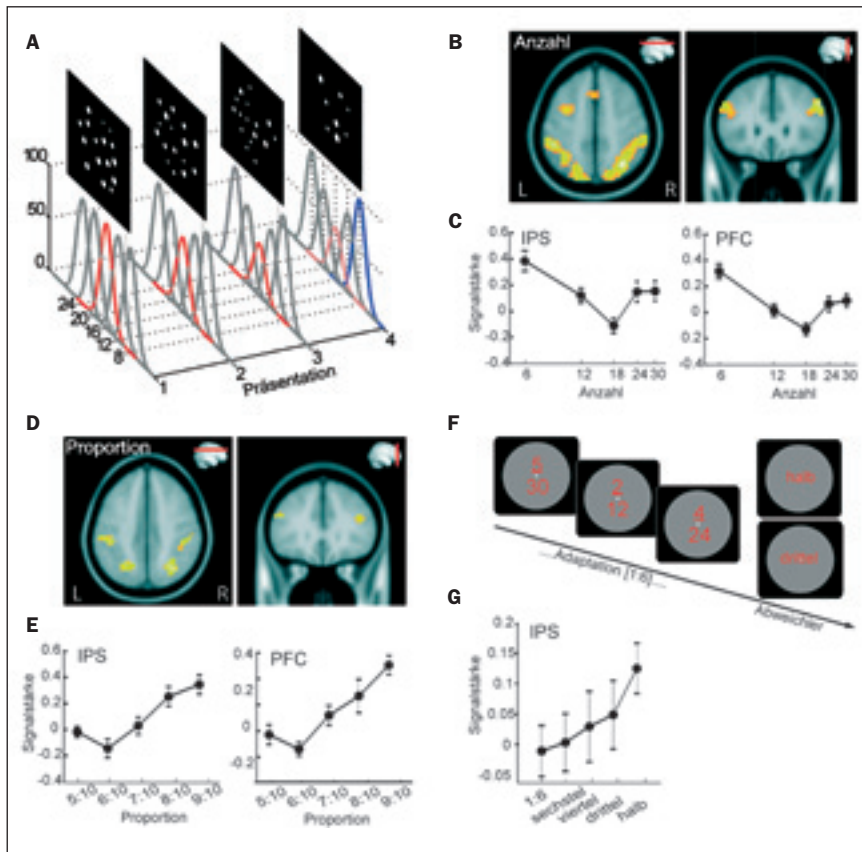


Abb. 4: Kernspintomografie-Aktivierungen durch Anzahlen und Proportionen im menschlichen Gehirn. **A)** Funktionell-magnetresonanztomografische (fMRT)-Adaptation durch Anzahlen. Probanden wurden schnell wiederholt mehrere Bilder mit gegebenen Anzahlen (z. B. 16 Punkte) präsentiert, ohne dass die Personen diese unterscheiden mussten. Falls eine Gehirnregion eine Population von Neuronen enthält, die auf eine bestimmte Anzahl abgestimmt sind (illustriert durch die Gaußverteilungen unterhalb der Punktemuster) und automatisch numerische Information detektieren, so sollte diese Detektorpopulation mit jeder Reizwiederholung stärker habituieren (d. h. ihre Entladungsrates drosseln). In diesem Beispiel würden Neurone habituieren, die auf die Anzahl 16 (rote Gaußkurve) abgestimmt sind, während auf andere Anzahlen abgestimmte Zellen unbeeinflusst bleiben sollten. Dieser Habituationseffekt wurde »ausgelesen«, indem die ereigniskorrelierte fMRT auf die Präsentation einer einzelnen abweichenden Anzahl am Ende der Bildsequenz hin gemessen wurde (illustriert durch die blaue Gaußkurve). Auf diese Weise gelang es, die Aktivierungsdifferenz zwischen der habituierten roten und der nicht-habituierten blauen Anzahlabstimmkurve zu messen. **B)** Transversale (links) und frontale Schnitte (rechts) zeigen Areale, die umso stärker aktiviert werden, je größer die numerische Distanz zwischen der adaptierten und der abweichenden Anzahl ist. Diese liegen beidseits im parietalen (links) und frontalen Kortex (rechts). **C)** Probanden wurden auf die Anzahl 18 adaptiert. Der BOLD-Rebound nahm mit größerer Distanz zum Adaptations-Stimulus zu. Die Abstimmkurven sind bei Auftragung auf einer logarithmischen Skala symmetrisch. **D)** Transversale (links) und frontale Schnitte (rechts) zeigen Areale, die umso stärker aktiviert werden, je größer die numerische Distanz zwischen der adaptierten und der abweichenden Proportion ist. Auch hier liegen die Areale beidseits im parietalen (links) und frontalen Kortex (rechts). **E)** Das BOLD-Signal steigt in beiden Regionen als Funktion der abweichenden Proportion an. **F)** Beispielreize im Adaptationsexperiment mit Brüchen. Die Versuchspersonen wurden auf 1:6 adaptiert (links), abweichende Reize erschienen als Wörter (rechts). **G)** Der Signal-Rebound im IPS ist eine Funktion der numerischen Distanz zwischen dem adaptierten und dem abweichenden Bruch. Die Notation hat in dieser Region keinen Einfluss auf das Kernspinsignal (beachte den fehlenden Unterschied zwischen 1:6 und „sechstel“).

für absolute Anzahlen (Abbildung 4B, C) und Proportionen (Abbildung 4D, E) überlappten deutlich. Für beide Größen war die Erholung von der fMRI-Adaptation eine Funktion der numerischen Distanz (Abbildung 4C, E), was darauf hindeutet, dass auch das menschliche Gehirn mit Anzahl- und Proportion-abgestimmten Nervenzellen arbeitet. Dieses Ergebnis zeigt außerdem, dass der Kodierungsmechanismus nicht abhängt von der Form der visuellen Präsentation: Das gleiche Ergebnis wurde erzielt unabhängig davon, ob die Proportionen als Punkte oder Linien dargestellt wurden. Besonders eindrucksvoll konnte die Invarianz gegenüber der visuellen Notation in einem weiteren Experiment nachgewiesen werden, in dem die Adaptation auf Bruchzahlen erfolgte, während abweichende Brüche als Wörter erschienen (z.B. drittel, halb) (Jacob und Nieder 2009b) (Abbildung 4F). Auch hier zeigte sich derselbe charakteristische BOLD-Rebound als Funktion der numerischen Distanz (Abbildung 4G). Weil identische Eigenschaften bei absoluten Mengen gefunden wurden (Piazza et al. 2004), kann gefolgert werden, dass derselbe analoge Mengencode auch für Proportionen gilt. Die Tatsache, dass die Teilnehmer zu keiner Aufgabe angehalten wurden, sondern die Proportionen nur passiv wahrnahmen, lässt darauf schließen, dass das menschliche Gehirn Proportionen automatisch verarbeiten kann.

Abschließende Bemerkungen

Langsam zeichnet sich ein klareres Bild ab, wie das Gehirn Mengen und Mengenverhältnisse verarbeitet. In diesem Artikel haben wir Experimente beschrieben, die Hinweise darauf geben, wie unser Gehirn absolute und relative Mengen (Proportionen) repräsentiert. Zwei wichtige Fragen wurden adressiert: wo und wie werden Mengen verarbeitet? Was unterscheidet die Verarbeitung von Proportionen und ganzen Anzahlen?

Die Hinweise, dass das Gehirn einen analogen *labeled line code* verwendet, um den numerischen Wert von verschiedenen Klassen von Quantitäten zu verarbeiten, verdichten sich. Von jung bis alt und auch bei nicht-humanen Primaten zeichnet sich dieses Merkmal im Verhalten als auch in der Neurophysiologie ab. Einzelne Nervenzellen im PFC und IPS sind auf bevorzugte Mengen abgestimmt (Vallentin und Nieder 2008; 2010). Humane Studien konnten zeigen, dass dieser Mechanismus automatisch im Gehirn ablaufen kann, auch ohne dass wir bewusst eine bestimmte Aufgabe erfüllen (Jacob und Nieder 2009a; 2009b). Absolute und relative Mengen werden in den gleichen

Arealen verarbeitet (Abbildung 5). Als klassische Assoziationsgebiete stellen das hintere Scheitel- und vordere Stirnhirn eine höhere, „kognitivere“ Stufe der Verarbeitung von untergeordneten sensorischen Informationen dar. Sie sind demnach ideal dazu geeignet, abstrakte Konzepte wie Anzahlen und Mengenverhältnisse zu repräsentieren.

Natürlich sind die hier vorgestellten Experimente nur der erste Schritt auf dem langen Weg, den neuronalen Code von Quantitäten zu entschlüsseln. Wir haben uns hier auf die reine Repräsentation von Mengen beschränkt. Wie aber sieht der Prozess der Verarbeitung genau aus? Wie wird mit absoluten Mengen gerechnet? Könnte theoretisch jeder ein guter Mathematiker sein? Wie verhält es sich mit anderen Quantitätsklassen wie natürlichen Frequenzen, Dezimalzahlen oder Prozents? In Entscheidungsexperimenten erhöhen einzelne Nervenzellen im parietalen Kortex ihre Feuerrate als Funktion der Wahrscheinlichkeit des nachfolgenden Ereignisses, d.h. sie repräsentieren die Wahrscheinlichkeit, mit der ein bestimmtes Ereignis eintritt (Kiani und Shadlen 2009). Bislang ist nicht bekannt, ob diese Zellen in dieselben Netzwerke eingebettet sind wie anzahl- oder proportionsselektive Neurone, ob es sich vielleicht sogar um dieselben Zellen handelt oder ob die Information, die sie tragen, in gänzlich anderen Kreisläufen zirkuliert. Ohne Zweifel gehören absolute Anzahlen, Proportionen, Bruchzahlen und Prozente zum täglichen Leben und sind für unseren Alltag von hoher Relevanz. Wir warten also mit Spannung auf weitere Untersuchungen in diesem aufregenden, noch jungen Feld der kognitiven Neurowissenschaft.

Literatur

- Jacob, S.N. und Nieder, A. (2009a): Tuning to non-symbolic proportions in the human frontoparietal cortex. *Eur J Neurosci* 30: 1432-1442.
- Jacob, S.N. und Nieder, A. (2009b): Notation-independent representation of fractions in the human parietal cortex. *J Neurosci* 29: 4652-4657.
- Nieder, A. und Dehaene, S. (2009): Representation of Number in the Brain. *Annu Rev Neurosci* 185-208.
- Vallentin, D. und Nieder, A. (2008): Behavioral and prefrontal representation of spatial proportions in the monkey. *Curr Biol* 18: 1420-1425.
- Vallentin, D. und Nieder, A. (2010): Representations of visual proportions in the primate posterior parietal and prefrontal cortices. *Eur J Neurosci* 32: 1380-1387.

(Eine vollständige Literaturliste kann bei den Autoren angefordert werden)

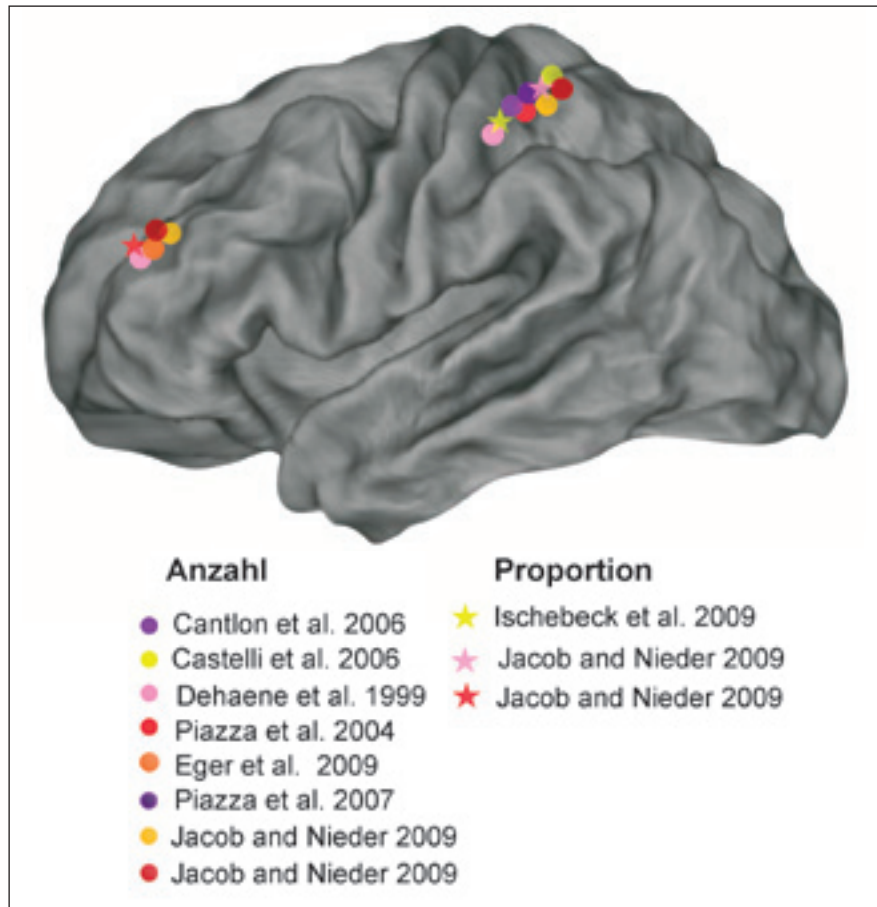


Abb. 5: Meta-Analyse von Arealen im Primatengehirn, in denen Anzahlen und Proportionen verarbeitet werden.

Kurzbiografien

Daniela Vallentin: 1998-2005 Studium der Mathematik an der Humboldt-Universität Berlin und an der Technischen Universität Berlin. 2005-2010 Promotion am Hertie-Institut für klinische Hirnforschung und am Institut für Neurobiologie der Universität Tübingen. Seit 2010 Post-Doktorand am Department of Physiology and Neuroscience, NYU School of Medicine, New York, NY, USA.

Simon Jacob: 1998-2005 Studium der Humanmedizin in Freiburg, Heidelberg, London und Boston. Neurobiologische Promotionsarbeit am Department of Pharmacology and Cellular and Molecular Physiology der Universität Yale (New Haven). 2006-2009 Assistenzarzt an der Neurologischen Universitätsklinik Tübingen (Abteilung Allgemeine Neurologie und Hertie-Institut für klinische Hirnforschung). Seit 2009 wissenschaftlicher Mitarbeiter am Institut für Neurobiologie der Universität Tübingen.

Andreas Nieder: 1989-1995 Studium der Biologie an der Technischen Universität

München. Promotion im Jahre 1999 an der Rheinisch-Westfälischen Technischen Hochschule Aachen. Von 2000-2003 Post-Doktorand am Dept. of Brain and Cognitive Sciences, Massachusetts Institute of Technology (MIT), Cambridge, MA, USA. Von 2003-2008 Arbeitsgruppenleiter am Hertie-Institut für klinische Hirnforschung, Abt. Kognitive Neurologie, Universitätsklinikum Tübingen. Seit 2008 Professor für Tierphysiologie und Direktor des Instituts für Neurobiologie der Universität Tübingen.

Korrespondenzadresse

Prof. Dr. Andreas Nieder
 Lehrstuhl Tierphysiologie
 Institut für Neurobiologie
 Universität Tübingen
 Auf der Morgenstelle 28
 72076 Tübingen
 Tel.: +49 7071 2975347
 Fax: +49 7071 292618
 E-Mail: andreas.nieder@uni-tuebingen.de

© Springer-Verlag GmbH 2012