

Funktionelle cerebrale Asymmetrien visueller Prozesse und
numerische Fähigkeiten beim Großen Tümmler (*Tursiops truncatus*)

Inaugural – Dissertation
zur
Erlangung des Grades eines Doktors der Naturwissenschaften
in der
Fakultät für Psychologie
der
RUHR – UNIVERSITÄT BOCHUM

vorgelegt von
Annette Kilian

Mai 2004

Gewidmet meinen Eltern

On ne voit bien qu'avec le cœur.
L'essentiel est invisible pour les yeux.

Antoine de Saint-Exupéry

Gedruckt mit Genehmigung der Fakultät für Psychologie der
RUHR-UNIVERSITÄT BOCHUM

Referent: Prof. Dr. Onur Güntürkün

Koreferent: PD Dr. Guido Dehnhardt

Tag der mündlichen Prüfung: 26.07.2004

INHALTSVERZEICHNIS

Kapitel	Seite
Prolog	1
I Einleitung	2
II Lateralization of visuospatial processing in the bottlenose dolphin (<i>Tursiops truncatus</i>)	27
III A bottlenose dolphin discriminates visual stimuli differing in numerosity	39
IV Left hemispheric advantage for numerical abilities in the bottlenose dolphin	64
V Allgemeine Diskussion	76
Zusammenfassung	94
Erklärung und Liste der Teilpublikationen	96
Danksagung	97
Lebens- und Bildungsweg	98

Funktionelle cerebrale Asymmetrien visueller Prozesse und numerische Fähigkeiten beim Großen Tümmler (*Tursiops truncatus*)

Prolog

„Allerdings wird das 21. Jahrhundert viele Illusionen zerstreuen, die bis auf den heutigen Tag in der Wissenschaft ihr Dasein fristen. So wird es zweifelsfrei feststellen, dass ein großes Gehirn durchaus nicht mit großer Intelligenz gleichzusetzen ist. Für ihre Entstehung ist ein solches Gehirn eine notwendige, aber nicht hinreichende Bedingung. Die außergewöhnliche Intelligenz, mit der angeblich die Delphine begabt sind, weil ihr Gehirn tatsächlich größer und komplexer ist als das des Menschen, diese Intelligenz der Delphine, über die in unserer Zeit so viel geschrieben wird, wird man zu den Fabeln rechnen müssen. Gewiß *brauchten* die Delphine dieses große Gehirn als Instrument der Anpassung, um in ein und demselben ozeanischen Milieu mit den sehr ‚dummen‘ Haien konkurrieren zu können; dank dieses großen Gehirns konnten die Delphine in eine ökologische Nische eindringen, die bereits seit Jahrmillionen von Raubfischen besetzt war, und sich in ihr behaupten, mehr aber auch nicht.“

Stanislav Lem, 1990

(aus: Evolution und Katastrophen, in: Provokationen, Suhrkamp, Frankfurt a.M.)



I. EINLEITUNG

Die kognitiven Leistungen von Delfinen (Delphinidae), und hier insbesondere die des Großen Tümmlers, sind vielfach untersucht worden. In populärwissenschaftlichen Berichten wird nach wie vor der Mythos um die hohe Intelligenz dieser Meeressäuger hochgehalten, stark geprägt durch John C. Lilly, der sie als die ‚Menschen der Meere‘ beschrieb (LILLY, 1975). Einige Wissenschaftler vergleichen die kognitive Entwicklungsstufe der Delfine mit der höherer Primaten und sprechen gar von konvergenter Evolution (MARINO, 2002; REISS & MARINO, 2001). Ein Vergleich zu anderen Säugern oder gar Wirbeltiergruppen wird selten gezogen. Seit der kognitiven Wende in der tierexperimentellen Forschung (ROITBLAT ET AL., 1984) sind mittlerweile eine Vielzahl von Arten bezüglich höherer kognitiver Prozesse untersucht worden. Hierdurch ließen sich bei vielen Säugern, Vögeln und auch niederen Vertebraten erstaunliche Leistungen bezüglich Lern- und Anpassungsfähigkeit, aber auch der Entwicklung von Strategien und Konzepten nachweisen (siehe z.B. BEKOFF ET AL., 2002). Das in den 50er Jahren von strengen Behaviouristen wieder belebte Kartesische Weltbild (Tiere als ‚beast-machines‘) scheint damit endgültig passé. Somit ist eine Grundlage für Taxa-übergreifende Vergleiche in der Kognitionsforschung geschaffen worden, die jedoch bisher leider zu wenig genutzt wird. Unser Verständnis der Evolution kognitiver Prozesse könnte davon durchaus profitieren.

Die Ordnung der Cetacea (Wale und Delfine), deren phylogenetische Entwicklung sich bereits vor ca. 60 Millionen Jahren von der landlebender Säugetiere getrennt hat, ist diesbezüglich besonders spannend. Die Anpassung an den aquatischen Lebensraum hatte viele anatomische und physiologische Veränderungen zur Folge, von denen auch die Struktur des Gehirns betroffen ist. Die daraus resultierenden möglichen Veränderungen bei informationsverarbeitenden Prozessen lassen sich in kontrollierten Verhaltenstests erfassen. Somit bietet sich der Große Tümmler, die Delfinart, die am häufigsten in Menschenobhut gehalten wird, für vergleichende kognitive Studien an. Einige Aspekte kognitiver Prozesse, die bisher bei Delfinen unbeachtet blieben, wurden daher am Beispiel des Großen Tümmlers in der vorliegenden Arbeit untersucht. Dies sind zum einen die Ausprägung funktioneller cerebraler Asymmetrien des visuellen Systems, zum anderen numerische Fähigkeiten. Beide Themenbereiche wurden bereits in einer Vielzahl von Studien vor allem an Säugern und Vögeln dokumentiert und bieten damit die Möglichkeit für grundlegende Vergleiche.

Der Große Tümmler: Sinnesleistungen

Bereits 1952 wurde die Fähigkeit des Großen Tümmlers zur Echoortung entdeckt (KELLOGG & KOHLER), die später auch für andere Zahnwalarten nachgewiesen wurde (KAMMINGA, 1988). Dieses leistungsstarke Sinnessystem ermöglicht sowohl das Ermitteln von Entfernungen als auch der Form und Beschaffenheit von Objekten (LANEN & KAMMINGA, 1988; AU, 1993; HARLEY ET AL., 2003).

Andere Sinnesleistungen und -organe sind gleichfalls umfassend beschrieben worden. Insbesondere das visuelle System ist hier von Interesse. Entgegen früherer Annahmen, die Delfine als akustische Spezialisten ansahen, konnten HERMAN ET AL. (1975) eine gute Sehfähigkeit des Großen Tümmlers nachweisen. Sie ermittelten mit Hilfe von Streifentafeln („Ronchi-Gitter“) einen minimalen Auflösungswinkel von 12,5 Bogenminuten für 1 m Abstand im Wasser und 2,5 m in Luft. Letzteres erschien zunächst paradox, da die kugelförmigen, astigmatischen Augen der Delfine keine bisher nachgewiesenen Mechanismen zur Linsenakkommodation besitzen; damit müssten die Tiere an der Luft völlig kurzsichtig sein. Die Autoren begründen die vergleichbare Sehfähigkeit in Wasser und Luft mit dem Zusammenziehen der Pupille zu zwei winzigen Schlitzen bei starkem Lichteinfall. Die dadurch verbesserte Tiefenschärfe würde somit die in der Entfernung zunehmende Sehschärfe an Luft erklären. DAWSON (1980) vermutet, dass dies nicht der einzige verantwortliche Mechanismus für die Sehschärfe an Luft ist. Die gut entwickelten extra-okularen Muskeln könnten zu Veränderungen des Augendurchmessers und damit der Brennweite genutzt werden.

Eine für Säugetiere ungewöhnliche Fähigkeit ist die Unabhängigkeit in der Beweglichkeit der beiden Augen beim Großen Tümmler (MCCORMICK, 1969; DAWSON ET AL., 1981). Trotz dieser Fähigkeit und der seitlichen Lage der Augen ist stereoskopisches Sehen nicht auszuschließen, da die Gesichtsfelder etwas überlappen, zum einen ventro-rostral und dorso-caudal (RIDGWAY, 1986). Damit ist das Gesichtsfeld zumindest in einem kleinen Bereich binokular. Einen Hinweis für Stereoskopie liefert eine kognitive Studie von MOBLEY & HERMAN (1985), in der ein Großer Tümmler ein gutes Vermögen zur Diskrimination relativer Entfernungen zeigte.

Weitere Unterschiede zum visuellen System terrestrischer Säuger finden sich in der Histologie der Retina. Eine auffällige Struktur von Riesenzellen in Schicht 8 und 9 mit Axonen von großem Durchmesser PEREZ ET AL., 1972) sorgt vermutlich für eine sehr

Kapitel I: Einleitung

schnelle Kommunikation mit den verarbeitenden Gehirnzentren. DAWSON (1980) nimmt an, dass dieses System der Erkennung von Bewegungen und der schnellen Orientierung auf das Gesichtete dient. Weiterhin besitzen Delfine – und wahrscheinlich alle Meeressäuger – nur einen Zapfentyp (L), dessen Sensitivität im Bereich des grünen Lichts liegt, jedoch etwas zu kürzeren Wellenlängen verschoben (PEICHL ET AL., 2001). Ein Farbsehen ist daher nicht möglich; und die Autoren vermuten, dass es zugunsten besserer Sehschärfe in größeren Wassertiefen aufgegeben wurde.

Trotz vieler Abweichungen zu anderen Säugetieren und der ausgeprägten Echoortung zeigen Große Tümmler ein gut entwickeltes visuelles System, was sich auch in ihren mit dieser Modalität erzielten kognitiven Leistungen zeigt.

Kognitive Fähigkeiten des Großen Tümmlers

Die bisher umfassendsten Studien über kognitive Fähigkeiten des Großen Tümmlers werden von Louis M. Herman und Mitarbeitern am „Kewalo Basin Marine Mammal Laboratory“ in Hawaii seit Ende der 60er Jahre durchgeführt. Die ersten Untersuchungen beschäftigten sich mit auditorischer Informationsverarbeitung, vor allem mit dem auditorischen Arbeitsgedächtnis. Dieses erwies sich in seiner Leistungsfähigkeit vergleichbar mit dem visuellen Arbeitsgedächtnis von nicht-menschlichen Primaten (HERMAN, 1980).

Weitere Studien erforschten den Erwerb von abstrakten Regeln und Konzepten. So wurde das Erlernen einer ‚win-stay/loose-shift‘ – Strategie in Diskriminationstests und des ‚matching-to-sample‘ – Prinzips mit akustischen bzw. echoischen Reizen nachgewiesen (HERMAN, 1980; ROITBLAT ET AL., 1990). Große Tümmler können das Konzept für Symmetrie (VON FERSEN ET AL., 1992) und das Gleich/Ungleich – Konzept bilden (MERCADO ET AL., 2000), sowie das Konzept ‚Neu‘ (PRYOR, 1986). PACK & HERMAN (1995) wiesen die Fähigkeit zum cross-modalen Erkennen von komplex strukturierten Objekten zwischen der akustischen (Echoortung) und visuellen Modalität nach. Auch neue, unbekannte Objekte wurden zwischen beiden Sinnesmodalitäten spontan richtig erkannt (HERMAN ET AL., 1998). Dies spricht für eine modalitätsfreie mentale Repräsentation von Objekten beim Großen Tümmler. Erstaunlich ist das Nachahmungsvermögen bei diesen Meeressäugern. Als einzige Art neben dem Menschen wurde für sie die Fähigkeit zum

Kapitel I: Einleitung

vokalen (RICHARDS ET AL., 1984) und motorischen Nachahmen nachgewiesen (HERMAN, 1986).

Viel Aufmerksamkeit erlangten die Untersuchungen zum Sprachverständnis, die ebenfalls von Louis Herman durchgeführt wurden. Zwei Große Tümmler im Kewalo Basin erlernten jeweils eine künstliche, vereinfachte Sprache, deren Symbole zum einen aus akustischen Signalen, zum anderen aus Gebärdensprache bestanden. In der langjährigen Studie wurden Symbole für Objekte, Aktionen und nähere Bestimmungen eingesetzt, die immer wieder neu kombiniert wurden. Jede dieser aus bis zu 5 Symbolen bestehenden Kombinationen hatte einen imperativen Charakter (z.B. ‚rechts-Korb-unten-Schlauch-bringen‘), die die Delfine zu bestimmten Handlungen veranlassten. Es zeigte sich, dass die Tiere sowohl die Reihenfolge der Symbole als auch die Bedeutung der Kombinationen – auch in neuen Zusammenstellungen - verstanden und korrekt darauf reagierten (HERMAN, 1986; HERMAN ET AL., 1993). Neu bei dieser 1975 begonnenen Sprachstudie war, dass sie sich erstmals auf das Verstehen und nicht – wie zu dieser Zeit bei Sprachforschung mit Menschenaffen üblich – auf die Produktion konzentrierte. HERMAN (1986) argumentiert, dass der Gebrauch von Symbolen vom Tier nicht unbedingt Verständnis im Empfängermodus beinhaltet, welches auf einige ältere Studien auch zutrifft. Mittlerweile wurde jedoch durch besser kontrollierte Methoden eine Kompetenz bei dem Erfassen von neukombinierten Symbolen sowohl als Empfänger als auch als Sender gezeigt (z.B. Bonobo: SAVAGE-RUMBAUGH ET AL., 1986; Graupapagei: PEPPERBERG, 2002). Diese Form der zweiseitigen Kommunikation bietet effiziente Möglichkeiten zum Nachweis von Konzepten und anderen höheren kognitiven Fähigkeiten (PEPPERBERG, 1999). Obwohl Große Tümmler sehr leicht akustische Signale nachahmen, sowohl spontan (REISS & MCCOWAN, 1993) als auch konditioniert (RICHARDS ET AL., 1984), wurde dieser Ansatz bei Delfinen bisher kaum verfolgt (siehe jedoch VAN HEEL ET AL., 1982).

Die ersten Diskriminationstests mit statischen visuellen Reizen waren nicht von Erfolg gekrönt. Insbesondere zweidimensionale Stimuli bereiten den Großen Tümmlern Probleme, selbst wenn es sich um einfache, klar umrissenen geometrische Formen handelt (CHUN, 1978; HERMAN, 1980). Diese Schwierigkeiten bei kognitiven Tests mit visuellem Material führt HERMAN (1990) vor allem auf die Art der Reize zurück. Mit dreidimensionalen Objekten, die den Tieren möglichst schon als Spielzeug bekannt sind, erzielte er

Kapitel I: Einleitung

bessere Ergebnisse und konnte auch höhere kognitive Fähigkeiten nachweisen. Sehr viel leichter erkennen Große Tümmel bewegliche visuelle Reize. Symbole der Gebärdensprache werden auch über einen Monitor erfasst, selbst wenn das Symbol auf ein abstraktes Muster reduziert ist (HERMAN ET AL., 1990). Dennoch ist bei kognitiven Experimenten mit visuellem Material zu bedenken, dass abstrakte Aufgaben besser von der primären Sinnesmodalität verarbeitet werden können, und dies ist bei Delfinen die akustische.

MARINO ET AL. (1994) zeigten, dass sich Große Tümmel im Spiegel erkennen. In einem Paradigma ähnlich dem ersten Spiegel-Experiment mit Schimpansen von GALLUP (1970) betrachteten die Delfine ihre Markierungen im Spiegel (siehe auch REISS & MARINO, 2001). Damit ist der Große Tümmel - neben 3 Menschenaffenarten (Schimpanse, Bonobo und Orang-Utan) - die einzige Nicht-Primaten-Art, die dieses auf sich selbst gerichtete Verhalten vor dem Spiegel zeigt. Nach Gallup's Modell (GALLUP ET AL., 2002) ist diese Selbst-Erkennung ein Indikator für Selbst-Wahrnehmung und damit Voraussetzung für das Vorhandensein einer „Theory of Mind“. Hierfür spricht, dass auch Kinder erst dann eine „Theory of Mind“ entwickeln, nachdem sie sich selbst erkennen (CARRUTHERS & SMITH, 1996). Dieses Modell wird nach wie vor kontrovers diskutiert. BEKOFF (2002) verweist auf das eng angelegte Paradigma zum Nachweis von Selbst-Wahrnehmung durch Spiegeltests. Hierdurch ergibt sich eine mögliche Negativauslegung des Modells: Ein Tier, dass sich nicht im Spiegel erkennt, hätte demzufolge keine Selbst-Wahrnehmung. Diese Folgerung sieht er beim derzeitigen Wissensstand als unhaltbar. Ein neuer Ansatz zur Untersuchung von Selbst-Wahrnehmung bei Delfinen findet sich in der Studie von MERCADO ET AL. (1998). Sie zeigten, dass Große Tümmel eine mentale Repräsentation ihres zuletzt ausgeführten Verhaltens besitzen und eine abstrakte Regel zu dessen Wiederholung ableiten können.

Insgesamt zeigen Große Tümmel hohe kognitive Fähigkeiten. Jedoch werden viele dieser Leistungen, wie z.B. in der Konzeptbildung, auch von anderen Säuger- und Vogelarten erreicht. Außerordentlich beim Großen Tümmel bleibt die Fähigkeit zur Nachahmung und das Selbst-Erkennen im Spiegel, welches ihn auf eine Stufe mit höheren Primaten stellt. Das Vermögen zur akustischen und motorischen Nachahmung ist eine notwendige Eigenschaft des Delfins, da in der langen Juvenilphase viele Verhaltensweisen erworben

Kapitel I: Einleitung

werden müssen. Im Gegensatz zu vielen anderen Säugern spielt bei Delfinen auch vokales Lernen eine bedeutende Rolle (JANIK & SLATER, 2000). Betreffs der Selbstwahrnehmung sind bisher noch viele Tierarten unerforscht geblieben, sicher auch mangels geeigneter Paradigmen. Es ist daher fraglich, ob Delfine auf Grund der Fähigkeit zum Selbsterkennen im Spiegel mit Menschenaffen auf eine kognitive Stufe gestellt werden sollten, wie von MARINO (2002) vorgeschlagen.

Die kognitiven Leistungen bedingen jedoch nicht allein die Einordnung der ‚Intelligenz‘ der Delfine. Das Gehirn dieser Meeressäuger, welches in seiner äußereren und inneren Struktur vom typischen Säugetiergehirn abweicht, hat erheblich dazu beigetragen.

Das Gehirn des Großen Tümmlers

„.... this creature is of more than ordinary wit and capacity.“

Robert Hamilton über den Delfin, 1843

(The Natural History of the Ordinary Cetacea or Whales. In: Sir William Jardin, The Naturalist's Library, Vol. 7, Edinburgh)



Die auffällige Größe des Delfingehirns führte bereits bei Forschern des 19. Jahrhunderts zu Erstaunen. Und tatsächlich berechneten RIDGWAY & BROWNSON (1984) einen Encephalisationsquotienten (EQ: Verhältnis von Gehirn- zu Körpergewicht; JERISON, 1973) von 4 bis 5 für verschiedene Arten der Delphinidae. Diese Werte liegen unterhalb des EQ des Menschen, sind jedoch fast doppelt so hoch wie die bei Menschenaffen. Noch erstaunlicher erschien die Morphologie des Cortex der Delfine, der deutlich stärker gefurcht ist als der des Menschen und damit auch eine viel größere Gesamtoberfläche aufweist (ELIAS & SCHWARTZ, 1969). Die immer noch weit verbreitete Annahme, dass der EQ ein Maß für die kognitiven Fähigkeiten ist (JERISON, 1985), auch wenn es kaum Nachweise dafür gibt (siehe hierzu READER & LALAND, 2002), führte somit zu einer hohen Einschätzung der Lernleistungen und damit der Intelligenz dieser Meeressäuger.

Untersuchungen zur Histologie des Cortex lieferten ernüchternde Ergebnisse. Im Vergleich zum Menschen ist der Cortex des Großen Tümmlers deutlich dünner (1,3 mm für den visuellen Cortex und 1,76 mm für motorische Regionen; RIDGWAY & BROWNSON,

Kapitel I: Einleitung

1984). Dies erklärt auch die stärkere Furchung: Eine dünne Fläche wird stärker gefaltet. Die corticalen Laminae zeigen nicht die für Säugetiere typische Differenzierung; die phylogenetisch älteren Laminae I und VI sind stark entwickelt während die phylogenetisch jüngeren Laminae unterentwickelt (II und III) bzw. kaum identifizierbar (IV) sind (MORGANE ET AL., 1986). Auf Grund dieser und weiterer ursprünglicher Merkmale, wie z.B. der Zytarchitektur, stellten GLEZER ET AL. (1988) die Hypothese auf, dass bei den Cetacea der ‚Prototyp‘ des Ursäugergehirns erhalten geblieben ist. Dem entgegen stehen Befunde, dass bei jungen Delfinen eine dünne Lamina IV zu finden ist (GAREY & LEUBA, 1986), was für eine spätere Reduktion der corticalen Differenzierung im Laufe der Evolution der Cetacea spricht.

Eine erste quantitative Analyse zum Delfincortex machte GÜNTÜRKÜN (1998), der die Zellen der corticalen Kolumnen (ROCKEL, 1980) auszählte. Die für Säugetiere typische konstante Zellzahl pro Kolumne von 108 war bei keinem der Delfingehirne zu finden: Eine Zellzahl von etwa 25 ist für Delfine und offensichtlich auch für andere Cetaceenarten typisch (O. GÜNTÜRKÜN, mündl. Mitteilung).

Das Gehirn der Delfine zeigt deutliche Abweichungen vom Gehirn der Landsäuger. Der Ursprung hierfür ist sicherlich in der seit Jahrtausenden getrennten Evolution dieser Gruppen und Anpassung an den aquatischen Lebensraum zu sehen. Es ist zu vermuten, dass dies auch zu Veränderungen bei informationsverarbeitenden Prozessen geführt hat.

Numerische Kompetenzen

Kaum ein anderes Thema in der Kognitionsforschung bei Tieren – abgesehen von Sprachstudien – ist so umstritten wie die numerischen Kompetenzen. Das mag daran liegen, dass das echte Zählen, das beim Menschen eng mit verbalen Fähigkeiten verbunden ist, als typisch menschliche Eigenschaften angesehen wird. Selbst in der Humanforschung gibt es unterschiedliche Ansichten dazu, was die einzelnen heterogenen Fähigkeiten des Zählens beinhalten (siehe z.B. GALLISTEL & GELMAN, 1992; DAVIS & PÉRUSSE, 1988). Vergleichende Tierstudien können zur Klärung solcher Fragen beitragen und die evolutiven Wurzeln dieser Kompetenzen ergründen (DEHAENE, 1997). Der Beginn umfassender empirischer Analysen zur Entwicklung des Zählens und verwandter Fähigkeiten beim Menschen ist bei Piagets und Mitarbeitern zu sehen (PIAGETS & SZEMINSKA, 1975). Später

Kapitel I: Einleitung

stellten GELMAN & GALLISTEL (1978) eine auch heute noch weithin anerkannte Definition von Zählen auf und charakterisierten diesen Prozess durch 3 zentrale Kriterien und 2 Erweiterungen:

1. Eins-zu-eins-Prinzip: Jedem Stück oder Ereignis wird nur ein Etikett zugeordnet, und dieses wird nur einmal vergeben.
2. Prinzip der stabilen Reihenfolge: Die Etiketten werden immer in gleicher Reihenfolge vergeben.
3. Kardinalprinzip: Das letzte Etikett bezieht sich nicht nur auf ein einzelnes Stück oder Ereignis, sondern gibt auch die Gesamtanzahl an.
 - Abstraktionsprinzip: Die jeweilige Eigenschaften der Stücke oder Ereignisse sind irrelevant für das Bestimmen der Gesamtanzahl.
 - Prinzip der Irrelevanz der Reihenfolge der zuzählenden Stücke oder Ereignisse.

Diese Kriterien werden in ihrer Gesamtheit von keiner bisher untersuchten Tierart erfüllt. Jedoch zeigen viele Arten basale numerische Fähigkeiten, die bei der Nahrungssuche sowie für soziale Beziehungen durchaus relevant und evolutiv vorteilhaft sein können. Seit den ersten Nachweisen numerischer Kompetenz bei Tieren (Tauben und Kolkraben; KÖHLER, 1937, 1943) gibt es mittlerweile eine breites Spektrum experimenteller Literatur zu diesem Thema.

Das Vermögen zum Unterscheiden kleiner Anzahlen ist bei vielen Säuger- und Vogelarten zu finden (BOYSEN & CAPALDI, 1993). Hierbei wurden sowohl unterschiedliche Paradigmen angewandt als auch verschiedene Sinnesmodalitäten untersucht. Einige Arten, insbesondere unter den Primaten (BOYSEN, 1993; BRANNON & TERRACE, 1998), aber auch ein Graupapagei (PEPPERBERG, 1987, 1999), Tauben (XIA ET AL., 2001) und Seelöwen (DIECKMANN, 1999) zeigen ein komplexeres numerisches Verständnis. Dies beinhaltet z.B. das Ordnen von Anzahlen (ordinale Beziehungen) und die Assoziation von Mengen mit Symbolen (Etikettierung).

Die bei Tieren dokumentierten numerischen Kompetenzen werden kontrovers diskutiert. Sie werden von den einen als Grundfähigkeiten angesehen, die Tiere automatisch beim Interagieren mit ihrer Umwelt einsetzen (DEHAENE, 1997; GALLISTEL & GELMAN, 1992). Andere argumentieren, dass Anzahlen nicht als auffälliges Merkmal wahrgenommen werden, sondern Tiere es nur ‚als letztes‘ nutzen, wenn keine anderen Informationen zur

Kapitel I: Einleitung

Verfügung stehen (DAVIS & PERUSSE, 1988). Für beide dieser Ansätze gibt es Hinweise. In einigen Paradigmen konnte gezeigt werden, dass Tiere Reize anhand ihrer Anzahl und nicht anhand anderer Merkmale diskriminieren (z.B., Tauben: EMMERTON ET AL., 1997; Rhesusaffen: BRANNON & TERRACE, 1998). Entgegengesetzte Fälle, die Kontrolle des Verhaltens durch nicht-numerische Merkmale, sind ebenfalls dokumentiert (z.B., Ratten: BREUKELAAR & DALRYMPLE-ALFORD, 1998; Tauben: ROBERTS & MITCHELL, 1994).

Diese unterschiedlichen Befunde sind möglicherweise auch durch das gewählte Paradigma und die Reizsets bedingt. Bei einigen Studien werden konfundierende Merkmale von Beginn an ausgeschlossen, sodass nur eine Orientierung nach Anzahl möglich ist. In anderen kovariieren diese Merkmale auch in den Testreihen mit der Anzahl, z.B. wenn Anzahl durch die Zahl der Futterstücke definiert ist (so bei OLTHOF ET AL., 1997 und WASHBURN & RUMBAUGH, 1991). Welchen Einfluss die Verwendung von Futter als numerischer Reiz auf das Entscheidungsverhalten haben kann, wird in Testreihen mit Schimpansen deutlich dokumentiert (BOYSEN & BERNTSON, 1995): Nach Unterscheidung zwischen zwei unterschiedlichen Mengen an Futterstücken erhielt das wählende Tier die nicht-gewählte Menge, während die auserwählte an einen zweiten Schimpanse ging (die Rollen der Tiere wurden regelmäßig getauscht). Auch nach vielen Sitzungen lernten die Tiere nicht, die kleinere Menge zu wählen. Als in folgenden Tests die Futtermengen durch Symbole repräsentiert wurden, lernten die Schimpansen sehr schnell, das für die kleinere Menge eingesetzte Symbol zu wählen. Damit wurde gezeigt, dass die Tiere die Fähigkeit zur Etikettierung unterschiedlicher Mengen besitzen, jedoch ist auf Grund der mit Anzahl kovariierenden Attribute (Volumen und Gewicht) anzunehmen, dass die Schimpansen die Symbole nicht unbedingt als Repräsentanten für Anzahlen bewertet haben.

Dies gilt auch für die bisher einzige Studie zu numerischen Fähigkeiten am Großen Tümmler (MITCHELL ET AL., 1985). Der Delfin wählte zwischen Symbolen (Objekten), die jeweils eine bestimmte Anzahl von Fischen (0-5) repräsentierten, die er dann als Belohnung erhielt. Wie bei dem zuvor beschriebenen Experiment mit Schimpansen wurde Futter als numerischer Reiz verwendet, welches mit der Anzahl korrelierende Merkmale beinhaltet. Daher könnte der Große Tümmler die Symbole als Repräsentanten für hedonische Werte angesehen haben. Bis dato gab es also keine Untersuchungen darüber, ob Delfine Reize anhand ihrer Anzahl unterscheiden können, und wie ausgeprägt ihre numerischen Kompetenzen sind. Da eine Fähigkeit zur Anzahlunterscheidung bei Großen Tümlern auf Grund ihrer Lebensweise (soziallebend, Beutegreifer) vorteilhaft wäre, und

Kapitel I: Einleitung

diese Tierart hohe kognitive Leistungen zeigt, erschien solch eine Studie viel versprechend.

Für die visuellen numerischen Reize wurden zunächst dreidimensionale Objekte als Elemente eingesetzt. Dies sollte die Wahrnehmung der Reize für den Großen Tümmler erleichtern. Nach HERMAN (1990) begünstigt das Erlernen einer visuellen Aufgabe mit solchen Reizen ein schnelles Übertragen auf abstraktere Symbole. Daher sollte nach erfolgreicher Leistung ein Transfertest auf zweidimensionale numerische Reize durchgeführt werden. Diese stellten sicher, dass der Delfin nur die visuelle Modalität zur Unterscheidung einsetzen konnte. Eine zuvor mögliche Erfassung der Elemente durch Echoortung war nach dem Transfer ausgeschlossen. Zur Überprüfung, welche Reizattribute das Entscheidungsverhalten des Delfins beeinflussten, beinhalteten die Reize anfänglich mehrere mit der Anzahl kovariierende Merkmale. Durch sukzessive Kontrolle dieser Variablen wurde überprüft, welche Merkmale das Entscheidungsverhalten des Delfins beeinflussten. So sollte auch schließlich getestet werden, ob das Tier die Reize ausschließlich an Hand des Merkmals Anzahl differenzieren kann.

Ein weiterer Schwerpunkt der Untersuchung lag auf der Fähigkeit zum Erstellen von ordinalen Beziehungen zwischen Anzahlen. In einigen anderen Tierstudien war ein Nachweis hierfür nicht eindeutig, da neue Anzahlkombinationen entweder antrainiert wurden (z.B. bei THOMAS ET AL., 1980) oder perzeptionelle Ähnlichkeiten mit bekannten Anzahlen aufwiesen (z.B. ROBERTS & MITCHELL, 1994). Der Nachweis der numerischen Ordinalität erfordert den Transfer auf Anzahlen außerhalb des trainierten Bereichs (BRANNON & TERRACE, 2002). Diese Vorgehensweise wurde für den Delfin gewählt, um diese Fähigkeit festzustellen. Somit konnte geprüft werden, ob ein Großer Tümmler neben dem Vermögen der Unterscheidung kleiner Anzahlen auch über abstraktere numerische Kompetenzen verfügt.

Funktionelle cerebrale Asymmetrien

Seit der ersten Entdeckung funktioneller Gehirnasymmetrien beim Menschen durch BROCA (1861), der den Verlust der Sprache bei Schädigung der linken Gehirnhälfte dokumentierte, gibt es mittlerweile umfassende Studien zur Lateralisation in der Humanforschung. Neben der Sprache finden sich Populationsasymmetrien beim Gebrauch der

Kapitel I: Einleitung

Gliedmaßen (Händigkeit und Füßigkeit) sowie dem Vorteil der rechten Hirnhemisphäre bei der Verarbeitung einiger visuell-räumlicher Informationen. Auch für viele andere Funktionen wurden mittlerweile Asymmetrien dokumentiert (z.B. HELLIGE, 1993). Auf Grund der Verbindung cerebraler Asymmetrien mit der Sprachfunktion wurden sie lange Zeit als typisch menschliche Eigenschaft angesehen. So dauerte es mehr als ein Jahrhundert, bis NOTTEBOHM (1971, 1977) erstmals funktionelle cerebrale Asymmetrien bei Tieren nachwies: Die Dominanz der linken Hemisphäre für die Vokalisationskontrolle bei Singvögeln. Es folgten weitere Belege für Lateralisation bei Hühnern (ROGERS & ANSON, 1979; ANDREW ET AL., 1982) sowie bei Ratten (DENENBERG ET AL., 1978; GLICK & ROSS, 1981).

Mittlerweile sind cerebrale Asymmetrien bei vielen Arten sowohl höherer als auch niederer Vertebraten dokumentiert (ROGERS & ANDREW, 2002). Das Spektrum umfasst anatomische und strukturelle Unterschiede zwischen den Hirnhemisphären, motorische Asymmetrien (z.B. Gliedmaßengebrauch) und sensorische Asymmetrien (vor allem im visuellen Bereich). Die Richtung und die Ausprägung bestimmter Lateralisationen können bei verschiedenen Arten unterschiedlich sein. So zeigen einige Papageienarten eine Bevorzugung eines Fußes - überwiegend des linken - auf Populationsniveau (ROGERS & WORKMAN, 1993), ähnlich der Händigkeit beim Menschen, während bei Nagern und nichtmenschlichen Primaten Händigkeit der Individuen besteht, jedoch keine einheitliche Bevorzugung innerhalb der Population vorliegt (COLLINS, 1985; HOPKINS, 1996). Bei anderen lateralisierten Funktionen zeigt sich dagegen in allen Vertebratengruppen die gleiche Hemisphärendominanz, so z.B. der linkshemisphärische Vorteil bei der Kontrolle artspezifischer Vokalisationen (VALLORTIGARA & BISAZZA, 2002).

Es wird angenommen, dass die Ursprünge der Lateralität der Vertebraten in der frühen Phylogenie der Chordaten zu finden sind, eng verbunden mit der Evolution der visuell kontrollierten Beutegreifung (ANDREW ET AL., 2000). Hinweise hierfür finden sich beim Lanzettfischchen (*Branchiostoma*) als einem ursprünglichen Vertreter der Chordaten. Das Maul seiner asymmetrischen Larven liegt auf der linken Seite und wird trotz stärkerer Symmetrie beim Adulstier von der linken Gehirnseite innerviert. Die Richtung dieser Asymmetrie wird durch das ‚*hedghog*‘-Gen bestimmt (SHIMELD, 1999). Gene dieser Gruppe haben auch bei der Festlegung von links-rechts Asymmetrien bei Hühnern Bedeutung (PAGÁN-WESTPHAL & TABIN, 1998). Die Rechts-Torsion des Vogelembryos bringt das rechte Auge dicht an die lichtdurchlässige Schale, wodurch sich lichtinduziert

ein lateralisiertes tectofugales visuelles System ausbildet. Dessen funktionelle Asymmetrien resultieren demnach aus einem engen Zusammenspiel genetischer und epigenetischer Faktoren (GÜNTÜRKÜN, 2002).

Weitere genetischen Grundlagen cerebraler Asymmetrien sind jedoch größtenteils unklar. Beim Menschen korreliert die Richtung der Händigkeit zwischen Eltern und Kindern (COLLINS, 1977), während sich bei anderen Arten keine eindeutigen Korrelationen hierfür nachweisen ließen. Bei Mäusen scheint zumindest die Ausprägung der ‚Pfotigkeit‘ (stark oder schwach) genetisch bestimmt zu sein (COLLINS, 1985). In jüngster Zeit konnten BISAZZA ET AL. (2000b) eine genetische Bestimmung der Asymmetrierichtung beim Detour-Verhalten von Fischen nachweisen.

Gehirnasymmetrien sind mehr als eine ‚Spielerei der Natur‘. Die Häufigkeit des Auftretens und die phylogenetische Langlebigkeit dieses Phänomens sprechen dafür, dass Lateralität Vorteile bietet. Nahe liegend sind die Optimierung der neuronalen Kapazität sowie die Trennung inkompatibler Prozesse - z.B. Orientierung zum Futter und Fluchtreaktion vor dem Feind (VALLORTIGARA ET AL., 1999). Mittlerweile mehren sich konkrete Nachweise für die Vorteilhaftigkeit cerebraler Asymmetrien (Überblick siehe ROGERS, 2002). So zeigen Hühner eine linkshemisphärische Dominanz beim Futterpicken sowie eine rechtshemisphärische Dominanz beim Entdecken von Raubfeinden, was sich in der kürzeren Reaktionszeit zeigt. Bei dunkel-inkubierten Hühnern, denen diese Asymmetrie fehlt, ist die Reaktionszeit mit dem linken Auge (rechte Hemisphäre) deutlich länger als bei der normal lateralisierten Kontrollgruppe (ROGERS, 2000). Die visuelle Gehirnasymmetrie bewirkt demnach eine verbesserte Wachsamkeit für das linke Gesichtsfeld. Ähnliche Ergebnisse, nur in diesem Fall Vorteile bei der Futtererkennung, erzielten GÜNTÜRKÜN ET AL. (2000) für Tauben: Hier korrelierte die Stärke der Lateralität, deren Ausprägung durch vorherige monokulare Tests festgestellt wurde, mit der Effizienz bei der binokularen Futteraufnahme. Diese Befunde zusammen lassen vermuten, dass beide Prozesse durch die asymmetrische Verteilung optimiert wurden.

Weiterhin konnten auch für Händigkeit Vorteile nachgewiesen werden. Katzen (FABRE-THORPE ET AL., 1993) und Schimpansen (MCGREW & MARCHANT, 1999) mit jeweils ausgeprägter Händigkeit waren effizienter oder schneller bei der Ausführung manuell-motorischer Aufgaben als Individuen mit keiner oder schwacher Händigkeit. All diese Beispiele belegen Vorteile lateralisierter Funktionen für das Individuum, die unabhängig von der Richtung der jeweiligen Asymmetrie sind.

Kapitel I: Einleitung

Da sich für einige Prozesse gleichgerichtete cerebrale Asymmetrien innerhalb einer Population feststellen lassen (s. o.), stellt sich die Frage, ob auch dies vorteilhaft ist. Vorstellbar ist beispielsweise eine bessere Integrität der Gruppe. Bei gemeinsamer Flucht vor einem Beutegreifer in die gleiche Richtung würde die Wahrscheinlichkeit, erbeutet zu werden, für jedes Individuum sinken. Anders gesagt, ein Tier, das in eine zur Gruppe entgegengesetzten Richtung flieht, begibt sich eher in Gefahr. Hinweise hierfür fanden BISAZZA ET AL. (2000a) bei Fischen. Bei Schwarmbildenden Arten konnten sie – im Gegensatz zu weniger gesellig lebenden Arten - eine deutlich höhere Tendenz zum gleichgerichteten Ausweichen auf Populationsniveau nachweisen.

Bei Delfinen gab es bisher kaum Belege für funktionelle cerebralen Asymmetrien. Jedoch gibt es einige Hinweise auf das Vorhandensein von Lateralisation. Dies sind zum einen neuroanatomische Befunde, wie das asymmetrische Cranium und die rechtshemisphärisch größere Cortexoberfläche bei *Tursiops* (RIDGWAY & BROWNSON, 1984). Zum anderen wurde bei einigen Cetaceen lateralisiertes Verhalten beobachtet. Grau- und Buckelwale, die den Meeresboden nach Futter durchpflügen, tun dies deutlich bevorzugt mit der rechten Seite nach unten (CLAPHAM ET AL., 1995). Die gleiche Tendenz wurde für einige Populationen Großer Tümmler beschrieben, die Fische bis auf das Ufer treiben und zum Fressen kurze Zeit das Wasser verlassen – rechtsseitig liegend (HOESE, 1971; SILBER & FERTL, 1995). Delfine in Menschenohut zeigen eine starke Tendenz zum Schwimmen gegen den Uhrzeigersinn (SOBEL ET AL., 1994; MARINO & STOWE, 1997). Große Tümmler betrachten Objekte oder Ereignissen meist seitlich und bevorzugen dabei das rechte Auge (RIDGWAY, 1986). YAMAN ET AL. (2003) zeigten, dass diese Präferenz des rechten Auges sowohl für bekannte als auch unbekannte Objekte vorhanden ist. Dieses lateralisierte Verhalten deutet auf eine funktionelle Asymmetrie des visuellen Systems hin. Ein Ziel der vorliegenden Arbeit sollte daher der Nachweis solcher Asymmetrien beim Großen Tümmler in kontrollierten Verhaltenstests sein.

Wie Vögel und einige Säugetiere mit seitlich liegenden Augen haben sind die Sehnerven des Großen Tümmlers am Chiasma opticum vollständig gekreuzt.. Dies belegen sowohl anatomische (TARPLEY ET AL., 1994) als auch physiologische Befunde (SUPIN ET AL., 1978). Durch diese vollständige Dekussation erreicht visuelle Information eines Auges primär die contralaterale Hirnhemisphäre. Somit können durch monokulare Tests funktionelle cerebrale Asymmetrien aufgezeigt werden, wie es bereits zum Beispiel bei Hühnern

Kapitel I: Einleitung

(ROGERS, 1997), Tauben (GÜNTÜRKÜN, 2002) und Ratten (COWELL ET AL., 1997) gelang. Es sei bemerkt, dass diese Nachweise visueller Lateralisation trotz der Kommissuren bzw. des Corpus callosum bei Säugetieren, die die Hemisphären verbinden, möglich sind.



Abb. 1: Großer Tümmler mit Augenkappe auf dem linken Auge

In den hier beschriebenen Untersuchungen zu funktionellen cerebralen Asymmetrien beim Großen Tümmler wurden zuvor binokular erlernte Aufgaben nachfolgend monokular getestet. Mit weichen Augenkappen, die sich leicht aufsetzen und entfernen lassen, wurde den Delfinen kurzzeitig jeweils ein Auge abgedeckt (s. Abb. 1).

Die erste Studie untersuchte Lateralisationen bei der visuell-räumlichen Orientierung. Diese wurden bei anderen Säugetieren einschließlich des Menschen sowie bei Vögeln nachgewiesen. Typisch ist eine rechtshemisphärische Dominanz für räumliche Aufgaben, jedoch finden sich je nach Aufgabe und genutzter Strategie auch linkshemisphärische Vorteile (z.B. ULRICH ET AL., 1999; sowie Magnetfeldorientierung bei Rotkehlchen, WILTSCHKO ET AL., 2002). Räumliche Orientierung beinhaltet verschiedene kognitive Prozesse, die unterschiedlich lateralisiert sind (HELLIGE, 1995). So ist beispielsweise bei Hühnern die Orientierung mit Hilfe globaler geometrischer Merkmale rechtshemi-

Kapitel I: Einleitung

sphärisch angesiedelt, während die linke Hemisphäre hierfür eher absolute Distanzen und auffällige Markierungen nutzt (TOMMASI & VALLORTIGARA, 2001). Ähnliche komplementäre Asymmetrien finden sich für Ratten (LAMENDOLA & BEVER, 1997). Auch für den Menschen wurden unterschiedliche Beiträge der Hemisphären bei der Verarbeitung räumlicher Beziehungen nachgewiesen (JAGER & POSTMA, 2003), zum einen für kategoriale Eigenschaften (rechtshemisphärisch) und zum anderen für analytisch-metrische Merkmale (linkshemisphärisch). Es zeigen sich also vergleichbare Aufteilungen zwischen den Hemisphären bei räumlichen Aufgaben für Vögel und Säugetiere einschließlich des Menschen. Die vorliegende Studie an Großen Tümmern untersucht, ob die Verarbeitung visuell-räumlicher Informationen lateralisiert ist, und ob sich für diese Asymmetrien ein ähnliches Muster findet wie bei Landsäugern und Vögeln.

Die zweite Studie zu visuellen Lateralisationen beim Großen Tümmel nutzte die zuvor binokular demonstrierten Fähigkeiten in einer numerischen Aufgabe. Hier wurden in zwei verschiedenen Stadien des Experiments monokulare Versuchsreihen durchgeführt, um eine mögliche Lateralisation für die Verarbeitung relationaler Reizmerkmale – welche für die Unterscheidung von numerischen Reizen erforderlich ist – nachzuweisen. Bisher gibt es keine Untersuchungen bei Tieren zu funktionellen cerebralen Asymmetrien für numerische Prozesse. Da bei vielen Säugern und Vögeln numerische Fähigkeiten nachgewiesen wurden, bieten Vergleichsstudien zu deren Lateralisation bei Tieren die Möglichkeit, die neurologischen Grundlagen dieser Prozesse zu ergründen. Bisher wurden bei Delfinen cerebrale Asymmetrien für visuelle Mustererkennung nachgewiesen (VON FERSEN ET AL., 2000; YAMAN ET AL., 2003). Diese Prozesse, für die bei anderen Säugern und dem Menschen generell rechtshemisphärische Dominanzen vorliegen, wurden beim Großen Tümmel mit einem linkshemisphärischen Vorteil belegt. Diese Ergebnisse weisen auf eine bemerkenswerte Abweichung in den funktionellen neuronalen Strukturen bei Delfinen hin. Die Studie zu numerischen Kompetenzen bot die Grundlage zur Untersuchung visueller Lateralisationen anderer Prozesse, der Erfassung relationaler Reizmerkmale. Damit konnte das Gesamtbild funktioneller cerebraler Asymmetrien beim Großen Tümmel erweitert werden.

Literaturverzeichnis

- Andrew, R.J., Mench, J., Rainey, C. (1982). Right-left asymmetry to response to visual stimuli in the domestic chick. In: Ingle, D.J., Goodale, M.A., Mansfield, R.J. (Eds.), *Analysis of Visual Behaviour*. MIT, Cambridge, MA: 197-209.
- Andrew, R.J., Tommasi, L., Ford, N. (2000). Motor control by vision and the evolution of cerebral lateralization. *Brain Lang*, 73: 220-235.
- Au, W.W.L. (1993). *The Sonar of Dolphins*. Springer, NY.
- Bekoff, M. (2002). Animal reflections. *Nature*, 419: 255.
- Bekoff, M., Burghardt, G.M., Allen, C. (2002). *The Cognitive Animal*. MIT, Cambridge, MA.
- Bisazza, A., Cantalupo, C., Capocchiano, M., Vallortigara, G. (2000a). Population lateralization and social behaviour: A study with sixteen species of fish. *Laterality*, 5: 269-284.
- Bisazza, A., Facchin, L., Vallortigara, G. (2000b). Heritability of lateralization in fish: Concordance of right-left asymmetry between parent and offspring. *Neuropsychologia*, 38: 907-912.
- Boysen, S.T. (1993). Counting in Chimpanzees: Nonhuman Principles and Emergent Properties of Number. In: Boysen, S.T., Capaldi, E.J. (Eds.), *The Development of Numerical Competence. Animal and Human Models*. Erlbaum, Hillsdale, NJ: 39-59.
- Boysen, S.T., Berntson, G.G. (1995). Responses to quantity: Perceptual versus cognitive mechanisms in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *J Exp Psychol: Anim Behav Process*, 21(1): 82-86.
- Boysen, S.T., & Capaldi, E.J. (1993). *The Development of Numerical Competence. Animal and Human Models*. Erlbaum, Hillsdale, NJ.
- Brannon, E.M., Terrace, H.S. (1998). Ordering of the Numerosities 1 to 9 by Monkeys. *Science*, 282: 746-749.
- Brannon, E.M., Terrace, H.S. (2002). The Evolution and Ontogeny of Ordinal Numerical Ability. In: Beckoff, M., Burghardt, G.M., Allen, C. (Eds.), *The Cognitive Animal*. MIT, Cambridge, MA: 197-204.
- Breukelaar, J.W.C., Dalrymple-Alford, J.C. (1998). Timing Ability and Numerical Competence in Rats. *J Exp Psychol: Anim Behav Process*, 24 (1): 84-97.

Kapitel I: Einleitung

Broca, P. (1861). Perte de la parole. Rammolissement chronique et parcielle du lobe anterieur gauche du cerveau. *Bullettin de la Société d'Anthropologie*, 2: 235-237.

Carruthers, P., Smith, P.K. (1996). Theories of Theories of Mind. Cambridge University, Cambridge, UK.

Chun, N.K.W. (1978). Aerial visual shape discrimination and matching-to-sample problem solving ability of an Atlantic bottlenose dolphin. Report No. NOSC TR 236, Naval Ocean Systems Center, San Diego, CA.

Clapham, P.J., Leimkuhler, E., Gray, B.K., Mattila, D.K. (1995). Do humpback whales exhibit lateralized behaviour? *Anim Behav*, 50: 73-82.

Collins, R.L. (1977). Origins of the sense of asymmetry: Mendelian and non-Mendelian models of inheritance. *Ann NY Acad Sci*, 299: 283-305.

Collins, R.L. (1985). On the inheritance of direction and degree of asymmetry. In: Glick, S.D. (Ed.), Cerebral Lateralization in Nonhuman Species. Academic, NY: 41-71.

Cowell, P.E., Waters, N.S., Denenberg, V.H. (1997). Effects of early environment on the development of functional laterality in Morris maze performance. *Laterality*, 2: 221-232.

Davis, H., & Perusse, R. (1988). Numerical competence in animals: Definitional issues, current evidence, and a new research agenda. *Behav Brain Sci*, 11: 561-615.

Dawson, W.W. (1980). The cetacean eye. In: Herman, L.M. (Ed.), Cetacean Behavior: Mechanisms and Functions. Wiley Interscience, NY: 53-100.

Dawson, W.W., Carder, D.A., Ridgway, S.H., Schmeisser, E.T. (1981). Synchrony of dolphin eye movements and their power density spectra. *Comp Biochem Physiol*, 68A: 443-449.

Dehaene, S. (1997). The number sense: How the mind creates mathematics. Oxford University, Oxford, UK.

Denenberg, V.H., Garbanati, J.A., Sherman, G., Yutzey, D.A., Kaplan, R. (1978). Infantile stimulation induces brain lateralization in rats. *Science*, 201: 1150-1152.

Dieckmann, A. (1999). Phylogenetische numerischer Kompetenz: Eine Untersuchung des Anzahlunterscheidungsvermögens von Seelöwen (*Zalophus californianus*). Unveröffentlichte Diplomarbeit, Lehrstuhl für Psychologie IV, Universität Würzburg.

Kapitel I: Einleitung

- Elias, H., Schwartz, D. (1969). Surface areas of the cerebral cortex of mammals determined by stereological methods. *Science*, 166: 111-113.
- Emmerton, J., Lohmann, A., & Niemann, J. (1997). Pigeons' serial ordering of numerosity with visual arrays. *Anim Learn Behav*, 25 (2): 234-244.
- Fabre-Thorpe, M., Fagot, J., Lorincz, E., Levesque, F., Vauclair, J. (1993). Laterality in cats: Paw preference and performance in a visuomotor activity. *Cortex*, 29: 15-24.
- von Fersen, L., Manos, C., Goldowsky, B., Roitblat, H. (1993). Dolphin detection and conceptualization of symmetry. In Thomas, J. (Ed.), *Marine Mammal Sensory systems*. Plenum, NY: 753-762.
- von Fersen, L., Schall, U., Güntürkün, O. (2000). Visual lateralization of pattern discrimination in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). *Behav Brain Res*, 107: 177-181.
- Gallistel, C. R., & Gelman, R. (1992). Preverbal and verbal counting and computation. *Cognition*, 44: 43-74.
- Gallup, G.G.Jr. (1970). Chimpanzees: Self-recognition. *Science*, 167: 86-87.
- Gallup, G.G.Jr., Anderson, J.R., Shillito, D.J. (2002). The Mirror Test. In: Beckoff, M., Burghardt, G.M., Allen, C. (Eds.), *The Cognitive Animal*. MIT, Cambridge, MA: 325-333.
- Garey, L.J., Leuba, G. (1986). A quantitative study of neuronal and glial numerical density in the visual cortex of the bottlenose dolphin: Evidence for a specialized subarea and changes with age. *J Comp Neurol*, 247: 491-496.
- Gelman, R., Gallistel, C.R. (1978). *The child's understanding of number*. Harvard University, Cambridge, MA.
- Glezer, I.I., Jacobs, M.S., Morgane, P.J. (1988). Implications of the 'initial brain' concept for brain evolution in Cetacea. *Behav Brain Sci*, 11: 75-116.
- Glick, S.D., Ross, D.A. (1981). Right-sided population bias and lateralization of activity in normal rats. *Brain Res*, 205: 222-225.
- Güntürkün, O. (1998). So wenig graue Zellen - ein Mythos wird angetastet. *Rubin*, 1: 1-6.

Kapitel I: Einleitung

Güntürkün, O. (2002). Ontogeny of Visual Asymmetry in Pigeons. In: Rogers, L.J., Andrew, R.J. (Eds.), Comparative Vertebrate Lateralization. Cambridge University, Cambridge, UK: 247-273.

Güntürkün, O., Diekamp, B., Manns, M., Nottleman, F., Prior, H., Schwarz, A., Skiba, M. (2000). Asymmetry pays: Visual lateralization improves discrimination success in pigeons. *Curr Biol*, 10: 1079-1081.

Harley, H.E., Putman, E.A., Roitblat, H.L. (2003). Bottlenose dolphins perceive object features through echolocation. *Nature*, 424(6949): 667-9.

van Heel, D.W.H., Kamminga, C., van der Toorn, J.D. (1982). An experiment in two-way communication in Orcinus orca L. *Aq Mammals* 9(3): 69-82.

Hellige, J.B. (1993). Hemispheric asymmetry: What's right and what's left. Harvard University, Cambridge, MA.

Hellige, J.B. (1995). Hemispheric asymmetry for components of visual information processing. In: Davidson, R.J., Hugdahl, K. (Eds.), Brain Asymmetry. MIT, Cambridge, MA: 99-121.

Herman, L.M. (1980). Cognitive characteristics of dolphins. In: Herman, L.M. (Ed.), Cetacean behavior: Mechanisms and functions. Wiley-Interscience, NY: 363-429.

Herman, L.M. (1986). Cognition and Language Competencies of Bottlenosed Dolphins. In: Schusterman, R.J., Thomas, J.A., Wood, F.G. (Eds.), Dolphin cognition and behavior: A comparative approach. Erlbaum, Hillsdale, NJ: 221-252.

Herman, L.M. (1990). Cognitive performance of dolphins in visually-guided tasks. In Thomas, J., Kastelein, R. (Eds.), Sensory Abilities of Cetaceans. Plenum, NY: 455-462.

Herman, L.M., Kuczaj, S., Holder, M.D. (1993). Responses to Anomalous Gestural Sequences by a Language-Trained Dolphin: Evidence for Processing of Semantic Relations and Syntactic Information. *J Exp Psychol: General*, 122: 184-194.

Herman, L.M., Morrel-Samuels, P., Pack, A.A. (1990). Bottlenosed dolphin and human recognition of veridical and degraded video displays of an artificial gestural language. *J Exp Psychol: General*, 119: 215-230.

Kapitel I: Einleitung

- Herman, L.M., Pack, A.A., Hoffmann-Kuhnt, M. (1998). Seeing through sound: Dolphins (*Tursiops truncatus*) perceive the spatial structure of objects through echolocation. *J Comp Psychol*, 112 (3): 292-305.
- Herman, L.M., Peacock, M.F., Yunker, M.P., Madsen, C.J. (1975). Bottlenosed dolphin: Double-split pupil yields equivalent aerial and underwater diurnal acuity. *Science*, 189: 650-652.
- Hoesse, H.D. (1971). Dolphin feeding out of water in a salt marsh. *J Mammol*, 52: 222-223.
- Hopkins, W.D. (1996). Chimpanzee handedness revisited: 55 years since Finch (1941). *Psychon Bull Rev*, 3: 449-457.
- Jager, G., Postma, A. (2003). On the hemispheric specialization for categorical and coordinate spatial relations: a review of the current evidence. *Neuropsychologia*, 41(4): 504-515.
- Janik, V.M., Slater, P.J. (2000). The different roles of social learning in vocal communication. *Anim Behav*, 60(1): 1-11.
- Jerison, H.J. (1973). Evolution of the brain and intelligence. Academic, NY.
- Jerison, H.J. (1985). Animal Intelligence as encephalization. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 308(1135): 21-35.
- Kamminga, C. (1988). Echolocation signal types of Odontocetes. In Nachtigall, P.E., Moore, P.W.B. (Eds.), *Animal Sonar: Processes and Performance*. Plenum, NY: 9-22.
- Kellogg, W.N., Kohler, R. (1952). Responses of the porpoise to ultrasonic frequencies. *Science*, 116: 446-450.
- Koehler, O. (1937). Können Tauben „zählen“? *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 1: 39-48.
- Koehler, O. (1943). „Zähl“-Versuche an einem Kolkrahen und Vergleichsversuche an Menschen. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 5: 575-712.
- LaMendola, N.P., Bever, T.G. (1997). Peripheral and cerebral asymmetries in the rat. *Science*, 278: 483-486.
- Lanen, T.A.W.M., Kamminga, C. (1988). Echoes from solid and hollow metallic spheres. In Nachtigall, P.E., Moore, P.W.B. (Eds.), *Animal Sonar: Processes and Performance*. Plenum, NY: 815-821.

Kapitel I: Einleitung

Lilly, J.C. (1975). *Lilly on Dolphins*. Anchor, Garden City, NY.

Marino, L. (2002). Convergence of complex cognitive abilities in cetaceans and primates. *Brain Behav Evol*, 59(1-2): 21-32.

Marino, L., Reiss, D., Gallup, G.G. (1994). Mirror self-recognition in bottlenose dolphins: Implications for comparative investigations of highly dissimilar species. In: Parker, S., Mitchell, R., Boccia, M. (Eds.), *Self-awareness in animals and humans: Developmental Perspectives*. Cambridge University, NY: 380-391.

Marino, L., Stowe, J. (1997). Lateralized behavior in two captive bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Zoo Biol*, 16: 173-177.

McCormick, J.G. (1969). Relationship of sleep, respiration, and anesthesia in the porpoise: A preliminary report. *Proc Natl Acad Sci USA*, 62: 697-703.

McGrew, W.C., Marchant, L.F. (1999). Laterality of hand use pays off in foraging success for wild chimpanzees. *Primates*, 40: 509-513.

Mercado, E. III, Killebrew, D.A., Pack, A.A., Mácha, I.V.B., Herman, L.M. (2000). Generalization of 'same-different' classification abilities in bottlenosed dolphins. *Behav Process*, 50: 79-94.

Mercado, E. III, Murray, S. O., Uyeyama, R.K., Pack, A. A., & Herman, L. M. (1998). Memory for recent actions in the bottlenosed dolphin (*Tursiops truncatus*): Repetition of arbitrary behaviors using an abstract rule. *Anim Learn Behav*, 26: 210-218.

Mitchell, R.W., Yao, P., Sherman, P.T., & O'Regan, M. (1985). Discriminative Responding of a Dolphin (*Tursiops truncatus*) to Differentially Rewarded Stimuli. *J Comp Psychol*, 99 (2): 218-225.

Mobley, J.R., Herman, L.M. (1985). Visual discrimination of relative distance by a bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). 6th Biennial Conf Biol Marine Mammals, Vancouver, BC.

Morgane, P.J., Jacobs, M.S., Galaburda, A.M. (1986). Evolutionary morphology of the dolphin brain. In: Schusterman, R.J., Thomas, J.A., Wood, F.G. (Eds.), *Dolphin cognition and behavior: A comparative approach*. Erlbaum, Hillsdale, NJ: 5-29.

Nottebohm, F. (1971). Neural lateralization of vocal control in a Passerine bird. I. Song. *J Exp Zool* 177: 229-261.

Kapitel I: Einleitung

- Nottebohm, F. (1977). Asymmetries in neurol control of vocalization in the canary. In Harnad, S., Doty, R.W., Goldstein, L., Jaynes, J., Krauthamer, G. (Eds.), *Lateralization of the Nervous System*. Academic, NY: 23-44.
- Olthof, A., Iden, C. M., & Roberts, W.A. (1997). Judgements of Ordinality and Summation of Number Symbols by Squirrel Monkeys (*Saimiri sciureus*). *J Exp Psychol: Anim Behav Process*, 23 (3): 325-339.
- Pack, A.A., Herman, L.M. (1995). Sensory integration in the bottlenosed dolphin: Immediate recognition of complex shapes across the senses of echolocation and vision. *J Acoust Soc Am*, 98 (2): 722-733.
- Pagán-Westphal, S.M., Tabin, C.J. (1998). The transfer of left-right positional information during chick embryogenesis. *Cell*, 93: 25-35.
- Peichl, L., Behrmann, G., Kröger, R.H.H.(2001). For whales and seals the ocean is not blue: a visual pigment loss in marine mammals. *Europ J Neurosc*, 13: 1520-1528.
- Pepperberg, I.M. (1987). Evidence for Conceptual Quantitative Abilities in the African Grey Parrot: Labeling of Cardinal Sets. *Ethology*, 75: 37-61.
- Pepperberg, I.M. (1999). *The Alex Studies: Cognitive and Communicative Abilities of Grey Parrots*. Harvard University, Cambridge, MA.
- Pepperberg, I.M. (2002). In search of king Solomon's ring: cognitive and communicative studies of Grey parrots (*Psittacus erithacus*). *Brain Behav Evol*, 59(1-2):54-67.
- Perez, J.M., Dawson, W.W., Landau, D. (1972). Retinal anatomy of the bottlenosed dolphin (*Tursiops truncatus*). *Cetology*, 11:1-11.
- Piaget, J., Szeminska, A. (1975). *Die Entwicklung des Zahlbegriffs beim Kinde*. Klett, Stuttgart.
- Pryor, K. (1986). Reinforcement Training as Interspecies communication. In: Schusterman, R.J., Thomas, J.A., Wood, F.G. (Eds.), *Dolphin cognition and behavior: A comparative approach*. Erlbaum, Hillsdale, NJ: 253-260.
- Reader S.M., Laland, K.N. (2002). Social intelligence, innovation, and enhanced brain size in primates. *Proc Natl Acad Sci USA*, 99 (7): 4436-4441.

Kapitel I: Einleitung

Reiss, D., McCowan, B. (1993). Spontaneous vocal mimicry and production by bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*): Evidence for vocal learning. *J Comp Psychol*, 107: 301-312.

Reiss, D., Marino, L. (2001). Mirror self-recognition in the bottlenose dolphin: a case of cognitive convergence. *Proc Natl Acad Sci USA*, 98 (10): 5937-5942.

Richards, D.G., Woltz, J.P., Herman, L.M. (1984). Vocal mimicry of computer-generated sounds and labelling of objects by a bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). *J Comp Psychol*, 98: 10-28.

Ridgway, S.M. (1986). Physiological Observations on Dolphin Brains. In: Schusterman, R.J., Thomas, J.A., Wood, F.G. (Eds.), *Dolphin cognition and behavior: A comparative approach*. Erlbaum, Hillsdale, NJ: 31-56.

Ridgway, S.M., Brownson R.H. (1984). Relative brain sizes and cortical surface areas of odontocetes. *Acta Zool Fennica*, 172: 149-152.

Roberts, W.A., Mitchell, S. (1994). Can a pigeon simultaneously process temporal and numerical information? *J Exp Psychol: Anim Behav Process*, 20: 66-78.

Rockel, A.J., Hiorns, R.W., Powell, T.P. (1980). The basic uniformity in structure of the neocortex. *Brain*, 103(2): 221-244.

Rogers, L.J. (1997). Early experiential effects on laterality: Research on chicks has relevance to other species. *L laterality*, 2: 199-219.

Rogers, L.J. (2000). Evolution of hemispheric specialisation: Advantages and disadvantages. *Brain Lang*, 73: 236-253.

Rogers, L.J. (2002). Advantages and disadvantages of lateralization. In: Rogers, L.J., Andrew, R.J. (Eds.), *Comparative Vertebrate Lateralization*. Cambridge University, Cambridge, UK: 126-153.

Rogers, L.J., Andrew, R.J. (2002). *Comparative Vertebrate Lateralization*. Cambridge University, Cambridge, UK.

Rogers, L.J., Anson, J.M. (1979). Lateralization of function in the chicken forebrain. *Pharmacol Biochem Behav*, 10: 679-686.

Rogers, L.J., Workman, L. (1993). Footedness in birds. *Anim Behav*, 45: 409-411.

Kapitel I: Einleitung

- Roitblat, H.L., Bever, T.G., Terrace, H.S. (1984). Animal cognition. Erlbaum, Hillsdale, NJ.
- Roitblat, H.L., Penner, R.H., Nachtigall, P.E. (1990). Matching-to-sample by an echolocating dolphin. *J Exp Psychol: Anim Behav Process*, 16(1): 85-95.
- Savage-Rumbaugh, E.S., McDonald, K., Sevcik, R.A., Hopkins, W.D., Rubert, E. (1986). Spontaneous symbol acquisition and communicative use by pigmy chimpanzees (*Pan paniscus*). *J Exp Psychol: General*, 112: 457-492.
- Shimeld, S.M. (1999). The evolution of the hedgehog family in chordates: Insights from *Amphioxus* hedgehog. *Develop Genes Evol*, 209: 40-47.
- Silber, G.K., Fertl, D. (1995). Intentional beaching by bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Colorado River Delta, Mexico. *Aq Mammals*, 21: 183-186.
- Sobel, N., Supin, A.Y., Myslobodsky, M.S. (1994). Rotational swimming tendencies in the dolphin (*Tursiops truncatus*). *Behav Brain Res*, 65: 41-45.
- Supin, A.Y., Mukhametov, L.M., Ladygina, T.F., Popov, V.V., Mass, A.M., Poliakova, E.G. (1978). Electrophysiological study of the dolphin brain. Nauka, Moskau (zit. in Ridgway, 1986).
- Tarpley, R.J., Gelderd, J.B., Bauserman, S., Ridgway, S.H. (1994). Dolphin peripheral visual pathway in chronic unilateral ocular atrophy: Complete decussation apparent. *J Morphol*, 222: 91-102.
- Thomas, R. K., Fowlkes, D., & Vickery, J. D. (1980). Conceptual numerosness judgements by squirrel monkeys. *Am J Psychol*, 93: 247-257.
- Tommasi, L., Vallortigara, G. (2001). Encoding of geometric and landmark information in the left and right hemispheres of the Avian brain. *Behav Neurosci*, 115(3): 602-613.
- Ulrich, C., Prior, H., Duka, T., Leshchins'ka, I., Valenti, P., Güntürkün, O., Lipp, H.-P. (1999). Left-hemispheric superiority for visuospatial orientation in homing pigeons. *Behav Brain Res*, 65: 41-45.
- Vallortigara, G., Bisazza, A. (2002). How ancient is brain lateralization? In: Rogers, L.J., Andrew, R.J. (Eds.), Comparative Vertebrate Lateralization. Cambridge University, Cambridge, UK: 9-69.

Kapitel I: Einleitung

Vallortigara, G., Rogers, L.J., Bisazza, A. (1999). Possible evolutionary origins of cognitive brain lateralization. *Brain Res Rev*, 30: 164-175.

Washburn, D.A., Rumbaugh, D.M. (1991). Ordinal judgements of numerical symbols by macaques (*Macaca mulatta*). *Psychol Sci*, 2: 190-193.

Wiltschko, W., Traudt, J., Güntürkün, O., Prior, H., Wiltschko, R. (2002). Lateralization of magnetic compass orientation in a migratory bird. *Nature*, 419: 467-470.

Xia, L., Emmerton, J., Siemann, M., Delius, J. D. (2001). Pigeons (*Columba livia*) Learn to Link Numerosities With Symbols. *J Comp Psychol*, 115 (1): 83-91.

Yaman, S., von Fersen, L., Dehnhardt, G., Güntürkün, O., (2003). Visual lateralization in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*): Evidence for a population asymmetry? *Behav Brain Res*, 142: 109-114.

II. Lateralization of visuospatial processing in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*)

Annette Kilian, Lorenzo von Fersen and Onur Güntürkün

Abstract

Two adult female bottlenose dolphins were tested for cerebral asymmetries in the visuospatial domain. The animals learned under binocular conditions a three-choice spatial discrimination task with three hoops positioned along a line in the middle of the tank. During a correct trial the dolphins had to swim from a starting position at the tanks wall through one of the hoops, come back to the starting position, choose another hoop, swim back to start and finally swim through the third hoop. For such a trial to be correct, the animals had to swim through all three hoops in a any sequence without omitting or re-using one of them. After reaching criterion binocularly, monocular trials were introduced where the dolphins carried out the same task alternatingly under left or right eye seeing conditions. For both animals, the right eye performance was clearly superior to that of the left eye. Binocular and right eye performances were similar. As a result of the complete decussation at the optic nerve, this right eye superiority suggests a left-hemispheric dominance for the processing of visuospatial information. This is a remarkable deviation from the usual right hemisphere advantage for these kind of tasks found in different species of mammals and birds.

Behavioural Brain Research 2000, 116: 211-215.

1. Introduction

Once thought to be unique to humans, functional cerebral asymmetries have by now been reported for a large number of animal species [2]. These studies have finally provided the basis for a comparative approach in understanding the biological foundations of lateralizations, and its neuronal organisations. However, only few investigations have focused on possible lateralized brain functions in dolphins. Their remarkable evolution has resulted in enlarged brains of high fissural complexity, with several morphological cortical characteristics being atypical for land mammals [28]. It is yet to be demonstrated whether these anatomical differences also resulted in functional differences in the brain organisation of cetaceans and land mammals. The aim of the present study therefore was to study lateralized functions in the visual domain of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) under behaviourally controlled conditions.

Neuroanatomical findings - the asymmetrical cranium in toothed whales [37], and a larger surface area of the right hemisphere cortex in *Tursiops* [34] - together with a number of behavioural lateralities, point to the existence of cerebral asymmetries in marine mammals. Coastal bottlenose dolphins show a clear preference for beaching right-side-down when feeding on fish herded ashore [15,30,38]. A right side bias is also found during bottom feeding in gray and humpback whales [6]. Several studies on dolphins in confinement report a strong tendency to favour a swimming direction, which is mostly counterclockwise [5,36,39; but see 25,26]. This direction of swimming places the right eye towards the enclosure wall and thus towards any events outside the pool which could be of importance for the dolphins. This finding is accompanied by the observation that captive dolphins favour the right eye when approaching or scrutinising objects [35]. In a single-subject study, Fersen et al. [9] presented experimental evidence that bottlenose dolphins learn faster and achieve higher discrimination scores in pattern distinction tasks when using the right eye. Due to the complete crossing of the optic nerve fibers at the chiasm [12,17,40], a right eye superiority is probably due to a left hemisphere advantage for pattern discrimination. This is different from several species of land mammals studied up to now, which usually reveal a right hemisphere dominance in these kind of experiments (humans: [13], cats: [21], rats: [4]).

Thus, there is evidence for laterality in dolphins and this evidence makes it likely that at least visual cerebral asymmetries for object recognition are organized differently from land mammals. Up to now visuospatial tasks have not been employed in a lateralized setting in dolphins. Spatial orientation is right hemisphere based in land mammals including humans

[16,18,22,43]. Therefore, the present study examines if the processing of visuospatial information is lateralized in two captive bottlenose dolphins and tests if this asymmetry follows the pattern found in land mammals. As human cortical specialisations do not fully mature until puberty [29], and as Ridgway [35] estimates that Atlantic coastal *Tursiops* only reach full brain development in 9 or 10 years, mature bottlenose dolphins were chosen for our investigation to ensure a full display of cerebral asymmetries.

2. Method

Subjects were two adult female bottlenose dolphins, Anke and Emy (appr. ages 16 and 17 years) housed at the Dolphinarium of the Zoo Nürnberg (Germany). Both animals underwent regular medical examinations including a check-up of the eyes by a veterinary surgeon, which revealed that they were in good health. Before the experiment, the two dolphins had training sessions where their eyes were alternately covered by an eyecup. Their behavioural reactions to subtle familiar hand signals showed no differences according to the viewing conditions. Therefore, any acuity differences of the eyes are unlikely.

In daily sessions, the two bottlenose dolphins were trained separately in a three-choice spatial discrimination task. During experimental sessions the subject was on its own in a 14m diameter circular indoor tank (depth 4.7m). Three hoops (diameter 1.5m) were positioned vertically in a line just underneath the water surface in the middle of the tank, with a constant distance of 1.2m between the hoops. Three starting positions (A, B, C) were marked at the tank walls (Fig. 1). Each trial started with positioning the animal at one of the starting positions. A slight touch on the forehead was the signal for the dolphin to swim through one of the hoops. It then came back to the starting position from where it was sent again to choose another hoop. In a correct trial the dolphin swam through all three hoops without omitting or re-using one hoop. Each correct choice of a hoop was followed by a secondary reinforcer (continuous whistle blow), and primary reinforcement by fish was provided at the end of such a correct trial. A trial also ended when the dolphin used one hoop twice (false response). Incorrect choices were followed by a specific non-continuous whistle blow without providing fish. The sequence of visiting the hoops was up for the animal to choose. Thus, performance in this task was dependent on visuospatial working memory since the order of visits had to be maintained during a single trial but had no relevance for the next. The starting positions changed in a random sequence for each session, but did not change within one trial.

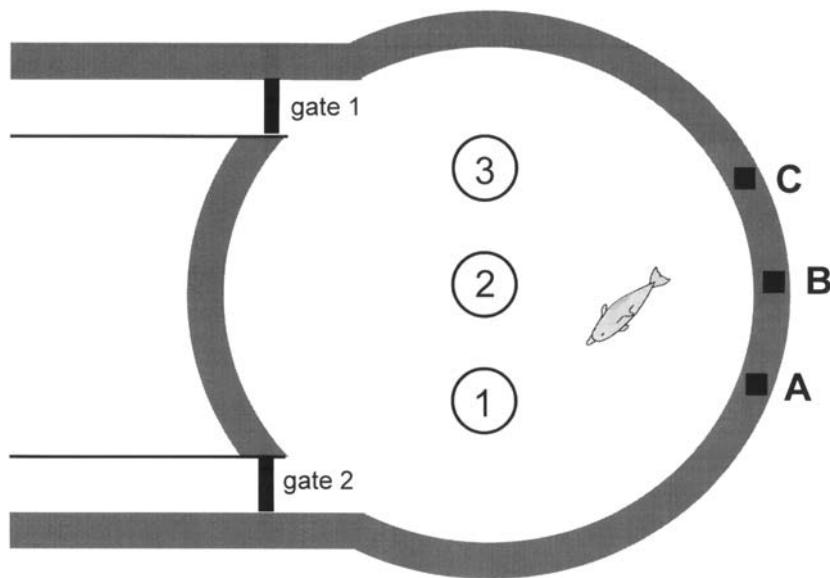


Fig. 1. Schematic overview of the testing conditions. Trials started with positioning the animal at one of the three starting positions (A, B, C). After a signal the dolphin had to swim through one of the hoops (1, 2, 3). It then came back to the starting position where it had started and was sent again to choose another hoop. In a correct trial the dolphin swam through all three hoops without omitting or re-using one hoop. In this picture the hoops are shown as if floating on the water. In fact, they were positioned vertically just underneath the water surface.

Learning was considered successful after reaching at least 75% correct responses in 4 consecutive sessions (each consisting of 10 trials), with chance level at 22.2%. Thereafter monocular trials were introduced, in which one of the dolphins' eyes was covered with an eyecup made of a special gelatine mixture [19]. These cups were removed directly after each monocular trial. Each dolphin completed four session blocks with monocular and binocular trials. Each block consisted of 48 trials equally distributed over 6 sessions. Monocular trials alternated with binocular trials, which resulted in one session block comprising of 24 monocular (12 right-eye seeing, 12 left-eye seeing) and 24 binocular trials. Thus, a typical sequence consisted of R-B-L-B-R-B-L-B, etc. The starting positions were equally distributed among the two monocular situations, as well as for the binocular trials. The daily sessions always started with a monocular condition, with left and right eye sequences being balanced as starting conditions for this 1st trial.

3. Results

During acquisition of the task, both dolphins demonstrated a clear preference for certain sequences of visiting the hoops. These sequences clearly depended on the starting position. From 1st trial to criterion, the following sequences occurred most frequently:

Pos A: Anke: 1-2-3 (100%); Emy: 1-2-3 (80.4 %)

Pos B: Anke: 2-3-1 (52%), 1-2-3 (40%); Emy: 2-3-1 (72.5%)

Pos C: Anke: 2-3-1 (76.5%); Emy: 3-2-1 (53.1%), 2-3-1 (31.3%)

Thus, the animals had a tendency to start with the nearest hoop and then to proceed to the more distant ones.

After switching to monocular conditions a clear difference between the eyes emerged. Overall, performance with the right eye was higher than with the left (Fig. 2). For Emy this difference vanished after the second block, possibly at least to some extent due to a ceiling effect. For Anke it was valid throughout the whole study. These differences between the three viewing conditions were found to be significant (Friedmann-test, $k=3$, $n=8$, $\chi^2=12.3$, $P< 0.05$). Significant differences existed between binocular and left (Wilcoxon-test, $Z = 2.5$, $T = 0$, $p < 0.02$) as well as between left and right viewing conditions (Wilcoxon-test, $Z = 2.2$, $T = 0$, $p < 0.03$), while there was only a tendency for the animals to achieve higher performance scores in the binocular compared with the right viewing condition (Wilcoxon-test, $Z = 1.9$, $T = 1.5$, $p < 0.06$). While the generally higher performance under binocular conditions could be due to the binocular acquisition and the higher number of binocular trials during the four blocks, the left-right difference is unlikely to be due to the training conditions in use.

During monocular trials the animals were handicapped to overlook the hoops when seeing with the left eye and starting from C, as well as when seeing with right and starting from A. In both cases they had to start swimming towards the hoops with their blind side. Under these conditions the performance of the animals was on average at 37.5% when seeing with their left eye but at 65.6% when seeing with their right (Wilcoxon-test, $Z = 1.89$, $T = 1.5$, $p < 0.06$). However, despite the problem that they were in these cases initially heading blindly towards the hoops, both animals stuck largely to their usual sequence:

Position A, right eye seeing: Anke 1-2-3 (100%); Emy 1-2-3 (50%), 2-1-3 (38%)

Position C, left eye seeing: Anke 2-3-1 (50%), 3-2-1 (50%); Emy 3-2-1 (57%), 2-3-1 (43%)

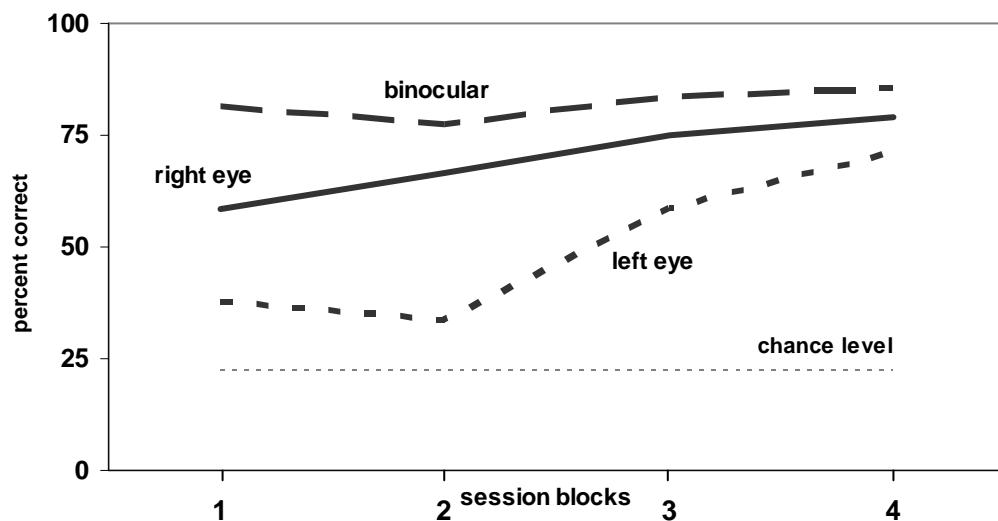


Fig. 2. Average percent correct performance of the dolphins in the three viewing conditions in the visuospatial working memory task over the four testing blocks. The dotted horizontal line depicts the chance level of 22.2%.

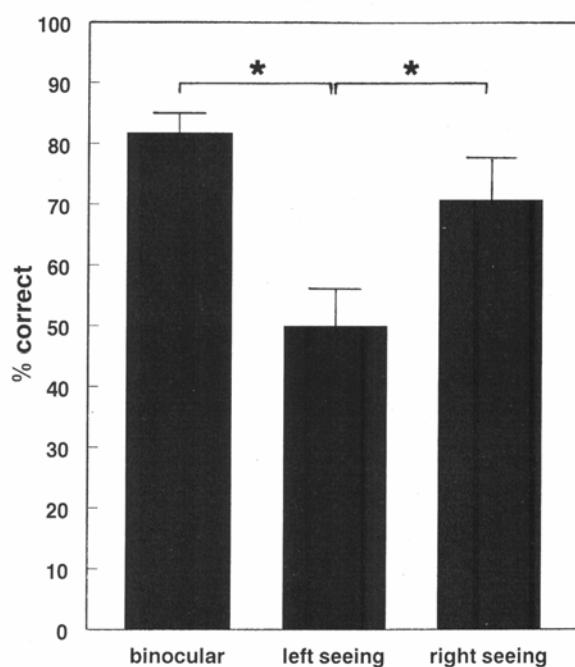


Fig. 3. Overall performance of the dolphins in the three viewing conditions. Asterisks indicate differences at the 5% level.

4. Discussion

The present study clearly demonstrates that in the two female bottlenose dolphins the accomplishment of a complex visuospatial task is higher when using the right eye. It is unlikely that this lateralized effect is due to acuity differences between the eyes. The hoops were quite large and clearly visible under water. Additionally, the animals had no problems to see and follow even subtle gestural commands. Therefore, the right eye superiority is probably related to a dominance of the left hemisphere for the processing of visuospatial information [12,17,40].

It is conceivable that the animals also had used echolocation to distinguish between absolute and relative positions of the hoops. However, the differences between the viewing condition clearly show that they were not relying on auditory cues entirely but were also using visual perception to guide their behaviour.

The majority of investigations in this field support a right hemisphere advantage for spatial orientation in mammals, including humans, and birds (humans: [10,31]; cats: [21]; rats: [3,27], but see [1]; baboons: [43]; chicks: [33]; marsh tits: [7]). This is supported by recent imaging studies showing a right hippocampal activation if subjects had to make use of real world topographical information to find their way through a large city [23,24]. However, spatial orientation is a multi-component feature in which several cognitive processes with diverse cerebral asymmetries interact [14]. Is it therefore conceivable that our dolphins had used a cognitive strategy which is more left-hemisphere based? Two such possible left-hemisphere based strategies are feature tracking and novel configuration learning. In the following we will argue that it is unlikely that any of these strategies were used to an important extent by our animals.

Ulrich et al. [41] showed that pigeons were more efficient in homing along a 32 km path when seeing with their left hemisphere. As discussed by Ulrich et al. [41] it is likely that this was due to a strategy in which the birds utilized visual memory snapshot tracking to pursue visual features along their pre-learned route. Pigeons are known to be left-hemisphere dominant for memorizing [8] and discriminating visual features [11]. Thus, in the homing experiment, it is indeed likely that the task was in part performed by a succession of visual feature discriminations. If pigeons are tested in a maze where they can't utilize this strategy, the left hemisphere advantage vanishes [32]. Contrary to the homing example, in the present study the visual features (hoops) were all visible at a glance and were visited in changing successions

depending on the starting point in use. Thus, it is unlikely that our dolphins solved the task mainly by visual feature tracking.

A second possible left hemisphere strategy could be novel configuration learning. LaMendola & Bever [20] showed that rats learn a novel foraging pattern better with their right-side whiskers (left hemisphere) than with their left-side whiskers. Rotating an already learned maze relative to the external environment most strongly reduced right-whisker performance, while starting an already learned maze at a different location reduced left-whisker performance. If a similar mechanism would have taken place in the present study, the left hemisphere superiority of the dolphins should be due to the novelty of the task. However, this was not the case since the animals had learned the task under binocular conditions and were well accustomed to it. It is also unlikely that the dolphins perceived any kind of configurational change after the introduction of the eyecups. If this would have been the case, changes in the swimming sequences would be likely. However, as outlined in the results section, this was not the case.

We are therefore inclined to believe that the dolphins of the present study were faced with a task which would be right hemisphere based in land mammals. However, our data reveal a clear left hemisphere dominance. If the two dolphins studied here are representative for their species, their left hemispheric dominance in the processing of visuospatial information would be a remarkable deviation from the usual pattern found in other mammals. Meanwhile there is an abundance of evidence that spatial orientation in a known environment is mainly dominated by right hemisphere mechanisms in mammals and birds [42]. Against the background of this pattern stretching over two classes of vertebrates, the deviation in the organization of cerebral asymmetries in dolphins for visuospatial working memory (present study) and object recognition [9] makes it likely that the evolutionary line leading to cetaceans encompassed drastic changes of the functional neural architecture.

References

- [1] Adelstein A, Crowne DP. Visuospatial asymmetries and interocular transfer in the split-brain rat. *Behav Neurosci* 1991;105:459-69.
- [2] Bradshaw JL, Rogers LJ. The Evolution of Lateral Asymmetries, Language, Tool Use, and Intellect. San Diego: Academic, 1993.
- [3] Bianki VL. Lateralization of functions in the animal brain. *Int J Neurosci* 1981;15:37-47.
- [4] Bianki VL. Simultaneous and sequential processing of information by different hemispheres in animals. *Int J Neurosci* 1983;22:1-6.
- [5] Caldwell MC, Caldwell DK, Siebenaler, JB. Observations on captive and wild bottlenosed dolphins, *Tursiops truncatus*, in the Northeastern Gulf of Mexico. *Los Angeles County Museum Contributions in Science* 1965;91:1-10.
- [6] Clapham PJ, Leimkuhler E, Gray BK, Mattila DK. Do humpback whales exhibit lateralized behaviour? *Anim Beh* 1995;50:73-82.
- [7] Clayton NS, Krebs JR. Memory for spatial and object-specific cues in food-storing and non-storing birds. *J Comp Physiol A* 1994;174:371-379.
- [8] Fersen L von, Güntürkün O. Visual memory lateralization in pigeons. *Neuropsychologia* 1990;28:1-7.
- [9] Fersen L von, Schall U, Güntürkün O. Visual lateralization of pattern discrimination in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). *Behav Brain Res* 2000;107:171-181.
- [10] D'Eposito M, Aguirre GK, Zarahn E, Ballard D, Shin RK. Functional MRI studies of spatial and nonspatial working memory. *Cognit Brain Res* 1998;7:1-13.
- [11] Güntürkün O. Avian visual lateralization - a review. *NeuroReport* 1997;6:iii-xi.
- [12] Hatschek R. Sehnervenatrophie bei einem Delphin. *Arb neurol Inst Univ Wien* 1903;10: 223-229.
- [13] Hausmann M, Güntürkün O. Sex differences in functional cerebral asymmetries in a repeated measure design. *Brain Cog.*, 1999, 41: 263-275.
- [14] Hellige JB. Hemispheric asymmetry for components of visual information processing. In: Davidson RJ, Hugdahl K, editors. *Brain Asymmetry*. Cambridge (MA): MIT Press, 1995:99-121.

Kapitel II: Lateralization of visuospatial processing in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*)

- [15] Hoese HD. Dolphin feeding out of water in a salt marsh. J Mammology 1971;52:222-223.
- [16] Hopkins WD, Morris RD. Laterality for visual-spatial processing in two language-trained chimpanzees (*Pan troglodytes*). Behav Neurosci 1989;103:227-234.
- [17] Jacobs MS, Morgane PJ, McFarland WL. Degeneration of visual pathways in the bottlenosed dolphin. Brain Res 1975;88:346-352.
- [18] King R, Corwin JV. Spatial deficits and hemispheric asymmetries in the rat following unilateral and bilateral lesions of posterior parietal or medial agranular cortex. Behav Brain Res 1992;50:53-68.
- [19] Klinckert H-J, Thale B. Digestible eyecups for dolphins. 20th Annual Conference of the IMATA. Freeport, Bahamas 1992.
- [20] LaMendola NP, Bever TG. Peripheral and Cerebral Asymmetries in the Rat. Science 1997;278:483-6.
- [21] Lorincz E, Fabre-Thorpe M. Shift of laterality and compared analysis of paw performances in cats during practice of a visuomotor task. J Comp Psych 1996;110:307-315.
- [22] Laeng B, Peters M. Cerebral Lateralization for the Processing of Spatial Coordinates and Categories in Left- and Right-Handers. Neuropsychologia 1995;33:421-439.
- [23] Maguire EA, Frackowiak RSJ, Frith CD. Learning to find your way: a role for the human hippocampal region. Proc Royal Soc London (B) 1996;263:1745-1750.
- [24] Maguire EA, Frackowiak RSJ, Frith CD. Recalling routes around London: activation of the right hippocampus in taxi drivers. J Neurosci 1997;17:7103-7110.
- [25] Marino L, Stowe J. Lateralized Behavior in Two Captive Bottlenose Dolphins (*Tursiops truncatus*). Zoo Biology 1997;16:173-7.
- [26] Marino L, Stowe J. Lateralized behavior in a captive beluga whale. Aquat Mammals 1997;23:101-3.
- [27] McDaniel WF, Via JD, Smith JS, Wells DL. Unilateral injury of posterior parietal cortex and spatial learning in hooded rats. Behav Brain Res 1995;70:165-179.
- [28] Morgane PJ, Jacobs MS, Galaburda A. Evolutionary morphology of the dolphin brain. In: Schusterman R, Thomas J, Wood F, editors. *Dolphin Cognition and Behavior: A Comparative Approach*. Lawrence Erlbaum: Hillsdale, NJ, 1986:5-29.

Kapitel II: Lateralization of visuospatial processing in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*)

- [29] Neville HJ, Hillyard SA. Neurophysiological approaches, state of the art report. In: Griffin DR, editor. Animal Mind - Human Mind. Springer: Berlin, 1982:333-53.
- [30] Norris KS, Dohl TP. The structure and functions of cetacean schools. In: Herman LM, editor. Cetacean behavior: mechanisms and functions. Wiley & Sons: NY, 1980:211-61.
- [31] Nunn JA, Polkey CE, Morris RG. Selective spatial memory impairment after right unilateral temporal lobectomy. *Neuropsychologia* 1998;36:837-48.
- [32] Prior H, Ulrich C, Lipp HP, Güntürkün O. Zur Lateralisation der visuell-räumlichen Orientierung bei Tauben, In: Lachnit H, Jacobs A, Rösler F, editors. Experimentelle Psychologie. Pabst Science Publishers: Lengerich, 1998:265-6.
- [33] Rashid N, Andrew RJ. Right hemisphere advantage for topographical orientation in the domestic chick. *Neuropsychologia* 1989;27:937-48.
- [34] Ridgway SH, Brownson RH. Relative brain sizes and cortical surface areas of odontocetes, *Acta Zool Fennica* 1984;172:149-52.
- [35] Ridgway SH. Physiological observations on the dolphin brain. In: Schusterman R, Thomas J, Wood F, editors. *Dolphin Cognition and Behavior: A Comparative Approach*. Lawrence Erlbaum: Hillsdale, NJ, 1986:31-59.
- [36] Ridgway SH. The Central Nervous System of the Bottlenose Dolphin. In: Leatherwood S, Reeves RR, editors. *The Bottlenose Dolphin*. Academic: San Diego, 1990:69-97.
- [37] Rommel S. Osteology of the Bottlenose Dolphin. In: Leatherwood S, Reeves RR, editors. *The Bottlenose Dolphin*. Academic: San Diego, 1990:29-50.
- [38] Silber GK, Fertl D. Intentional beaching by bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Colorado River Delta, Mexico. *Aq Mammals* 1995;21:183-6.
- [39] Sobel N, Supin AY, Myslobodsky MS. Rotational swimming tendencies in the dolphin (*Tursiops truncatus*). *Behav Brain Res* 1994;65:41-5.
- [40] Supin AY, Mukhametov LM, Ladygina TF, Popov VV, Mass AM, Poliakova EG. *Electrophysiological Study of the Dolphin Brain*. Nauka: Moscow, 1978 (from Ridgway, 1986)
- [41] Ulrich C, Prior H, Duka T, Leshchins'ka I, Valenti P, Güntürkün O, Lipp H-P. Left-hemispheric superiority for visuospatial orientation in homing pigeons. *Behav Brain Res* 1999;104:169-78.

Kapitel II: Lateralization of visuospatial processing in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*)

[42] Vallortigara G, Rogers LJ, Bisazza A. Possible evolutionary origins of cognitive brain lateralization. Brain Res Rev 1999;30:164-75.

[43] Vauclair J, Fagot J. Manual and hemispheric specialization in the manipulation of a joystick by baboons (*Papio papio*). Behav Neurosci 1993;107:210-4.

Acknowledgements

We are very grateful to the staff of the dolphinarium at the Zoo Nürnberg for their continuous help during experimental sessions, and to the Director of the Zoo Nürnberg, Dr. Peter Mühling, for his approval on the conduct of the study. Our thanks also go to the dolphins Emy and Anke for their incessant motivation during the experiment.

III. A bottlenose dolphin discriminates visual stimuli differing in numerosity

Annette Kilian, Sevgi Yaman, Lorenzo von Fersen and Onur Güntürkün

Abstract

A bottlenose dolphin was trained to discriminate two simultaneously presented stimuli differing in numerosity (defined by the number of constituting elements). After responding correctly to stimuli consisting of three-dimensional objects, the dolphin transferred to two-dimensional stimuli. Initially, a variety of stimulus parameters covaried with the numerosity feature. By systematically controlling for these stimulus parameters, it was demonstrated that some of these attributes, such as element configuration and overall brightness affected the animal's discrimination performance. However, after all confounding parameters were under control, the dolphin was capable to discriminate the stimuli exclusively based on the numerosity feature. The animal then achieved a successful transfer to novel numerosities, both intervening and numerosities outside the former range. These findings provide substantial evidence that the dolphin could base his behavior on the numerosity of a set independent of its other attributes, and that he represents ordinal relations among numerosities.

Learning & Behavior 2003, 31 (2): 133-142.

Introduction

The history of studying numerical abilities in animals is almost as long as the history of experimental psychology (see Rilling, 1993, for an overview). Yet the first convincing evidence for animal numerical competence was reported by Koehler (1937, 1943), who established a number of experimental paradigms, such as simultaneous and successive stimulus presentation, as well as matching-to-sample and oddity-matching procedures.

A large body of experimental literature has accumulated, demonstrating that a variety of avian and mammalian species are able to categorize stimulus sets on the basis of their numerosity (Boysen & Capaldi, 1993). However, there is considerable controversy surrounding these findings. Some researchers (Meck & Church, 1983; Gallistel & Gelman, 1992; Dehaene, 1997) have suggested that numerical discrimination is a fundamental faculty and that animals may apply this ability automatically while interacting with their worlds. Others (Davis & Memmott, 1982; Davis & Perusse, 1988) have argued that number is not a salient aspect of the environment for animals; thus, they attend to it as a “last resort” – that is, only if they cannot use any other attributes as a basis for discrimination.

Recent research has produced evidence against the latter assumption. It has been demonstrated for some animals that their behavior is controlled by numerosity, rather than by any other, non-numerical parameters of a test stimulus (e.g., for pigeons, Emmerton, Lohmann, & Niemann, 1997; Xia, Emmerton, Siemann, & Delius, 2001; for rhesus monkeys, Brannon & Terrace 1998). Although most investigations have been carried out with trained animals under laboratory conditions, it has also been demonstrated that non-captive animals spontaneously discriminate food amounts on the basis of their number (Hauser, MacNeilage, & Hauser, 2000). Still, we are far from assessing the extent to which animals may apply a number sense to their natural environment. But it is conceivable that such an ability could provide ecologically relevant information - for instance, to assess food amounts or the group size of conspecifics.

The cognitive skills of bottlenose dolphins have been studied intensively (see Herman, 1986, for an overview), yet little is known about their numerical abilities. Mitchell, Yao, Sherman, and O'Regan (1985) demonstrated that a dolphin could choose correctly among objects differing in their amount of reward (number of fish) on a scale from 0-5. The stimuli represented different numerosities, but this feature covaried with food amount (volume and weight) and time of feeding. Moreover, the subject could have perceived the objects as representing absolute quantities or hedonic values rather than as members of an ordinal series.

This implies that the dolphin was capable of representing relations among stimuli, but not necessarily an ordinal scale among numerosities.

The aim of the presented study was to demonstrate numerical competence in a bottlenose dolphin. First, we tested for its capability to discriminate stimuli on the basis of their numerosity by systematically controlling for confounding stimulus parameters. Second, we investigated the dolphin's performance in transfer to novel numerosities. Given the problems discussed above when using food items as stimuli representing numerosity, we decided to use stimuli with an intrinsic number feature which is defined by the total number of elements of the given stimulus. In Experiment 1, we employed stimuli consisting of three-dimensional objects, where the number of objects represented the numerosity characteristic of the stimulus. Despite the fact that these stimuli raised difficulties in the control of some parameters (such as size, volume, and overall darkness) covarying with the numerosity feature, it was yet advantageous to start with such kind of stimuli.

Although bottlenose dolphins see very well (W. W. Dawson, 1980), dolphins are typically classified as acoustic specialists. But there is a growing body of data that show that their visual system is a powerful source of information for complex cognitive behaviors and mental processes. These are, for example, the successful imitation of visually observed behaviors (Bauer & Johnson, 1994), comprehension of an artificial gestural language (Herman, 1986), and concept acquisition in visual matching-to-sample tasks (Herman, Hovancik, Gory, & Bradshaw, 1989). It has become obvious that the limited performance levels in visual tasks described in earlier works (e.g., Forestell & Herman, 1988) was basically due to the choice of stimuli. Herman (1990) recommended using three-dimensional, real-world objects and ensuring a clear distinction between figure and background. Once a dolphin has learned a visual task in the three-dimensional world, a transfer to two-dimensional and even abstract signals is easily accomplished, as was demonstrated in the study with video displays by Herman, Morrel-Samuels, and Pack (1990). In our study, the procedure and stimuli were thus chosen accordingly. After successful performance in the discrimination of three-dimensional stimuli was reached in Experiment 1, we introduced stimuli consisting of two-dimensional elements (Experiment 2), where again the numerosity feature was represented by the number of elements in a stimulus. The use of two-dimensional stimuli made it possible to eliminate the confounding of numerosity with other aspects of the stimulus arrays. This procedure enabled us to evaluate whether a dolphin could discriminate stimuli on the basis of their numerosity

when all other stimulus attributes were controlled. The demonstration of this ability would meet the criterion for a numerical category proposed by Gallistel (1990).

Besides controlling for confounding stimuli parameters, validation of numerical abilities also requires demonstration of the ability to transfer from trained to novel numerosities (Davis & Perusse, 1988). If an animal is trained to discriminate different numerosities, it could either respond to them as absolute and disconnected features or else have a one-to-one mapping from distinct numerosities to mental representatives of these entities (Gallistel, 1990). If the latter is the case, the animal ought to be able to encode novel numerosities according to an internal scale. To test for this capability in the dolphin, we offered new stimuli, either intervening numerosities or numerosities outside the former number range. An immediate transfer to these novel numerosities would suggest an understanding of abstract numerosity properties.

EXPERIMENT 1

Experiment 1 was designed to investigate whether a dolphin could discriminate stimuli varying in number of items. In addition, we planned to analyze whether any other stimuli features influenced performance. Numerosity was defined as the total number of visual elements constituting a given stimulus. With the type of stimuli used during discrimination learning, a number of features covaried with numerosity. Tests with new sets of stimuli systematically controlled for these confounding features. Previous studies have shown that discrimination tasks with static, two-dimensional stimuli may lead to prolonged training phases in dolphins (Forestell & Herman, 1988). We thus used three-dimensional real objects for the stimuli, which could be easily perceived and distinguished by the animal.

Method

Subject. The subject for both experiments was an experimentally naive male bottlenose dolphin, Noah, born and housed at the Dolphinarium of the Zoo Nuremberg (Germany). Six years of age at the start of this investigation, Noah was still living together with his mother and younger sister in the breeding facility. Experimental sessions took place indoors in a circular tank 10 m in diameter (depth, 3.5m).

Apparatus and Stimuli. For the numerosity stimuli, we used 4 different types of objects. All of the objects would sink in water. These were the following: Objects A, pieces of a hosepipe 0.07 m in diameter, cut straight into pieces of 0.4 m in length; Objects B, T-pieces of synthetic-coated tubes (length, 0.25 m); Objects C, pieces of a hosepipe 0.03m in diameter with a coated wire drawn through, formed to an “8” (length, 0.3 m); Objects D, small wooden hoops (0.18-m diameter) weighted down with screws. With the help of thin ropes, these objects were hung to floating hoops 1 m in diameter. Depending on the length of the ropes, objects could be submerged up to 1 m underneath the water surface. All objects were dark-colored; thus, they would stand out well from the white walls of the tank. The floating hoops with the objects arrays were hung from hooks at the side of the tank (see Figure 1).

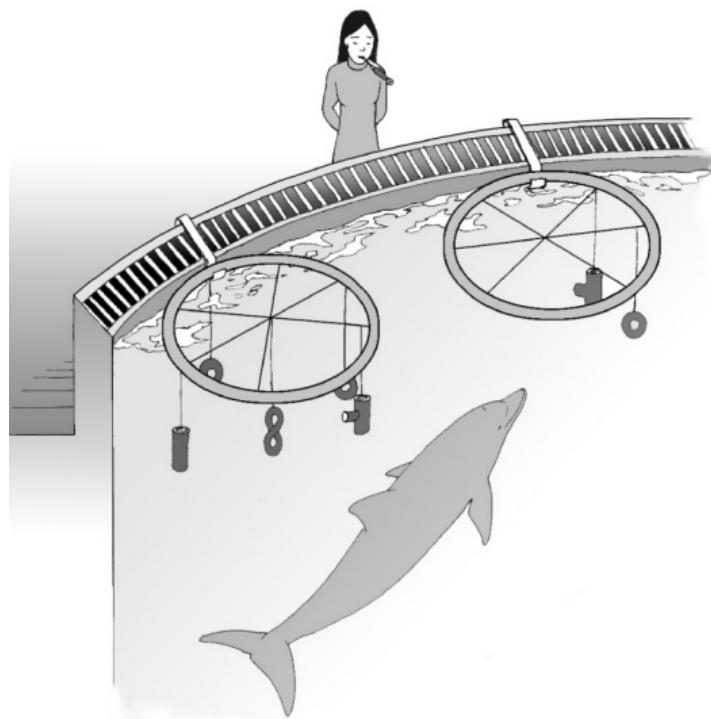


Figure 1. Schematic overview of a test situation in Experiment 1 with heterogeneous stimuli.

Procedure. Before starting with the discrimination training, the animal received some habituation training in the procedure. He learned to be sent to and wait at the stationing point until given his starting signal and then to swim back and touch one object under water.

In a two-choice discrimination paradigm performed afterwards, the dolphin had to choose between two simultaneously presented stimuli. For each trial, two floating hoops with a defined number of objects were hung from the hooks at a fixed distance of 1 m from each other. One trial of a session went as follows. The dolphin was sent to a stationing point at the opposite side of the tank, where the animal remained at the wall holding his head out of water. The two stimuli were hung into the pool. A short whistle blow was the starting signal for the dolphin to swim towards the stimuli. He made his choice between the two stimuli by touching one object of one of the arrays with the tip of his snout. Thereafter, depending on the animal's choice, there were two possibilities of feedback.

1. In a correct trial, the dolphin would touch an object of the stimulus with the lower number of objects, which was followed by a continuous whistle blow (secondary reinforcer) and food (primary reinforcer).
2. An incorrect choice, in which the animal would touch an object of the stimulus with the larger number of objects, was followed by a specific noncontinuous whistle blow without food being provided. The subsequent trial was then a correction trial in which stimuli with exactly the same numerosity were presented. Correction trials were repeated until the dolphin chose the correct stimulus.

Each of the daily sessions consisted of 10 trials, not including correction trials, which were registered but not used to score discrimination performance. The left-right positions of the correct stimuli changed in a quasirandom sequence for each session (Fellows, 1967).

To test whether the dolphin was guided by inadvertent cueing of the experimenter, four sessions were conducted by an assistant who was not informed about the task. These sessions took place after the first transfer test.

Discrimination training with numerosities of 2 versus 5 (homogeneous stimuli). During initial discrimination training, only numerosities of 2 versus 5 were presented. There were two different types of stimuli for each numerosity, each consisting of identical objects, either Object A or Object B. This yielded four different stimuli pairings (see Figure 2 for an example), which were balanced across trials. The spatial configuration of the stimuli remained fixed throughout training; that is, the objects' points of attachment to the floating hoops did not alter for the numerosities of 2 and 5, respectively. Objects were fixed to the hoops at a minimal distance of 0.25 m from one another, and at a depth of 0.7 m. The accuracy criterion was set at 90% correct responses over 4 consecutive sessions, with chance level at 50%.

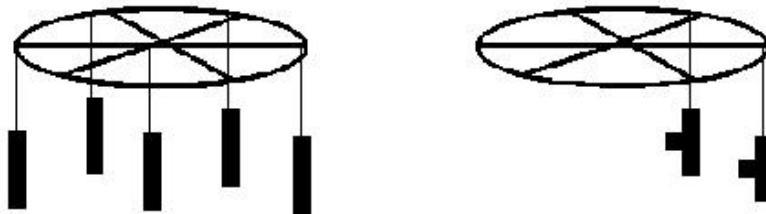


Figure 2. Example of a stimuli pairing in Experiment 1. This configuration was used during discrimination training with homogeneous stimuli (Objects A and B).

Test 1: Transfer to novel objects and heterogeneous stimuli. This test was designed to examine whether the dolphin's performance would deteriorate when novel objects formed the numerosity stimuli. Thus, the only parameter changed during this transfer test was the object composition of the stimuli. Over four sessions, novel objects (Types C and D) were used exclusively. Each stimulus was still homogeneous, and again, object type counterbalanced with numerosity value across trials. In the next four sessions, only new heterogeneous stimuli were presented, with each numerical stimulus being composed of different objects randomly chosen from all 4 object types.

Test 2: Transfer to new spatial configurations. So far, each of the numerosities 2 and 5, respectively, had been presented in the same or at least very similar spatial configuration. It was possible that the dolphin learned to discriminate the object patterns of the stimuli, rather than their numerosities. A test with new spatial configurations was thus performed. For each trial of a session, new configurations were presented for the numerosities of 2 and 5. Again, object types varied within each numerical stimulus. The objects were fixed at random points to the floating hoops at different depths (0.5-1.0 m under water) at a minimal distance of 0.25 m. This yielded heterogeneous object

arrays differing in configuration in a three-dimensional space. Depending on the spatial configuration, stimuli were classified as either *dense* or *wide*. Half of the numerosities of 5 were defined as dense, with farthest objects being less than 0.8 m apart, the other half were defined as wide. The same applied to the numerosities of 2, but with the farthest objects having to be less than 0.5 m apart to be classified as dense. All combinations of dense and wide stimuli were evenly distributed among sessions. Sessions were continued until the animal reached criterion.

Test 3: Transfer to new numerosities 3 vs. 4. The previous transfer tests were conducted using the reward and feedback contingencies that applied during discrimination training, including a correction procedure for incorrect choices. As a preparation for the next experimental step, first one (two sessions), then two (four sessions) extinction trials were introduced per session. In these trials, independently of the animal's choice, no feedback was given by the experimenter – that is, the dolphin received neither whistle blows nor food. All other trials proceeded as before. Extinction trials were distributed randomly among a session, with two restrictions: They were never introduced as the first or the last trial of a session, and there were at least two reinforced trials between two extinction trials.

So far, the dolphin had been confronted with only two different numerosities. This test was intended to evaluate whether the animal would still be able to choose correctly the stimulus with the lower number between two new numerosities. The new stimuli pairing of 3 versus 4 was presented in extinction trials only. This made sure that no learning process for the new stimuli occurred during the presentation of these test trials. For all trials of a session, we continued to use heterogeneous stimuli with differing spatial configurations. In a session of 10 trials, there were 9 trials with two versus five objects, and 1 trial with three versus four. One of the trials with the familiar number arrays was also an extinction trial, to prevent a consistent association of novelty with nonreward, which might have disrupted discrimination. Overall, 12 test trials distributed over 12 sessions were conducted for the new numerical stimuli.

Results

During the five habituation training sessions, the animal learned the procedure of stationing at the opposite side of the tank, waiting for the starting signal, and then swimming towards an object underwater and touching it. After the dolphin was able to reliably follow the general procedure, discrimination training started.

Discrimination training of the numerosities 2 vs. 5 using homogeneous stimuli. In this first phase of training, the animal reached criterion with the 18th session. His performance for the last four sessions yielded an average of 92.5% of correct choices. During learning, he first developed a side preference, choosing only the stimulus to his right and then, later, the one to his left throughout a session. From session 11 on, he reduced this behavior, resulting in a continuous increase of performance level.

Test 1: Transfer to novel objects and heterogeneous stimuli. When novel objects with homogeneous stimuli were confronted, the dolphin's performance level averaged 90 % over the 4 sessions. For the heterogeneous stimuli composed of all 4 object types, the animal reached 87.5 % correct responses. As compared with the four final sessions of the discrimination training phase, there were no significant differences in performance [novel objects: $t(6) = 0.603, p > .05$; heterogeneous stimuli: $t(6) = 1.412, p > .05$].

In the four sessions conducted afterwards by an assistant who was not familiar with the task, the dolphin made 90% correct choices.

Test 2: Transfer to new spatial configurations. With stimuli of new object patterns, the dolphin's performance level declined to an average of 67.5% over the first four sessions. This proved to be significantly different from the prior level reached during discrimination training [$t(6) = 5.345; p < .05$]. Until Session 14, his performance remained clearly lower than criterion level (72.1% of correct choices over 140 trials).

The animal's percentage of correct choices over these first 14 sessions differed according to the 4 combinations of wide and dense stimuli (see Tab. 1). The dolphin performed best with stimuli that differed in density. The latter of these combinations (2 dense vs. 5 wide) was most similar to the spatial configurations used during discrimination training. From the 15th session onwards, the animal's performance continuously increased and reached criterion with the 21st session (92.5% correct choices over the last four consecutive sessions).

Table 1

Performance in Transfer to New Spatial Configurations (Test 2) Over the First 14 Sessions According to the Four Combinations of Dense and Wide Stimuli.

Stimuli Combinations	Correct choices(%)
2 wide versus 5 wide	57.1
2 dense versus 5 dense	60.0
2 wide versus 5 dense	80.0
2 dense versus 5 wide	91.4

Test 3: Transfer to the new numerosities of 3 versus 4. Introduction of extinction trials did not affect the behavior of the animal. His performance level over all 6 sessions averaged 96.7%; thus, he performed even better than he had during any previous phase of the experiment.

For the 12 sessions in which the new numerical stimuli 3 vs. 4 were introduced, Noah's performance averaged 91.7%. In 11 of the test trials with the new numerosities the animal made a correct choice. According to the binomial distribution, this result was significant ($p < .01$).

Behavioral observations. During the first sessions of discrimination learning, the dolphin approached the stimuli in two ways. Either he would swim straight toward them, stop at a distance of about 1 m and move his head slowly from one stimulus to the other before making his choice, or else he would swim along the right side of the tank and turn toward the stimuli with his right side about 1 m in front of them, then choose the first stimulus to his right or passing it by and choose the left stimulus. In later phases of the experiment, when he was performing close to criterion, the dolphin would stop under water close to the stationing point with his head turned straight towards the stimuli, and then swim very fast to the stimulus of his choice. This behavior suggests that the dolphin made his choice while he was still about 10 m away from the stimuli. In the first sessions of Test 2, when new spatial configurations were presented, the animal's choice behavior was more similar to that during the first phase of discrimination learning. Overall, the dolphin's behavior did not offer any explicit indication about the sensory modalities applied for the discrimination of the stimuli. He could have used either visual perception or information obtained through echolocation, or both.

Discussion

Of chief interest in Experiment 1 was how stimulus features covarying with numerosity would influence the dolphin's discrimination performance. Among the confounding parameters during the first phase of discrimination learning with homogeneous stimuli were overall brightness and density of the stimuli, object type, size, and arrangement. Thus, the dolphin could possibly have chosen among a large variety of attributes to accomplish the discrimination task. He reached the learning criterion very quickly, especially considering that he was naïve to any experimental two-choice paradigm.

With the introduction of novel elements, as well as with heterogeneous stimuli, the animal's performance did not decline, as compared with prior level. Thus, it is quite unlikely that the subject based his discrimination on distinct features of single objects. Similar results in transfer to heterogeneous sets have been found for most of those animals tested, e.g., pigeons (Emmerton, Lohmann, & Niemann, 1997), a gray parrot (Pepperberg, 1987), and rhesus monkeys (Brannon & Terrace, 1998).

Testing for stimuli with novel spatial configurations yielded a different picture. The result, a decline in performance over many sessions, suggests an influence of element pattern during discrimination. This assumption is supported by the fact that the dolphin's performance was at criterion level only for those element patterns most similar to the ones used during discrimination learning. For half of the stimuli pairings in which both of the spatial configurations were either dense or both wide, his percentage of correct responses was close to chance. Together with the fact that the subject needed more sessions to reach criterion in this test than during discrimination training, these findings suggest that element pattern was the most important stimulus attribute for discrimination. However, after intensive training the dolphin was able to choose correctly. At this point, his choice was obviously no longer influenced by the spatial configurations of the stimuli.

Comparisons with other animals tested in similar experimental paradigms are difficult, since in most of these studies, element configuration was either varied from the beginning to prevent rote learning (e.g., Brannon & Terrace, 1998; the same applies to the study by Xu & Spelke, 2000, on 6-month-old infants), or else was not explicitly tested. The data for pigeons collected by Emmerton, Lohmann, and Niemann (1997) suggests that for one test group, dot pattern might have influenced discrimination performance, since transfer to novel stimuli was poor. Evidence for irrelevance of element configuration was given by the gray parrot "Alex" (Pepperberg, 1987), who succeeded in labeling quantities of objects presented in novel

random arrays. We assume that for the subject in our study, the element pattern was a very strong stimulus attribute, and so he relied mostly on simple pattern recognition to accomplish the task. The animal thus got confused when confronted with novel spatial configurations.

In the third test, the animal showed successful transfer to the new intervening numerosities 3 versus 4. This demonstrates the dolphin's flexibility in accomplishing the task, as he is not fixed to the learned discrete numbers of elements, but, obviously, applies a more abstract rule for the discrimination of stimuli. Yet we have to be careful about these findings, since the animal did not necessarily need to base his discrimination on numerosity. There were still some confounding attributes, as size (volume) of the constituting objects and overall darkness of the stimuli. Although the object types differed in size, the stimuli with the higher numerosity would have a greater overall size and darkness for most stimuli pairings. Furthermore, we could also argue that a configuration of 2 objects is more similar to a configuration of 3 than of 4 objects, and the animal could have made his choice upon perceptual similarities. Thus, at this experimental stage, it would be jumping to conclusions to speak of an ordinal representation of amounts. To defend this position, it was necessary to control for other confounding parameters and to test for transfer to novel numerosities outside the former range. This was accomplished in Experiment 2.

EXPERIMENT 2

So far, we have demonstrated that a dolphin is able to discriminate between different numbers of objects. In the previous experiment, we could not test for all stimulus dimensions covarying with numerosity. The overall size of the constituent objects of a given stimulus could be confounded with numerosity. New sets of stimuli were thus designed to evaluate the influence of this dimension. These stimuli, consisting of two-dimensional elements, furthermore offered the opportunity to test for transfer to purely visually perceptible stimuli in discrimination.

Method

Subject. The investigation was conducted with the same subject as that in Experiment 1, Noah, then 7 years of age. During the course of this Experiment, he was moved from the breeding to the show facility, where he is living together with three adult females. Experimental sessions then took place in a 14 m diameter circular indoor tank (depth 4.7m) adjacent to the show tank.

Apparatus and Stimuli. The stimuli consisted of elements (pieces of white adhesive film) that were stuck on black square panels (side lengths, 1 m; 6mm thick) of synthetic material. Minimum distance of the elements to the edges of the panel, as well as to one another, was 0.1 m. The size and form of the elements varied according to the experimental phase (see below). The panels were hung underwater in stainless steel frames, which were fixed by steel hooks to the tank side (see Figure 3). The distance between the frames and, thus, the stimuli was fixed at 1 m.

Procedure. Apart from the apparatus, the procedure was similar to the one in Experiment 1. After the dolphin was sent to his stationing point at the opposite side of the tank, the experimenter hid behind the tank. Two stimuli were placed in the water by an assistant who kept observing the animal. The starting signal prompted the dolphin to swim towards the panels. He made his choice by touching one of the panels with the tip of his snout and pushing the panel slightly upward. The chosen panel moved above the water surface, so that the experimenter could give the dolphin the correct/incorrect signal. Each session comprised 10 trials. Accuracy criterion was set at 90 % correct choices over four consecutive sessions (chance level, 50%).

Before starting a session, the dolphin was separated from his group. He was given a sign to swim into the adjacent tank. When the sign had to be given three times and the animal was still not reacting accordingly, his motivation was judged as too low, and thus, the session was postponed to the next training unit.

First, three habituation training sessions were carried out in order to acclimate the dolphin to the new apparatus. During these sessions, only one of the panels was placed underwater, and the animal was reinforced for touching it and pushing it upward.

Test 1: Transfer to two-dimensional stimuli. Since we did not expect an immediate transfer from the three-dimensional to the two-dimensional stimuli, we used three means to facilitate transfer.

1. Only numerosity stimuli of 2 versus 5 were used.
2. In the first 3 transfer sessions, we presented either three-dimensional familiar stimuli or two-dimensional novel stimuli in a trial. A session always started with four trials in which three-dimensional stimuli were used and continued with six trials of two-dimensional stimulus pairings.
3. The elements of the novel stimuli were comparable in form and size to the three-dimensional objects. Forms used were filled circles, rectangles, and Ts, with surface area varying from 0.03 to 0.04 m² (see Figure 4A) The novel and familiar stimuli were heterogeneous and varied in their spatial configuration.

From Session 4 onwards, only the novel two-dimensional stimuli were presented to the dolphin until performance reached criterion.

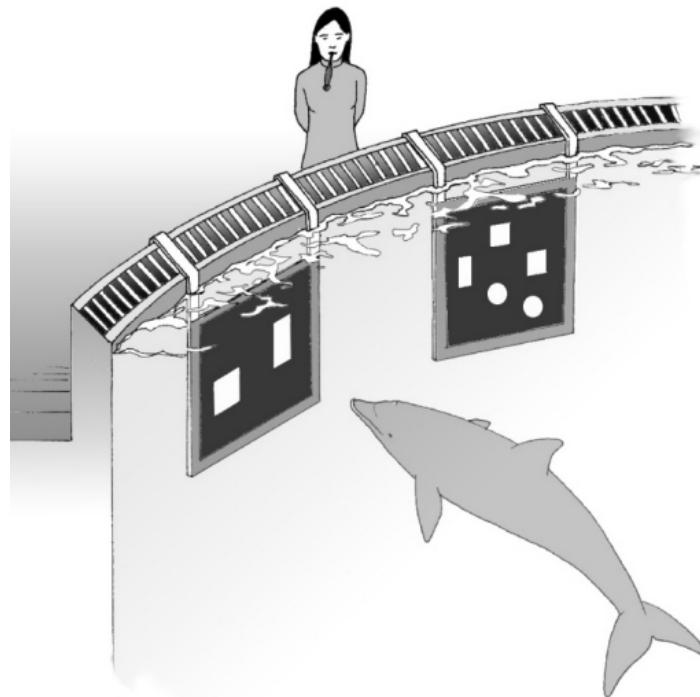


Figure 3. Schematic overview of a test situation in Experiment 2 with stimuli with an overall equal surface area for the elements.

Test 2: Stimuli with overall equal surface area of elements. For all the sessions of Experiment 1 and those of Experiment 2 carried out so far, numerosity had covaried with the overall size of the stimuli's elements. This stimulus feature could have affected the dolphin's performance. To test whether this applied, we introduced stimuli which differed in numerosity but had an equal overall surface area.

Elements of three different forms (circles, rectangles, and squares) and four different sizes were used (see Figure 4B). Each stimulus was composed of elements of different forms but identical sizes, combined in such a way that, in every choice, the overall surface area of the two presented stimuli was the same (either 0.072 or 0.125 m²). Sessions were continued until criterion.

Test 3: Stimuli with mixed-sized elements. During the previous test, the dolphin could have learned to compare the sizes of single elements of two presented stimuli and to base his choice upon these size differences. This test was thus designed to examine whether the animal was affected by the elements' sizes.

The size and form of the elements was the same as those in Test 2. They were randomly distributed among stimuli, so that each numerosity stimulus would comprise elements of different forms and sizes (see Figure 4C). The elements of stimuli in a given trial thus had (1) the same overall surface area, (2) a larger surface area for the numerosity 2, or (3) a larger surface area for the numerosity 5. These three situations were distributed evenly but randomly among sessions.

Test 4: Transfer to new numerosities. In the previous transfer tests, the subject was always given a feedback for his choices, and incorrect choices were followed by correction trials. Most of the new number pairings in the test series described here were introduced in extinction trials only. The dolphin was familiar with extinction trials from Experiment 1. Therefore, only 4 retraining sessions with 2 extinction trials each were carried out, to make sure that the animal was still accustomed to this procedure.

For all numerical stimuli used in these transfer tests, the elements differed in size and form but had an equal overall surface area for each pairing. Test sessions with extinction trials followed the same procedure as that in Test 3 of Experiment 1 – that is, a session of 10 trials consisted of 8 trials with the usual feedback contingencies and 2 extinction trials, one with familiar and the other with new number pairings.

First, we tested three new number pairings with intervening numerosities (3 vs. 4; 2 vs. 3; 4 vs. 5), depicted in Figure 4D. For each of the three new number pairings there were 12 test trials distributed over 12 sessions – that is, 36 test trials in all.

Next, two new number pairings consisting of familiar numerosity stimuli were introduced: 2 vs. 4 and 3 vs. 5. They were not presented in extinction trials, since owing to their familiarity and a disparity of 2, we did not expect a decline in performance for these pairings. Four sessions were conducted, with each

of the new stimuli pairings occurring two times per session. All other trials consisted of familiar number pairings (2 vs. 5; 2 vs. 3; 3 vs. 4; 4 vs. 5).

With all numerical stimuli pairings tested so far, the dolphin could have based his discrimination upon a simple rule which would yield a high performance level - *choose 2, if not available, choose 3*; or, at least for part of the trials, he could have relied on *never choose 5*. Another explanation for his correct choices is a reliance on a more abstract rule *always choose the lower number* by comparing the two stimuli in a given trial.

The next transfer test was thus intended to substantiate the latter alternative. For the first time, numerosities outside the former range were introduced, presented in the pairings 1 versus 2 and 5 versus 6 (see Figure 4E). Twelve extinction trials for each of the new pairings were carried out, respectively. These were distributed over 24 sessions.

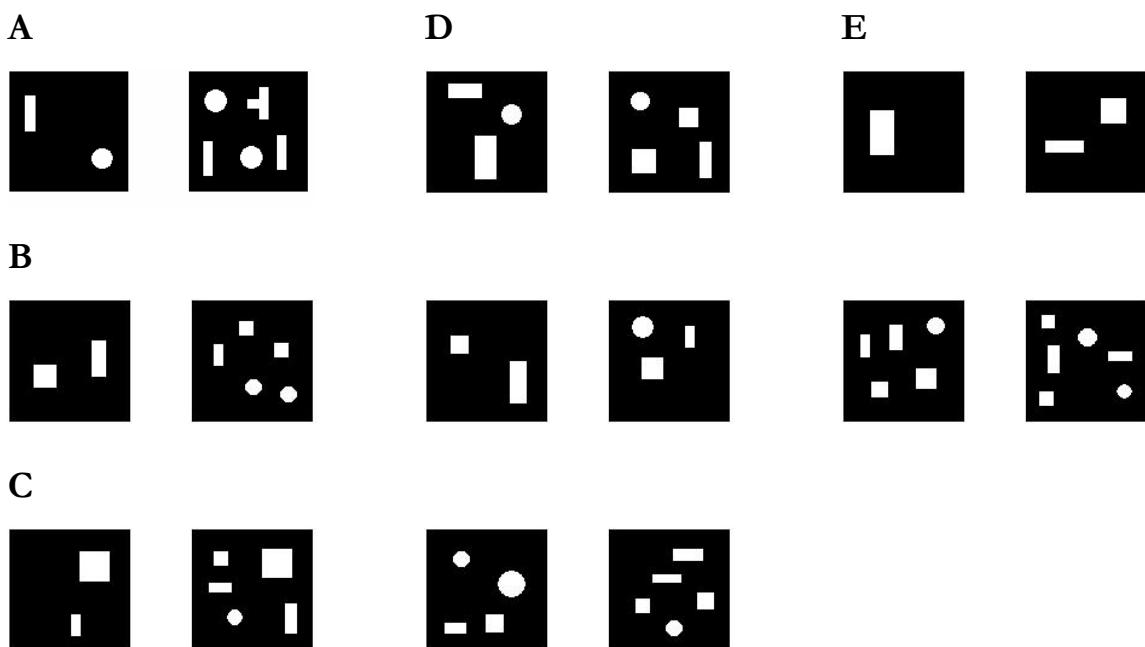


Figure 4.

Examples of stimuli pairings for each test phase (Experiment 2).

- (A) Test 1: transfer to two-dimensional stimuli.
- (B) Test 2: overall equal surface area of stimuli elements.
- (C) Test 3: mixed sizes of stimuli elements.
- (D) Test 4: transfer to new intervening numerosities (3 vs. 4, 2 vs. 3, 4 vs. 5).
- (E) Test 5: transfer to new numerosities outside the former test range (1 vs. 2 and 5 vs. 6).

Results

During habituation training the dolphin quickly got accustomed to the new apparatus and the procedure of pushing the panels. With the third habituation session, he was performing well and without hesitation. In the course of the Experiment, there were variations in the animals' behavior before starting a session. For most of the sessions conducted, the dolphin reacted promptly after being given the sign to swim into the adjacent tank, but occasionally, it was difficult to separate him from his group. This behavior was predominant during test sessions with the number pairing 4 versus 5. In 10 of these 12 test sessions, it took two or three attempts to separate the animal.

Test 1: Transfer to two-dimensional stimuli. The dolphin reached criterion with the ninth session. Overall performance level for the last four consecutive sessions was 90% correct responses. From the third session onwards, the animal performed above chance level. A site preference only occurred in the first two sessions.

Test 2: Stimuli with overall equal surface area of elements (same brightness). The animal's performance declined to 72.5 % for the first 4 sessions. As compared with the last 4 sessions of Test 1, there was a significant difference [$t(6) = 3.212, p < .05$]. The dolphin reached criterion with the 11th session.

Test 3: Stimuli with mixed-sized elements. Over the four consecutive sessions, the subject had a performance level of 87.5%. There was no significant difference from the level of last four sessions in the prior test [$t(6) = 0.739, p > .05$].

Test 4: Transfer to new numerosities. The overall results for the transfer tests with new numerosities are depicted in Figure 5.

In the four retraining sessions with extinction trials, the animal reached 95 % correct responses. As before in Experiment 1, his performance was better for sessions with extinction trials.

The first tests examined the dolphin's transfer performances for 3 new number pairings consisting of intervening numerosities. In 11 of the 12 test trials for the new numerosities 3 versus 4, the dolphin made a correct choice. All 12 test trials with the numerosities 2 versus 3 were performed correctly by the animal. According to the binomial distribution, both results

were significant ($p < .01$). For the pairings 4 versus 5, the animal did not reach a significant performance. His choice was correct in 7 of the 12 test trials ($p > .05$).

The two new number pairings consisting of familiar numerosity stimuli, 2 versus 4 and 3 versus 5, were introduced in trials with a normal feedback and reward procedure. In each of the 16 trials with these new pairings, the animal made a correct response.

Regarding the results for the new numerosities outside the former range, the dolphin achieved a significant transfer performance with both of the new number pairings of 1 versus 2 and 5 versus 6. In the 12 test trials, the animal choose correctly in 11 (1 vs. 2) and 10 (5 vs. 6) trials, with $p < .01$ and $p < .05$.

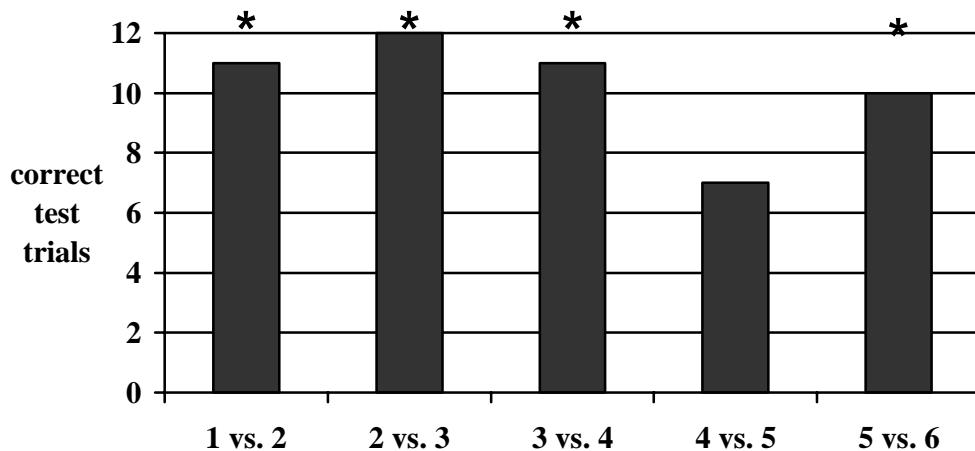


Figure 5. Overall results for the transfer tests with new numerosities. Asterisks indicate significant performances according to the binomial distribution at the 5% level.

Discussion

Transfer to the new two-dimensional stimuli occurred rapidly. Although we used several means to facilitate transfer, this result cannot be explained exclusively by the transfer technique. It suggests that the dolphin had perceived the three-dimensional stimuli visually, and thus he only had to get accustomed to the new picture and the contrast reversal. However, we cannot exclude the role of echolocation in discrimination the three-dimensional set of stimuli. A cross-modal transfer from echolocation to vision and vice versa has been demonstrated experimentally in the bottlenose dolphin (Pack & Herman, 1995). However the subject in our study managed to perceive and discriminate the novel two-dimensional stimuli, we suggest a conceptual transfer as an explanation for his high performance level, achieved after a few sessions.

Controlling for the confounding parameter of the overall surface area of the elements in the second test demonstrated that this stimulus attribute obviously influenced the animal's decision in the discrimination task. Still, the dolphin's performance over the first four sessions was clearly above chance level, which suggests that overall element size or brightness was not the only basis for discrimination. If we consider that this parameter covaried with numerosity for all sessions prior to this test, it is not astonishing that the dolphin used it as an additional clue for choosing correctly. However, after a few sessions he reached criterion level, demonstrating that, by then, this stimulus feature was irrelevant for his response. The results of the following test, in which elements of different sizes were mixed within each given stimulus, indicates that the dolphin had not focused exclusively on the sizes of the elements. By then, we can assume that the animal discriminated the stimuli primarily on the basis of the numerosity feature.

Do these results up to now support a strategy of "last resort", as was suggested by Davis and Perusse (1988)? Control of behavior by alternative sources of information has been found in other investigations (e.g., Breukelaar & Dalrymple-Alford, 1998; Davis & Bradford, 1986; Fetterman, 1993). Yet, in other studies, some non-numerical cues were either controlled during habituation training, or covaried during test sessions, the latter being the case for most experiments in which numerosity is defined by the number of food items (e.g., Olthof, Iden, & Roberts, 1997; Washburn & Rumbaugh, 1991).

If application of numerical abilities is not the strategy of choice for a number of animal species, then how about humans? Children do not acquire most concepts of numerosity spontaneously, and even adults may resort to visual or spatial directions or other cues

(Lenneberg, 1971). Recent studies (Clearfield & Mix, 1999, 2001) have demonstrated that infants respond to changes in contour length or area of a given stimulus, rather than to changes in number. The authors suggested that estimating amount of spatial extend is less effortful; therefore, infants do so whenever possible. This explanation may also hold for many of the findings when animal behavior is not exclusively controlled by numerosity. We suggest that animals, as well as humans, use a simple strategy to discriminate. For the dolphin in our study, the strategy was a discrimination based on the configuration of stimulus elements. The data demonstrate that the animal was able to use numerosity after confounding stimulus dimensions were controlled.

The dolphin accomplished a spontaneous transfer to most of the novel intervening numerosities, as well as to both of the new numerosities outside the former test range. For the intervening numerosities, it could be argued that the discrimination was controlled by perceptual similarities to the learned numerosities 2 and 5 (as pointed out earlier in Experiment 1). However, this explanation would not explain performance with the novel numerosities outside the former range – that is, the pairings 1 versus 2 and 5 versus 6, where there was a reversal of positive to negative stimuli and vice versa. This was the critical stage of the test series, since prior to the presentation of these pairings, the numerosity 2 was always positive and the numerosity 5 was always negative. All other intervening numerosities could have either a positive or a negative value. The animal's significant performance with these novel pairings outside the former number range clearly demonstrates a representation of ordinal relations among numerosities.

The dolphin did not reach a significant performance level in the tests with the pairings 4 versus 5. There are two possible explanations for this result. Either, a loss in motivation was responsible for the subject's low performance, or the dolphin had arrived at the threshold of numerosities he was still able to discriminate. Numerous investigations on animals (e.g., Boysen, 1993; Thomas, Fowlkes, & Vickery, 1980) as well as on human infants (e.g., Strauss & Curtis, 1981; Xu & Spelke, 2000) suggest that discriminations of numerosity follow Weber's law: With pairings of higher number but constant absolute difference, the relative difference becomes smaller and is, thus, more difficult to discriminate. The result of the ensuing transfer test, in which the dolphin achieved a high performance level with the number pairing 5 versus 6, clearly refutes the latter explanation.

The high performances with numerosity pairings outside the former test range provide substantial evidence that the dolphin represented ordinal relations among numerosities. It is

yet unclear whether the pairing 5 vs. 6 marks the threshold for the discrimination of numerical differences. In future research, it would be interesting to examine whether accuracy follows a distance effect by testing pairings with different numerical disparities.

GENERAL DISCUSSION

According to Gallistel & Gelman (1992), the ability to base behavior on the numerosity of a set independent of its other attributes and to respond in the same way even to novel numerosities, suggests a mapping from all instances of a given numerosity to a mental representative of that category of sets. We have demonstrated here that a dolphin can fulfill both of these prerequisites. Despite the finding that his behavior was also controlled by some other nonnumerical features before eliminating the covariance of these attributes, the spontaneous transfer to novel number pairings strongly suggests a representation of ordinal relations among numerosities. This conclusion is underlined by the fact that the subject had only experienced few of the possible number pairings during training and was yet capable of generalizing its discrimination in a categorical way to new pairings.

To further investigate the richness of the dolphin's representation of number, it would be interesting to check for abilities in arithmetic processes such as addition and subtraction. This could be eased by the use of symbols or representatives for distinct numerosities. Davis and Perusse (1988) called for the demonstration of a concept of number established by the capacity to transfer across sense modalities. This capability has been found for some animals (e.g., jackdaws, B. V. Dawson, 1961; rats, Meck & Church, 1984) as well as for small infants (Starkey, Spelke, & Gelman, 1983). Dolphins are capable of solving complex cognitive tasks, using their auditory system, either hearing or echolocation (Herman & Gordon, 1974; Roitblat, Penner, & Nachtingall, 1990), and moreover, a cross-modal transfer between vision and echolocation has been demonstrated in a matching-to-sample paradigm (Pack & Herman, 1995). Now that a bottlenose dolphin has been found to be able to solve a visual numerical task, this species would be a good subject to test for transfer across the visual and acoustic modality.

REFERENCES

- Bauer, G. B., & Johnson, C. M. (1994). Trained motor imitation by bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Perceptual and Motor Skills*, **79**, 1307-1315.
- Boysen, S. T. (1993). Counting in Chimpanzees: Nonhuman Principles and Emergent Properties of Number. In S. T. Boysen, & E. J. Capaldi (Eds.), *The Development of Numerical Competence. Animal and Human Models* (pp. 39-59). Hillsdale, NJ:Erlbaum.
- Boysen, S. T., & Capaldi, E. J. (1993). *The Development of Numerical Competence. Animal and Human Models*. Hillsdale, NJ:Erlbaum.
- Brannon, E. M., & Terrace, H. S. (1998). Ordering of the Numerosities 1 to 9 by Monkeys. *Science*, **282**, 746-749.
- Breukelaar, J. W.C., & Dalrymple-Alford, J. C. (1998). Timing Ability and Numerical Competence in Rats. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **24** (1), 84-97.
- Clearfield, M. W., & Mix, K. S. (1999). Number versus contour length in infants' discrimination of small visual sets. *Psychological Science*, **10**, 408-411.
- Clearfield, M. W., & Mix, K. S. (2001). Amount Versus Number: Infants' Use of Area and Contour Length to Discriminate Small Sets. *Journal of Cognition and Development*, **2** (3), 243-260.
- Davis, H., & Bradford, S.A. (1986). Counting behavior by rats in a simulated natural environment. *Ethology*, **73**, 265-280.
- Davis, H., & Memmott, J. (1982). Counting Behavior in Animals: A critical evaluation. *Psychological Bulletin*, **92** (3), 547-571.
- Davis, H., & Perusse, R. (1988). Numerical competence in animals : Definitional issues, current evidence, and a new research agenda. *Behavioral and Brain Sciences*, **11**, 561-615.
- Dawson, B. V. (1961). Counting in jackdaws. *Behaviour*, **18**, 229-238.
- Dawson, W. W. (1980). The cetacean eye. In L. M. Herman (Ed.), *Cetacean Behavior: Mechanisms and Functions* (pp. 53-100). New York: Wiley Interscience.
- Dehaene, S. (1997). *The number sense: How the mind creates mathematics*. Oxford, England: Oxford University Press.

Kapitel III: A bottlenose dolphin discriminates visual stimuli differing in numerosity

- Emmerton, J., Lohmann, A., & Niemann, J. (1997). Pigeons' serial ordering of numerosity with visual arrays. *Animal Learning & Behavior*, **25** (2), 234-244.
- Fellows, B. J. (1967). Chance stimulus sequences for discrimination tasks. *Psychological Bulletin*, **67**, 87-92.
- Fetterman, J. G. (1993). Numerosity discrimination: Both time and number matter. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **19**, 149-164.
- Forestell, P. H., & Herman, L. M. (1988). Delayed matching of visual materials by a bottlenosed dolphin aided by auditory symbols. *Animal Learning and Behavior*, **16**, 137-147.
- Gallistel, C. R. (1990). *The organization of learning*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Gallistel, C. R., & Gelman, R. (1992). Preverbal and verbal counting and computation. *Cognition*, **44**, 43-74.
- Hauser, M. D., MacNeilage, P., & Hauser, L. B. (2000). Spontaneous number representation in semi-free-ranging rhesus monkeys. *Proceedings of the Royal Society of London*, **267**, 829-833.
- Herman, L. M., & Gordon, J. A. (1974). Auditory delayed matching in the bottlenosed dolphin. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, **21**, 19-26.
- Herman, L. M. (1986). Cognition and language competencies of bottlenosed dolphins. In R. J. Schusterman, J. A. Thomas, & F. G. Woods (Eds.), *Dolphin Cognition and Behavior: A comparative Approach* (pp. 221-252). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Herman, L. M., Hovancik, J. R., Gory, J. D., & Bradshaw, G. L. (1989). Generalization of visual matching by a bottlenosed dolphin (*Tursiops truncatus*): Evidence for invariance of cognitive performance with visual or auditory materials. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **15**, 124-136.
- Herman, L. M., Morrel-Samuels, P., & Pack, A. A. (1990). Bottlenosed dolphin and human recognition of veridical and degraded video displays of an artificial gestural language. *Journal of Experimental Psychology: General*, **119** (2), 215-230.
- Herman, L. M. (1990). Cognitive performance of dolphins in visually-guided tasks. In J. Thomas & R. Kastelein (Eds.), *Sensory Abilities of Cetaceans* (pp. 455-462). New York: Plenum Press.
- Koehler, O. (1937). Können Tauben "zählen"? [Can pigeons "count"?]. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **1**, 39-48.

Kapitel III: A bottlenose dolphin discriminates visual stimuli differing in numerosity

- Koehler, O. (1943). „Zähl“-Versuche an einem Kolkrahen und Vergleichsversuche an Menschen [“Counting” study with a raven and comparative research with people]. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **5**, 575-712.
- Lenneberg, E. H. (1971). Of language, knowledge, apes, and brains. *Journal of Psycholinguistic Research*, **1**, 1-29.
- Meck, W. H., & Church, R. M. (1983). A mode control model of counting and timing processes. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **9**, 320-334.
- Meck, W. H., & Church, R. M. (1984). Simultaneous temporal processing. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **10**, 1-29.
- Mitchell, R. W., Yao, P., Sherman, P. T., & O'Regan, M. (1985). Discriminative Responding of a Dolphin (*Tursiops truncatus*) to Differentially Rewarded Stimuli. *Journal of Comparative Psychology*, **99** (2), 218-225.
- Olthof, A., Iden, C. M., & Roberts, W. A. (1997). Judgements of Ordinality and Summation of Number Symbols by Squirrel Monkeys (*Saimiri sciureus*). *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **23** (3), 325-339.
- Pack, A. A., & Herman, L. M. (1995). Sensory integration in the bottlenosed dolphin: Immediate recognition of complex shapes across the senses of echolocation and vision. *Journal of the Acoustical Society of America*, **98** (2), 722-733.
- Pepperberg, I. M. (1987). Evidence for Conceptual Quantitative Abilities in the African Grey Parrot: Labeling of Cardinal Sets. *Ethology*, **75**, 37-61.
- Rilling, M. (1993). Invisible Counting Animals: A History of Contributions from Comparative Psychology, Ethology, and Learning Theory. In S. T. Boysen, & E. J. Capaldi (Eds.), *The Development of Numerical Competence. Animal and Human Models* (pp. 3-37). Hillsdale, NJ:Erlbaum.
- Roitblat, H. L., Penner, R. H., & Nachtigall, P. E. (1990). Matching-to-sample by an echolocating dolphin (*Tursiops truncatus*). *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **16** (1), 85-95.
- Starkey, P., Spelke, E. S., & Gelman, R. (1983). Detection of intermodal numerical correspondences by human infants. *Science*, **222**, 179-181.
- Strauss, M. S., & Curtis, L.E. (1981). Infant perception of numerosity. *Child Development*, **52**, 1146-1152.

Kapitel III: A bottlenose dolphin discriminates visual stimuli differing in numerosity

- Thomas, R. K., Fowlkes, D., & Vickery, J. D. (1980). Conceptual numerosness judgements by squirrel monkeys. *American Journal of Psychology*, **93**, 247-257.
- Washburn, D. A., & Rumbaugh, D. M. (1991). Ordinal judgements of numerical symbols by macaques (*Macaca mulatta*). *Psychological Science*, **2**, 190-193.
- Xia, L., Emmerton, J., Siemann, M., & Delius, J. D. (2001). Pigeons (*Columba livia*) Learn to Link Numerosities With Symbols. *Journal of Comparative Psychology*, **115** (1), 83-91.
- Xu, F., & Spelke E. S. (2000). Large number discrimination in 6-month-old infants. *Cognition*, **74**, B1-B11.

Author's note

The authors are very grateful to the staff of the dolphinarium at the Zoo Nürnberg for their continuous help during experimental sessions, and to the Director of the Zoo Nürnberg, Dr Peter Mühling, for his approval on the conduct of the study. Our thanks also go to Martin Böye for assistance in running Experiment 2, and to Jörg Pekarsky for designing Figure 1 and 3.

IV. Left hemispheric advantage for numerical abilities in the bottlenose dolphin

Short report

Annette Kilian, Lorenzo von Fersen and Onur Güntürkün

Abstract

In a two-choice discrimination paradigm, a bottlenose dolphin discriminated relational dimensions between visual numerosity stimuli under monocular viewing conditions. After prior binocular acquisition of the task, two monocular test series with different number stimuli were conducted. In accordance with recent studies on visual lateralization in the bottlenose dolphin, our results revealed an overall advantage of the right visual field. Due to the complete decussation of the optic nerve fibers, this indicates a specialization of the left hemisphere for analysing relational features between stimuli as required in tests for numerical abilities. Since these processes are typically right hemisphere-based in other mammals (including humans) and birds, the present data provide further evidence for a general left hemisphere advantage in bottlenose dolphins for visual information processing. Thus, dolphins seem to possess a unique functional architecture of their cerebral asymmetries.

Behavioural Processes, eingereicht 2004

1. Introduction

Over the last decades, a large body of experimental studies has accumulated, demonstrating that functional asymmetries are not unique to humans, but represent a characteristic that many vertebrate species have in common (Rogers and Andrew, 2002). This growing evidence for perceptual and cognitive lateralizations in animals also provides the basis for understanding the biological foundations of hemispheric specializations. So far, only few studies have focused on lateralizations in marine mammals like dolphins. Apart from findings on lateralized motor functions in the bottlenose dolphin (Norris and Dohl, 1980; Marino and Stowe, 1997), first investigations on cerebral functional asymmetries were carried out by von Fersen et al. (2000) and Kilian et al. (2000) demonstrating a right eye dominance in two different visual tasks for their subjects studied. Due to the complete decussation of the optic nerves in dolphins (Ridgway, 1990; Tarpley et al., 1994), this right eye dominance relates to a left hemispheric advantage. Recently, Yaman et al. (2003) have produced evidence that this cerebral asymmetry for visual pattern discrimination is population-based in the bottlenose dolphin and possibly is the basis for the right eye preference of these animals in observing objects or situations, substantiating earlier anecdotal observations (described in Ridgway, 1990). In the present study, we investigated whether this left hemispheric advantage could also be found for cognitive visual processes where behaviour is based on relational dimensions between visual objects.

This was tested during experiments where a bottlenose dolphin discriminated visual stimuli differing in numerosity. The results as regards the animal's accomplishment of the task was published recently (Kilian et al., 2003). It was demonstrated that the dolphin represented ordinal relations among numerosities, but that his performance was affected by non-numerical stimulus attributes during initial experimental phases. The data presented here gives the results of test series conducted during two different phases of this experiment where numerosity stimuli were presented to the animal under monocular conditions. This enabled us to reveal possible hemispheric specializations for discriminating relational features between visual stimuli as required for tests of numerical abilities.

2. Materials and Methods

Subject

The tests were carried out with a male bottlenose dolphin, Noah, seven years of age, born and housed at the dolphinarium of the Zoo Nuremberg. Experimental sessions took place indoors in a circular tank 14 m in diameter (depth 4.7 m).

Apparatus and stimuli

The numerosity stimuli consisted of elements (pieces of white adhesive film) that were stuck on black square panels (side length, 1 m; 6 mm thick) of synthetic material. The elements differed in form and size (see figure 1 for examples). The panels were hung underwater in stainless steel frames, which were fixed by hooks to the tank side. The distance between the frames and, thus, the stimuli was fixed at 1 m.

Procedure

In a two-choice discrimination paradigm, the dolphin had to choose between two simultaneously presented stimuli. One trial of a session went as follows: The dolphin's right or left eye was covered with an eyecup made of a special gelatine mixture (Klinckert & Thale, 1992). He was then sent to a stationing point at the opposite side of the tank. While waiting there with his head held above water, the experimenter hid behind the tank walls and two stimuli were placed in the water by an assistant. A starting signal (whistle blow) prompted the dolphin to swim towards the stimuli. He made his choice by touching one of the panels with the tip of its snout and pushing it slightly upwards. The chosen panel would move above the water surface which was observed by the experimenter. Thereafter, depending on the subject's choice, there were two possibilities of feedback. In a correct trial, the dolphin would choose the stimulus with the lower number of elements, which was followed by a continuous whistle blow (secondary reinforcer) and food (primary reinforcer). An incorrect choice, in which the animal would choose the stimulus with the higher number of elements, was followed by a specific noncontinuous whistle blow without food being provided. In both cases, the eyecup was removed directly after the correct/incorrect signal.

Each session consisted of 6 trials. Right and left monocular conditions alternated within a session as well as for the first trial in successive sessions. The positions of the correct stimuli changed in a quasirandom sequence for each session (Fellows, 1967), but were balanced across the two monocular conditions.

The dolphin underwent regular medical examinations by a veterinary surgeon including a check-up of the eyes. These revealed that the animal was in good health. Before running the monocular tests, the dolphin had training sessions where his eyes were alternately covered by an eyecup. His behavioural reactions to subtle familiar hand signals showed no differences according to the viewing conditions. Therefore, any acuity differences of the eyes are unlikely.

Test 1

This test was conducted after the dolphin was choosing correctly between two stimuli representing different numerosities (either 2 or 5). At this experimental stage, the non-numerical features ‘overall surface area of elements’ covaried with numerosity. To test whether the subject’s choice behaviour was influenced by these stimulus dimensions, we introduced stimuli with an overall equal surface area of elements. Each stimulus consisted of elements of different forms but identical sizes, combined in such a way that, in every choice, the overall surface area for the two presented stimuli was the same (either 0.072 or 0.125 m²). This novel stimulus set, where the attribute ‘overall surface area of elements’ was controlled, was first presented under monocular conditions. An example for a novel stimulus pair is depicted in figure 1a; for comparison, figure 1b shows a stimulus pair of the set used in the preceding binocular sessions. In the monocular test, twelve sessions consisting of 6 trials each were conducted, resulting in an overall of 36 right eye and 36 left eye trials.

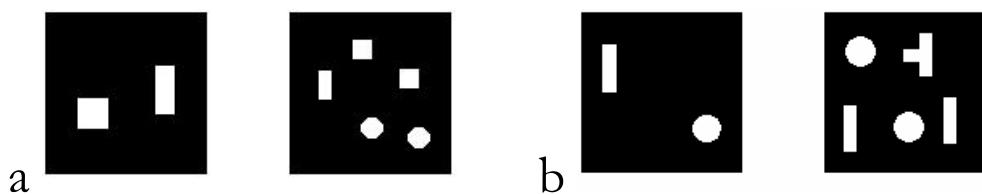


Figure 1. Example for a stimulus pair in test 1 (a).

Compared to the stimulus pairs used prior to this test (b, example), the stimulus parameter ‘overall surface area of elements’ is now controlled.

Test 2

This monocular test was carried out after confounding stimulus dimensions were controlled and the dolphin then based his choice on stimulus numerosity. In binocular sessions, he had achieved a successful transfer to new stimulus pairs consisting of intervening numerosities (e.g., 3 vs. 4). These new number pairs had been introduced in non-rewarded test trials. Thereafter, we introduced monocular trials presenting the number pairs 2 vs. 5 and 3 vs. 4 (see figure 2) with a normal feedback and reward procedure. For each of these pairs, there were 7 sessions with 6 trials each, that is, 42 right eye and 42 left eye trials in all. Note that the set of stimulus pairs for the numerosities 2 vs. 5 is virtually identical to that used in test 1.

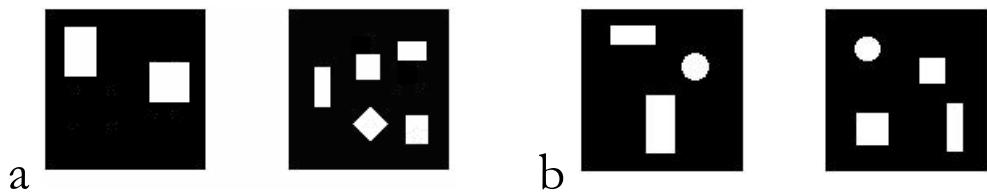


Figure 2. Examples for stimulus pairs presented in test 2 (a: 2 vs. 5; b: 3 vs. 4).

3. Results

Test 1

The dolphin achieved 69.4 % correct responses for the right eye trials, whereas his performance when seeing with his left eye was 47.2% which is close to the chance level of 50 % (see figure 3). These differences between the viewing conditions were significant (Wilcoxon-test, $Z = 2.0$, $T = 0$, $p < 0.05$).

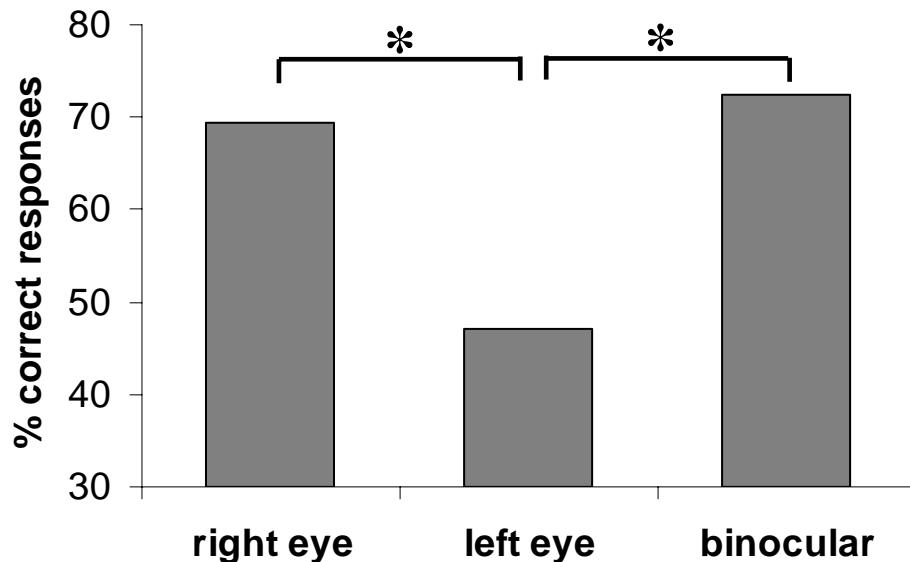


Figure 3. Performances in the two monocular conditions with the numerosity pairs 2 vs. 5 with an overall equal surface area of elements (test 1). The column 'binocular' depicts the performance over 4 binocular sessions with the same stimulus set carried out directly after the monocular tests. Asterisks indicate significant differences at the 5% level.

Test 2

The results of this test are depicted in figure 4. For the number pairs 2 vs. 5, the dolphin achieved 81 % (right eye) and 76.2% (left eye) correct responses. There were no significant differences between the viewing conditions (Wilcoxon-test, $Z = 0.4$, $T = 6$, $p > 0.6$). In the sessions with numerosities 3 vs. 4, his right eye performance (85.7%) differed significantly from his left eye performance (61.9 %), Wilcoxon-test, $Z = 2.0$, $T = 0$, $p < 0.05$.

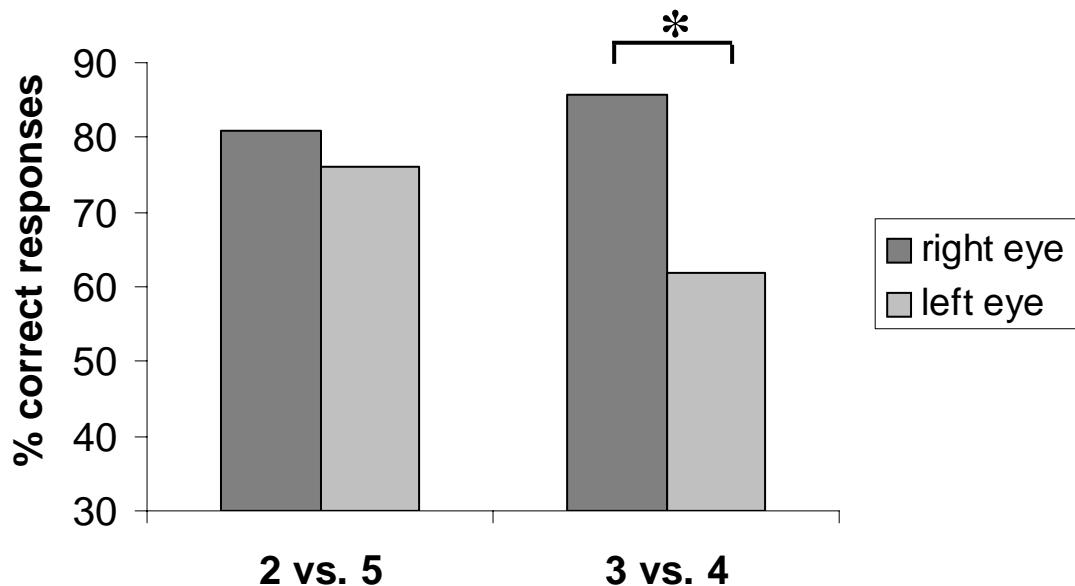


Figure 4. Performances with the stimulus pairs 2 vs. 5 and 3 vs. 4 in the two monocular conditions (test 2). Asterisks indicate significant differences at the 5% level.

4. Discussion

The present study reveals a visual asymmetry in the bottlenose dolphin for discriminating relational dimensions between stimuli differing in numerosity. The overall right visual field advantage relating to a dominance of the left hemisphere is in accordance with all recent findings on lateralized visual functions for this species (von Fersen et al., 2000; Kilian et al., 2000; Yaman et al., 2003).

In test 1 and for the number pairs 3 vs. 4 in test 2, the subject demonstrated a significantly better performance level when using his right eye. However, no difference between the monocular conditions was found for the number pairs 2 vs. 5 in test 2, a stimulus set virtually identical to that used in test 1. We assume that the absence of a significant asymmetry is due to a ceiling effect. As a result of the ongoing training sessions between test 1 and test 2, Noah was meanwhile familiar with more demanding discriminations between stimuli differing in numerosity. Therefore, his performance for the 2 vs. 5 discrimination was higher for both eyes, reducing the possibility to find a significant lateralization. A dependence of asymmetry

displays on the amount of stimulus familiarity was also reported in other studies (Fagot and Vauclair, 1994; Doty et al., 1999; Laeng et al., 1999). Thus, overall both test series demonstrate a left hemisphere superiority for analysing relational stimulus attributes.

Lateralization studies in humans mostly use only very brief stimulus exposure times and require their subjects to respond very quickly. This is due to the implicit assumption that stimulus information projected to one hemisphere is quickly disseminated throughout the brain. This assumption does not even completely hold for humans, where asymmetrical responses can be elicited after lengthy periods of lateralized visual exposure (Wittling and Roschmann, 1993). Different from humans, dolphins evince a complete chiasmatic crossing, and their corpus callosum is comparatively minor relative to the extent of their cerebral hemispheres (Tarpyley and Ridgway, 1994). Therefore, this study, like several previous ones (von Fersen, 2000; Kilian et al., 2000; Yaman et al., 2003), was able to observe asymmetrical response levels during monocular testing, that very likely are due to asymmetries of visual processing. This is in line with studies in a large number of avian species that also have a complete chiasmatic decussation and have the commissura anterior for interhemispheric exchange (Güntürkün, 2002). Thus, the presence of anatomical means for interhemispheric exchange does not necessarily imply that lateralized visual information has to be quickly transferred to the nonstimulated hemisphere.

An alternative interpretation of the right-eye superiority of Noah could be the existence of acuity differences between the eyes. While we are unable to completely exclude this possibility, we believe this interpretation to be unlikely for four reasons. First, Noah's eyes were regularly checked by a veterinary surgeon who would have detected at least major problems. Second, Noah showed no asymmetry in understanding even subtle hand cues. Third, the asymmetry for the first stimulus pair disappeared after training – a result unlikely to happen if acuity differences had determined the lateralized response. Fourth, previous experiments had used in total six adult bottlenose dolphins and in all of them an asymmetrical visual performance was demonstrated. In one of these studies (Kilian et al., 2000), the animals were allowed to approach and grasp the objects, making a lateralized performance due to acuity differences unlikely. Taken together, we are inclined to believe that the asymmetrical performance of Noah was due to lateralized visuocognitive processes and not due to acuity differences between the eyes.

Yaman et al. (2003) suggested that the left hemispheric dominance for object pattern discrimination in the bottlenose dolphin is due to a strategy of analysing local features of

stimuli. This asymmetry display would then accord with the lateralized pattern in humans, other mammals, and birds which also demonstrate a right visual field advantage for encoding local details (Fink et al., 1997; Hopkins, 1997; Peirce et al., 2001; Tommasi and Vallortigara, 2001). However, this explanation does not hold for the present results. A successful discrimination of relational dimensions between the stimuli presented here could not be accomplished by analysing and comparing local details, consequently, we should not expect an advantage of the left hemisphere. In humans, the right hemisphere is advantaged for magnitude judgements and for non-verbal assessments of numerosity during subitizing (Boles, 1986; Klein and McInnes, 1988; Nicholls et al., 1999; Pasini and Tessari, 2001). Contrary to this, our data suggest a dominance of the left hemisphere for these processes in the bottlenose dolphin.

A general pattern that emerges from all the results on lateralized functions in the bottlenose dolphin, including the present results, is a consistent right visual field / left hemisphere advantage for visually guided behaviours. As against this pattern, other mammals (including humans) and birds display complementary specializations of the hemispheres in encoding visual information, with left-right advantages depending on the stimulus nature and the cognitive strategy applied (Hellige, 1996; Vallortigara et al., 2001; Güntürkün, 2002; Rogers and Andrew, 2002; Jager and Postma, 2003). The overall left hemisphere dominance of dolphins for visual processing could therefore represent a remarkable deviation of their functional cerebral asymmetries.

REFERENCES

- Boles, D.B., 1986. Hemispheric differences in the judgment of number. *Neuropsychologia*, 24(4): 511-519.
- Doty, R.W., Fei, R., Hu, S., Kavcic, V., 1999. Long-term reversal of hemispheric specialization for visual memory in a split-brain macaque. *Behav. Brain Res.*, 102(1-2): 99-113.
- Fagot, J., Vauclair, J., 1994. Video-task assessment of stimulus novelty effects on hemispheric lateralization in baboons (*Papio papio*). *J. Comp. Psychol.*, 108(2): 156-163.
- Fellows, B.J., 1967. Chance stimulus sequences for discrimination tasks. *Psychological Bulletin*, 67: 87-92.
- von Fersen, L., Schall, U., Güntürkün, O., 2000. Visual lateralization of pattern discrimination in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). *Behav. Brain Res.*, 107: 177-181.
- Fink, G.R., Marshall J.C., Halligan, P.W., Frith, C.D., Frackowiak, R.S.J., Dolan, R.J., 1997. Hemispheric specialization for global and local processing: the effect of stimulus category. *Proc. R. Soc. London B.*, 264: 487-494
- Güntürkün, O., 2002. Hemispheric Asymmetry in the Visual System of Birds. In K. Hugdahl and R.J. Davidson (Editors), *The Asymmetrical Brain*, MIT Press, Cambridge, pp. 3-36.
- Hellige, J.B., 1996. Hemispheric asymmetry for visual information processing. *Acta Neurobiol. Exp. (Warsz.)*, 56(1): 485-497.
- Hopkins, W.D., 1997. Hemispheric specialization for local and global processing of hierarchical visual stimuli in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Neuropsychologia*, 35(3): 343-348.
- Jager, G., Postma, A., 2003. On the hemispheric specialization for categorical and coordinate spatial relations: a review of the current evidence. *Neuropsychologia*, 41(4): 504-515.
- Kilian, A., von Fersen, L., Güntürkün, O., 2000. Lateralization of visuospatial processing in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). *Behav. Brain Res.*, 116: 211-215.
- Kilian, A., Yaman, S., von Fersen, L., Güntürkün, O., 2003. A bottlenose dolphin discriminates visual stimuli differing in numerosity. *Learning & Behavior*, 31(2): 133-142.
- Klein, R., McInnes, J., 1988. Visual field differences in the processing of numerical stimuli. *Brain Cogn.*, 7(3): 247-256.

Kapitel IV: Left hemispheric advantage for numerical abilities in the bottlenose dolphin

- Klinckert, H.-J., Thale, B., 1992. Digestible eyecups for dolphins. Freeport, Bahamas, 20th Annual Conference of the IMATA.
- Laeng, B., Shah, J., Kosslyn, S., 1999. Identifying objects in conventional and contorted poses: contributions of hemispheric-specific mechanisms. *Cognition*, 70(1): 53-85.
- Marino, L., Stowe, J., 1997. Lateralized behavior in two captive bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Zoo Biol.*, 16: 173-177.
- Nicholls, M.E.R., Bradshaw, J.L., Mattingley, J.B., 1999. Free-viewing perceptual asymmetries for the judgement of brightness, numerosity and size. *Neuropsychologia*, 37: 307-314.
- Norris, K.S., Dohl, T.P., 1980. The structure and functions of cetacean schools. In L.M. Herman (Editor), *Cetacean behavior: mechanisms and functions*, Wiley, New York, pp. 211-261.
- Pasini, M., Tessari, A., 2001. Hemispheric specialization in quantification processes. *Psychol. Res.*, 65: 57-63.
- Peirce, J.W., Leigh, A.E., daCosta A.P., Kendrick, K.M., 2001. Human face recognition in sheep: lack of configurational coding and right hemisphere advantage. *Behav. Process.*, 55: 13-26.
- Ridgway, S.H., 1990. The central nervous system of the bottlenose dolphin. In: S. Leatherwood and R.R. Reeves (Editors), *The bottlenose dolphin*, San Diego, CA, Academic Press, pp. 69-97.
- Rogers, L.J., Andrew, R.J., 2002. Comparative vertebrate lateralization. Cambridge University Press, Cambridge, 639 pp.
- Tarpley, R.J., Gelderd, J.B., Bauserman, S., Ridgway, S.H., 1994. Dolphin peripheral visual pathway in chronic unilateral ocular atrophy: complete decussation apparent. *J. Morphol.*, 222: 91-102.
- Tarpley, R.J., Ridgway, S.H., 1994. Corpus callosum size in delphinid cetaceans. *Brain Behav. Evol.*, 44(3): 156-165.
- Tommasi, L., Vallortigara, G., 2001. Encoding of geometric and landmark information in the left and right hemisphere of the Avian Brain. *Behav. Neurosci.*, 115(3): 602-613.
- Vallortigara, G., Cozzuti, C., Tommasi, L., Rogers, L.J., 2001. How birds use their eyes: Opposite left-right specialization for the lateral and frontal visual hemifield in the domestic chick. *Curr. Biol.*, 11(1): 29-33.

Kapitel IV: Left hemispheric advantage for numerical abilities in the bottlenose dolphin

Wittling W., Roschmann R., 1993. Emotion-related hemisphere asymmetry: subjective emotional responses to laterally presented films. *Cortex*, 29(3): 431-448.

Yaman, S., von Fersen, L., Dehnhardt, G., Güntürkün, O., 2003. Visual lateralization in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*): evidence for a population asymmetry? *Behav. Brain Res.*, 142: 109-114.

Acknowledgements

The authors are deeply indebted to the staff of the Dolphinarium Nürnberg for their continuous help during experimental sessions. We also like to thank the director of the Zoo Nürnberg, Peter Mühling, for his approval of the conduct of the study.

V. ALLGEMEINE DISKUSSION

Die in Kapitel III dargestellte Studie untersuchte, ob ein Großer Tümmler numerische Kompetenzen besitzt, und ob diese über simple Mengenunterscheidung hinausgehen. Es wurde gezeigt, dass der Delfin ‚Noah‘ nicht nur die Elementanzahl der visuellen Reize unterscheiden konnte, sondern auch ordinale Beziehungen zwischen den Anzahlen herstellte. Dies konnte durch den spontanen Transfer auf neue Anzahlen, vor allem solche außerhalb des bekannten Testbereichs, nachgewiesen werden. GALLISTEL & GELMAN (1992) postulieren, dass die Fähigkeit, Anzahlen unabhängig von anderen Reizmerkmalen zu unterscheiden und dies auch auf neue Anzahlen zu übertragen, mentale Repräsentationen dieser Kategorien erfordert, mit denen ein jeweils gegebener Anzahlreiz verglichen wird. Beide Voraussetzungen – der Ausschluß konfundierender Reizvariablen sowie der Transfer auf neue Anzahlen – werden von dem Delfin erfüllt. Mit der vorgestellten Studie ist diese Fähigkeit erstmals für den Großen Tümmler belegt.

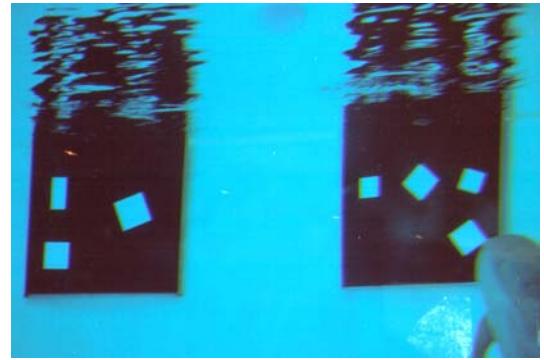
Einige Untersuchungen zu numerischen Kompetenzen bei Tieren lassen auf Grund des gewählten Paradigmas diesen Nachweis nicht zu. Beim Kovariieren der Anzahl mit anderen Reizmerkmalen lässt sich nicht feststellen, ob das Entscheidungsverhalten der Tiere ausschließlich durch die numerische Eigenschaft kontrolliert wird. Dies ist insbesondere bei solchen Studien der Fall, in denen das Merkmal Anzahl durch die Futtermenge repräsentiert ist. Hier ist eine Unterscheidung anhand des hedonischen Wertes möglich (z.B. OLTHOF ET AL., 1997; BOYSEN & BERNTSON, 1989).

Um numerische Ordinalität nachzuweisen ist es notwendig, einen Transfer auf neue Anzahlen außerhalb des trainierten Bereichs zu testen (BRANNON & TERRACE, 2002). So konnten THOMAS ET AL. (1980) bei Totenkopfaffen ein Unterscheidungsvermögen bis zu den Anzahlen 10 und 11 zeigen, jedoch wurde jedes numerische Reizpaar neu erlernt. Demzufolge ist nicht klar, ob die Tiere anhand einer ordinalen Regel entschieden. In anderen Studien bestanden die Trainingspaare jeweils aus einer niedrigen und einer hohen Anzahl, woraufhin ein Transfer auf neue intermediäre Anzahlen erfolgte (z. b. Tauben: EMMERTON ET AL., 1997; Ratten: MECK & CHURCH, 1983). Hier könnte die perzeptionelle Ähnlichkeit der neuen mit den bekannten Anzahlreizen der Transferleistung zu Grunde liegen. Es ist jedoch auch möglich, dass ein abstraktes numerisches Verständnis zum Ordnen der Anzahlen vorhanden war. Für Rhesusaffen (BRANNON & TERRACE, 1998) und Seelöwen (DIECKMANN, 1999) wurde ein Transfer auf

Kapitel V: Allgemeine Diskussion

neue Anzahlen außerhalb des bekannten Bereichs dokumentiert. Damit ist nachgewiesen, dass Tiere über ordinale numerische Fähigkeiten verfügen, die das Vorhandensein einer mental repräsentierten Größenskala nahe legen. Auch die Studien an einem Graupapagei (PEPPERBERG, 1987, 1994), der numerische Sets mit Symbolen etikettiert, weisen auf ein solches Vermögen hin. Befunde an Kleinkindern zeigen, dass die Fähigkeit zum Ordnen von Anzahlen ohne oder mit nur rudimentär entwickeltem verbalen numerischen Wissen entwickelt sein kann (BRANNON, 2002; BRANNON & VAN DE WALLE, 2001; siehe jedoch FEIGENSON ET AL., 2002a).

Wie die in Kapitel III beschriebene Untersuchung zeigte, konnte der Große Tümmler Noah numerische Reize allein anhand des Merkmals Anzahl unterscheiden. Jedoch war das Entscheidungsverhalten des Tieres zu Beginn der Testreihen von einigen nicht-numerischen Merkmalen der Reize beeinflusst.



Dies waren die Anordnung der Reizelemente sowie die Gesamtoberfläche der Elemente eines Reizes (und damit die Gesamt-Helligkeit). Die Aufhebung der Kovarianz dieser Reizattribute mit der Anzahl führte jeweils zu einem Einbruch in der Diskriminationsleistung. Ähnliche Ergebnisse, die Kontrolle des Verhaltens durch alternative Merkmale, wurden auch in einigen anderen Tierstudien erzielt (z.B. DAVIS & BRADFORD, 1986; FETTERMAN, 1993). Nach DAVIS & PERUSSE (1988) belegen diese Befunde ihre Ansicht, dass Anzahl kein auffälliges Merkmal in der Umwelt eines Tieres ist, sondern Tiere nur dann darauf zurückgreifen, wenn es keine andere Möglichkeit gibt. Mittlerweile mehren sich die Befunde, dass auch Kleinkinder sich nicht an dem numerischen Merkmal eines Reizes orientieren, sondern eher auf andere Attribute reagieren. CLEARFIELD & MIX (1999, 2001) argumentieren, dass die Erfassung von Konturlänge oder Oberfläche eines Reizes weniger aufwändig ist als die Erfassung der Anzahl, und die Kinder in ihren Studien daher ersteres einsetzen. In den Testreihen von FEIGENSON ET AL. (2002b) zeigten die Kleinkinder keine Reaktion auf das Merkmal Anzahl, aber ihr Verhalten wurde von verschiedenen anderen Attributen beeinflusst.

Jedoch existieren für einige Tierarten Nachweise, dass ihr Verhalten trotz kovalierender Reizattribute vom numerischen Merkmal kontrolliert wird (Tauben: EMMERTON ET AL.,

Kapitel V: Allgemeine Diskussion

1997; XIA ET AL., 2001; Seelöwen: DIECKMANN, 1999; Rhesusaffen: NIEDER ET AL., 2002). In diesen Studien konnte durch Transfertests gezeigt werden, dass das Entscheidungsverhalten nicht durch die anfänglich mit der Anzahl korrelierten Reizmerkmale beeinflusst war. Damit wird die Auffassung unterstützt, dass numerische Informationen durchaus auffällige Merkmale sind, die Tiere bei der Orientierung nutzen (DEHAENE, 1997).

Es gibt weitere bemerkenswerte Parallelen bei der Verarbeitung numerischer Reize zwischen Mensch und Tier. Der numerische Distanzeffekt (entsprechend dem Weber-Fechnerschen Gesetz) wurde sowohl beim Menschen als auch bei Affen belegt (DEHAENE ET AL., 1998; BRANNON & TERRACE, 2002). Dieser Effekt bezieht sich auf die Tatsache, dass sich die Fähigkeit zur Unterscheidung zweier Anzahlen mit dem numerischen Abstand zwischen diesen verbessert. Demzufolge zeigt sich eine Verschlechterung bei Erhöhung der numerischen Größe und gleich bleibendem Abstand. Ein neuronales Korrelat hierfür beschrieben NIEDER ET AL. (2002) bei Rhesusaffen. Die Anordnung der von ihnen entdeckten ‚Anzahlneurone‘ spricht für eine logarithmische mentale Repräsentation numerischer Werte – demnach liegen höhere Werte enger zusammen, was ihre Unterscheidung erschwert. Während der numerischen Tests registrierten die Autoren Aktivitäten in Regionen des präfrontalen sowie des parietalen Cortex (siehe auch SAWAMURA ET AL., 2002). Damit sind erstmals neuronale Parallelen zum Menschen dokumentiert, für den ein vergleichbares Aktivitätsmuster bei der Bearbeitung einfacher numerischer Aufgaben gezeigt werden konnte (SIMON ET AL., 2002; DEHAENE, 2002).

Es bleibt zu untersuchen, ob auch bei Delfinen ein numerischer Distanzeffekt auftritt. Hierfür wäre es notwendig, Reizpaare mit höheren Anzahlen und unterschiedlichen Abständen zu testen.

Unklar bleibt, welche Prozesse der Wahrnehmung der Anzahlen beim Delfin ‚Noah‘ zugrunde lagen. Hinweise auf ein sequentielles Erfassen der einzelnen Elemente eines Reizes gab es nicht. Noah bewegte zwar häufig den Kopf von einer Reiztafel zur anderen, insbesondere bei höheren Anzahlen, jedoch wurden keine Kopfbewegungen (ähnlich einem ‚tagging‘) beim Betrachten der Elemente einer Reiztafel festgestellt. Erstaunlicherweise konnte der Delfin auch die Anzahlen 5 und 6 gut unterscheiden. Diese liegen oberhalb des subitizing-Bereichs beim Menschen für simultan präsentierte visuelle Reize (TRICK & PYLYSHYN, 1994). Die Fähigkeit des Subitizing, des schnellen Erfassens kleiner Anzahlen von 1-4, entwickelt sich beim Menschen bereits vor dem Zählen (STARKEY & COOPER, 1995). Es gibt einige Hinweise, dass es sich hierbei um zwei unterschiedliche

Kapitel V: Allgemeine Diskussion

Prozesse handelt: Das Subitizing erfolgt demnach mittels paralleler, direkter Erfassung der Gesamtanzahl, während bei höheren Anzahlen eine serielle, Aufmerksamkeit erfordерnde und damit langsamere Art der Reizverarbeitung vorliegt (LEMER ET AL., 2003; PIAZZA ET AL., 2003). Eine rein figurale Erkennung der Reize lässt sich für Noah ausschließen, da die Anordnung der Reizelemente jedes Mal neu war. Nahe liegend ist, dass er die höheren Anzahlen mittels ‚chunking‘ ermittelte, also den Reiz visuell in 2er- oder 3er-Gruppen unterteilte, die schnell erfasst und verglichen werden können. Die Anwendung von ‚chunking‘ wurde bereits für den Menschen beschrieben (TRICK ET AL., 1996) und auch für Tiere vermutet (z.B. PEPPERBERG, 1999). Voraussetzung hierfür war bei Noah sicherlich die lange Erfahrung mit numerischen Reizen.

Die dargestellten Befunde an Tieren legen nahe, dass die neuronalen Grundlagen für numerisches Wissen bereits frühzeitig in der Evolution entstanden sind. Dementsprechend verfügen Säugetiere und Vögel, aber offensichtlich auch niedere Vertebraten (ULLER ET AL., 2003) über basale, in einigen Fällen auch abstrakte numerische Fähigkeiten. Der Große Tümmler bildet dazu keine Ausnahme. Der Einfluss nicht-numerischer Informationen im anfänglichen Stadium der Studie zeigt, dass der Delfin zunächst andere Reizmerkmale zur Orientierung bevorzugte. Jedoch belegen seine späteren Leistungen einschließlich dem spontanen Unterscheiden neuer Anzahlen durchaus ausgeprägte numerische Fähigkeiten. Das Vermögen, numerische Anzahlen zu ordnen, deutet auf eine mentale Skala, in der numerische Werte entsprechend ihrer Größe repräsentiert sind.

Für den Menschen konnte nachgewiesen werden, dass diese mentale Repräsentation von Anzahlen modalitätsunabhängig ist und sowohl für visuelle als auch auditorische Reize gleichermaßen gilt (BARTH ET AL., 2003). Delfine verfügen über ein ausgeprägtes auditoresches System. Die Fähigkeit zum cross-modalen Transfer zwischen visuell und echoisch wahrnehmbaren Objekten (PACK & HERMAN, 1995) spricht für eine modalitätsfreie mentale Repräsentation von Reizen. Nachdem ihre ordinalen numerischen Kompetenzen im visuellen Bereich demonstriert wurden, bieten sich Delfine für eine Überprüfung auf Transfer zur auditorischen Modalität an.

Während der Studie zur numerischen Kompetenz beim Großen Tümmler wurden Testserien zur Überprüfung auf mögliche cerebrale Asymmetrien durchgeführt (Kapitel IV). Diese monokularen Tests fanden in 2 verschiedenen Phasen der Studie statt; und Noah

Kapitel V: Allgemeine Diskussion

erzielte in beiden Testserien bessere Leistungen mit dem rechten Auge, was für einen Vorteil der linken Hirnhemisphäre bei diesen Aufgaben spricht. Der erste Test wurde in einem Stadium durchgeführt, in dem der Delfin die Anzahlen 2 und 5 unterscheiden konnte und das Reizmerkmal ‚Gesamtoberfläche der Elemente‘ noch mit der Anzahl korrelierte. In den darauf folgenden Sitzungen wurden Reizpaare, bei denen diese Korrelation eliminiert war, unter monokularen Bedingungen dargeboten. Die Leistungen mit dem rechten Auge waren signifikant besser als mit dem linken Auge. Im Stadium des zweiten monokularen Tests waren alle zuvor kovariierenden Reizattribute unter Kontrolle, und Noah hatte einen Transfer auf intermediäre Anzahlpaare demonstriert. Bei den monokularen Testdurchgängen wurden die Reizpaare 2 vs. 5 und 3 vs. 4 dargeboten. Für letzteres zeigte sich ein signifikanter Vorteil für das rechte Auge, während für das Paar 2 vs. 5 keine signifikanten Unterschiede zwischen den monokularen Bedingungen auftraten. Diese Reizpaare waren mit den im ersten monokularen Test genutzten praktisch identisch. Es ist daher anzunehmen, dass die fehlenden Unterschiede durch die stärkere Vertrautheit des Delfins mit diesem Anzahlpaar bedingt ist. Durch die höheren Leistungen in beiden monokularen Bedingungen reduzierte sich die Wahrscheinlichkeit, mögliche signifikante Lateralisierungen zu finden. Auch in anderen Studien wurde festgestellt, dass die Demonstration von Asymmetrien vom Bekanntheitsgrad der Reize abhängig ist (FAGOT & VAUCLAIR, 1994; LAENG ET AL., 1999). Beide Testserien deuten somit auf eine Dominanz der linken Hemisphäre für diese Aufgabe. Damit sind erstmals funktionelle cerebrale Asymmetrien für numerische Kompetenzen bei einer Tierart nachgewiesen.

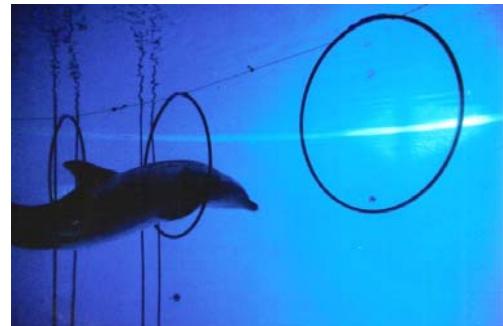
Beim Menschen zeigt sich eine rechtshemisphärische Dominanz für Mengenunterscheidungen und die nonverbale Erfassung von Anzahlen, während bei verbalen numerischen Aufgaben ein Vorteil der linken Hemisphäre belegt wurde (BOLES, 1986; KLEIN & MCINNES, 1988; NICHOLLS ET AL., 1999; PASINI & TESSARI, 2001). Mittlerweile wurden einige dieser Prozesse durch darstellende Analysen der Cortexaktivitäten genauer lokalisiert. Numerische Aufgaben beanspruchen hauptsächlich bestimmte bilaterale Areale des Parietallappens (DEHAENE ET AL., 1999). Einige Studien konnten unterschiedliche Aktivitätsmuster für verbale und nonverbale Prozesse demonstrieren, wobei Quantitäts- und Ziffererfassungen überwiegend rechtshemisphärischen Regionen zugeordnet wurden (COHEN ET AL., 2000; PINEL ET AL., 1999). Auch in numerischen Studien bei Affen wurden diese Verfahren angewandt, womit sich die beteiligten Cortexregionen z. T. bis ins Detail

Kapitel V: Allgemeine Diskussion

lokalisieren ließen (NIEDER ET AL., 2002; SAWAMURA ET AL., 2002). Dabei fanden sich Ähnlichkeiten zu den beim Menschen beanspruchten Gebieten, jedoch wurden für die Affen keine Asymmetrien für diese Prozesse dokumentiert.

Die Unterscheidung numerischer Reize erfordert die Verarbeitung relationaler Reizmerkmale. Während für visuelle Mustererkennung bereits cerebrale Asymmetrien beim Großen Tümmelr nachgewiesen sind (VON FERSEN ET AL., 2000; YAMAN ET AL., 2003), wurde in der numerischen Domäne nun eine Lateralisierung für einen weiteren visuellen Prozess belegt. Wiederum fand sich eine Dominanz des rechten visuellen Feldes und damit der linken Hirnhemisphäre. Gilt diese Asymmetrierichtung auch für andere visuelle Verarbeitungsprozesse beim Großen Tümmelr?

Die in Kapitel II dargestellte Studie untersuchte mögliche Lateralisierungen visuell-räumlicher Prozesse beim Großen Tümmelr. Die gestellte Aufgabe erforderte räumliches Orientierungsvermögen sowie die Speicherung räumlicher Informationen.



Nach binokularem Erlernen wurden mit zwei Delfinen monokulare Testserien durchgeführt. Beide Tiere zeigten signifikant bessere Leistungen mit dem rechten Auge, was für einen Vorteil der linken Hemisphäre bei dieser räumlichen Aufgabe spricht.

Räumliche Orientierung ist eine Eigenschaft, die mehrere kognitive Prozesse beansprucht. Diese weisen unterschiedliche Richtungen in den cerebralen Asymmetrien auf (HELLIGE, 1995). Beim Menschen, anderen Säugetieren und Vögeln findet sich ein sehr ähnliches Muster komplementärer cerebraler Spezialisierungen für die Verarbeitung räumlicher Informationen. Die Erfassung von lokalen Aspekten, kategorischen Beziehungen, absoluten metrischen Informationen sowie das Erlernen neuer Routen resultiert in einem Vorteil der linken Hemisphäre. Eine Dominanz der rechten Hemisphäre zeigt sich dagegen bei der Analyse globaler Attribute, bekannter Muster und bei der Orientierung an Hand von großräumigen geometrischen Informationen (Mensch: HELLIGE & CUMBERLAND, 2001; LAENG ET AL., 1999; Affen: DEPY ET AL., 1998; HOPKINS, 1997; Ratten: LAMENDOLA & BEVER, 1997; Hühner: TOMMASI & VALLORTIGARA, 2001; TOMMASI ET AL.,

Kapitel V: Allgemeine Diskussion

2003). Je nach Art der räumlichen Aufgabe und gewählter Strategie lassen sich demzufolge unterschiedliche Lateralisationsrichtungen demonstrieren.

Es stellt sich die Frage, welche Strategien die zwei Großen Tümmler anwandten, die für den linkshemisphärischen Vorteil verantwortlich waren. YAMAN ET AL. (2003) schlugen vor, dass die Orientierung möglicherweise durch das Erfassen lokaler Attribute erfolgte. Bei Tauben ist die Orientierung an Hand von globalen geometrischen Informationen nicht lateralisiert, jedoch tritt ein Vorteil der linken Hemisphäre beim Erfassen von lokalen Merkmalen auf (PRIOR & GÜNTÜRKÜN, 2001; PRIOR ET AL., 2002). Diese Art der Orientierung bei den Delfinen ist auf Grund des Paradigmas unwahrscheinlich. Zum einen waren die Reifen, die die räumlichen Positionen bestimmten, identisch und auf einen Blick sichtbar. Zum anderen besuchten die Tiere die Positionen in unterschiedlichen Reihenfolgen, abhängig vom Startpunkt. Damit ist die Nutzung einer Strategie, die typischerweise in einem linkshemisphärischen Vorteil resultiert, bei dieser räumlichen Aufgabe kaum vorstellbar.

Eine mögliche Erklärung für die linkshemisphärische Dominanz könnten strukturelle Veränderungen nach Einführung der Augenkappen sein, die ein Neuerlernen bei der Orientierung bedingten. Dies kann jedoch ausgeschlossen werden, da die Delfine sich auch in den monokularen Durchgängen an die bereits binokular bevorzugten Reihenfolgen beim Besuchen der Positionen hielten.

Es ist folglich anzunehmen, dass die zwei Großen Tümmler beim binokularen Erlernen der Aufgabe Informationen nutzten, die eher globaler als kategorischer Natur waren. Weiterhin wurden offensichtlich für die jeweiligen Startpunkte bestimmte Routen gespeichert. Bei Einführung der monokularen Testreihen konnten die Tiere demnach auf ein bekanntes Muster zurückgreifen. Die Verarbeitung von bekannten visuellen Reizen (LAENG ET AL., 1999), vertrauten Gesichtern (PEIRCE & KENDRICK, 2002; VERMEIRE ET AL., 1998) und erlernten Routen (LAMENDOLA & BEVER, 1997) ist typischerweise eine Spezialisierung der rechten Hemisphäre. Diese Lateralisationsrichtung findet sich generell für die räumliche Orientierung in bekannter Umgebung bei Säugern und Vögeln (VALLORTIGARA ET AL., 1999).

Demzufolge standen die Großen Tümmler einer räumlichen Aufgabe gegenüber, die bei Landsäugetieren und Vögeln rechtshemisphärische Vorteile erwarten lässt. Der links-

Kapitel V: Allgemeine Diskussion

hemisphärische Vorteil bei den Delfine stellt eine bemerkenswerte Abweichung von diesem gängigen Muster dar.

Interessant sind in diesem Zusammenhang die Befunde von DEHAENE ET AL. (1999) zur Lokalisation der Gehirnareale für numerische Prozesse beim Menschen. Die approximative Arithmetik beansprucht im Gegensatz zur exakten Arithmetik, welche eng mit der Sprache verbunden ist, bilaterale Areale des Parietallappens, die gleichfalls bei der Bearbeitung visuell-räumlicher Aufgaben aktiv sind. Für beide Funktionen wurden beim Großen Tümmel cerebrale Asymmetrien dokumentiert. Sollten diese Prozesse auch beim Delfin funktionell verbunden sein, ließe sich eine gleichseitige Lateralisation beider Funktionen erwarten, wie sie in den Untersuchungen festgestellt wurde.

In den Studien der vorliegenden Arbeit wurde für unterschiedliche visuelle Prozesse beim Großen Tümmel eine Dominanz der linken Hirnhemisphäre demonstriert. Diese Befunde stehen im Einklang mit dem lateralisierten Verhalten, das für Cetacea beschrieben wurde: Die Bevorzugung des rechten Auges beim Betrachten von Ereignissen (RIDGWAY, 1990; YAMAN ET AL., 2003), das Schwimmen gegen den Uhrzeigersinn bei Delfinen in Menschenobhut (SOBEL ET AL., 1994), welche das rechte Auge näher an die Beckenaußenseite bringt, sowie die rechtsseitigen Ausrichtung bei der Beutgreifung (CLAPHAM ET AL., 1995; SILBER & FERTL, 1995). Es liegt nahe, dass diese Verhaltensmuster sekundär zu der Hemisphärenspezialisierung und der damit einhergehenden Überlegenheit des rechten Auges sind. Vergleichbares gilt auch für andere Vertebraten. VALLORTIGARA & BISAZZA (2002) konnten belegen, dass dem lateralisierten Verhalten in Detour-Tests bei Fischen nicht eine motorische Asymmetrie, sondern eine Bevorzugung im Augengebrauch zugrunde liegt.

Einige Befunde sprechen für eine stärkere Unabhängigkeit der Hirnhemisphären bei Delfinen. Dies ist zum einen der unihemisphärische Schlaf, der insbesondere bei Meeressäugern auftritt, bei Delfinen jedoch als ausschließliche Form des Schlafens dokumentiert wurde (MUKHAMETOV, 1984). Zum anderen ist der Corpus callosum der Delfine im Verhältnis zum Gehirngewicht deutlich dünner als bei anderen Säugetieren (TARPLEY & RIDGWAY, 1994). Hieraus lässt sich schließen, dass der Corpus callosum entweder weniger Nervenfasern beinhaltet, oder dass diese dünner sind. Folglich bestünde eine reduzierte

Kapitel V: Allgemeine Diskussion

oder langsamere Kommunikation, resultierend in einer stärkeren Unabhängigkeit der Hemisphären und vermutlich einem geringeren Ausmaß an Koordination.

Bei den gegebenen visuellen Asymmetrien erscheint dies eher nachteilig. VON FERSEN ET AL. (2000) und YAMAN ET AL. (2003) konnten interhemisphärischen Transfer von Informationen nachweisen. Die monokular erlernten visuellen Reizpaare wurden nachfolgend dem jeweils anderen Auge dargeboten. Die erzielten Leistungen unter diesen Bedingungen lagen signifikant über dem Zufallsniveau. Dabei stellten VON FERSEN ET AL. (2000) eine Asymmetrie im interhemisphärischen Informationsaustausch fest, der von der rechten zur dominanten linken Hemisphäre effizienter war. Der Anstieg in den rechts-hemisphärischen Leistungen der Großen Tümmeler bei der visuell-räumlichen Aufgabe (Kapitel II) könnte auf interhemisphärischen Transfer hinweisen. Jedoch ist dieser Leistungsanstieg möglicherweise auch durch Lernprozesse bedingt.

Die vorliegenden Studien liefern weitere Belege für funktionelle cerebrale Asymmetrien visueller Prozesse beim Großen Tümmeler. Fasst man diese mit den Ergebnissen von VON FERSEN ET AL. (2000) und YAMAN ET AL. (2003) zusammen, ergibt sich ein einheitliches Bild. Dokumentiert wurden ausschließlich linkshemisphärische Vorteile für alle untersuchten visuellen Funktionen:

- Mustererkennung
- Verarbeitung räumlicher Informationen
- Erfassung relationaler Merkmale numerischer Reize

Entspräche das Lateralisationsmuster der Delfine dem der Landsäuger, wäre für einige dieser Prozesse eine rechtshemisphärische Dominanz zu erwarten gewesen. YAMAN ET AL. (2003) argumentieren, dass ihre Delfine bei der Mustererkennung möglicherweise eine Analyse lokaler Reizmerkmale nutzten. Für die Verarbeitung dieser Informationen findet sich beim Menschen und anderen Säugern ein Vorteil der linken Hemisphäre (FINK ET AL., 1997; HOPKINS, 1997). Dagegen ist bei der räumlichen Aufgabe die Anwendung einer linkshemisphärisch basierten Strategie – wie oben ausgeführt – unwahrscheinlich. Gleiches gilt, wenn auch durch nur wenige vergleichbare Studien belegt, für die Unterscheidung numerischer Reizmerkmale. Zumindest für den Menschen wurde ein rechts-hemisphärischer Vorteil bei der nonverbalen Erfassung von Anzahlen dokumentiert

Kapitel V: Allgemeine Diskussion

(COHEN ET AL., 2000; NICHOLLS ET AL., 1999). Demgegenüber steht eine Dominanz der linken Hemisphäre beim Großen Tümmler.

Diese Befunde decken auf, dass die funktionellen cerebralen Asymmetrien einiger visueller Prozesse beim Großen Tümmler eine Richtung aufweisen, die für Landsäuger untypisch ist.

Darüber hinaus ist die einheitliche Dominanz der linken Hemisphäre für alle untersuchten visuellen Funktionen bemerkenswert. Diesem Lateralisationsmuster entgegen stehen die komplementären funktionellen cerebralen Asymmetrien für visuelle Prozesse, welche sich innerhalb der Vertebraten bis hin zum Menschen finden (ROGERS & ANDREW, 2002). Delfine sind somit bezüglich ihrer visuellen Lateralisation nicht nur bei den Säugetieren Außenseiter, sondern nehmen möglicherweise sogar eine Sonderstellung innerhalb der Vertebraten ein.

Es stellt sich die Frage, welche Vorteile eine solche einseitige visuelle Lateralisation hat. Das komplementäre Modell der Vertebraten birgt die Möglichkeit zur Trennung inkompatibler visueller Prozesse, wie sie zum Beispiel bei Vögeln vorliegt (VALLORTIGARA ET AL., 1999). Dies ist bei einer einseitigen Lateralisationsrichtung nicht gegeben. Ein weiterer möglicher Vorteil cerebraler Asymmetrien ist die Optimierung der neuronalen Kapazität. Durch die Entwicklung des ausgeprägten Echoortungssystems hat sich vermutlich eine funktionelle Umgestaltung des Gehirns ergeben. Die Hypertrophie des auditorischen Systems könnte die primäre Ursache für das große Gehirn des Delfins sein (RIDGWAY, 1986). Elektrophysiologische Studien belegen ein ausgedehntes Aktivitätsmuster für auditorische Reize im dorsalen Cortex sowie – verglichen mit Landsäugern – eine Verschiebung vom Temporal- zum Parietallappen (SUPIN ET AL., 1978). Der Ausbreitung auditorischer Cortexgebiete mussten möglicherweise andere Funktionen weichen. Eine Folge hiervon könnten die einseitigen cerebralen Asymmetrien visueller Funktionen sein, um eine optimale Nutzung der Gehirnkapazität zu erreichen.

Leider gibt es bei Delfinen bisher keine Nachweise für Lateralisationen anderer kognitiver Prozesse außer den visuellen. Insbesondere die Verarbeitung kommunikativer Laute bietet sich für eine Überprüfung auf funktionelle cerebrale Asymmetrien an. Innerhalb der Vertebraten findet sich eine linkshemisphärische Dominanz für die Verarbeitung artspezifischer Kommunikationslaute (VALLORTIGARA & BISAZZA, 2002). Sollten Delfine auch

Kapitel V: Allgemeine Diskussion

hier vom üblichen Muster abweichen, wäre dies ein weiterer Nachweis für funktionelle Umstrukturierungen ihres Gehirns.

Die Vorfahren der Delfine kehrten vor etwa 60 Millionen Jahren in einen aquatischen Lebensraum zurück, der bereits von einer Vielzahl hervorragend angepasster Tierarten besetzt war. Um mit diesen konkurrieren zu können, erfuhren die Säuger während ihrer phylogenetischen Entwicklung tief greifende Veränderungen. Diese betrafen auch ihre Sinnesfunktionen und neuronalen Strukturen. Bedenkt man dieses Szenario, erscheinen die auffälligen Abweichungen in der Gehirnmorphologie und -histologie nicht verwunderlich. Diese lassen auch funktionelle Modifikationen vermuten, welche bisher jedoch kaum untersucht wurden. Die hier beschriebenen Ergebnisse demonstrieren, dass die Überprüfung auf funktionelle cerebrale Asymmetrien ausgezeichnete Voraussetzungen bietet, solche strukturellen Umgestaltungen zu belegen. Die Lateralisation visueller Prozesse beim Großen Tümmler hebt sich deutlich von dem für Säugetiere üblichen Muster ab. Dies ist ein deutlicher Hinweis auf drastische Veränderungen der funktionellen neuronalen Strukturen bei Delfinen.



FAZIT

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit weisen abstrakte numerische Kompetenzen für den Großen Tümmler nach. Erst in jüngster Zeit wurde auch bei Tieren eine mental repräsentierte Anzahlskala dokumentiert, welche in ihrer Ausprägung deutliche Parallelen zu numerischen Verarbeitungsprozessen beim Menschen beinhaltet. Die Fähigkeit zum kategorischen Ordnen von Anzahlen beim Großen Tümmler unterstützt diese Befunde. Dadurch ergibt sich ein weiterer Hinweis, dass die evolutionären Ursprünge numerischen Wissens weit vor der Phylogenetese des Menschen zu finden sind.

Die Untersuchungen zu funktionellen cerebralen Asymmetrien zeigen linkshemisphärische Vorteile für die Verarbeitung visuell-räumlicher Informationen und visueller numerischer Reize beim Großen Tümmler auf. Diese Ergebnisse decken sich mit bisherigen Befunden zur visuellen Lateralisation dieser Tierart. Die Dominanz der linken Hirnhemisphäre für unterschiedliche visuelle Prozesse widerspricht dem komplementären Muster visueller Lateralisationen der Vertebraten. Dies ist ein Beleg für deutliche Abweichungen in den funktionellen Gehirnstrukturen der Delfine.

Literaturverzeichnis

- Barth, H., Kanwisher, N., Spelke, E. (2003). The construction of large number representations in adults. *Cognition*, 86(3): 201-21.
- Boles, D.B. (1986). Hemispheric differences in the judgment of number. *Neuropsychologia*, 24(4): 511-519.
- Brannon, E.M. (2002). The development of ordinal numerical knowledge in infancy. *Cognition*, 83(3):223-240.
- Brannon, E. M., Terrace, H. S. (1998). Ordering of the Numerosities 1 to 9 by Monkeys. *Science*, 282: 746-749.
- Brannon, E.M., Terrace, H.S. (2002). The Evolution and Ontogeny of Ordinal Numerical Ability. In: Beckoff, M., Burghardt, G.M., Allen, C. (Eds.), *The Cognitive Animal*. MIT, Cambridge, MA: 197-204.
- Brannon, E.M., van de Walle, G.A. (2001). The development of ordinal numerical competence in young children. *Cogn Psychol*, 43(1): 53-81.
- Boysen, S.T., Berntson, G.G. (1989). Numerical competence in a chimpanzee (*Pan troglodytes*). *J Comp Psychol*, 103: 23-31.
- Clapham, P.J., Leimkuhler, E., Gray, B.K., Mattila, D.K. (1995). Do humpback whales exhibit lateralized behaviour? *Anim Behav*, 50: 73-82.
- Clearfield, M. W., & Mix, K. S. (1999). Number versus contour length in infants' discrimination of small visual sets. *Psychol Sci*, 10: 408-411.
- Clearfield, M. W., & Mix, K. S. (2001). Amount Versus Number: Infants' Use of Area and Contour Length to Discriminate Small Sets. *J Cogn Develop*, 2 (3): 243-260.
- Cohen, L., Dehaene, S., Chochon, F., Lehericy, S., Naccache, L. (2000). Language and calculation within the parietal lobe: a combined cognitive, anatomical and fMRI study. *Neuropsychologia*, 38(10): 1426-1440.
- Davis, H., & Bradford, S.A. (1986). Counting behavior by rats in a simulated natural environment. *Ethology*, 73: 265-280.

Kapitel V: Allgemeine Diskussion

- Davis, H., & Perusse, R. (1988). Numerical competence in animals: Definitional issues, current evidence, and a new research agenda. *Behav Brain Sci*, 11: 561-615.
- Dehaene, S. (1997). The number sense: How the mind creates mathematics. Oxford University, Oxford, UK.
- Dehaene, S. (2002). Single-neuron arithmetic. *Science*, 297: 1652-1653.
- Dehaene, S., Dehaene-Lambertz, G., Cohen L. (1998). Abstract representations of numbers in the animal and human brain. *Trends Neurosci*, 21(8): 355-361.
- Dehaene, S., Spelke, E., Pinel, P., Stanescu, R., Tsivkin, S. (1999). Sources of mathematical thinking: behavioral and brain-imaging evidence. *Science*, 284: 970-974.
- Depy, D., Fagot, J., Vauclair, J. (1998). Comparative assessment of distance processing and hemispheric specialization in humans and baboons (*Papio papio*). *Brain Cogn*, 38(2): 165-182.
- Dieckmann, A. (1999). Phylogeneze numerischer Kompetenz: Eine Untersuchung des Anzahlunterscheidungsvermögens von Seelöwen (*Zalophus californianus*). Unveröffentlichte Diplomarbeit, Lehrstuhl für Psychologie IV, Universität Würzburg.
- Emmerton, J., Lohmann, A., & Niemann, J. (1997). Pigeons' serial ordering of numerosity with visual arrays. *Anim Learn Behav*, 25 (2): 234-244.
- Fagot, J., Vauclair, J. (1994). Video-task assessment of stimulus novelty effects on hemispheric lateralization in baboons (*Papio papio*). *J Comp Psychol*, 108(2): 156-163.
- Feigenson, L., Carey, S., Hauser, M. (2002a). The representations underlying infants' choice of more: object files versus analog magnitudes. *Psychol Sci*, 13(2): 150-156.
- Feigenson L., Carey S., Spelke E. (2002b). Infants' discrimination of number vs. continuous extent. *Cogn Psychol*, 44(1):33-66.
- von Fersen, L., Schall, U., Güntürkün, O. (2000). Visual lateralization of pattern discrimination in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). *Behav Brain Res*, 107: 177-181.
- Fetterman, J.G. (1993). Numerosity discrimination: Both time and number matter. *J Exp Psychol: Anim Behav Process*, 19: 149-164.
- Fink, G.R., Halligan, P.W., Marshall J.C., Frith, C.D., Richard, S.J., Frackowiak, R.S.J., Dolan, R.J. (1997). Neural mechanisms involved in the processing of global and local aspects of hierarchically organized visual stimuli. *Brain*, 120: 1779-1791.

Kapitel V: Allgemeine Diskussion

- Gallistel, C.R., & Gelman, R. (1992). Preverbal and verbal counting and computation. *Cognition*, 44: 43-74.
- Hauser, M.D., MacNeilage, P., Hauser, L.B. (2000). Spontaneous number representation in semi-free ranging rhesus monkeys. *Proc R Soc Lond*, 267: 829-833.
- Hellige, J.B. (1995). Hemispheric asymmetry for components of visual information processing. In: Davidson, R.J., Hugdahl, K. (Eds.), *Brain Asymmetry*. MIT, Cambridge, MA: 99-121.
- Hellige, J.B., Cumberland, N. (2001). Categorical and coordinate spatial processing: more on contributions of the transient/magnocellular visual system. *Brain Cogn*, 45(2): 155-163.
- Hopkins, W.D. (1997). Hemispheric specialization for local and global processing of hierarchical visual stimuli in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Neuropsychologia*, 35(3): 343-348.
- Klein, R., McInnes, J. (1988). Visual field differences in the processing of numerical stimuli. *Brain Cogn*, 7(3): 247-256.
- Laeng, B., Shah, J., Kosslyn, S. (1999). Identifying objects in conventional and contorted poses: contributions of hemispheric-specific mechanisms. *Cognition*, 70(1):53-85.
- Lemer, C., Dehaene, S., Spelke, E., Cohen, L. (2003). Approximate quantities and exact number words: dissociable systems. *Neuropsychologia*, 41(14): 1942-1958.
- LaMendola, N.P., Bever, T.G. (1997). Peripheral and cerebral asymmetries in the rat. *Science*, 278: 483-486.
- Meck, W.H., Church, R.M. (1983). A mode control model of counting and timing processes. *J Exp Psychol: Anim Behav Process*, 9: 320-334.
- Mukhametov, L.M. (1984). Sleep in marine mammals. *Exp Brain Res*, 8(Suppl.): 227-238.
- Nicholls, M.E.R., Bradshaw, J.L., Mattingley, J.B. (1999). Free-viewing perceptual asymmetries for the judgement of brightness, numerosity and size. *Neuropsychologia*, 37: 307-314.
- Nieder, A., Freedman, D.J., Miller, E.K. (2002). Representation of the quantity of visual items in the primate prefrontal cortex. *Science*, 297: 1708-1711.
- Olthof, A., Iden, C.M., & Roberts, W.A. (1997). Judgements of Ordinality and Summation of Number Symbols by Squirrel Monkeys (*Saimiri sciureus*). *J Exp Psychol: Anim Behav Process*, 23 (3): 325-339.

Kapitel V: Allgemeine Diskussion

- Pack, A.A., Herman, L.M. (1995). Sensory integration in the bottlenosed dolphin: Immediate recognition of complex shapes across the senses of echolocation and vision. *J Acoust Soc Am*, 98 (2): 722-733.
- Pasini, M., Tessari, A. (2001). Hemispheric specialization in quantification processes. *Psychol Res*, 65: 57-63.
- Peirce, J.W., Kendrick, K.M. (2002). Functional asymmetry in sheep temporal cortex. *Neuroreport*, 13(18): 2395-2399.
- Pepperberg, I.M. (1987). Evidence for Conceptual Quantitative Abilities in the African Grey Parrot: Labeling of Cardinal Sets. *Ethology*, 75: 37-61.
- Pepperberg, I.M. (1994). Evidence for numerical competence in an African Grey Parrot (*Psittacus erithacus*). *J Comp Psychol*, 108: 36-44.
- Pepperberg, I.M. (1999). The Alex Studies: Cognitive and Communicative Abilities of Grey Parrots. Harvard University, Cambridge, MA.
- Piazza, M., Giacomini, E., Le Bihan, D., Dehaene, S. (2003). Single-trial classification of parallel pre-attentive and serial attentive processes using functional magnetic resonance imaging. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*, 270(1521): 1237-1245.
- Pinel, P., Le Clec'H, G., van de Moortele, P.F., Naccache, L., Le Bihan, D., Dehaene, S. (1999). Event-related fMRI analysis of the cerebral circuit for number comparison. *Neuroreport*, 10(7): 1473-1479.
- Prior, H., Güntürkün, O. (2001). Parallel working memory for spatial location and food-related object cues in foraging pigeons: Binocular and lateralized monocular performance. *Learn & Mem*, 8: 44-51.
- Prior, H., Lingenauber, F., Nitschke, J., Güntürkün, O. (2002). Orientation and lateralized cue use in pigeons navigating a large indoor environment. *J Exp Biol*, 205: 1795-1805.
- Ridgway, S.H. (1986). Physiological Observations on Dolphin Brains. In: Schusterman, R.J., Thomas, J.A., Wood, F.G. (Eds.), *Dolphin cognition and behavior: A comparative approach*. Erlbaum, Hillsdale, NJ: 31-56.
- Ridgway, S.H. (1990). The Central Nervous System of the Bottlenose Dolphin. In: Leatherwood, S., Reeves, R.R. (Eds.), *The Bottlenose Dolphin*. Academic: San Diego: 69-97.

Kapitel V: Allgemeine Diskussion

- Roberts, W.A., Mitchell, S. (1994). Can a pigeon simultaneously process temporal and numerical information? *J Exp Psychol: Anim Behav Process*, 20: 66-78.
- Rogers, L.J., Andrew, R.J. (2002). Comparative Vertebrate Lateralization. Cambridge University, Cambridge, UK.
- Sawamura, H., Shirna, K., Tanji, J. (2002). Numerical representation for action in the parietal cortex of the monkey. *Nature*, 415: 918-922.
- Silber, G.K., Fertl, D. (1995). Intentional beaching by bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Colorado River Delta, Mexico. *Aq Mammals*, 21: 183-186.
- Simon, O., Mangin, J.F., Cohen, L., Le Bihan, D., Dehaene, S. (2002). Topographical layout of hand, eye, calculation, and language-related areas in the human parietal lobe. *Neuron*, 33(3): 475-487.
- Sobel, N., Supin, A.Y., Myslobodsky, M.S. (1994). Rotational swimming tendencies in the dolphin (*Tursiops truncatus*). *Behav Brain Res*, 65: 41-45.
- Supin, A.Y., Mukhametov, L.M., Ladygina, T.F., Popov, V.V., Mass, A.M., Poliakova, E.G. (1978). Electrphysiological study of the dolphin brain. Nauka, Moskau (zit. in Ridgway, 1986).
- Starkey, P., Cooper, R.G. (1995). The development of subitizing in young children. *Brit J Develop Psychol*, 13: 399-420.
- Tarpley, R.J., Ridgway, S.H. (1994). Corpus callosum size in delphinid cetaceans. *Brain Behav Evol*, 44(3): 156-165.
- Thomas, R. K., Fowlkes, D., & Vickery, J. D. (1980). Conceptual numerosness judgements by squirrel monkeys. *Am J Psychol*, 93: 247-257.
- Tommasi, L., Vallortigara, G. (2001). Encoding of geometric and landmark information in the left and right hemispheres of the Avian brain. *Behav Neurosci*, 115(3): 602-613.
- Tommasi, L., Gagliardo, A., Andrew, R.J., Vallortigara, G. (2003). Separate processing mechanisms for encoding of geometric and landmark information in the avian hippocampus. *Eur J Neurosci*, 17(8): 1695-1702.
- Trick, L.M., Enns, J.T., Brodeur, D.A. (1996). Life span changes in visual enumeration: The number discrimination task. *Develop Psychol*, 32: 925-932.

Kapitel V: Allgemeine Diskussion

- Trick, L.M., Pylyshyn, Z.W. (1994). Why are small and large numbers enumerated differently? A limited-capacity preattentive stage in vision. *Psychol Rev*, 101(1):80-102.
- Uller, C., Jaeger, R., Guidry, G., Martin, C. (2003). Salamanders (*Plethodon cinereus*) go for more: rudiments of number in an amphibian. *Anim Cogn*, 6(2): 105-112.
- Vallortigara, G., Bisazza, A. (2002). How ancient is brain lateralization? In: Rogers, L.J., Andrew, R.J. (Eds.), Comparative Vertebrate Lateralization. Cambridge University, Cambridge, UK: 9-69.
- Vallortigara, G., Rogers, L.J., Bisazza, A. (1999). Possible evolutionary origins of cognitive brain lateralization. *Brain Res Rev*, 30: 164-175.
- Vermeire, B.A., Hamilton, C.R., Erdmann, A.L. (1998). Right-hemispheric superiority in split-brain monkeys for learning and remembering facial discriminations. *Behav Neurosci*, 112(5): 1048-1061.
- Xia, L., Emmerton, J., Siemann, M., Delius, J. D. (2001). Pigeons (*Columba livia*) Learn to Link Numerosities With Symbols. *J Comp Psychol*, 115 (1): 83-91.
- Yaman, S., von Fersen, L., Dehnhardt, G., Güntürkün, O., (2003). Visual lateralization in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*): Evidence for a population asymmetry? *Behav Brain Res*, 142: 109-114.

Zusammenfassung

Bereits vor etwa 60 Millionen Jahren trennte sich die phylogenetische Entwicklung der Cetacea (Wale und Delfine) von der landlebender Säugetiere. Die Anpassung an den aquatischen Lebensraum hatte viele anatomische und physiologische Veränderungen zur Folge, die auch die Struktur des Gehirns betrafen. Daraus resultieren möglicherweise auch Veränderungen bei funktionellen cerebralen Prozessen, die sich in kontrollierten Verhaltenstests erfassen lassen. Vieles über die kognitiven Leistungen von Delfinen, und hier insbesondere die des Großen Tümmlers, wurde bereits dokumentiert. Einige Aspekte, die bisher unbeachtet blieben, wurden in dieser Arbeit untersucht.

Numerische Fähigkeiten

Viele Säuger und Vögel besitzen basale numerische Fähigkeiten, wie die Unterscheidung von Mengen. Für einige Tierarten konnte ein komplexeres numerisches Verständnis nachgewiesen werden – das Erstellen von ordinalen Beziehungen zwischen Anzahlen sowie der Symbolgebrauch (Etikettierung).

In einem 2-Wahl-Paradigma mit visuellen Reizen, die sich in ihrer Elementanzahl unterschieden, wurde die numerische Kompetenz eines Großen Tümmlers untersucht. Zunächst beeinflussten einige nicht-numerische Reizmerkmale das Entscheidungsverhalten des Tieres. Nach sukzessiver Kontrolle dieser mit der Anzahl kovariierenden Merkmale unterschied der Delfin die Reize an Hand des numerischen Merkmals. Daraufhin zeigte er einen spontanen Transfer auf neue Anzahlpaare, auch solche außerhalb des bekannten Testbereichs. Dieses Erstellen von ordinalen Beziehungen weist auf eine mentale Repräsentation dieser Kategorien hin und damit auf das Vorhandensein einer mentalen Anzahlskala. Das Verfügen über diese abstrakte numerische Fähigkeit legt nahe, dass Delfine sie bei der Erfassung ihrer Umwelt einsetzen. Gemeinsam mit Befunden an anderen Vertebraten ist dieses Ergebnis ein weiterer Hinweis darauf, dass die evolutionären Ursprünge numerischen Wissens weit vor der Phylogene des Menschen zu finden sind.

Funktionelle cerebrale Asymmetrien visueller Prozesse

In den letzten Jahrzehnten wurde eine Vielzahl funktioneller cerebraler Asymmetrien bei verschiedenen Arten der Vertebraten dokumentiert. Bisher beschriebene Verhaltens-Asymmetrien bei Delfinen lassen auch in dieser Tiergruppe eine Lateralisation von informationsverarbeitenden Prozessen – insbesondere im visuellen Bereich – vermuten.

Zwei Studien zur Überprüfung auf funktionelle cerebrale Asymmetrien visueller Prozesse beim Großen Tümmler wurden durchgeführt. Hierbei wurden die jeweiligen Reize den Delfinen monocular dargeboten – d.h., ihnen wurde jeweils ein Auge kurzzeitig abgedeckt. Auf Grund der vollständigen Kreuzung der optischen Nerven am Chiasma erreicht die visuelle Information eines Auges primär die contralaterale Hemisphäre.

Eine Studie überprüfte auf Lateralisation bei der Unterscheidung numerischer Reize. Der Delfin erreichte mit dem rechten Auge signifikant bessere Leistungen als mit dem linken Auge, was auf einen Vorteil der linken Hemisphäre bei dieser Aufgabe hinweist. Beim Menschen resultiert die nonverbale Erfassung numerischer Reize in einem Vorteil der rechten Hemisphäre. Der Delfin weist somit eine davon abweichende Lateralisationsrichtung auf.

Eine weitere Studie untersuchte mögliche Lateralisationen bei der visuell-räumlichen Orientierung. Nach binocularem Erlernen eines sequentiellen 3-Wahl-Paradigmas, bei dem die Delfine markierte Positionen im Becken nacheinander besuchten, wurde die Aufgabe den Tieren monocular präsentiert. Beide Delfine zeigten rechts sehend signifikant bessere Leistungen als links sehend. Dies zeigt einen Vorteil der linken Hemisphäre bei der visuell-räumlichen Orientierung auf – ein bemerkenswerter Gegensatz zur typischerweise rechts-hemisphärischen Dominanz der Säuger und Vögel bei der räumlichen Orientierung.

In jüngster Zeit wurde auch für Mustererkennung ein linkshemisphärischer Vorteil bei Delfinen dokumentiert. Zusammen mit den hier präsentierten Ergebnissen wurden damit für drei unterschiedliche visuelle Prozesse funktionelle cerebrale Asymmetrien beschrieben, wobei immer die linke Hemisphäre dominiert. Dieses Lateralisationsmuster der Delfine steht dem komplementären Muster visueller Lateralisationen der Vertebraten gegenüber. Dies ist ein deutlicher Hinweis auf drastische Veränderungen der funktionellen Gehirnstrukturen bei Delfinen.

ERKLÄRUNG

Ich versichere, dass ich die von mir vorgelegte Dissertation selbständig und ohne unzulässige Hilfe angefertigt, die benutzten Quellen und Hilfsmittel vollständig angegeben, dass diese Dissertation noch keiner anderen Fakultät zur Prüfung vorgelegen hat, dass sie abgesehen von den unten angegebenen Teilpublikationen noch nicht veröffentlicht worden ist sowie, dass ich eine solche Veröffentlichung vor Abschluss des Promotionsverfahrens nicht vornehmen werde. Die Bestimmungen der geltenden Promotionsordnung sind mir bekannt.

BEREITS VERÖFFENTLICHE ODER EINGEREICHTE TEILPUBLIKATIONEN

Kilian, A., von Fersen, L., Güntürkün, O. (2000). Lateralization of visuospatial processing in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). *Behavioural Brain Research*, 116: 211-215.

Kilian, A., Yaman, S., von Fersen, L., Güntürkün, O. (2003). A bottlenose dolphin discriminates visual stimuli differing in numerosity. *Learning & Behavior*, 31(2): 133-142.

Kilian, A., von Fersen, L., Güntürkün, O. (2004). Left hemispheric advantage for numerical abilities in the bottlenose dolphin. *Behavioural Processes*, eingereicht.

Danksagung

Sehr herzlich möchte ich mich bei Prof. Dr. Onur Güntürkün bedanken! Ohne ihn wäre mir die Welt der cerebralen Asymmetrien verborgen geblieben, und ich hätte nie erfahren, wie spannend und zukunftsweisend dieser Forschungszweig ist. Seine Kompetenz, seine Ideen und die anregenden Diskussionen haben wesentlich zum Entstehen dieser Arbeit beigetragen. Danken möchte ich ihm auch dafür, dass er – obwohl dieses Thema sich bei ihm keiner ausgesprochenen Beliebtheit erfreut – mich bei der Studie zu numerischen Kompetenzen tatkräftig unterstützt und betreut hat!

Bedanken möchte ich mich bei PD Dr. Guido Dehnhardt, der sich sofort bereit erklärte, diese Arbeit als Koreferent zu begutachten.

Mein Dank gilt auch Dr. Lorenzo von Fersen, der die Grundsteine für diese Arbeit gelegt hat und mir die Welt der Kognitionsforschung eröffnete, und der mir vor Ort (oder auch von Argentinien aus) mit Ideen, Rat und Tat beiseite stand! Che loco...vielen Dank!

Ein besonders großes Dankeschön geht an die Trainer des Delfinariums Nürnberg! Ohne eure Mithilfe und Unterstützung sowie die vielen nützlichen Anregungen bei der täglichen Trainingsarbeit wären diese Studien nicht möglich gewesen. Wahrscheinlich seid ihr auf dieser Welt einzigartig!

Danken möchte ich auch Dr. Peter Mühling, dem Direktor des Tiergartens Nürnberg, für die Erlaubnis der Durchführung meiner Arbeit.

Monika und Martin – euch danke ich vielmals für eure Hilfe und die vielen erhellenden Diskussionsrunden in unserer kleinen Arbeitsgruppe! Ihr habt wesentlich zum ‚Durchhalten‘ beigetragen.

Schließlich möchte ich mich ganz herzlich bei meinen Eltern bedanken – für ihre Unterstützung und dafür, dass sie immer für mich da waren!



Lebens- und Bildungsweg

Name: Annette Kilian

Geburt: 13. Juni 1966 in Speyer

Adresse: Weigenhofener Hauptstr. 22, 91207 Lauf

1976 – 1985 Helmholtz-Gymnasium, Bonn

1985 Allgemeine Hochschulreife (Abitur)

1985 – 1993 Diplomstudiengang Biologie an der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

Thema der Diplomarbeit:

„Untersuchungen zur akustischen Kommunikation bei *Sotalia fluviatilis*“

1994 – 1996 Wissenschaftliche Angestellte am Akademischen Auslandsamt der Universität Bonn

1997 – 1998 Mitarbeiterin am ‚Marineland‘, Malta

seit 1999 Freie Mitarbeiterin des Tiergartens Nürnberg

seit 2001 Promotionsstudiengang an der Fakultät für Psychologie, Ruhr - Universität Bochum

2002 – 2003 Wissenschaftliche Mitarbeiterin im Projekt ‚MINOS‘ am Deutschen Meeresmuseum, Stralsund