

The Lateralization Effect of Numerical Representation

Rongyan Wang¹, Xiujuan Jing¹, Yifeng Wang², Yun Chang¹, Hong Li^{1,3*}

¹School of Psychology, Southwest University, Chongqing

²School of Life Science and Technology, University of Electronic Science and Technology of China, Chengdu

³Research Center of Psychological Development and Education, Liaoning Normal University, Dalian

Email: *lihong@su.edu.cn

Received: May 2nd, 2012; revised: May 17th, 2012; accepted: May 29th, 2012

Abstract: Number could be divided into two categories: the numerosity (or non-symbolic number) and the symbolic number. Numerosity is a kind of priori knowledge formed in evolution. Human further created the symbolic number based on numerosity to accurately describe relationships among numbers. The lateralization representations of both numerosity and symbolic number were demonstrated by considerable studies. The representation of numerosity was associated with object processing of visuospatial system of right hemisphere, while the left priority of symbolic number might be the result of interaction between culture and brain maturity. A cultural recycling hypothesis, which focused on the modulation of culture to human brain, may shed light on the evolution of the lateralization effect of numerical representation, and further implied the survival significance of numerical cognition.

Keywords: Numerical Representation; Lateralization; Language; Visuospatial System; Cultural Recycling Hypothesis

数量表征的偏侧化效应

王荣燕¹, 荆秀娟¹, 王一峰², 常运¹, 李红^{1,3*}

¹西南大学心理学院, 重庆

²电子科技大学生命科学与技术学院, 成都

³辽宁师范大学心理发展与教育研究中心, 大连

Email: *lihong@su.edu.cn

收稿日期: 2012年5月2日; 修回日期: 2012年5月17日; 录用日期: 2012年5月29日

摘要: 数量可以分为物理量(非符号量)和符号量。物理量是一种在进化中形成的先验知识, 人类在此基础上又创造出符号量来精确地表征数量关系。研究表明物理量与符号量的表征存在偏侧化现象: 物理量的表征依赖于视空间系统对客体的加工, 更多地表现出右半球优势; 符号量表征则具有左半球优势, 这可能是文化和大脑成熟共同作用的结果。文化复用理论强调文化对脑功能的塑造, 可以用来解释数量表征偏侧化的演变, 也暗示了数量认知的生存意义。

关键词: 数量表征; 偏侧化; 语言; 视空间系统; 文化复用理论

1. 引言

1860年, Broca发现人类大脑的语言加工区是左右不对称的, 从而开创了脑功能偏侧化研究的先河。

近年来, 研究者发现大多数高等动物都存在大脑功能的偏侧化现象, 并开始关注偏侧化现象的进化和发展机制(Vallortigara & Rogers, 2005)。大脑两半球的分工有利于生物的进化: 一方面, 大脑偏侧化有利于神经效能的提高。大脑两半球分工的不同可以避免功能的

*通讯作者。

重复从而提高工作效率；另一方面，大脑偏侧化能有效降低有机体身体两侧反应的竞争。当两侧视野同时出现食物时，具有偏侧化大脑的生物能很好的决策进攻方向，从而增加成功捕食的可能(MacNeilage, Rogers, & Vallortigara, 2009)。

数学能力是一种基本的认知能力。Spelke 和 Kinzler(2007)将数学能力看作是天生就有的四个核心知识系统之一。大量研究发现，有机体进行数量加工时存在偏侧化现象。但对于数量表征偏侧化效应的内在机制还不清楚。研究数量表征的偏侧化现象有助于我们将神经心理学、发展心理学和进化生物学等学科联系起来，更好地理解不同类型数量的加工机制。有利于发现数量相关的损伤如发展性计算障碍的发生原理，进而针对性地培养儿童的数能力等。

数量信息的输入形式大致可以分成两大类：物理量 (numerosity, 非符号量 non-symbolic number)和符号量(symbolic number)。物理量指承载数量信息的单元是一组客体，如视觉呈现的“...”“***”“|||”，听觉呈现的“咚咚咚”“滴滴滴”“嗒嗒嗒”表达了等量的数量信息；符号量主要是指数量信息以某种符号代指，如不同语言形式的“三”“three”“III”“3”也表示相同的数量。这两种数量形式在进化中出现的顺序不同，后者涉及到具有文化色彩的符号系统。本文首先总结了物理量和符号量两种数量输入形式的数量加工的偏侧化特点，然后从个体发展和进化的角度来探讨数量表征与语言符号和视空间加工系统的关系。最后，作者指出了目前有关数量表征偏侧化研究中存在的不足以及对今后研究的启示。

2. 数量加工的偏侧化现象

2.1. 物理量加工的偏侧化现象

个体加工物理量时会采用三种策略，即感数 (subitizing)、估计 (estimating) 和计数 (counting) (Dehaene, 1992)。感数是个体对 4 以内的物理量快速而准确的加工能力，计数和估计则是个体对于 4 以上数量的加工。越来越多的研究发现这三种加工策略在大脑两半球上的分工是不同的。感数和估计表现出明显的右半球优势，而计数过程具有左侧化的特点。

行为研究中，Pasini 和 Tessari(2001)采用半视野速示技术研究数量比较任务，该任务首先呈现点矩阵

(dot array)，然后呈现阿拉伯数字，被试需要判断点矩阵和阿拉伯数字是否相等。Pasini 和 Tessari 发现，在感数范围内，左侧视野呈现的点矩阵相比右侧视野呈现条件下被试的反应时更快，正确率更高；而计数范围内被试行为表现则相反。类似地，Jackson 和 Coney(2004)也采用半视野呈现的方式研究了列举 (enumeration) 任务，再次证实了感数的右半球加工优势现象。两个研究都从右脑对于视觉刺激具有整体加工优势的角度进行分析和讨论，感数看作是具有右脑优势的整体加工。早期，Butterworth 根据其神经心理学的研究提出左半球存在“数量模块”的观点，将感数也纳入此模块中(Butterworth, 1999)。但是随着研究技术和研究内容的逐步深入，他也转变了对于感数加工机制的看法。最近，Butterworth 等人采用功能性核磁共振技术研究发现右侧颞顶联合区(right temporo-parietal junction, rTPJ)只在感数范围内选择性的激活(Vetter, Butterworth, & Bahrami, 2010)。

病理方面的研究也有类似的发现。Arp 及同事开展了一些脑瘫儿童(cerebral palsied children)的研究，发现右半球完好的脑瘫儿童感数能力要比右半球损伤以及两半球都有损伤的儿童好，也就是说感数具有右脑加工优势(Arp, Taranne, & Fagard, 2006)，这可能和视空间工作记忆有关(Arp & Fagard, 2005)。Demeyere 等人对 41 名感数或计数能力受损伤的病人进行磁共振扫描，结果发现右侧距状裂(right calcarine)到楔前叶(precuneus)损伤的病人只会挨个计数，而左侧顶内沟(left intraparietal sulcus)的损伤与计数能力有关(Demeyere, Rotshtein, & Humphreys, 2012)。

近似的估计和精确的计数则是个体评估感数范围外物理量时采用的加工策略。现有研究表明，个体在使用这两种策略时行为反应的差异可以归因于二者加工过程中注意机制的不同(Chong & Evans, 2011)。估计主要是针对大数的快速反应，对于注意资源的需求较少(Burr, Turi, & Anobile, 2010)；而计数则在数量估计的基础上增加了语言相关的成分，对于注意资源的需求自然较多。如，Piazza 等人(Piazza, Mechelli, Price, & Butterworth, 2006)研究物理量近似的估计和精确的计数加工的神经机制。其中估计任务要求被试比较两类项目数目的大小，而计数任务则要求被试报告两类项目的准确数目。结果发现，近似的估

计任务和右侧额顶皮层网络(right lateralized fronto-parietal cortical network)激活有关,即个体进行近似的估计有右半球优势;精确的计数则还激活了前额叶左侧、顶叶和以及前动区的两侧(bilateral premotor),精确计数所表现出的左侧化可能与言语加工的参与有关。

总之,对物理量加工的三种策略在大脑两半球上分工不同。感数和估计在右半球加工有优势,而计数加工则有左侧化的特点。

2.2. 符号量加工的偏侧化现象

个体加工以符号量形式输入的数量信息种类很多。有简单的数量比较和数量排序任务,这些任务不需要计算。有各种复杂的运算,如简单的数量命名、加法和乘法、减法和除法以及更加复杂的运算等等。大量研究发现,大脑两半球对于符号量也有着不同的分工。

数量比较任务是基本数量加工中研究较多的一种方法。比较典型的数量比较任务是将实验材料中刺激的数量与某个固定的数值进行比较,这种数量比较任务早期行为研究的偏侧化结论并不一致:有的研究者发现了右半球的优势(Chochon, Cohen, Moortele, & Dehaene, 1999; Le Clec'h et al., 2000),还有研究者发现两侧等效(Lavidor, Brinksman, & Göbel, 2004)。近来, Holloway 等人对比符号量和物理量的数量比较过程,该研究中的比较任务要求被试比较屏幕两侧数量(阿拉伯数字或者方块矩阵的数目)的大小。结果发现符号量相对于物理量特有的加工脑区是左侧角回(left angular)和颞上回(superior temporal),物理量则在右半球的顶上回后部(right posterior superior parietal lobe)表现出特异性,即符号量的加工相对于物理量的大小比较具有和语言相关的左半球的优势,而物理量的加工则倾向于右半球(Holloway, Price, & Ansari, 2010)。类似地, Chassy 和 Grodd 也发现了物理量主要在右半球上加工,而符号量则主要激活左半球(Chassy & Grodd, 2011)。

复杂的符号量运算由于需要参与认知成分的不同而表现出不同的偏侧化现象。数量命名需要将视觉的数字向左半球语言系统进行转换,于是对量化系统的需求较少而以左半球加工为主(Chochon et al., 1999)。

加法和乘法则涉及到算术知识(如, $1 + 1 = 2$, $2 \times 5 = 10$ 等)在言语记忆中的提取。知识的提取需要左侧角回(left angular gyrus)等脑区的参与(Grabner, Ansari, Koschutnig, Reishofer, Ebner, & Neuper, 2009)。减法和除法都不是像加法、乘法那样主要靠死记硬背学习的,所以有着更加复杂的加工过程,如一些程序性策略的使用。算术知识的提取可反映在左半球 theta 波段的事件相关的同步化(event-related synchronisation, ERS),而程序性策略的应用则伴随着顶枕区两侧 alpha 波的事件相关的去同步化(event-related desynchronisation, ERD)(De Smedt, Grabner, & Studer, 2009)。尽管不同研究中采用的心算任务有所不同,但是由于知识提取或者程序性策略的应用使得符号量的加工呈现出不同程度的偏侧化特点。如, Audoin 等人发现加法运算激活了与视空间工作记忆、语义记忆有关的脑区,并表现出左半球加工优势:左侧前额叶(the lateral premotor cortex)、辅助运动区(supplementary motor area)、扣带回(cingulate gyrus)、左侧顶叶、左侧颞上回(left superior temporal gyrus)、左侧颞极(left temporal pole)等(Audoin, et al., 2005)。Simon 等人的研究发现减法任务激活了左半球的顶内沟中部(IPS mesial)至角回(angular gyrus),而这些脑区被认为与语音探测有关(Simon, Mangin, Cohen, Bihan, & Dehaene, 2002)。

总之,个体对于符号形式输入的数量信息加工存在不同程度的左半球优势。Sandrini 等人总结了许多量值表征的 TMS(经颅磁刺激)研究发现,左侧顶内沟在符号量表征中起重要作用(Sandrini, & Rusconi, 2009)。

3. 数量加工偏侧化的机制

3.1. 数量加工偏侧化现象的进化机制

生物学家和行为科学家发现,有超过 99%的动物属于两侧对称动物(bilateria)谱系(Finnerty, Pang, Burton, Paulson, & Martindale, 2004)。在进化过程中,大多数脊椎动物出现了大脑左右半球的分工,行为表现和大脑的不对称性具有物种间的一致性(Ghirlanda, Frasnelli, & Vallortigara, 2009)。大量研究者观察动物生活习性发现,与生存密切相关的攻击和觅食行为表现出有趣的左右半球分工:当捕食者出现在左侧视野(右半球加工)时,脊椎动物会更加敏感而表现出更强

烈的躲避(Siniscalchi, Sasso, Pepe, Vallortigara, & Quaranta, 2010)或攻击行为(Hews, Castellano, & Hara, 2004)。相反,它们往往对出现在右侧视野(左半球加工)的食物表现出更大的兴趣(Andrew, Tommasi, & Ford, 2000)。MacNeilage等人假设,脊椎动物左半球的特异作用为了更好地控制日常生活中已经建立的行为模式,右半球则是探测环境中的意外刺激并对其做出反应(MacNeilage et al., 2009)。

那么,数量表征的偏侧化是否具有上述的进化意义呢?Nieder(2005)指出,数量信息是个体生存中不可或缺的部分,数量信息的评估可以更好的保障动物的生存和适应性。面对外来者的挑衅有机体是进攻还是逃避,敌我数量的评估就很重要。研究者计算出雄性大猩猩决定战斗的条件是己方的数量是对方的1.5倍(Wilson, Britton, & Franks, 2002)。在日常的觅食和喂养行为中,数量信息的有效评估可以最大限度地利用资源,减少不必要的损失,扩展生存空间。在鸟类中寄养现象很普遍,研究发现雌鸟结合对鸟蛋的再认以及数量的识别来降低错误喂养带来的损失(Lyon, 2003)。

数量表征的分化与左右半球基于进化的分工是一致的,感数、估计等需要对有限信息做出迅速反应的数量表征表现出右侧优势,而计数、运算等需要精细分析的数量表征表现出左侧优势。基于进化的表征分工可能是由于面对不同生存意义的情境,数量信息的生存价值不同。有天敌或对手出现的危险情境中,个体需要对环境中危险因子进行快速地评估,权衡双方的力量,以便准确的做出进攻还是逃避的判断。快速的评估过程是个体赢得更大生存机会的前提,这也许可以解释为什么快速的感数和估计具有右半球优势。相比之下,常规性的事务等(如觅食)则没有那么严峻的时间紧迫性,个体可以调动多种手段来获得更多的信息,如语言加工、运动的参与等,也就表现出来精确的计数左脑优势的现象。总之,物理量右侧化的加工优势可能与视空间系统的生存意义有关,物理量表征可能是在视空间系统的基础上发展起来的(Roitman, Brannon, & Platt, 2007)。

从个体发生学的角度看,不具备语言能力的婴儿加工物理量具有和成人一样的少数(1~3 或 4)精确表征系统(precise representation system)和大数(≥ 4)的近

似表征系统(approximate representation system)(Feigenson, Dehaene, & Spelke, 2004; Libertus, Brannon, & Woldorff, 2011; 王乃弋, 罗跃嘉, 李红, 2006; 王一峰, 王荣燕, 李红, 2011)。婴儿在出生的第一年内,对物理量的区分能力表现出不断发展的现象(Xu, 2003; Xu & Arriaga, 2007; Xu & Spelke, 2000)。大量儿童发展性研究发现了视空间加工系统在物理量加工中的重要作用。威廉氏症候群(Williams syndrome)儿童和正常儿童的比较研究发现,儿童正常发展的视空间认知对于计数规则的理解比语言更重要;非言语的量值表征系统和言语的数能力整合后,才会产生基于语言的精确数量的表征(Ansari, Donlan, Thomas, Ewing, Peen, & Karmiloff-Smith, 2003)。Arp等人发现,脑瘫儿童和正常儿童感数容量都随年龄表现出增长的趋势,而且这种增加和手眼的协调能力有显著的正相关(Arp et al., 2006)。另外,神经生理学和脑成像研究也发现了物理量的表征和视空间加工系统脑机制上的接近性(Hubbard, Piazza, Pinel, & Dehaene, 2005; Roitman et al., 2007)。儿童和成人物理量加工的脑成像比较研究发现,个体物理量加工能力的发展可能源自相应脑区的成熟(Ansari & Dhital, 2006; Cantlon, Brannon, Carter, & Pelphrey, 2006)。Cantlon等(2006)人研究四岁儿童和成人之间物理量加工的相似性,发现二者只有右侧顶内沟在相同任务中有大量的重叠,即物理量加工的右半球优势在发展中保有稳定性。对于年龄较大的儿童(平均年龄10.4岁)和成人量值判断任务研究,Ansari和Dhital(2006)人也发现物理量的表征以右侧顶内沟为主。

总之,物理量的表征存在右半球加工的偏侧化效应。从物种进化的角度看,视空间加工系统的生存意义可能是有机体物理量加工右侧化的机制。类似的,在个体发展过程中,视空间加工能力的提高对物理量右侧化表征现象有着重要作用。

3.2. 数量加工偏侧化现象的发展和机制

Ansari等人采用简单的量值判断任务研究符号量加工的发展性变化,结果发现符号的距离这一变量激活脑区由儿童的前额叶向成人的顶叶转移。这反映了符号量内在表征的逐渐成熟过程以及符号向其量值自动映射的发展(Ansari, Garcia, Lucas, Hamon, &

Dhital, 2005)。随后,他们又发现成人顶内沟左侧比儿童有更强的距离效应,左侧顶内沟的激活随年龄增长而特异性增强,这可能与左侧顶内沟随着符号经验的增长而发展有关(Ansari & Dhital, 2006)。Rivera 等人要求 8~19 岁的儿童青少年判断算术等式正确与否。他们研究发现,左侧顶叶后部和左侧枕颞联合区(left lateral occipital tempotal cortex)的特异性激活随着年龄的增长而增强。左侧加工的精确性随个体年龄提高是现象可能是个体在符号经验的影响下大脑功能性发展的结果(Rivera, Reiss, Eckert, & Menon, 2005)。最近,Pinel 和 Dehaene(Pinel & Dehaene, 2010)发现数量精细语言表征的发展可能决定了顶叶数字加工系统的左侧偏侧化。研究发现,虽然语言与计算的左侧偏侧化优势不相关,但二者的激活区域在被试间有着显著相关:句子理解激活的颞上回后部(posterior superior temporal sulcus)和计算产生激活的顶内沟,以及额叶中部(middle frontal gyrus)和顶叶后部的上侧(superior posterior parietal)。这种激活上的相关可能说明了语言符号的获得在符号量加工中的重要作用。

数字符号的学习以及相关教育经验的获得极大地影响了有机体数量的大脑表征(Rosenberg-Lee, Barth, & Menon, 2011)。算术知识的存储依赖于语义知识的整合,并且受个体数字经验的调节(Neary & Snowden, 2010; Julien, Thompson, Neary, & Snowden, 2008)。没有大量接触数字符号的儿童在加工数字符号时有强烈的前额叶后部活动,随着年龄增长和学习熟练程度的增加,活动区域转移到后顶叶和枕颞区域,并且集中于左半球(Nieder & Dehaene, 2009)。Holloway 等人研究发现,个体的符号量和非符号量加工在右侧顶下回进行抽象的共同表征之后,二者在左右两半球有各自特异的脑区。而且这种右侧顶叶下部数量值独立于形式的表征是皮层特异化发展的产物(Holloway et al., 2010)。

为了说明文化干预在人类算术和语言能力中的作用,Dehaene 提出“神经元复用(neuronal recycling)”假说试图解释人类特有的符号系统加工能力。该假说认为这种能力是在清空(pre-empting)大脑中预存的神经回路基础上的文化复用(cultural recycling)(Dehaene, 2005; Dehaene & Cohen, 2007)。比较非人类动物和人类数量加工的研究,我们会发现数量加工的脑机制存

在进化前驱。其中,符号量的加工即是人类在文化干预下的数量认知过程。儿童学习符号量一般是将符号系统和物理量的表征相联系,符号量的编码会受物理量加工的影响(Ansari, 2008),文化的适应使得符号量的加工在左半球中有着更明显的优势。总之,文化复用理论可以很好的解释符号量表征中偏侧化现象。

4. 总结和展望

目前关于大脑偏侧化的理论解释主要有以下三种:第一、左侧大脑加工言语信息而右侧大脑加工视空间信息;第二、左侧大脑偏重于对物体组成信息的“分析”,右侧偏重于物体整体信息的加工;第三、右侧大脑专门处理那些新异情景信息,而左侧大脑则是对形成的规范化情景加工(曹晓华, 闫晋斌, 段海丹, 2012)。通过上面的分析,我们可以看出关于数量加工的偏侧化已经获得了大量研究的支持,不同形式的数量输入表现了两半球在数量表征上的分工。对于这种现象的发展性研究和进化相关研究在一定程度上能解释其存在的机制。也就是,数量的加工在不同的方面对于视空间系统和语言系统的依赖性不同。物理量的表征依赖于视空间系统对客体的加工,符号量表则可能是文化和大脑成熟共同作用的结果。然而,这种观点并不能很好地解释研究中发现的一些现象。

首先,对于物理量的感数、计数和估计这三种加工而言,虽然只有计数涉及明显的言语加工,但是不同加工机制的感数和估算都具有右半球的优势。右半球视空间系统的近似表征能否适用于精确地感数过程,像感数这样精确表征的右侧偏侧化机制还不是很清楚。对于物理量的估计有人提出是一种初级视觉特征的加工(Burr & Ross, 2008),右侧优势的估计是不是真的像颜色、大小、方向等物理特征的视觉加工一样具有前注意加工的特点。TMS 研究的总结发现,右侧顶内沟可能对于物理量和连续量的早期加工和整合很重要(Sandrini & Rusconi, 2009)。如, Cappelletti 等人发现尽管顶内沟左侧在符号量和物理量加工中都很重要,刺激相应脑区对侧却发现了行为表现的提高(Cappelletti, Barth, Fregni, Spelke, & Pascual-Leone, 2007);对于闪烁呈现的点序列,左侧顶内沟的刺激会减缓加工过程,而右侧顶内沟的刺激不会影响其任务的完成(Dormal, Andres, & Pesenti, 2008)。也就是说物理量加工中右侧偏侧化的现象

可能还会存在一些连续量的干扰。关于一些非数量参数的连续量对于物理量加工的影响的研究还很少,如何清晰的排除这些非数量参数的影响对于物理量加工机制的研究有重要意义。

其次,虽然研究发现符号量加工过程由于符号系统的加入更多表现出左半球优势,但是符号量存在的一种特殊形式 - 阿拉伯数字却仍有其特殊的性质(Cohen Kadosh, Cohen Kadosh, Kaas, Henik, & Goebel, 2007; Kadosh, Muggleton, Silvanto, & Walsh, 2010)。例如, Kadosh 等人(2010)采用习惯化范式发现阿拉伯数字和数量词的加工在顶内沟右侧产生分离,在左侧顶内沟则出现双重分离。阿拉伯数字属于表义符号,书写时缺乏明确的语音成分。所以,个体进行形态辨认时可能是大脑右半球起主导作用,而在不需要读出数量的任务中就不会表现出言语优势半球的作用。那么非人类动物是否也存在这种语言优势较少的编码机制?阿拉伯数字和言语形式的数量比较研究将加深对于文化干预对于数量加工影响的认识。

最后,关于物理量和符号量表征的差异问题还不是很清晰。Roggeman 等人(Roggeman, Verguts, & Fias, 2007)采用启动范式研究认为二者数量表征的不同是:符号量采用位置编码(place coding)的数量表征方式,而非符号量则是总和编码(summation coding)。近来,研究者区分了数量敏感神经元和数量选择性神经元,并发现物理量的加工包括数量敏感区(顶上回, superior parietal cortex),而符号量则没有(Santens, Roggeman, Fias, & Verguts, 2010)。对于不同形式数量神经编码的机制的研究还不是很明确,同一种形式数量在不同的加工阶段如何编码?大量研究表明,物理量加工中小数和大量的加工存在不同(Feigenson et al., 2004),那么在这两种不同范围中神经编码是否相同等问题还需要进一步的研究。

总之,尽管在数量表征的偏侧化研究中取得了很多一致性的认识,但是这仅仅是一个起点,数量表征的偏侧化为很多研究指引了方向。未来的研究需要在加深数量表征偏侧化认识的同时,进一步研究数量加工的认知机制。

参考文献 (References)

曹晓华, 闫晋斌, 段海丹(2012). 大脑偏侧化的模型及新进展. 常

- 州工学院学报: 社会科学版, 5 期, 23-26.
- 王乃弋, 罗跃嘉, 李红(2006). 两种数量表征系统. *心理科学进展*, 4 期, 610-617.
- 王一峰, 王荣燕, 李红(2011). 感数的认知机制: 从注意到工作记忆. *心理科学进展*, 7 期, 967-975.
- Andrew, R., Tommasi, L., & Ford, N. (2000). Motor control by vision and the evolution of cerebral lateralization. *Brain and Language*, 73, 220-235.
- Ansari, D., Donlan, C., Thomas, M. S. C., Ewing, S. A., Peen, T., & Karmiloff-Smith, A. (2003). What makes counting count? Verbal and visuo-spatial contributions to typical and atypical number development. *Journal of Experimental Child Psychology*, 85, 50-62.
- Ansari, D., Garcia, N., Lucas, E., Hamon, K., & Dhital, B. (2005). Neural correlates of symbolic number processing in children and adults. *NeuroReport*, 16, 1769-1773.
- Ansari, D., & Dhital, B. (2006). Age-related changes in the activation of the intraparietal sulcus during nonsymbolic magnitude processing: An event-related functional magnetic resonance imaging study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 18, 1820-1828.
- Ansari, D. (2008). Effects of development and enculturation on number representation in the brain. *Nature Reviews Neuroscience*, 9, 278-291.
- Arp, S., & Fagard, J. (2005). What impairs subitizing in cerebral palsied children? *Developmental Psychobiology*, 47, 89-102.
- Arp, S., Taranne, P., & Fagard, J. (2006). Global perception of small numerosities (subitizing) in cerebral-palsied children. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology*, 28, 405-419.
- Audoin, B., Ibarrola, D., Duong, M. V. A., Pelletier, J., Confort-Gouny, S., Malikova, I., et al. (2005). Functional MRI study of PASAT in normal subjects. *Magnetic Resonance Materials in Physics, Biology and Medicine*, 18, 96-102.
- Burr, D. C., Turi, M., & Anobile, G. (2010). Subitizing but not estimation of numerosity requires attentional resources. *Journal of Vision*, 10, 1-10.
- Burr, D., & Ross, J. (2008). A visual sense of number. *Current Biology*, 18, 425-428.
- Butterworth, B. (1999). *The mathematical brain*. London: Macmillan.
- Cantlon, J. F., Brannon, E. M., Carter, E. J., & Pelphrey, K. A. (2006). Functional imaging of numerical processing in adults and 4-y-old children. *PLoS Biol*, 4, e125.
- Cappelletti, M., Barth, H., Fregni, F., Spelke, E., & Pascual-Leone, A. (2007). rTMS over the intraparietal sulcus disrupts numerosity processing. *Experimental Brain Research*, 179, 631-642.
- Chassy, P., & Grodd, W. (2011). Comparison of quantities: Core and format-dependent regions as revealed by fMRI. *Cerebral Cortex*, 22, 1420.
- Chochon, F., Cohen, L., Moortele, P. F., & Dehaene, S. (1999). Differential contributions of the left and right inferior parietal lobules to number processing. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 11, 617-630.
- Chong, S. C., & Evans, K. K. (2011). Distributed versus focused attention (count vs estimate). *Wiley Interdisciplinary Reviews: Cognitive Science*, 2, 634-638.
- Cohen Kadosh, R., Cohen Kadosh, K., Kaas, A., Henik, A., & Goebel, R. (2007). Notation-dependent and -independent representations of numbers in the parietal lobes. *Neuron*, 53, 307-314.
- Dehaene, S. (1992). Varieties of numerical abilities. *Cognition*, 44, 1-42.
- Dehaene, S. (2005). Evolution of human cortical circuits for reading and arithmetic: The "neuronal recycling" hypothesis. *From Monkey Brain to Human Brain*, 8, 133-157.
- Dehaene, S., & Cohen, L. (2007). Cultural recycling of cortical maps. *Neuron*, 56, 384-398.
- Demeyere, N., Rotshtein, P., & Humphreys, G. W. (2012). The neuroanatomy of visual enumeration: Differentiating necessary neural correlates for subitizing versus counting in a neuropsychological voxel-based morphometry study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 24, 948-964.
- De Smedt, B., Grabner, R. H., & Studer, B. (2009). Oscillatory EEG correlates of arithmetic strategy use in addition and subtraction. *Experimental Brain Research*, 195, 635-642.

- Dormal, V., Andres, M., & Pesenti, M. (2008). Dissociation of numerosity and duration processing in the left intraparietal sulcus: A transcranial magnetic stimulation study. *Cortex*, *44*, 462-469.
- Feigenson, L., Dehaene, S., & Spelke, E. (2004). Core systems of number. *Trends in Cognitive Sciences*, *8*, 307-314.
- Finnerty, J., Pang, K., Burton, P., Paulson, D., & Martindale, M. (2004). Origins of bilateral symmetry: Hox and dpp expression in a sea anemone. *Science*, *304*, 1335-1337.
- Ghirlanda, S., Frasnelli, E., & Vallortigara, G. (2009). Intraspecific competition and coordination in the evolution of lateralization. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *364*, 861-866.
- Grabner, R. H., Ansari, D., Koschutnig, K., Reishofer, G., Ebner, F., & Neuper, C. (2009). To retrieve or to calculate? Left angular gyrus mediates the retrieval of arithmetic facts during problem solving. *Neuropsychologia*, *47*, 604-608.
- Hews, D., Castellano, M., & Hara, E. (2004). Aggression in females is also lateralized: Left-eye bias during aggressive courtship rejection in lizards. *Animal Behaviour*, *68*, 1201-1207.
- Holloway, I. D., Price, G. R., & Ansari, D. (2010). Common and segregated neural pathways for the processing of symbolic and non-symbolic numerical magnitude: An fMRI study. *NeuroImage*, *49*, 1006-1017.
- Hubbard, E. M., Piazza, M., Pinel, P., & Dehaene, S. (2005). Interactions between number and space in parietal cortex. *Nature Reviews Neuroscience*, *6*, 435-448.
- Jackson, N., & Coney, J. (2004). Right hemisphere superiority for subitising. *Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition*, *9*, 53-66.
- Julien, C., Thompson, J., Neary, D., & Snowden, J. (2008). Arithmetic knowledge in semantic dementia: Is it invariably preserved? *Neuropsychologia*, *46*, 2732-2744.
- Kadosh, R. C., Muggleton, N., Silvano, J., & Walsh, V. (2010). Double dissociation of format-dependent and number-specific neurons in human parietal cortex. *Cerebral Cortex*, *20*, 2166-2171.
- Lavidor, M., Brinksman, V., & Göbel, S. M. (2004). Hemispheric asymmetry and the mental number line: comparison of double-digit numbers. *Neuropsychologia*, *42*, 1927-1933.
- Le Clec'H, G., Dehaene, S., Cohen, L., Mehler, J., Dupoux, E., Poline, J., Le Bihan, D. (2000). Distinct cortical areas for names of numbers and body parts independent of language and input modality. *NeuroImage*, *12*, 381-391.
- Libertus, M. E., Brannon, E. M., & Woldorff, M. G. (2011). Parallels in stimulus-driven oscillatory brain responses to numerosity changes in adults and seven-month-old infants. *Developmental Neuropsychology*, *36*, 651-667.
- Lyon, B. (2003). Egg recognition and counting reduce costs of avian conspecific brood parasitism. *Nature*, *422*, 495-499.
- MacNeilage, P. F., Rogers, L. J., & Vallortigara, G. (2009). Origins of the left & right brain. *Scientific American*, *301*, 60-73.
- Neary, D., & Snowden, J. S. (2010). Personal experience and arithmetic meaning in semantic dementia. *Neuropsychologia*, *48*, 278-287.
- Nieder, A. (2005). Counting on neurons: The neurobiology of numerical competence. *Nature Reviews Neuroscience*, *6*, 177-190.
- Nieder, A., & Dehaene, S. (2009). Representation of number in the brain. *Annual Review of Neuroscience*, *32*, 185-208.
- Pasini, M., & Tessari, A. (2001). Hemispheric specialization in quantification processes. *Psychological Research*, *65*, 57-63.
- Piazza, M., Mechelli, A., Price, C. J., & Butterworth, B. (2006). Exact and approximate judgements of visual and auditory numerosity: An fMRI study. *Brain Research*, *1106*, 177-188.
- Pinel, P., & Dehaene, S. (2010). Beyond hemispheric dominance: Brain regions underlying the joint lateralization of language and arithmetic to the left hemisphere. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *22*, 48-66.
- Rivera, S., Reiss, A., Eckert, M., & Menon, V. (2005). Developmental changes in mental arithmetic: Evidence for increased functional specialization in the left inferior parietal cortex. *Cerebral Cortex*, *15*, 1779-1790.
- Roggeman, C., Fias, W., & Verguts, T. (2010). Saliency maps in parietal cortex: Imaging and computational modeling. *NeuroImage*, *52*, 1005-1014.
- Roitman, J. D., Brannon, E. M., & Platt, M. L. (2007). Monotonic coding of numerosity in macaque lateral intraparietal area. *PLoS Biology*, *5*, e208.
- Rosenberg-Lee, M., Barth, M., & Menon, V. (2011). What difference does a year of schooling make? Maturation of brain response and connectivity between 2nd and 3rd grades during arithmetic problem solving. *NeuroImage*, *57*, 796-808.
- Sandrini, M., & Rusconi, E. (2009). A brain for numbers. *Cortex*, *45*, 796-803.
- Santens, S., Roggeman, C., Fias, W., & Verguts, T. (2010). Number processing pathways in human parietal cortex. *Cerebral Cortex*, *20*, 77-88.
- 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*, 475-487.
- Siniscalchi, M., Sasso, R., Pepe, A. M., Vallortigara, G., & Quaranta, A. (2010). Dogs turn left to emotional stimuli. *Behavioural Brain Research*, *208*, 516-521.
- Spelke, E., & Kinzler, K. (2007). Core knowledge. *Developmental Science*, *10*, 89-96.
- Vallortigara, G., & Rogers, L. (2005). Survival with an asymmetrical brain: advantages and disadvantages of cerebral lateralization. *Behavioral and Brain Sciences*, *28*, 575-589.
- Vetter, P., Butterworth, B., & Bahrami, B. (2010). A candidate for the attentional bottleneck: Set-size specific modulation of the right TPJ during attentive enumeration. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *23*, 728-736.
- Wilson, M., Britton, N., & Franks, N. (2002). Chimpanzees and the mathematics of battle. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, *269*, 1107-1112.
- Xu, F. (2003). The development of object individuation in infancy. *Progress in Infancy Research*, *3*, 159-192.
- Xu, F., & Arriaga, R. I. (2007). Number discrimination in 10-month-old infants. *British Journal of Developmental Psychology*, *25*, 103-108.
- Xu, F., & Spelke, E. S. (2000). Large number discrimination in 6-month-old infants. *Cognition*, *74*, B1-B11.