

Neuronale Grundlagen der Handlungssimulation unter Berücksichtigung des Effektors und der Bewegungsaufgabe

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades der Philosophie
des Fachbereichs Psychologie und Sportwissenschaft
der Justus-Liebig-Universität Gießen

Vorgelegt von Tim Naumann
aus Solms

2015

Dekan: Prof. Dr. Marco Ennemoser

1. Berichterstatter : Prof. Dr. Jörn Munzert

2. Berichterstatter: Prof. Dr. Rudolf Stark

Tag der Disputation: 10.07.2015

Meiner Familie

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	1
2	Neuronale Repräsentationen der Bewegungsausführung	4
2.1	Neuronale Substrate der Steuerung und Kontrolle von Bewegungen	4
2.2	Prinzipien der neuronalen Repräsentation menschlicher Bewegungen	11
2.2.1	Effektorspezifität der Repräsentationen ausgeführter Bewegungen	11
2.2.2	Bewegungsspezifität der Repräsentationen ausgeführter Bewegungen	20
3	Die Simulation menschlicher Bewegung	27
4	Bewegungsvorstellung	32
4.1	Behaviorale und physiologische Korrelate der Bewegungsvorstellung	33
4.2	Neuronale Korrelate der Bewegungsvorstellung	35
4.3	Effektorspezifität der Repräsentationen vorgestellter Bewegungen	40
4.4	Bewegungsspezifität der Repräsentationen vorgestellter Bewegungen	42
5	Bewegungsbeobachtung	45
5.1	Neuronale Korrelate der Bewegungsbeobachtung	46
5.2	Effektorspezifität der Repräsentationen beobachteter Bewegungen	50
5.3	Bewegungsspezifität der Repräsentationen beobachteter Bewegungen	54
6	Fragestellung der vorliegenden Arbeit	58
7	Experiment 1: Effektorspezifität der Bewegungsausführung und -simulation	62
7.1	Fragestellung	62
7.2	Hypothesen	63
7.3	Methode	64
7.3.1	Versuchspersonen	64
7.3.2	Aufgaben und Stimulusmaterial	65
7.3.3	Versuchsablauf	68
7.3.4	Datenaufzeichnung und statistische Auswertung der behavioralen Daten	71
7.3.5	Datenaufzeichnung und statistische Auswertung der fMRT-Daten	75
7.4	Ergebnisse	83
7.4.1	Behaviorale Daten	83
7.4.2	Hirnphysiologische Daten	86
7.5	Diskussion	102
7.5.1	Repräsentationen der Bewegungsausführung, -vorstellung und -beobachtung	103
7.5.2	Effektorspezifität der Repräsentationen verschiedener Action States	105
7.5.3	Vergleich zwischen den verschiedenen Action States	109

7.5.4	Einzelne vs. simultane Bewegungsausführung beider Effektoren	111
7.5.5	Limitationen	114
7.5.6	Fazit	115
8	Experiment 2: Effektor- und Bewegungsspezifität der Handlungssimulation	116
8.1	Fragestellung	116
8.2	Hypothesen	117
8.3	Methode	119
8.3.1	Versuchspersonen	119
8.3.2	Aufgaben und Stimulusmaterial	119
8.3.3	Versuchsablauf	122
8.3.4	Datenaufzeichnung und statistische Auswertung der behavioralen Daten	124
8.3.5	Datenaufzeichnung und statistische Auswertung der fMRT-Daten	125
8.4	Ergebnisse	130
8.4.1	Behaviorale Daten	130
8.4.2	Hirnphysiologische Daten	134
8.5	Diskussion	155
8.5.1	Repräsentationen der Bewegungsvorstellung und -beobachtung	156
8.5.2	Effektorspezifität der Repräsentationen beider Simulation States	157
8.5.3	Bewegungsspezifität der Repräsentationen beider Simulation States	162
8.5.4	Effektor- oder bewegungsspezifische Repräsentationen während der Handlungssimulation?	166
8.5.5	Limitationen	169
8.5.6	Fazit	170
9	Fazit und Ausblick	172
10	Literaturverzeichnis	176
11	Anhang	199

Abbildungsverzeichnis

Abb. 1	Darstellung effektorspezifischer Repräsentationen im Cerebellum aus Manni & Petrosini (2004) nach Grodd et al. (2001).	18
Abb. 2	Schematische und vereinfachte Darstellung des inversen Modells und des Vorwärtsmodells, abgewandelt nach Wolpert et al. (2012, S. 747).	28
Abb. 3	Beispielhafte Darstellung der Videostimuli mit der Ausgangsstellung (A) und den Bedingungen Hand (B), Fuß (C) und Hand & Fuß (D), jeweils in der Phase der Flexion.	66
Abb. 4	Beispielhafte Darstellung einer Instruktion (A) und der Bewertung (B).	67
Abb. 5	Die für die Action States (Vorstellung, Beobachtung, Ausführung) und die Ruhebedingung gemittelten integrierten EMG-Signale sowie die Standardfehler für alle gemessenen Muskelgruppen (Fuß Flexoren, Fuß Extensoren, Hand Flexoren, Hand Extensoren).	83
Abb. 6	Ergebnisse der Bewegungserfassung während des fMRT-Experiments. Mittelwerte und Standardfehler für alle Action States (Vorstellung, Beobachtung, Ausführung) und Effektoren (Hand, Fuß, Hand + Fuß) sowie die Ruhebedingung.	85
Abb. 7	Ergebnisse des Ratings im Rahmen des fMRT-Experiments. Mittelwerte und Standardfehler für alle Action States (Vorstellung, Beobachtung, Ausführung) und Effektoren (Hand, Fuß, Hand & Fuß) sowie die Ruhebedingung.	86
Abb. 8	Darstellung der Aktivierung der effektorspezifischen Kontraste <i>Hand > Fuß</i> und <i>Fuß > Hand</i> der Bewegungsausführung, -vorstellung und -beobachtung ($t > 2.5$) innerhalb der verwendeten ROIs (BA4, BA6, BA44/45, IPL, SPL).	89
Abb. 9	Single-Subject-Ergebnisse der Kontraste <i>Hand > Fuß</i> und <i>Fuß > Hand</i> für die Bewegungsausführung, -vorstellung und -beobachtung in den jeweils im Rahmen der Gruppenanalyse signifikant aktivierten Arealen. Die kleineren Markierungen bilden die individuellen Aktivierungspeaks aller Versuchspersonen in den angegebenen Gebieten ab. Die größeren Markierungen entsprechen den Mittelwerten der individuellen Peaks mit den entsprechenden Standardfehlern (Darstellung nach Strother et al., 2012). Die jeweils dargestellten Achsen wurden so gewählt, dass der maximale Abstand zwischen beiden Mittelwerten abgebildet wird.	92
Abb. 10	Darstellung der Aktivierungen der Kontraste <i>Ausführung Hand > Ruhe</i> und <i>Ausführung Fuß > Ruhe</i> ($t > 2.5$) innerhalb der verwendeten ROIs (BA4, BA6, BA44/45, IPL, SPL). Areale, die während beider Bedingungen aktiviert waren werden als „Überlappung“ gekennzeichnet. Zur Spezifizierung der dargestellten Schichten werden MNI Koordinaten angegeben.	95
Abb. 11	Darstellung der Aktivierungen der Kontraste <i>Vorstellung Hand > Ruhe</i> und <i>Vorstellung Fuß > Ruhe</i> ($t > 2.5$) innerhalb der verwendeten ROIs (BA4, BA6, BA44/45, IPL, SPL). Areale, die während beider Bedingungen aktiviert waren werden als „Überlappung“ gekennzeichnet. Zur Spezifizierung der dargestellten Schichten werden MNI Koordinaten angegeben.	96

Abb. 12	Darstellung der Aktivierungen der Kontraste <i>Beobachtung Hand > Ruhe</i> und <i>Beobachtung Fuß > Ruhe</i> ($t > 2.5$) innerhalb der verwendeten ROIs (BA4, BA6, BA44/45, IPL, SPL). Areale, die während beider Bedingungen aktiviert waren werden als Überlappung gekennzeichnet. Zur Spezifizierung der dargestellten Schichten werden MNI Koordinaten angegeben.	97
Abb. 13	Mittlere prozentuale Signalveränderungen (Signal Change %) und Standardfehler für die Experimentalbedingungen in der Abfolge von links nach rechts: <i>Ausführung Hand</i> (AH), <i>Ausführung Fuß</i> (AF), <i>Ausführung Hand & Fuß</i> (AHF), <i>Vorstellung Hand</i> (VH), <i>Vorstellung Fuß</i> (VF), <i>Vorstellung Hand & Fuß</i> (VHF), <i>Beobachtung Hand</i> (BH), <i>Beobachtung Fuß</i> (BF) und <i>Beobachtung Hand & Fuß</i> (BHF). Die angegebenen Areale beziehen sich auf die linke Hemisphäre (MNI Koordinaten).	101
Abb. 14	Beispielhafte Darstellung der Videostimuli für die Bedingungen <i>Kraft Hand</i> (A), <i>Präzision Hand</i> (B), <i>Rhythmus Hand</i> (C-D), <i>Kraft Fuß</i> (E), <i>Präzision Fuß</i> (F) und <i>Rhythmus Fuß</i> (G-H).	121
Abb. 15	Ergebnisse der Kontraste <i>Hand > Fuß</i> und <i>Fuß > Hand</i> für alle Bewegungen (Kraft, Präzision, Rhythmus) und Action States (Vorstellung, Beobachtung). Die Darstellung der Aktivierung beinhaltet die Areale BA4, BA6, BA44/45, SPL, IPL beider Hemisphären und das Cerebellum ($t > 2.5$).	139
Abb. 16	Ergebnisse der Kontraste <i>Hand > Ruhe</i> und <i>Fuß > Ruhe</i> für alle Bewegungen (Kraft, Präzision, Rhythmus) und Action States (Vorstellung, Beobachtung). Die Darstellung der Aktivierung beinhaltet die Areale BA4, BA6, BA44/45, SPL, IPL beider Hemisphären und das Cerebellum ($t > 2.5$).	143
Abb. 17	Ergebnisse der Kontraste <i>Kraft > Präzision + Rhythmus</i> , <i>Präzision > Kraft + Rhythmus</i> und <i>Rhythmus > Kraft + Präzision</i> für alle Action States (Vorstellung, Beobachtung). Die Darstellung der Aktivierung beinhaltet die Areale BA4, BA6, BA44/45, SPL, IPL beider Hemisphären und das Cerebellum ($t > 2.5$).	147
Abb. 18	Single-Subject-Ergebnisse der Kontraste <i>Vorstellung Kraft Hand > Vorstellung Präzision Hand + Vorstellung Rhythmus Hand</i> (VKH), <i>Vorstellung Kraft Fuß > Vorstellung Präzision Fuß + Vorstellung Rhythmus Fuß</i> (VKF), <i>Vorstellung Präzision Hand > Vorstellung Kraft Hand + Vorstellung Rhythmus Hand</i> (VPH), <i>Vorstellung Präzision Fuß > Vorstellung Kraft Fuß + Vorstellung Rhythmus Fuß</i> (VPF), <i>Vorstellung Rhythmus Hand > Vorstellung Kraft Hand + Vorstellung Präzision Hand</i> (VRH), <i>Vorstellung Rhythmus Fuß > Vorstellung Kraft Fuß + Vorstellung Präzision Fuß</i> (VRF) im BA6 und PPC. Die kleineren Markierungen bilden die individuellen Aktivierungspeaks aller Versuchspersonen in den angegeben Gebieten ab. Die größeren Markierungen entsprechen den Mittelwerten der individuellen Peaks mit den entsprechenden Standardfehlern (Darstellung nach Strother et al., 2012).	151

- Abb. 19 Single-Subject Ergebnisse der Kontraste *Beobachtung Kraft Hand* > *Beobachtung Präzision Hand* + *Beobachtung Rhythmus Hand* (BKH), *Beobachtung Kraft Fuß* > *Beobachtung Präzision Fuß* + *Beobachtung Rhythmus Fuß* (BKF), *Beobachtung Präzision Hand* > *Beobachtung Kraft Hand* + *Beobachtung Rhythmus Hand* (BPH), *Beobachtung Präzision Fuß* > *Beobachtung Kraft Fuß* + *Beobachtung Rhythmus Fuß* (BPF), *Beobachtung Rhythmus Hand* > *Beobachtung Kraft Hand* + *Beobachtung Präzision Hand* (BRH), *Beobachtung Rhythmus Fuß* > *Beobachtung Kraft Fuß* + *Beobachtung Präzision Fuß* (BRF) im BA6 und im PPC. Die kleineren Markierungen bilden die individuellen Aktivierungspeaks aller Versuchspersonen in den angegebenen Gebieten ab. Die größeren Markierungen entsprechen den Mittelwerten der individuellen Peaks mit den entsprechenden Standardfehlern (Darstellung nach Strother et al., 2012).....152
- Abb. 20 Mittlere prozentuale Signalveränderungen (Signal Change %) und Standardfehler für die Vorstellungsbedingungen in der Abfolge von links nach rechts: *Vorstellung Kraft Hand* (VKH), *Vorstellung Kraft Fuß* (VKF), *Vorstellung Präzision Hand* (VPH), *Vorstellung Präzision Fuß* (VPF), *Vorstellung Rhythmus Hand* (VRH) und *Vorstellung Rhythmus Fuß* (VRF). Die angegebenen Areale beziehen sich auf die linke Hemisphäre (MNI-Koordinaten).154
- Abb. 21 Mittlere prozentuale Signalveränderungen (Signal Change %) und Standardfehler für die Beobachtungsbedingungen in der Abfolge von links nach rechts: *Beobachtung Kraft Hand* (VKH), *Beobachtung Kraft Fuß* (VKF), *Beobachtung Präzision Hand* (VPH), *Beobachtung Präzision Fuß* (VPF), *Beobachtung Rhythmus Hand* (VRH) und *Beobachtung Rhythmus Fuß* (VRF). Die angegebenen Areale beziehen sich auf die linke Hemisphäre (MNI Koordinaten).155

Tabellenverzeichnis

Tab. 1	Ergebnisse der EMG-Messung während der Trainingsphase. Dargestellt werden die aus den Integralen ($\mu\text{V} \cdot \text{s}$) berechneten Mittelwerte für alle Bedingungen in den an der Bewegung beteiligten Muskelgruppen.	84
Tab. 2	Ergebnisse des Kontrasts <i>Ausführung</i> > <i>Ruhe</i>	87
Tab. 3	Ergebnisse der Kontraste <i>Vorstellung</i> > <i>Ruhe</i> und <i>Beobachtung</i> > <i>Ruhe</i>	88
Tab. 4	Ergebnisse der effektorspezifischen Kontraste <i>Hand</i> > <i>Fuß</i> und <i>Fuß</i> > <i>Hand</i> der Bewegungsausführung, -vorstellung und -beobachtung.	90
Tab. 5	Aktivierungsspitzen der effektorspezifischen Kontraste <i>Hand</i> > <i>Fuß</i> und <i>Fuß</i> > <i>Hand</i> der Simulationsbedingungen (Vorstellung, Beobachtung) innerhalb der während der Ausführungsbedingungen aktivierten Areale.	94
Tab. 6	Übersicht über die Anzahl der aktivierten Voxel ($t > 2.5$) der Kontraste <i>Hand</i> > <i>Ruhe</i> (H>R) und <i>Fuß</i> > <i>Ruhe</i> (F>R) sowie der Conjunction aus <i>Hand</i> > <i>Ruhe</i> \cap <i>Fuß</i> > <i>Ruhe</i> (H \cap F) für die Bewegungsausführung, -vorstellung und -beobachtung innerhalb der verwendeten ROIs.	98
Tab. 7	Ergebnisse der Kontraste <i>Hand</i> + <i>Fuß</i> > <i>Hand</i> & <i>Fuß</i> und <i>Hand</i> & <i>Fuß</i> > <i>Hand</i> + <i>Fuß</i> der Bewegungsausführung.	99
Tab. 8	Ergebnisse der Kontraste <i>Hand</i> + <i>Fuß</i> > <i>Hand</i> & <i>Fuß</i> und <i>Hand</i> & <i>Fuß</i> > <i>Hand</i> + <i>Fuß</i> der Bewegungsvorstellung und -beobachtung.	100
Tab. 9	Ergebnisse der EMG-Messung während der Trainingsphase. Dargestellt werden die aus den Integralen ($\mu\text{V} \cdot \text{s}$) berechneten Mittelwerte für alle Bedingungen in den an der Bewegung beteiligten Muskelgruppen.	131
Tab. 10	Ergebnisse der EMG-Messung während der Bewegungsausführung der Experimentalbedingungen. Dargestellt werden die aus den Integralen ($\mu\text{V} \cdot \text{s}$) berechneten Mittelwerte für alle Bedingungen in den an der Bewegung beteiligten Muskelgruppen.	132
Tab. 11	Ergebnisse der ANOVA mit Messwiederholung für die Ratings aus dem Training mit den Faktoren <i>Action State</i> (Vorstellung, Beobachtung), <i>Effektor</i> (Hand, Fuß) und <i>Bewegungsaufgabe</i> (Kraft, Präzision, Rhythmus).	133
Tab. 12	Ergebnisse der ANOVA mit Messwiederholung für die Ratings aus der Nachbefragung mit den Faktoren <i>Action State</i> (Vorstellung, Beobachtung), <i>Effektor</i> (Hand, Fuß) und <i>Bewegungsaufgabe</i> (Kraft, Präzision, Rhythmus).	134
Tab. 13	Ergebnisse des Kontrasts <i>Vorstellung</i> > <i>Ruhe</i> . Angegeben werden die Koordinaten und t -Werte der signifikanten Aktivierungsspitzen in den für die Analyse verwendeten ROIs.	136
Tab. 14	Ergebnisse des Kontrasts <i>Beobachtung</i> > <i>Ruhe</i> . Angegeben werden die Koordinaten und t -Werte der signifikanten Aktivierungsspitzen in den für die Analyse verwendeten ROIs.	137

Tab. 15	Ergebnisse der effektorspezifischen Kontraste <i>Hand > Fuß</i> und <i>Fuß > Hand</i> für die Vorstellungs- und Beobachtungsbedingungen. Angegeben werden die Koordinaten und <i>t</i> -Werte der signifikanten Aktivierungsspitzen in den für die Analyse verwendeten ROIs.	138
Tab. 16	Ergebnisse der effektorspezifischen Kontraste <i>Hand > Fuß</i> und <i>Fuß > Hand</i> für die Vorstellung der Bewegungen <i>Kraft</i> und <i>Präzision</i> . Angegeben werden die Koordinaten und <i>t</i> -Werte der signifikanten Aktivierungsspitzen in den für die Analyse verwendeten ROIs.	140
Tab. 17	Ergebnisse der effektorspezifischen Kontraste <i>Hand > Fuß</i> und <i>Fuß > Hand</i> für die Vorstellung der Bewegung <i>Rhythmus</i> . Angegeben werden die Koordinaten und <i>t</i> -Werte der signifikanten Aktivierungsspitzen in den für die Analyse verwendeten ROIs.	141
Tab. 18	Ergebnisse der effektorspezifischen Kontraste <i>Hand > Fuß</i> und <i>Fuß > Hand</i> für die Beobachtung der Bewegungen <i>Kraft</i> , <i>Präzision</i> und <i>Rhythmus</i> . Angegeben werden die Koordinaten und <i>t</i> -Werte der signifikanten Aktivierungsspitzen in den für die Analyse verwendeten ROIs.	142
Tab. 19	Übersicht über die Anzahl der aktivierten Voxel ($t > 2.5$) der Kontraste <i>Hand > Ruhe</i> (H>R) und <i>Fuß > Ruhe</i> (F>R) sowie der Conjunction aus <i>Hand > Ruhe</i> \cap <i>Fuß > Ruhe</i> (H \cap F) für die Vorstellung der Bewegungen <i>Kraft</i> , <i>Präzision</i> und <i>Rhythmus</i> innerhalb der verwendeten ROIs.	144
Tab. 20	Übersicht über die Anzahl der aktivierten Voxel ($t > 2.5$) der Kontraste <i>Hand > Ruhe</i> (H>R) und <i>Fuß > Ruhe</i> (F>R) sowie der Conjunction aus <i>Hand > Ruhe</i> \cap <i>Fuß > Ruhe</i> (H \cap F) für die Beobachtung der Bewegungen <i>Kraft</i> , <i>Präzision</i> und <i>Rhythmus</i> innerhalb der verwendeten ROIs.	146
Tab. 21	Ergebnisse der bewegungsspezifischen Kontraste <i>Vorstellung Kraft > Vorstellung Präzision + Vorstellung Rhythmus</i> , <i>Vorstellung Präzision > Vorstellung Kraft + Vorstellung Rhythmus</i> , <i>Vorstellung Rhythmus > Vorstellung Kraft + Vorstellung Präzision</i>	148
Tab. 22	Ergebnisse der bewegungsspezifischen Kontraste <i>Beobachtung Kraft > Beobachtung Präzision + Beobachtung Rhythmus</i> , <i>Beobachtung Rhythmus > Beobachtung Kraft + Beobachtung Präzision</i>	148
Tab. 23	Ergebnisse des bewegungsspezifischen Kontrasts <i>Beobachtung Präzision > Beobachtung Kraft + Beobachtung Rhythmus</i>	149

Abkürzungsverzeichnis

Abb.	Abbildung
ALM	allgemeines lineares Modell
ANOVA	Analysis of Variance (Varianzanalyse)
AON	Action Observation Network
AS	Action States
AVI	Audio Video Interleave
BA	Brodmann Areal
BION	Bender Institute for Neuroimaging
BOLD	Blood Oxygenation Level Dependent
BV	Bewegungsvorstellung
BVT	Bewegungsvorstellungstraining
bzw.	beziehungsweise
COM	Center of Mass
dPMC	dorsaler prämotorischer Kortex
ed.	Edition
Eds.	Editors
EEG	Elektroenzephalographie
EMG	Elektromyographie
EPI	Echo Planar Imaging
et al.	et alii
f, ff	folgende
flexfact	flexible factorial design
FoV	Field of View
fMRT	funktionelle Magnetresonanztomographie
fNIRS	funktionelle Nahinfrarotspektroskopie
FWE	family-wise error
HAPeM	habitual pragmatic body map
Hrsg.	Herausgeber
Hz	Hertz
IFG	inferiorer frontaler Gyrus
IPL	inferiorer Parietallappen
IPS	intraparietaler Sulcus

Kap.	Kapitel
M	Mittelwert
M1	primär motorischer Kortex
MEP	Motorisch evoziertes Potential
MNI	Montreal neurological institute
MPRAGE	magnetized prepared rapidly aquired gradient echo
MTG	mittlerer temporaler Gyrus
n.s.	nicht signifikant
Ncl.	Nucleus
p	Irrtumswahrscheinlichkeit
PET	Positronen-Emissions-Tomographie
pp.	Pages
PMC	prämotorischer Kortex
pMTG	posteriorer mittlerer temporaler Gyrus
PPC	posteriorer parietaler Kortex
rTMS	repetitive transkranielle Magnetstimulation
ROI	Region-of-Interest
s	Sekunde
S.	Seite
S-State	Simulation State
S1	primär somatosensorischer Kortex
SM1	primär sensomotorischer Kortex
SMA	supplementär motorisches Areal
SN	Spiegelneuronen
SNS	Spiegelneuronensystem
SPL	superiorer Parietallappen
STS	Sulcus temporalis superior
TA	Time of Acquisition
Tab.	Tabelle
TE	Time of Echo
TMS	transkranielle Magnetstimulation
TR	Time of Repetition
VMIQ	Vividness of Movement Imagery Questionnaire
vPMC	ventraler prämotorischer Kortex

1 Einleitung

Die Untersuchung der neuronalen Grundlagen der Planung und Kontrolle menschlicher Bewegung stellt einen bedeutsamen Forschungszweig dar. Insbesondere vor dem Hintergrund der steigenden Anzahl von Patienten mit neurologisch bedingten Bewegungsstörungen (z.B. Apoplex, Morbus Parkinson) ist es wichtig, ein umfassendes Verständnis über die Funktionen und das Zusammenspiel beteiligter neuronaler Strukturen zu entwickeln, um entsprechende Störungsbilder besser verstehen und in Folge dessen auch effektiver behandeln zu können. In diesem Zusammenhang haben sich in den vergangenen Jahren zunehmend Therapieformen etabliert, die gezielt kognitive Strategien einsetzen, um Verbesserungen auf motorischer Ebene zu erreichen. Dabei erwiesen sich insbesondere die Vorstellung von Bewegungen, ohne diese tatsächlich zu realisieren, sowie die gezielte Beobachtung von Bewegungen als wirkungsvoll (Buccino et al., 2011; Dunskey et al., 2008; Ertelt et al., 2007; Page, Levine, & Leonard, 2007; Sale & Franceschini, 2012; Tamir, Dickstein, & Huberman, 2008). Diese Strategien werden ebenso im sportlichen Bereich eingesetzt, um Bewegungen effektiver zu lernen oder die Leistung zu verbessern (Gatti et al., 2013; Guillot, Tolleran, & Collet, 2010; Ram, Riggs, Skaling, Landers, & McCullagh, 2007; Reiser, 2005; Ste-Marie, Vertes, Rymal, & Martini, 2011). Um den Einsatz und die Wirkung dieser Strategien optimieren zu können ist es jedoch notwendig, die funktionellen neuroanatomischen Korrelate dieser Prozesse zu verstehen (Lacourse, Turner, Randolph-Orr, Schandler, & Cohen, 2004).

Einen grundlegenden Erklärungsansatz für die Wirksamkeit entsprechender Trainingsformen bietet die Simulation Theory (Jeannerod, 2001; Jeannerod, 2004). Sie geht davon aus, dass sowohl zur Vorstellung von Bewegungen aus der Eigenperspektive als auch zum Erkennen beobachteter Bewegungen die gleichen motorischen Repräsentationen auf neuronaler Ebene genutzt werden wie zu deren realer Ausführung. Dies zeigt sich darin, dass die während der Bewegungssimulation aktivierten Hirnareale ebenso an der Planung und Steuerung der Bewegungsausführung beteiligt sind. Diese umfassen den primär motorischen Kortex und den sekundär motorischen Kortex, sowie die Areale des posterioren parietalen Kortex und das Cerebellum (Caspers, Zilles, Laird, & Eickhoff, 2010; Grosbras, Beaton, & Eickhoff, 2012; Héту et al., 2013). Demnach sind die zugrunde liegenden neuronalen Prozesse vergleichbar. Der Unterschied besteht jedoch darin, dass es bei der internen Handlungssimulation nicht zur tatsächlichen Ausführung der Bewegung kommt. Kontrovers

diskutiert wird im Bereich der kognitiven Neurowissenschaften, wie Handlungssimulationen in den entsprechenden Arealen repräsentiert werden (Heed, Beurze, Toni, Röder, & Medendorp, 2011; Jastorff, Begliomini, Fabbri-Destro, Rizzolatti, & Orban, 2010; Schieber, 2001). Dies bezieht sich beispielsweise darauf, welche Aspekte einer motorischen Handlung während der Simulation in welchen Arealen repräsentiert werden und wie diese räumlich organisiert sind.

Ein in Zusammenhang mit der Bewegungsausführung weit verbreitetes Prinzip ist das der Somatotopie. Demnach werden Bewegungen insbesondere im primär motorischen Kortex, aber auch in den prämotorischen Arealen, im posterioren parietalen Kortex und im Cerebellum in Abhängigkeit von der Muskulatur bzw. von dem Körperteil kodiert, mit dem die Ausführung erfolgt (Cunningham, Machado, Yue, Carey, & Plow, 2013; Kapreli et al., 2007; Lotze et al., 2000; Manni & Petrosini, 2004; Penfield & Rasmussen, 1950). Hinweise auf die Nutzung dieser effektorspezifischen Repräsentationen konnten auch für die Vorstellung und die Beobachtung von Bewegungen gezeigt werden (Buccino et al., 2001; Ehrsson, Geyer, & Naito, 2003; Stippich, Ochmann, & Sartor, 2002; Wheaton, Thompson, Syngienotis, Abbott, & Puce, 2004). Des Weiteren konnte in zahlreichen Untersuchungen belegt werden, dass kinematische Parameter einer Bewegung, wie die eingesetzte Kraft, die Geschwindigkeit oder die Genauigkeit, mit der eine Bewegung ausgeführt wird, auch während der Simulation auf neuronaler Ebene abgebildet werden (Alaerts, de Beukelaar, Swinnen, & Wenderoth, 2012; Di Dio et al., 2013; do Nascimento, Nielsen, & Voigt, 2006; Lorey et al., 2010; Sauvage, Jissendi, Seignan, Manto, & Habas, 2013). Schließlich existieren ebenso Hinweise darauf, dass auch höhergeordnete Aspekte wie die Intention und das Ziel einer Handlung auf neuronaler Ebene repräsentiert werden (Cattaneo, Caruana, Jezzini, & Rizzolatti, 2009; Iacoboni, Molnar-Szakacs, & Gallese, 2005). Es liegen jedoch sehr wenige Kenntnisse darüber vor, ob und in welcher Form sich die Bewegungsrepräsentationen der beiden Simulationsformen voneinander unterscheiden. Vor diesem Hintergrund wurden im Rahmen der vorliegenden Arbeit zwei Experimente durchgeführt, in denen die neuronalen Korrelate simulierter Handlungen mithilfe der funktionellen Magnetresonanztomographie untersucht wurden.

In Experiment 1 lag der Fokus darauf, die neuronalen Aktivierungsmuster der Bewegungsvorstellung und -beobachtung hinsichtlich effektorspezifischer Repräsentationen zu untersuchen und diese innerhalb eines Designs mit denen einer realen Bewegungsausführung zu vergleichen. Zudem sollten erste Erkenntnisse bezüglich des Verhältnisses von Repräsentationen isolierter Bewegungen mit einem Effektor gegenüber simultanen Bewegungen mit

mehreren Effektoren gewonnen werden. Dementsprechend wurden von den Versuchspersonen einfache Extensions- und Flexionsbewegung mit der Hand, dem Fuß oder beiden Effektoren gleichzeitig ausgeführt, vorgestellt oder beobachtet.

Im zweiten Experiment wurde neben dem Einfluss des Effektors auch der Einfluss der simulierten Bewegungsaufgabe auf die neuronale Repräsentation untersucht. Dabei sollten Informationen darüber gewonnen werden, welche Aspekte der Bewegung jeweils repräsentiert werden, welche Areale diese betreffen und wie sich die Vorstellung und Beobachtung diesbezüglich voneinander unterscheiden. Zu diesem Zweck stellten sich die Versuchspersonen drei verschiedene Bewegungsaufgaben, ausgeführt mit der Hand oder dem Fuß, vor oder beobachteten diese.

Die vorliegende Arbeit beginnt mit einer Darstellung der neuronalen Repräsentationen der Bewegungsausführung. Dabei werden die wichtigsten Hirnstrukturen hinsichtlich ihrer Funktion im Rahmen der Bewegungsplanung und -ausführung beschrieben und die Prinzipien erläutert, nach denen Willkürbewegungen auf cerebraler Ebene repräsentiert werden. Dabei stehen insbesondere die Effektorspezifität und Bewegungsspezifität im Vordergrund. Im Anschluss daran werden die theoretischen Grundlagen der Handlungssimulation dargestellt, bevor die Bewegungsvorstellung und Bewegungsbeobachtung hinsichtlich ihrer neuronalen Korrelate und des aktuellen Forschungsstandes bezüglich effektor- und bewegungsspezifischer Repräsentationen betrachtet werden. Der Theorieteil schließt mit der Herleitung der grundlegenden Fragestellung dieser Arbeit ab. Danach werden die beiden durchgeführten fMRT-Studien vorgestellt und die Ergebnisse hinsichtlich der ihnen zugrunde liegenden Hypothesen diskutiert. Im neunten Kapitel werden die Befunde dieser Arbeit abschließend zusammengefasst und sich daraus ergebende Forschungsfragen für zukünftige Experimente dargestellt.

2 Neuronale Repräsentationen der Bewegungsausführung

Menschliche Zielbewegungen sind das Produkt komplexer Steuerungs- und Kontrollprozesse, an denen unterschiedliche Hirnstrukturen beteiligt sind. Die gleichen Prozesse werden zudem als Basis für die Simulation von Bewegungen angesehen, wie beispielsweise im Rahmen einer lebhaften Bewegungsvorstellung oder einer aufmerksamen Bewegungsbeobachtung. Zum Verständnis und zur möglichen Interpretation der neuronalen Aktivierungsmuster während der oben genannten Handlungssimulationen werden in diesem Kapitel zunächst die an der Bewegungsplanung und -durchführung beteiligten Hirnstrukturen bezüglich ihrer Funktion und des Zusammenspiels untereinander beschrieben. Im Anschluss daran werden mit der Somatotopie und der Mototopie zwei verschiedene Organisationsprinzipien von Bewegungsrepräsentationen diskutiert, deren Anwendbarkeit auf verschiedene Simulationstypen im Hauptteil dieser Arbeit untersucht wurde.

2.1 Neuronale Substrate der Steuerung und Kontrolle von Bewegungen

Die Planung und Steuerung von Bewegungen erfolgt auf cerebraler Ebene durch ein komplexes Zusammenspiel verschiedener beteiligter Strukturen. Dieses motorische Netzwerk umfasst den primär motorischen Kortex, den sekundär motorischen Kortex, den posterioren parietalen Kortex, das Cerebellum und die Basalganglien. Im Folgenden werden diese einzelnen Bestandteile jeweils bezüglich ihrer Lage, efferenter und afferenter Verbindungen zu anderen Arealen und schließlich ihrer Funktion im Rahmen der Willkürmotorik dargestellt. Diese Grundlagen sollen dazu dienen, die Beteiligung entsprechender Areale an Prozessen der Handlungssimulation interpretieren und Ähnlichkeiten und Abweichungen bewerten zu können. Da höhere Prozesse der Bewegungssteuerung im Vordergrund stehen sollen werden Prozesse auf Rückenmarksebene bewusst nicht berücksichtigt. Ebenso werden die Basalganglien nicht in der gleichen Ausführlichkeit wie die anderen genannten Hirnstrukturen beschrieben, da sie nicht im Fokus dieser Arbeit stehen.

Primär motorischer Kortex

Der primär motorische Kortex (auch Motorkortex, BA4¹ oder M1) befindet sich auf dem Gyrus praecentralis und lässt sich in einen anterioren (BA4a) und einen posterioren Anteil (BA4p) unterteilen (Geyer et al., 1996). Er verfügt über wechselseitige Verbindungen zu den prämotorischen Arealen SMA, dPMC und vPMC, sowie zum primär somatosensorischen Kortex und zum rostralen parietalen Kortex (Kalaska & Rizzolatti, 2012). Zudem ist er das Ziel von Projektionen aus dem Cerebellum (Sultan et al., 2012) und dem Thalamus (Horne & Tracey, 1979). Insbesondere seine kortikospinalen Verbindungen zu den Vorderhornzellen des Rückenmarks, von denen die finalen Bewegungskommandos an die Zielmuskulatur gesendet werden (Dum & Strick, 1991), machen den primär motorischen Kortex zu einer der zentralen cerebralen Strukturen im Zusammenhang mit der Bewegungssteuerung.

Die Funktionen des BA4 im Rahmen der Steuerung und Kontrolle von Willkürbewegungen sind vielfältig und gehen über das Senden von motorischen Kommandos an die Zielmuskulatur hinaus. So konnte gezeigt werden, dass im BA4 verschiedene bewegungsspezifische Informationen wie die Bewegungsrichtung (Toxopeus et al., 2011), die eingesetzte Muskulatur bzw. Muskelsynergien (Holdefer & Miller, 2002; Kakei, 1999), die räumliche Position des Effektors und die Bewegungsgeschwindigkeit (Paninski, Fellows, Hatsopoulos, & Donoghue, 2004) kodiert werden. Zusätzlich gibt es Belege dafür, dass auch das Ziel einer Bewegung im BA4 repräsentiert wird (Cavallo, Bucchioni, Castiello, & Becchio, 2013). In diesem Zusammenhang steht eine der zentralen Funktionen des BA4, nämlich die Transformation eines geplanten spatiotemporalen Bewegungsmusters in kausale Kräfte und die entsprechenden Muskelaktivierungen (Rizzolatti & Kalaska, 2012), oder anders formuliert, die Verbindung der Kinematik (welche Bewegung?) mit der entsprechenden Kinetik (wie durchzuführen?) einer Bewegung (Kalaska & Rizzolatti, 2012). Ergänzt wird dieser Transformationsprozess schließlich auf spinaler Ebene durch Interneurone, die die kortikalen Efferenzen in die finalen muskulären Kommandos umwandeln (Yanai, Adamit, Israel, Harel, & Prut, 2008).

Durch seine Verbindungen zum primär sensorischen Kortex (Pons & Kaas, 1986) und zum Thalamus (Horne & Tracey, 1979) erhält der primär motorische Kortex sensorische Informationen von Propriozeptoren und Mechanorezeptoren der Haut, die als Feedback genutzt werden können um beispielsweise die generierte Kraft zu kontrollieren (Kalaska &

¹ Im weiteren Verlauf dieser Arbeit wird die Abkürzung BA4 für den primär motorischen Kortex verwendet, obwohl M1 häufiger gebraucht wird. Die Bezeichnung BA4 erlaubt aber zusätzlich eine weitere Differenzierung in einen anterioren und posterioren Anteil, was für die vorliegende Thematik von Bedeutung ist.

Rizzolatti, 2012). Diese Informationen können sowohl während der Ausführung einer Bewegung zu dessen Kontrolle genutzt werden (Scott, 2004), als auch zur Planung und Antizipation der erforderlichen Parameter für anschließende Bewegungen (Chouinard, Leonard, & Paus, 2005). Zudem gibt es Hinweise darauf, dass das BA4 im Rahmen des motorischen Lernens sowohl im initialen Stadium, beispielsweise beim Erlernen einer Bewegungssequenz, als auch in Zusammenhang mit der längerfristigen Speicherung und dem Abruf motorischer Fertigkeiten eine wichtige Rolle spielt (Hotermans, Peigneux, de Noordhout, Moonen, & Maquet, 2008; Kalaska & Rizzolatti, 2012).

Sekundär motorischer Kortex

Der sekundär motorische Kortex (BA6) setzt sich zusammen aus dem supplementär motorischen Areal (SMA), bestehend aus dem prä-SMA (rostral) und SMA proper (caudal), sowie dem prämotorischen Kortex (PMC), bestehend aus dem ventralen prämotorischen Kortex (vPMC) und dem dorsalen prämotorischen Kortex (dPMC) (Kalaska & Rizzolatti, 2012). Zusammengenommen werden alle Anteile häufig als prämotorische Areale bezeichnet. Anatomisch gesehen befindet sich der sekundär motorische Kortex zwischen dem dorsalen präfrontalen Kortex und dem primär motorischen Kortex. Seine Bestandteile sind wechselseitig miteinander und mit den genannten benachbarten Regionen verbunden. Ebenso bestehen funktionelle Verbindungen mit dem parietalen Kortex (Kantak, Stinear, Buch, & Cohen, 2012), den Basalganglien (Leh, Ptito, Chakravarty, & Strafella, 2007) und dem Cerebellum (Hashimoto et al., 2010). Zudem projizieren das SMA, der dPMC und der vPMC über kortikospinale Bahnen direkt auf Motoneurone des Rückenmarks (Verstynen, Jarbo, Pathak, & Schneider, 2011).

Das SMA ist an Prozessen der Auswahl und Planung von Willkürbewegungen beteiligt sowie am Erlernen und der Kontrolle von Bewegungssequenzen (Nachev, Kennard, & Husain, 2008). Zudem ist das SMA vermehrt in Verbindung mit dem Wechsel zwischen verschiedenen Handlungsplänen aktiv (Pastor-Bernier, Tremblay, & Cisek, 2012). Dies bezieht sich mehr auf komplexe motorische Handlungen als auf einzelne Bewegungen bestimmter Körperteile (Rizzolatti & Kalaska, 2012). In fMRT-Untersuchungen konnte gezeigt werden, dass Neuronen des prä-SMA im Vergleich zu denen des SMA proper zeitlich vorher aktiv sind. Dies kann mit der Beteiligung an einer frühen Phase der motorischen Verarbeitung erklärt werden, beispielsweise im Rahmen der Auswahl und Vorbereitung eines Bewegungsprogramms. Die spätere Aktivierung der Neuronen des SMA proper könnten hingegen in Zusammenhang mit der Initiierung und Durchführung des entsprechenden Programms stehen (Lee, Chang, & Roh, 1999). Ein weiterer Beleg für die funkti-

onelle Beteiligung an der Bewegungsausführung resultiert aus Einzelzellableitungen am Menschen. Mit deren Hilfe konnte gezeigt werden, dass Neuronen des SMA proper sowohl die Geschwindigkeit, als auch die Richtung einer Bewegung kodierten (Tankus, Yeshurun, Flash, & Fried, 2009).

Der dPMC ist beteiligt an der Transformation eines virtuellen (abstrakten) Handlungsplans in einen motorischen Plan (Nakayama, Yamagata, Tanji, & Hoshi, 2008). Dabei integriert er sensorische Informationen in einen Bewegungsplan mit dementsprechend angepassten Parametern. So konnte durch Einzelzellableitungen bei Primaten gezeigt werden, dass Neuronen des dPMC an der Auge-Hand-Koordination beteiligt sind, indem sie die Position des Ziels, der Hand und des Auges kodieren (Pesaran, Nelson, & Andersen, 2006). Der mithilfe dieser Informationen erstellte Bewegungsplan enthält zusätzlich zu den aktuellen Positionen wichtige Parameter, wie beispielsweise die Bewegungsrichtung (Arimura, Nakayama, Yamagata, Tanji, & Hoshi, 2011), die Bewegungsamplitude (Messier & Kalaska, 2000) oder die Größe des Ziels und die daraus resultierenden Genauigkeitsanforderungen (Gomez, Fu, Flament, & Ebner, 2000). Zudem gibt es Hinweise darauf, dass auch der dPMC bei der Reprogrammierung von bereits geplanten Handlungen mitwirkt (Hartwigsen et al., 2012) bzw. auch bei der Hemmung von Bewegungen (durch Inhibition des kontralateralen BA4), die bereits vorbereitet wurden, jedoch nicht benötigt werden (Koch et al., 2006).

Bezüglich einer Beteiligung am motorischen Lernen deuten die Ergebnisse einer Metaanalyse von Hardwick et al. (2013) darauf hin, dass neben weiteren motorik-assoziierten Hirnarealen insbesondere der dPMC eine wichtige Rolle spielt. Eine der Funktionen in diesem Zusammenhang könnte in der Anwendung von Regeln liegen (Wallis & Miller, 2003), also in der Auswahl der adäquaten Bewegung, bspw. der zu generierenden Kraft in Abhängigkeit von einem bestimmten Stimulus (Chouinard, Leonard, & Paus, 2005; Grafton, Fagg, & Arbib, 1998).

Der vPMC ist insbesondere für das Erlernen, die Planung und die Kontrolle von Reich- und Greifbewegungen bzw. für die Manipulation von Objekten von großer Bedeutung (Kantak et al., 2012). In diesem Zusammenhang besteht eine wichtige Funktion in der Integration visueller Informationen in die Bewegungsplanung. Die Neuronen des vPMC reagieren sowohl auf taktile, als auch auf visuelle Stimuli (Graziano, Hu, & Gross, 1997). So konnten Hoshi & Tanji (2000) in einer Studie zu Greifbewegungen bei Makaken zeigen, dass der vPMC bereits auf einer abstrakten Ebene der Bewegungsplanung aktiv ist und beispielsweise Eigenschaften des zu greifenden Ziels kodiert, unabhängig vom verwend-

ten Effektor, während der dPMC in Zusammenhang mit der konkreteren Handlungsvorbereitung erst aktiv ist, wenn der Effektor bereits feststeht. Diese Befunde konnten auch anhand von Untersuchungen beim Menschen gezeigt werden, indem durch repetitive transkranielle Magnetstimulation (rTMS) virtuelle Läsionen in vPMC und dPMC gesetzt wurden. Dabei stellte sich heraus, dass während einer vorübergehenden Hemmung des vPMC die korrekte Positionierung der Finger zu Beginn einer präzisen Greifbewegung, das sogenannte Preshaping, beeinträchtigt war. Eine Störung im dPMC führte hingegen zu einer verzögerten Aktivierung der proximalen Muskulatur, was sich negativ auf das Timing der Bewegungssequenz auswirkte. Dementsprechend ist der vPMC insbesondere am Abgleich der Handkonfiguration in Abhängigkeit von Objekteigenschaften beteiligt (Vingerhoets, Nys, Honoré, Vandekerckhove, & Vandemaele, 2013).

Posteriorer parietaler Kortex

Der parietale Kortex setzt sich zusammen aus den auf dem Gyrus postcentralis gelegenen primär und sekundär somatosensorischen Kortizes, sowie dem posterioren parietalen Kortex (PPC) (Trepel, 2004, S. 222f). Dieser besteht aus dem superioren parietalen Kortex (SPL), dem inferioren parietalen Kortex (IPL) und dem intraparietalen Sulcus (IPS). Im Zusammenhang mit der Willkürmotorik ist vor allem der PPC von Bedeutung, auf den sich die Ausführungen im Folgenden konzentrieren werden. Dieser verfügt über Verbindungen zum primär motorischen Kortex (Karabanov et al., 2012), zum prämotorischen Kortex, dem mediotemporalen Kortex, dem präfrontalen Kortex sowie dem Gyrus parahippocampalis (Mars et al., 2011). Zusätzlich weist der PPC Verbindungen zum somatosensorischen Kortex (Prevosto, Graf, & Ugolini, 2011) und zum Cerebellum auf (Kamali, Kramer, Frye, Butler, & Hasan, 2010).

Durch seine vielfältigen Verbindungen ist der PPC an unterschiedlichen Prozessen beteiligt. Er setzt sich aus einem Mosaik spezialisierter Areale zusammen, die sich in Lage und Funktion unterscheiden (Culham & Valyear, 2006; Mars et al., 2011). Aus Gründen der Übersichtlichkeit wird im weiteren Verlauf auf die Angabe der genauen Lokalisation innerhalb der genannten Bestandteile des PPC verzichtet.

Sowohl der SPL als auch der IPL sind Bestandteile des dorsalen Pfads, mit dem visuellen Kortex im Okzipitallappen verbunden und somit an der Verarbeitung visueller Informationen beteiligt (Ungerleider & Mishkin, 1982). Der SPL ist Bestandteil des dorso-dorsalen Pfades und spielt insbesondere bei der Planung und Kontrolle von visuell geleiteten Greif- und Reichbewegungen eine wichtige Rolle (Buneo & Andersen, 2006), beispielsweise

durch die Integration von visuellen und taktilen Reizen (Pasalar, Ro, & Beauchamp, 2010) mit motorischen Informationen in Form einer Efferenzkopie (Rizzolatti & Kalaska, 2012). Dabei werden sowohl räumliche als auch zeitliche Aspekte einer geplanten Bewegung im PPC repräsentiert. Die räumlichen Eigenschaften der Bewegung umfassen beispielsweise dessen Endpunkt und die entsprechenden Gelenkwinkel (Torres, Quian Quiroga, Cui, & Buneo, 2013). In Bezug auf zeitliche Bewegungsparameter ist der intraparietale Sulcus an der Reproduktion von zeitlichen Intervallen beteiligt (Vicario, Martino, & Koch, 2013) und der an den IPL angrenzende Gyrus angularis an der Synchronisierung von Bewegungen mit externen Reizen (Krause et al., 2012) wie beispielsweise einem akustischen Rhythmus. Der IPL ist Bestandteil des ventro-dorsalen Pfads und verfügt über Verbindungen zum inferioren Temporallappen, der wiederum Ziel des ventralen visuellen Stroms ist. Auf diese Weise können im IPL semantische Objektinformationen mit motorischen Informationen aus den prämotorischen Arealen integriert und für Objektinteraktionen wie beispielsweise Greifbewegungen genutzt werden (Rizzolatti & Strick, 2012). Für die Aufrechterhaltung der relevanten Informationen für eine anschließende Greifbewegung, wie beispielsweise die Länge und Position des Zielobjekts, spielt der linke IPL ebenfalls eine wichtige Rolle (Fiehler et al., 2011).

Weitere handlungsrelevante Informationen, an deren Verarbeitung der PPC beteiligt ist, sind neben der Form von Objekten die Verwendung von Werkzeugen, aber auch das Verständnis von Handlungen anderer Personen (Culham & Valyear, 2006). Zusätzliche Funktionen des PPC bestehen in der Vorbereitung und Neuausrichtung von bereits geplanten Bewegungen, was auch als motorische Aufmerksamkeit bezeichnet werden kann (Rushworth, Johansen-Berg, Göbel, & Devlin, 2003), und der Kontrolle von Augenbewegungen (Hutton & Weekes, 2007).

In Zusammenhang mit motorischem Lernen ist die Interaktion zwischen dem SPL und dem BA4 während der initialen Phase, wenn sensorische Informationen vermehrt in den Bewegungsplan integriert werden müssen, besonders intensiv. Dies konnte am Beispiel von Bewegungen gezeigt werden, die synchron zu einem vorgegebenen Rhythmus durchgeführt werden sollten. Im späteren Lernverlauf, wenn die Bewegung automatisiert wurde, nahm diese Interaktion wieder ab (Karabanov et al., 2012).

Cerebellum

Das Cerebellum (Kleinhirn) befindet sich unterhalb des Okzipitallappens und posterior des Pons und der Medulla oblongata. Es verfügt über eine Vielzahl von Kernen und lässt sich

in drei funktionelle Regionen einteilen, das Vestibulocerebellum, das Spinocerebellum und das Cerebrocerebellum (auch Pontocerebellum) (Trepel, 2004, S. 149ff). Das Cerebellum ist über verschiedene Trakte mit mehreren cerebralen Regionen verbunden, dazu gehören orbitofrontale und präfrontale kortikale Areale, der primär motorische Kortex, der sekundär motorische Kortex, der primär sensorische Kortex und der posteriore parietale Kortex. Ebenso verfügt das Kleinhirn über Bahnen zum Okzipitallappen, zum anterioren inferioren Temporallappen und zum Rückenmark (Kamali et al., 2010; Lisberger & Thach, 2012).

Das Vestibulocerebellum erhält visuelle und vestibuläre Inputs, beispielsweise über Bewegungen und die Position des Kopfes relativ zur Schwerkraft, und projiziert wiederum auf vestibuläre Nuclei im Hirnstamm. Funktionell ist es beteiligt an der Gleichgewichtskontrolle während des Gehens und Stehens sowie an Augen- und Kopfbewegungen (Kheradmand & Zee, 2011; Laurens, Meng, & Angelaki, 2013; Lisberger & Thach, 2012). Das Spinocerebellum ist die Region zwischen den Kleinhirnhemisphären inklusive des Vermis. In diesem Bereich, werden visuelle, auditorische, vestibuläre und somatosensorische Informationen verarbeitet. Durch seine Projektionen auf den Kortex und den Hirnstamm ist das Spinocerebellum an der Haltung, der posturalen Kontrolle während Willkürbewegungen und der Fortbewegung beteiligt (Lisberger & Thach, 2012). Zudem werden mithilfe des Spinocerebellums Augenbewegungen wie beispielsweise Sakkaden und die gleichmäßige Verfolgung von Objekten kontrolliert (Kheradmand & Zee, 2011).

Das Cerebrocerebellum verfügt über wechselseitige Verbindungen zu verschiedenen Regionen des cerebralen Kortex wie dem primär motorischen, dem prämotorischen und dem präfrontalen Kortex (Luft, Manto, & Taib, 2005) und ist an der Bewegungsplanung und -durchführung beteiligt. Hierzu werden auf Basis der Kommandos aus den motorischen Kortexarealen (Efferenzkopie) deren sensorische Konsequenzen vorhergesagt und mit den aktuellen Afferenzen verglichen. Auf diese Weise kann ermittelt werden, ob die motorischen Kommandos angepasst werden müssen um das gewünschte Ziel zu erreichen (Blakemore, Frith, & Wolpert, 2001; Tseng, Diedrichsen, Krakauer, Shadmehr, & Bastian, 2007). Dem zugrunde liegen Interne Modelle, die kinematische und dynamische Eigenschaften des eigenen Körpers, der Umwelt und deren Beziehung zueinander beinhalten. Diese werden dazu genutzt, die notwendigen motorischen Kommandos zu antizipieren, um beispielsweise das Timing, die Geschwindigkeit oder die räumliche Genauigkeit einer Bewegung kontrollieren zu können (Ebner, 1998; Ioffe, Chernikova, & Ustinova, 2007; Ivry, Spencer, Zelaznik, & Diedrichsen, 2002; Lee, Kagamihara, Tomatsu, & Kakei, 2012). Dementsprechend ist das Cerebellum im Rahmen der Bewegungsplanung und -kontrolle

sowohl an Feedback- als auch an Feedforward-Prozessen beteiligt (Wolpert, Miall, & Kawato, 1998). Die Optimierung dieser Prozesse spielt beim motorischen Lernen eine wichtige Rolle, womit beispielsweise die Beteiligung des Kleinhirns beim Erlernen der willkürlichen Haltungskontrolle erklärt werden kann (Ioffe et al., 2007).

Da ausschließlich kortikale motorische Areale im Fokus der in dieser Arbeit dargestellten Experimente standen, wurden tiefere Hirnregionen wie die Basalganglien, die eine Rolle bei der Bewegungsauswahl, -planung und -unterdrückung spielen, nicht in gleichem Maße berücksichtigt (Mink, 1996; Monchi, Petrides, Strafella, Worsley, & Doyon, 2006; Redgrave et al., 2010).

2.2 Prinzipien der neuronalen Repräsentation menschlicher Bewegungen

In diesem Kapitel wurden bisher die wichtigsten Hirnstrukturen und deren Funktionen im Rahmen der Bewegungssteuerung und -kontrolle beschrieben. Im folgenden Abschnitt soll dargestellt werden, nach welchen Prinzipien menschliche Willkürbewegungen auf neuronaler Ebene, genauer gesagt in den motorischen Hirnarealen, repräsentiert werden. Damit sind die Eigenschaften der Bewegung gemeint, die bereits auf cerebraler Ebene kodiert werden. Gemäß der in diesem Zusammenhang existierenden Ansätze können diese den ausführenden Effektor (Somatotopie), die Bewegungskinetik (Mototopie) oder das Handlungsziel und dessen räumliche Position beinhalten (Bourguignon et al., 2012; Cattaneo, Caruana, Jezzini, & Rizzolatti, 2009; Cavallo et al., 2013; Fernandino & Iacoboni, 2010; Graziano & Aflalo, 2007; Vingerhoets, Acke, Vandemaele, & Achten, 2009).

Im Folgenden werden die Prinzipien der Somatotopie und Mototopie ausführlich erläutert um im Anschluss daran der Frage nachzugehen, ob diese auch in Zusammenhang mit der Simulation von Bewegungen gezeigt werden können.

2.2.1 Effektorspezifität der Repräsentationen ausgeführter Bewegungen

Das Prinzip der Somatotopie besteht darin, dass die Bestandteile des Körpers auf kortikaler Ebene topographisch repräsentiert werden. Dementsprechend können bestimmte Neuronenpopulationen einzelnen Körperteilen zugeordnet werden und umgekehrt. Die Abfolge und räumliche Beziehung der körperspezifischen Repräsentationen ist dabei plastisch, folgt jedoch grundsätzlich dem gleichen Muster. Die bekanntesten Darstellungen der somatoto-

pen Organisation im cerebralen Kortex zeigen einen Homunculus und gehen zurück auf die Arbeiten von Penfield und Kollegen (Penfield & Boldery, 1937; Penfield & Rasmussen, 1950). Sie führten Hirnoperationen bei Menschen unter lokaler Betäubung durch und stimulierten zur räumlichen Orientierung bestimmte Kortexregionen. Dabei notierten sie die dadurch hervorgerufenen Bewegungen und die von den Patienten berichteten Empfindungen (Graziano, 2008, S. 32). Durch die elektrische Stimulation des primär motorischen Kortex wurden Bewegungen in unterschiedlichen Bereichen des Körpers hervorgerufen. Dabei zeigte sich ein direkter Zusammenhang zwischen dem genauen Ort der Stimulation und der Körperregion der daraus resultierenden Bewegung. Im Bereich des primär sensorischen Kortex löste die Stimulation sensorische Empfindungen in verschiedenen Körperbereichen aus.

Daraus entstand die Vorstellung, dass die verschiedenen Regionen des Körpers bzw. die Muskeln, die diese bewegen, im primär motorischen Kortex in einer bestimmten Anordnung repräsentiert werden, vergleichbar mit einer motorischen Karte. Der primär sensorische Kortex enthält dementsprechend eine sensible Karte der Körperregionen. Entsprechend des motorischen Homunculus sind dorso-medial im Bereich des Margo superior cerebri (Mantelkante) zunächst die Zehen, dann der gesamte Fuß und das Bein der jeweils kontralateralen Körperseite repräsentiert. Im weiteren Verlauf in Richtung ventro-lateral folgen der Rumpf und die Schulter, gefolgt vom Arm und der daran anschließenden Hand, die ein verhältnismäßig großes Gebiet einnimmt. Ebenso im Vergleich zum realen Körper überproportional groß repräsentiert ist das angrenzende Gesichtsareal, beginnend mit Stirn und Augen, gefolgt von der Nase und dem Mund mit der Zunge. Am weitesten lateral ist schließlich die Schluckmuskulatur abgebildet. Die Darstellung des sensorischen Homunculus ähnelt der des motorischen Homunculus in weiten Teilen mit dem deutlichen Unterschied der vergleichsweise kleineren Handrepräsentation.

Das Ausmaß der Repräsentation eines bestimmten Körperteils ist nicht proportional zu dessen Größe sondern abhängig davon, wie fein Bewegungen des entsprechenden Effektors gesteuert werden können bzw. von der Dichte der peripheren Rezeptoren (Stippich et al., 2002). Dass sowohl die Größe, als auch die genaue Lokalisation der Repräsentationen veränderbar sind, konnte in verschiedenen Studien nachgewiesen werden. Beispielsweise konnte im Rahmen einer TMS-Studie gezeigt werden, dass bereits ein eintägiges Training einer Fingersequenz ausreichte um eine Vergrößerung der Handrepräsentation im kontralateralen primär motorischen Kortex zu erreichen (Pascual-Leone, Grafman, & Hallett, 1994). Ein mehrwöchiges Training einer Bewegungssequenz führte dementsprechend wäh-

rend der Ausführung im fMRT zu einer größeren Aktivierung im BA4 als eine ungeübte Sequenz (Karni et al., 1995). Diese plastischen Eigenschaften der Repräsentationen sind bei der Interpretation der im weiteren Verlauf beschriebenen Studienergebnisse zu berücksichtigen.

Der primär motorische Kortex enthält die größten und detailliertesten Repräsentationen von Finger- und Handbewegungen der kortikalen motorischen Areale (Rizzolatti & Kalaska, 2012). Das Prinzip effektorspezifischer Repräsentationen wurde aber auch für weitere Areale, die im Rahmen der Bewegungssteuerung und -kontrolle von Bedeutung sind, nachgewiesen. Dementsprechend ist die folgende Darstellung somatotoper Repräsentationen nach motorischen Hirnarealen gegliedert. Da für diese Arbeit die bewegungsspezifischen Repräsentationen im Vordergrund stehen wird auf eine detaillierte Darstellung der somatotopen Organisation im Rahmen der Verarbeitung sensorischer Reize verzichtet.

Primär motorischer Kortex

Die ersten Studien, in denen die somatotope Organisation des präzentralen Gyrus beim Menschen mit bildgebenden Verfahren untersucht wurde, nutzten die Positronen-Emissions-Tomographie (PET). Dabei konnte am Beispiel von Zeigebewegungen mit verschiedenen Effektoren gezeigt werden, dass die räumliche Anordnung des Zeigefingers, des Arms, der Zunge und des großen Zehs auf dem primär motorischen Kortex den Darstellungen von Penfield & Rasmussen (1950) entsprachen (Grafton, Woods, Mazziotta, & Phelps, 1991). Die Repräsentationen von Zeigebewegungen mit verschiedenen Anteilen des Arms wiesen hingegen starke Überlappungen auf. Die räumliche Position der gemessenen Aktivierungsspitzen zueinander entsprach aber denen des Homunculus, indem die Zeigefingerbewegungen am weitesten lateral und die Schulterbewegungen medial und superior repräsentiert wurden (Grafton et al., 1993).

Diese Ergebnisse konnten mithilfe der funktionellen Magnetresonanztomographie bestätigt werden. Dementsprechend lagen die in Verbindung mit repetitiven Extensions- und Flexionsbewegungen der Hand gemessenen Aktivierungen im kontralateralen BA4 lateral der Fußregion. Beide Areale wiesen wenige bis keine räumlichen Überlappungen auf. Demgegenüber überlagerten sich die Hand- und die etwas weiter medial gelegene Ellenbogenregion deutlich (Rao et al., 1995).

Im Rahmen einer von Lotze et al. (2000) veröffentlichten fMRT-Studie wurden Bewegungen mit dem Fuß (Dorsalextension im Sprunggelenk), dem Ellenbogen (Flexion und Ex-

tension), der Hand (Faustschluss), dem Daumen (Oppositionsbewegung, Klopfen), dem Zeigefinger (Klopfen) und den Lippen (Spitzen) sowie komplexe Fingerbewegungen und -sequenzen untersucht. Die Ergebnisse zeigten distinkte Repräsentationen für Bewegungen des Fußes, der Lippen und der Hand. Eine räumliche Abgrenzung von Bewegungen innerhalb einer Extremität war jedoch nicht möglich. In einer aktuelleren Veröffentlichung von Plow et al. (2010) wurden sowohl Überlappungen als auch distinkte Zentren für Finger- und Ellenbogenrepräsentationen gefunden, wobei die Finger lateral des Ellenbogens lagen. Meier et al. (2008) bezogen in ihre Untersuchung zehn verschiedene Bewegungen ein, die verschiedene Anteile des Gesichts, der oberen Extremität und der Zehen beinhalteten. Dabei fanden sie eine somatotope Gliederung entsprechend der klassischen Darstellung mit dem Unterschied, dass das Handgelenk und der Unterarm jeweils zweifach repräsentiert waren, und zwar dorsal und ventral der Finger. Eine mögliche Erklärung dafür ist, dass Gelenke, die im normalen Bewegungsrepertoire häufig interagieren, auf der kortikalen Oberfläche nah beieinander repräsentiert werden. Diese Form der Organisation, bei der ein Effektor von den Repräsentationen mehrerer Körperregionen umgeben ist, wird als *core-and-surround organization* bezeichnet (Meier et al., 2008).

Betrachtet man auf dieser Grundlage weitere Studien, die darüber hinaus die Repräsentationen einzelner Finger im BA4 untersuchten, ähneln sich deren Ergebnisse insofern, als dass eine abgrenzbare somatotope Gliederung einzelner Finger innerhalb des Handareals nicht eindeutig nachgewiesen werden konnte. Die Repräsentationen einzelner Finger überlappten sich überwiegend, während die Zentren einer somatotopen Gliederung folgten, bei der der Daumen am weitesten lateral und der kleine Finger am weitesten medial lag (Beisteiner et al., 2001; Dechent & Frahm, 2003; Hlustík, Solodkin, Gullapalli, Noll, & Small, 2001; Kleinschmidt, Nitschke, & Frahm, 1997; Olman, Pickett, Schallmo, & Kimberley, 2012).

Eine Kombination aus überlappenden und distinkten Repräsentationen konnte auch für Bewegungen der unteren Extremitäten gezeigt werden (Kaprili et al., 2007). Dabei führten die Probanden während der fMRT-Messung repetitive Extensions- und Flexionsbewegungen mit dem Knie, dem Sprunggelenk oder den Zehen durch. Im primär sensomotorischen Kortex² (SM1) überlagerten sich die räumlichen Repräsentationen der Gelenke. Hinweise auf eine somatotope Organisation lieferte der Vergleich der mittleren Centers of Mass (COM), bei dem das Knie, das Sprunggelenk und die Zehen in beiden Hemisphären entsprechend von lateral nach medial angeordnet waren. Newton et al. (2008) fanden darüber

² Beinhaltete die Brodmann Areale 1,2,3,4,5 und 6.

hinaus auch überlappende Repräsentationen von Knie- und Sprunggelenkbewegungen im SMA. Separate Repräsentationen konnten lediglich im Lobus paracentralis gezeigt werden. Kritisch ist anzumerken, dass der SM1 und der Lobus paracentralis sowohl motorische als auch sensorische Areale beinhalten, was eine spezifische Einordnung der Ergebnisse erschwert.

Neben den oberen und unteren Extremitäten konnten auch für verschiedene Bestandteile des Kopfes und Rumpfes distinkte Repräsentationen und Überlappungen gezeigt werden. Entsprechend des Homunculus wurden Atembewegungen am weitesten dorsal repräsentiert, gefolgt von den Lippen, der Zunge und dem am weitesten ventral gelegenen Rachen (Hesselmann et al., 2004; Takai, Brown, & Liotti, 2010). Die bezüglich der untersuchten Körperregionen umfassendste fMRT-Studie beinhaltete Bewegungen von insgesamt 20 verschiedenen Körperteilen (Zeharia, Hertz, Flash, & Amedi, 2012). Die im Scanner ausgeführten Bewegungen wurden jeweils bilateral durchgeführt und konnten drei Körperregionen zugeordnet werden: Beine und Rumpf (Zehen, Füße, Oberschenkel, Gesäß, Bauch), Hände (Oberarm, Ellenbogen, Handgelenk, Faust und alle Finger) und Gesicht (Stirn, Nase, Augenlider, Lippen, Kiefer und Zunge). Die ermittelte Abfolge der Bewegungsrepräsentationen im primär motorischen Kortex entsprach dabei dem motorischen Homunculus (Penfield & Rasmussen, 1950).

Abschließend lässt sich zur effektorspezifischen Organisation des primär motorischen Kortex noch ergänzen, dass diese auch für das Corpus callosum, das beide Hemisphären miteinander verbindet, sowie für die absteigenden Fasern des kortikospinalen Trakts angenommen werden kann (Duerden, Finnis, Peters, & Sadikot, 2011; Wahl et al., 2007).

Sekundär motorischer Kortex

Auch für den sekundär motorischen Kortex existieren Hinweise auf effektorspezifische Bewegungsrepräsentationen beim Menschen. Beispielsweise konnten durch elektrische Stimulation des SMA im Verlauf von rostral nach caudal Bewegungen des Gesichts, der oberen Extremitäten und schließlich der unteren Extremitäten hervorgerufen werden. Die Stimulation in Übergangsbereichen zwischen zwei angrenzenden Arealen löste kombinierte Bewegungen mit Beteiligung beider Körperregionen aus (Fried et al., 1991). Eine somatotopische Gliederung spiegelte sich auch in gemessenen Bereitschaftspotentialen im SMA proper wieder. Deren Verteilung stand in Zusammenhang mit der jeweils bewegten Extremität. Im Gegensatz dazu waren die im prä-SMA gemessenen Potentiale unabhängig vom bewegten Effektor (Yazawa et al., 2000). Diese Unterschiede innerhalb des supplementär

motorischen Areals konnten in weiteren Studien bestätigt werden (Cauda, Giuliano, Federico, Sergio, & Katiuscia, 2011; Strother, Medendorp, Coros, & Vilis, 2012), so dass angenommen werden kann, dass somatotope Repräsentationen innerhalb des SMA auf SMA proper beschränkt sind.

Die von Fried et al. (1991) ermittelte rostro-caudale Ausrichtung der somatotopen Repräsentationen innerhalb des SMA konnte auch mithilfe noninvasiver Methoden gezeigt werden. Dabei lagen die durch fMRT gemessenen Aktivierungsspitzen in Abhängigkeit von Willkürbewegungen der Lippen rostral von denen der Finger. Die gemessenen Aktivierungen während der Zehenbewegungen lagen vergleichsweise am weitesten caudal (Chainay et al., 2004). Ähnliche Ergebnisse wurden bezüglich der Abfolge verschiedener Anteile des Arms gefunden. Die Finger lagen am weitesten rostral, in caudaler Richtung gefolgt vom Handgelenk, dem Ellenbogen und schließlich der Schulter (Grafton et al., 1993; Strother et al., 2012). Die Repräsentationen einzelner Finger wiesen hingegen deutliche Überlagerungen auf (Indovina & Sanes, 2001). Die von Zeharia et al. (2012) ermittelten Aktivierungsspitzen bildeten eine rostro-caudal verlaufende Repräsentation des gesamten Körpers mit einander stark überlappenden Anteilen im SMA. Dies konnte im Rahmen einer Metaanalyse, die Hand- und Fußrepräsentationen in der medialen Wand³ untersuchte, bestätigt werden (Cauda et al., 2011).

Wie bereits für den primär motorischen Kortex beschrieben, werden auch im SMA Körperregionen mehrfach repräsentiert (Meier et al., 2008). In einer fMRT-Studie von Strother et al. (2012) waren das Handgelenk und der Ellenbogen bei einem Teil der Probanden im SMA zweifach repräsentiert. Diese Ergebnisse entsprechen nicht der klassischen Einteilung des Homunculus, können aber mit Synergien benachbarter Körperregionen im Rahmen von Bewegungen erklärt werden.

Neben den umfangreichen Befunden zur somatotopen Organisation im SMA gibt es auch Hinweise auf effektorspezifische Repräsentationen im PMC. Während Ehrsson et al. (2003) spezifische Aktivierungen in Zusammenhang mit Zungen- und Fingerbewegungen im dPMC zeigten, fanden Kapreli et al. (2007) individuelle Aktivierungsspitzen für Bewegungen verschiedener Gelenke der unteren Extremitäten (Knie, Sprunggelenk und Zehen). In einer Studie von Cunningham et al. (2013) waren die Repräsentationen von Finger-, Ellenbogen- und Fußgelenkbewegungen im PMC überwiegend voneinander abgegrenzt, während sich die Anteile des Arms im SMA stark überlagerten.

³ Die mediale Wand beinhaltet die Areale prä-SMA, SMA proper und drei Anteile des Sulcus cingularis: das rostrale, dorsale und ventrale cinguläre motorische Areal

Die beschriebenen Studienergebnisse belegen effektorspezifische Repräsentationen in prämotorischen Arealen, allerdings weniger ausgeprägt als im primär motorischen Kortex. Zudem überlagern sich Repräsentationen verschiedener Effektoren teilweise deutlich oder einzelne Körperregionen werden mehrfach repräsentiert.

Posteriorer parietaler Kortex

In Studien mit Primaten konnte gezeigt werden, dass Willkürbewegungen im PPC somatotop repräsentiert werden, wenn auch weniger deutlich als im motorischen und somatosensorischen Kortex (Gemba, Matsuura-Nakao, & Matsuzaki, 2004). Die Studienlage in Bezug auf effektorspezifische Repräsentationen im menschlichen PPC ist hingegen nicht eindeutig. In der überwiegenden Anzahl von Arbeiten zu dieser Thematik wurden Augen- und Handbewegungen untersucht. Hier finden sich sowohl Hinweise auf Überlappungen (Beurze, de Lange, Toni, & Medendorp, 2009) als auch Belege für diskrete Repräsentationen beider Körperregionen (Gallivan, McLean, Smith, & Culham, 2011). Jedoch können Augenbewegungen als sehr spezifisch betrachtet werden, da sie in einem engen funktionellen Zusammenhang mit der visuellen Wahrnehmung stehen (Heed et al., 2011) und der PPC insbesondere bei der Planung und Kontrolle von visuell geleiteten Greif- und Reichbewegungen eine wichtige Rolle spielt (Buneo & Andersen, 2006). Um valide Aussagen über eine allgemeine somatotopie Organisation im PPC treffen zu können ist die Einbeziehung weiterer Effektoren notwendig.

In einem Experiment, bei dem die Versuchspersonen während einer fMRT-Messung Bewegungen mit dem Zeigefinger oder mit dem großen Zeh durchführen sollten, konnten im SPL effektorspezifische Repräsentationen für einfache Zickzack-Bewegungen gezeigt werden. Dieses Ergebnis konnte jedoch nicht für komplexere Schreibbewegungen nachgewiesen werden (Rijntjes, Dettmers, et al., 1999). Cunningham et al. (2013) untersuchten Unterschiede und Überlappungen der Repräsentationen von Finger-, Ellenbogen- und Sprunggelenkbewegungen anhand von visuell vorgegebenen Winkelamplituden. Im SPL und im IPL fanden sie sowohl distinkte als auch überlappende Cluster. Dem gegenüber stehen die Ergebnisse einer Studie von Heed et al. (2011), in der die Effektorspezifität der Aktivierung im PPC sowohl in der Planungs-, als auch in der Durchführungsphase der Bewegung untersucht wurde. Die Repräsentationen von Augen-, Hand und Fußbewegungen überlappten sich dabei während der Bewegungsplanung überwiegend. Die einzige Ausnahme bildete der SPL, in dem die gemessene Aktivierung in Zusammenhang mit einer folgenden Handbewegung graduell weiter lateral der Aktivierung für die Fußbewegung

lag. Für die anschließende Bewegungsausführung konnte dieser Unterschied wiederum nicht bestätigt werden.

Die Frage nach einer somatotopenen Gliederung im PPC kann unter Einbeziehung der vorliegenden Literatur nicht eindeutig geklärt werden. Entsprechende Hinweise auf eine effektorspezifische Organisation beziehen sich vornehmlich auf den superioren parietalen Kortex.

Cerebellum

Die Frage nach einer effektorspezifischen Organisation im Kleinhirn wird kontrovers diskutiert (Manni & Petrosini, 2004). Insbesondere mittels bildgebender Verfahren gewonnene Ergebnisse geben Hinweise darauf, dass auch im Kortex des Kleinhirns Repräsentationen einzelner Effektoren existieren, die sich jedoch von denen des primär motorischen Kortex unterscheiden. Beispielsweise konnten Rijntjes et al. (1999) im Rahmen einer fMRT-Studie zeigen, dass sowohl Finger- als auch Zehenbewegungen in der ipsilateralen Kleinhirnhemisphäre zweifach repräsentiert wurden, jeweils im Lobus anterior und im Lobus posterior. Dabei lag die Repräsentation des Zehs jeweils halbkreisförmig um die des Fingers herum. Die Repräsentationen im Lobus posterior wurden von den Autoren als zweiter Homunculus bezeichnet. Neben diskreten Arealen wurden für beide Effektoren auch Bereiche mit großen Überlappungen festgestellt. Bestätigt wurden diese Ergebnisse durch eine Studie von Grodd et al. (2001), bei der für Lippen-, Zungen-, Hand- und Fußbewegungen ebenfalls jeweils zwei getrennte Repräsentationen nachgewiesen werden konnten. Die Repräsentationen im Lobus anterior waren dabei vergleichsweise größer und spiegelbildlich zu denen des Lobus posterior angeordnet (siehe Abb. 1).

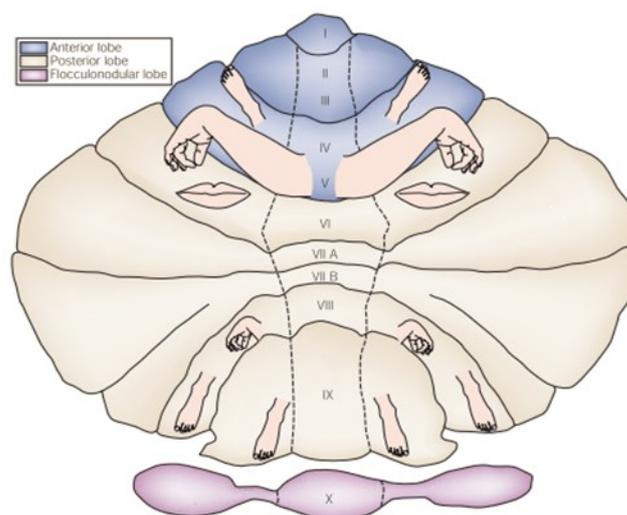


Abb. 1 Darstellung effektorspezifischer Repräsentationen im Cerebellum aus Manni & Petrosini (2004) nach Grodd et al. (2001).

Distinkte Aktivierungsfokusse einzelner Bestandteile einer Extremität konnten bisher im Bereich der oberen Extremitäten für die Hand und den Ellenbogen, nicht aber für einzelne Finger der Hand nachgewiesen werden (Grodd et al., 2001). Bezüglich der unteren Extremitäten konnten spezifische Repräsentationen der Zehen, des Sprunggelenks und des Knies gezeigt werden (Kapreli et al., 2007). Die Darstellung (siehe Abb. 1) wurde im weiteren Verlauf um effektorspezifische Repräsentationen der Hände und der Füße im lateralen Kleinhirn inklusive des Neocerebellums in den Regionen VI und VIIA ergänzt (Schlerf, Verstynen, Ivry, & Spencer, 2010). Die somatotope Gliederung in diesen Bereichen konnte jedoch nur für komplexe Bewegungen nachgewiesen werden, während sie im Lobus anterior unabhängig von der Komplexität der Bewegung gezeigt werden konnte. Ein weiterer Unterschied zwischen beiden Arealen lag darin, dass das Handareal im anterioren Lobus jeweils nur bei ipsilateralen Bewegungen aktiv war, während die Aktivierung in der lateralen Hemisphäre unabhängig von der Seite der Bewegungsausführung war. Dies wird mit der Beteiligung des Neocerebellums an höheren motorischen Planungsprozessen erklärt (Schlerf et al., 2010).

Es gibt Hinweise darauf, dass neben den kortikalen Bereichen des Kleinhirns auch dessen Kerne somatotope Repräsentationen aufweisen. So konnte mithilfe hochauflösender Magnetresonanztomographie gezeigt werden, dass im dorso-rostralen Bereich des ipsilateralen Nucleus dentatus einfache Handbewegungen signifikant weiter caudal repräsentiert wurden als entsprechende Fußbewegungen (Küper et al., 2012).

Auch wenn einzelne Bestandteile der oberen und unteren Extremitäten voneinander abgrenzbar repräsentiert werden, scheint die effektorspezifische Organisation des Kleinhirns im Vergleich zum primär motorischen Kortex weniger ausgeprägt zu sein. Ähnlichkeiten bestehen wiederum bezüglich der Größe der Repräsentationen, die auch im Kleinhirn nicht das Größenverhältnis der Extremitäten widerspiegeln, sondern in diesem Fall eher die Komplexität der sensorischen Inputs für verschiedene Bewegungen (Manni & Petrosini, 2004).

Fazit

Die dargestellten motorischen und motorik-assoziierten Hirnareale unterscheiden sich teilweise deutlich bezüglich der Ausprägung und der Anordnung effektorspezifischer Repräsentationen in Zusammenhang mit der Bewegungsausführung. Am umfassendsten belegt ist die somatotope Gliederung für den primär motorischen Kortex, von dem schließlich direkte Verbindungen zu den Vorderhornzellen des Rückenmarks führen und somit der

Effektor über die entsprechenden Muskeln innerviert wird. Die auf dem Kortex benachbarten Repräsentationen scheinen jedoch nicht strikt voneinander abgegrenzt zu sein, sondern überlagern sich in Teilen (Schieber, 2001). Eine Erklärung dafür ist das Prinzip der funktionellen Somatotopie (Cunningham et al., 2013). Demnach existieren im primär motorischen Kortex und im SMA distinkte Repräsentationen einzelner Körperteile, die sich zudem mit angrenzenden Arealen überlappen. Diese Organisation ermöglicht sowohl die Kontrolle isolierter Bewegungen einzelner Gelenke als auch die Koordination komplexer Bewegungen unter Einbeziehung angrenzender Gelenke. Die Repräsentationen im S1 und im PMC sind hingegen stärker voneinander abgegrenzt, was im Falle des PMC mit der Beteiligung an feineren Hand- und Fingerbewegungen erklärt wird. Das Vorhandensein von distinkten und überlappenden Clustern innerhalb der Areale des posterioren parietalen Kortex (SPL und IPL) wird mit dessen Eigenschaft erklärt, zwischen isolierten Bewegungen einzelner und koordinierten Bewegungen mehrerer Körperteile umzuschalten (Cunningham et al., 2013).

2.2.2 Bewegungsspezifität der Repräsentationen ausgeführter Bewegungen

Weitere Parameter, die im Rahmen der Bewegungsplanung und -durchführung auf cerebraler Ebene kodiert werden, beinhalten räumliche Aspekte wie dessen Richtung, zeitliche Aspekte wie die Geschwindigkeit oder auch die eingesetzte Kraft (Cowper-Smith, Lau, Helmick, Eskes, & Westwood, 2010; Dettmers, Fink, & Lemon, 1995; Tankus et al., 2009). Die damit einhergehenden Besonderheiten der neuronalen Bewegungsrepräsentationen werden in den folgenden Darstellungen als bewegungsspezifisch oder mototop bezeichnet.

Graziano & Aflalo (2007) postulierten, dass neben den Muskelgruppen des Körpers auch der den Körper umgebende Raum, in dem Bewegungen durchgeführt werden, sowie komplexe Handlungen des Bewegungsrepertoires durch spezialisierte Neuronencluster kodiert werden. Dementsprechend konnte mithilfe von Elektrostimulation im prämotorischen und im primär motorischen Kortex von Primaten gezeigt werden, dass die auf diese Weise provozierten Bewegungen entsprechend der Endposition im Verhältnis zum Körper topographisch angeordnet waren. Durch Stimulation im Verlauf von ventral nach dorsal veränderte sich die jeweils abhängige Zielposition des Arms vor dem Körper von oben nach unten. Diese Repräsentationen waren eingebettet in eine übergeordnete, wenn auch grobe Karte des Körpers, bei der die Hand und der Mund weiter ventral und das Bein und der Fuß weiter dorsal repräsentiert waren. Mit verlängerter Stimulationsdauer entwickelten sich die

zunächst einfachen Muskelkontraktionen zu komplexen Handlungen des Bewegungsrepertoires, wie beispielsweise die Manipulation vor dem Körper, Greifbewegungen vor dem Körper oder Hand-zu-Mund Bewegungen (Graziano, Taylor, & Moore, 2002). Hinweise auf die neuronale Repräsentation komplexer Handlungen beim Menschen konnten anhand der Untersuchung von Schreibbewegungen gefunden werden (Rijntjes, Dettmers, et al., 1999). Dabei konnte gezeigt werden, dass das Schreiben des eigenen Namens, entweder ausgeführt mit dem Zeigefinger oder mit dem großen Zeh, für beide Bedingungen mit Aktivierungen des Handareals des vPMC und des dPMC einherging. Zudem konnten überlappende Aktivierungen im SMA, im IPS, im Thalamus und im Cerebellum nachgewiesen werden. Die Autoren schlossen aus diesen Ergebnissen, dass die gleiche Repräsentation unabhängig vom verwendeten Effektor genutzt wurde. Demzufolge seien Bewegungen in den sekundär motorischen Arealen nicht in Abhängigkeit vom aktuell ausführenden Effektor lokalisiert, sondern davon, mit welchem Effektor sie gewöhnlich ausgeführt werden. Im Folgenden wird für die bereits im Rahmen der Somatotopie beschriebenen Hirnareale die aktuelle Studienlage bezüglich bewegungsspezifischer Repräsentationen dargestellt.

Primär motorischer Kortex

Erste Belege dafür, dass bestimmte Neuronenpopulationen im primär motorischen Kortex in Verbindung mit Bewegungen in spezifische Richtungen aktiviert sind, wurden im Rahmen von Einzelzelleitungen bei Primaten gefunden (Georgopoulos, Kalaska, Caminiti, & Massey, 1982). Weitere Untersuchungen konnten zeigen, dass die Richtungsrepräsentationen zwar durch äußere Bedingungen wie die Armhaltung (Scott & Kalaska, 1997) oder die Startposition (Caminiti, Johnson, & Urbano, 1990) variieren konnten, jedoch nicht in direktem Zusammenhang zur Muskelaktivierung standen (Kakei, 1999; Rickert, Riehle, Aertsen, Rotter, & Nawrot, 2009). Neben der Bewegungsrichtung kodieren spezifische Neuronen im Motorkortex von Primaten auch die Bewegungsgeschwindigkeit von Hand- und Armbewegungen (Paninski et al., 2004; Schwartz & Moran, 2000).

Für den menschlichen primär motorischen Kortex konnte anhand der Ergebnisse einer fMRT-Untersuchung bestätigt werden, dass bestimmte Neuronencluster bevorzugt in Zusammenhang mit spezifischen Bewegungsrichtungen aktiv waren (Eisenberg, Shmuelof, Vaadia, & Zohary, 2010). Darüber hinaus konnte nachgewiesen werden, dass diese Richtungssensitivität auch beim Menschen nicht in unmittelbarem Zusammenhang zur Kontrolle der entsprechenden Muskulatur für die Bewegung steht (Filimon, 2010; Todorov, 2000; Toxopeus et al., 2011).

Die Beteiligung des primär motorischen Kortex an der Steuerung und Kontrolle der generierten Kraft beim Menschen wurde mithilfe verschiedener Verfahren untersucht. So konnte mithilfe der PET und der fMRT ein Zusammenhang zwischen Aktivierungsveränderungen im BA4 und der Kraftgenerierung in den Flexoren des Zeigefingers festgestellt werden (Dettmers et al., 1995; van Duinen, Renken, Maurits, & Zijdwind, 2008). Perez & Cohen (2009) stellten in einer TMS-Studie eine erhöhte Erregbarkeit der primär motorischen Kortex beider Hemisphären in Abhängigkeit einer gesteigerten Kraftproduktion der Handgelenkflexoren der rechten Hand fest. Ebenso konnte ein positiver Zusammenhang zwischen dem gemessenen BOLD-Signal (Blood Oxygenation Level Dependent) der linken Hemisphäre und der generierten Greifkraft der rechten Hand ermittelt werden (Ward, Swayne, & Newton, 2008). Dass der primär motorische Kortex auch in Abhängigkeit von erhöhten Anforderungen an die Präzision vermehrt aktiviert ist, konnte anhand von reziproken Zeigebewegungen mit unterschiedlichen Schwierigkeitsgraden nachgewiesen werden (Winstein, 1997).

Sekundär motorischer Kortex

Anhand von Untersuchungen mit Primaten konnte gezeigt werden, dass Neuronen im vPMC richtungssensitiv in Bezug auf Handgelenkbewegungen sind, und zwar unabhängig von der jeweiligen Unterarmposition (Kakei, Hoffman, & Strick, 2001). Ebenso konnte in Zusammenhang mit Reichbewegungen nachgewiesen werden, dass im dPMC neben der Bewegungsrichtung und -amplitude auch die Eigenschaften bzw. die Lokalisation des Ziels, der Hand und der Augen repräsentiert werden (Gomez et al., 2000; Hoshi & Tanji, 2000; Messier & Kalaska, 2000; Pesaran et al., 2006; Shen & Alexander, 1997).

Die beschriebenen Ergebnisse im Rahmen von Untersuchungen mit Primaten konnten auch für die menschlichen prämotorischen Areale bestätigt werden. In Bezug auf Reichbewegungen konnten richtungsabhängige Aktivierungen im SMA und PMC nachgewiesen werden (Cowper-Smith et al., 2010). Dabei scheint insbesondere der PMC eine wichtige Rolle bei der Planung räumlicher Bewegungsparameter zu spielen. Dessen dorsaler Anteil (dPMC) kodiert die Bewegungsrichtung (Fabbri, Caramazza, & Lingnau, 2010) sowie das räumliche Ziel unabhängig vom Effektor, so dass entsprechende Repräsentationen beispielsweise für Augen- und Handbewegungen genutzt werden können (Gallivan et al., 2011). Ebenso konnte anhand von Schreibbewegungen gezeigt werden, dass komplexe Handlungen innerhalb der Handareale des prämotorischen Kortex repräsentiert wurden, unabhängig davon ob diese mit dem Zeh oder dem großen Finger ausgeführt wurden

(Rijntjes, Dettmers, et al., 1999). Demgegenüber gibt es Hinweise darauf, dass im vPMC die Bewegungsrichtung in Verbindung mit dem ausführenden Effektor kodiert wird (Gallivan et al., 2011).

Tankus et al. (2009) untersuchten bewegungsspezifische Aktivierungsveränderungen von Neuronen des SMA mithilfe von Einzelzelleitungen bei Epilepsiepatienten. Neben der bereits beschriebenen Selektivität für die Bewegungsrichtung konnte hier gezeigt werden, dass die Feuerrate der Neuronen im SMA proper in Abhängigkeit von einer steigenden Bewegungsgeschwindigkeit sank. Die Bewegungsbeschleunigung wurde hingegen durch eine vergleichsweise kleine Neuronenpopulation im prä-SMA kodiert. Die Autoren interpretierten die Ergebnisse als Beleg für die Beteiligung des SMA proper an kinematischen Parametern der Endeffektorbewegung. Ergebnisse von Studien zur neuronalen Aktivierung in Zusammenhang mit steigender Kraftgenerierung bestätigen diese Annahme. Dementsprechend konnte mit verschiedenen Methoden (PET, fMRT) ein Zusammenhang zwischen der Höhe der willkürlich entwickelten isometrischen Kraft im Zeigefinger und dem Blutfluss im kontralateralen SMA proper nachgewiesen werden (Dettmers et al., 1995; van Duinen et al., 2008). Im Rahmen einer Untersuchung zum Lernen von Bewegungssequenzen konnte zudem die Beteiligung des SMA an komplexen Handlungen belegt werden (Grafton, Hazeltine, & Ivry, 1998).

Gallivan, McLean, Flanagan, & Culham (2013) untersuchten die Aktivierung des frontoparietalen Netzwerks während der Planung objektbezogener Handbewegungen in Abhängigkeit von der verwendeten Extremität (linke vs. rechte Hand) oder der Handlung (Reichen vs. Greifen). Dabei wurden handlungsspezifische Repräsentationen im dPMC nachgewiesen, die unabhängig vom ausführenden Effektor waren. Die handlungsspezifischen Repräsentationen in den weiteren untersuchten prämotorischen Arealen (SMA, vPMC) waren hingegen abhängig vom jeweiligen Effektor. Dies bestätigt wiederum die Annahme abstrakter Bewegungsrepräsentationen im dPMC, während im vPMC und im SMA proper kinematische Parameter der Endeffektorbewegung kodiert werden.

Posteriorer parietaler Kortex

Der posteriore parietale Kortex von Primaten enthält spezialisierte Areale, die in Zusammenhang mit spezifischen Bewegungsformen wie beispielsweise sakkadischen Augenbewegungen (Andersen & Buneo, 2002), Reichbewegungen (Scott & Kalaska, 1997) und Greifbewegungen (Baumann, Fluet, & Scherberger, 2009) aktiviert sind. Dabei spielt der PPC insbesondere bei der Planung und Durchführung von gezielten Greif- und Reichbe-

wegungen eine wichtige Rolle (Chang, Dickinson, & Snyder, 2008). Demnach werden dort sowohl das statische Bewegungsziel, als auch räumliche und zeitliche Parameter der Bewegungstrajektorie während der Planungsphase repräsentiert (Mulliken, Musallam, & Andersen, 2008; Torres et al., 2013).

Entsprechende Untersuchungen zur Funktion des menschlichen PPC fokussieren sehr stark auf Reich- und Greifbewegungen mit Anforderungen an die Auge-Hand-Koordination. In diesem Zusammenhang konnten Fabbri et al. (2010) Aktivierungsunterschiede im IPS und im SPL in Abhängigkeit von der Richtung der geplanten Bewegung zeigen. Die Ergebnisse einer Studie von Gallivan et al. (2011) geben Hinweise darauf, dass im IPS die Position, die Ausrichtung und die Größe des Bewegungsziels unabhängig vom Effektor repräsentiert werden. Demnach werden im PPC sowohl das Ziel (posterior-medial) als auch die Bewegungsrichtung (anterior-lateral) kodiert (Vesia & Crawford, 2012), nicht aber konkrete Bewegungsparameter wie die Kraft (van Duinen et al., 2008) oder der ausführende Effektor. Dies kann als Hinweis auf dessen Funktion im Rahmen höherer Planungsprozesse interpretiert werden.

In Anlehnung an die dargestellten Befunde wird kritisch diskutiert, ob wie für die Primaten beschrieben, auch der PPC des Menschen spezialisierte Areale für spezifische Bewegungen enthält (Castiello, 2005; Filimon, 2010). In verschiedenen Untersuchungen konnte gezeigt werden, dass der parieto-okzipitale Anteil des SPL insbesondere in Zusammenhang mit Reichbewegungen, also dem Transport des Arms zur Ziellokalisation, eine wichtige Rolle spielt (Connolly, Andersen, & Goodale, 2003), während Greifbewegungen im IPS repräsentiert werden (Konen, Mruczek, Montoya, & Kastner, 2013; Vesia, Bolton, Mochizuki, & Staines, 2013). Dies erscheint vor dem Hintergrund plausibel, dass die im IPS repräsentierten Objekteigenschaften wichtig für die Planung der Greifbewegung sind (Tarantino, De Sanctis, Straulino, Begliomini, & Castiello, 2014). Im SPL gefundene Überlappungen von Greif- und Reichbewegungen (Castiello, 2005; Culham et al., 2003) weisen darauf hin, dass die spezialisierten Areale nicht strikt räumlich voneinander getrennt sind. Von graduellen Präferenzen der beschriebenen Areale für Greif- und Reichbewegungen kann jedoch ausgegangen werden (Filimon, 2010).

Cerebellum

Das Cerebellum ist Teil eines spezifischen Netzwerks zur Kontrolle von Reichbewegungen (Glover, Wall, & Smith, 2012). Es erhält über afferente Moosfasern wichtige Informationen hinsichtlich der Bewegungsrichtung und -geschwindigkeit (Ebner, 1998). Dementspre-

chend konnten Cowper-Smith et al. (2010) im Rahmen einer fMRT-Studie zeigen, dass die Bewegungsrichtung von ausgeführten Reichbewegungen neben den primär und prämotorischen Arealen auch im Cerebellum kodiert wurde. Zudem konnte mithilfe der PET nachgewiesen werden, dass sowohl eine Vergrößerung der Bewegungsamplitude als auch der Bewegungsgeschwindigkeit mit einem erhöhten Blutfluss in der ipsilateralen Kleinhirnhemisphäre einherging (Turner, Desmurget, Grethe, Crutcher, & Grafton, 2003; Turner et al., 1998).

Der für das Kleinhirn am besten untersuchte Bewegungsparameter ist die generierte Kraft. Erste Hinweise auf Kraftrepräsentationen im menschlichen Kleinhirn lieferte eine PET-Studie von Dettmers et al. (1995) die zeigen konnte, dass die generierte Kraft und der Blutfluss im Vermis miteinander korrelierten. Dieser Zusammenhang konnte durch die Ergebnisse weiterer fMRT-Studien bestätigt werden. Demnach wurde in Verbindung mit einer ansteigenden Kraftgenerierung der rechten Hand ein erhöhtes BOLD-Signal in der ipsilateralen Kleinhirnhemisphäre gemessen (van Duinen et al., 2008; Ward et al., 2008). Darüber hinaus konnte nachgewiesen werden, dass die maximale Kraftamplitude und die Änderungsrate der Kraft in unterschiedlichen Arealen des Kleinhirns repräsentiert werden (Spraker et al., 2012). Folglich stieg das BOLD-Signal im Lobulus V und im Vermis VI in Abhängigkeit von der Kraftamplitude, während eine Steigerung der Änderungsrate mit einer Aktivierung im Lobulus VIIb einherging. In Crus I und II, sowie im Lobulus VI konnten unspezifische Aktivierungsänderungen gezeigt werden. Insgesamt lagen die Repräsentationen der Amplitude superior und medial der Änderungsrate.

Bezüglich komplexer Bewegungen konnte, wie bereits für den prämotorischen Kortex beschrieben, auch für das Cerebellum gezeigt werden, dass das Schreiben des eigenen Namens unabhängig vom ausführenden Effektor im Bereich des Handareals repräsentiert wurde (Rijntjes, Dettmers, et al., 1999). Dies kann als Hinweis auf effektorunabhängige Bewegungsrepräsentationen im Kleinhirn angesehen werden.

Fazit

Die dargestellten Ergebnisse zahlreicher Studien belegen, dass zur Planung und Kontrolle von Willkürbewegungen sowohl effektorspezifische als auch bewegungsspezifische Repräsentationen genutzt werden. Dementsprechend werden in den präzentralen motorischen Kortizes und im Kleinhirn Bewegungsparameter wie die Richtung, die Geschwindigkeit, die Kraft und das Bewegungsausmaß kodiert. Der prämotorische Kortex und der posteriore parietale Kortex sind auf einer höheren Ebene an der Bewegungsplanung beteiligt, indem

räumliche Informationen über die Größe und Position des Ziels verarbeitet werden. Zudem werden in diesen Arealen auch komplexe Handlungen repräsentiert. Insgesamt deuten die Ergebnisse darauf hin, dass im parietofrontalen Netzwerk die Selektivität für das Ziel und den Effektor graduell variiert. Dementsprechend nehmen die effektorspezifischen Signale im parietalen Kortex von caudal nach rostral zu, während sie im frontalen Kortex in die gleiche Richtung abnehmen. Anders formuliert ist die somatotope Organisation im primär sensomotorischen Kortex am stärksten ausgeprägt, während mit steigender Entfernung zum Sulcus centralis vermehrt räumliche Bewegungsziele repräsentiert werden (Filimon, 2010; Gallivan et al., 2013). Ähnliche graduelle Unterschiede konnten bezüglich der Kodierung der Bewegungsrichtung gefunden werden. Demnach kodieren die Neuronen der Hand- und Armregion im primär motorischen Kortex die meisten Richtungsinformationen, während der prämotorische, posterior parietale und der laterale präfrontale Kortex weniger, aber immer noch signifikante Informationen beitragen (Ball, Schulze-Bonhage, Aertsen, & Mehring, 2009). Die im Rahmen einer Bewegung aufgewendete Kraft wird ebenso am deutlichsten im primär motorischen Kortex, aber auch in den prämotorischen Arealen und im Cerebellum repräsentiert (van Duinen et al., 2008). Die graduellen Unterschiede bezüglich der effektor-, richtungs- und kraftspezifischen Informationen können jeweils mit einer zunehmenden Spezifizierung der Ausführungsmerkmale im Verlauf des Planungsprozesses erklärt werden (Beurze et al., 2009). Die detailliertesten Informationen werden schließlich im primär motorischen Kortex abgebildet.

3 Die Simulation menschlicher Bewegung

In der vorliegenden Arbeit wurden bisher die neuronalen Korrelate der Bewegungsplanung und -ausführung beschrieben. Die Bewegungsvorstellung und die Bewegungsbeobachtung gehen mit Aktivierungen in neuronalen Strukturen einher, die üblicherweise mit der Bewegungsausführung in Verbindung gebracht werden und weisen auf behavioraler Ebene weitere Gemeinsamkeiten auf (Gazzola & Keysers, 2009; Héту et al., 2013). Bevor diese beiden Simulationstypen und deren neuronale Repräsentationen ausführlich dargestellt werden, werden im Folgenden zunächst die theoretischen Erklärungsansätze für die Ähnlichkeiten dieser unterschiedlichen Prozesse erläutert.

Interne Modelle

Bei der Planung und Durchführung von Willkürbewegungen besteht ein enges Zusammenspiel zwischen den sensorischen Inputs verschiedener Sinnessysteme und den efferenten Signalen, die schließlich zur Ausführung der geplanten Handlung an die Zielmuskulatur gesendet werden. Diese Abhängigkeit kann als wechselseitig bezeichnet werden. Einerseits liefern die sensorischen Inputs Informationen über den aktuellen Status des eigenen Körpers und die ihn umgebende Umwelt. Diese sind Grundlage für die Erzeugung adäquater motorischer Kommandos zum Erreichen eines Ziels. Auf der anderen Seite werden durch die Bewegungsausführung Veränderungen des eigenen Körpers und der Umwelt vorgenommen, was wiederum den darauf folgenden sensorischen Input beeinflusst. Um die motorischen Outputs und die sensorischen Inputs in Beziehung zueinander setzen zu können, dienen dem ZNS sogenannte Interne Modelle, in denen beide Faktoren berücksichtigt werden. Hier unterscheidet man zwischen dem Vorwärtsmodell und dem inversen Modell (Wolpert et al., 2012).

Im Rahmen des Vorwärtsmodells wird auf Basis des Ist-Zustands (beispielsweise aktuelle sensorische Informationen über die Position und die Geschwindigkeit des Effektors und die selbst generierten motorischen Outputs in Form einer Efferenzkopie) eine Vorhersage über den daraus resultierenden zukünftigen Zustand und die damit verbundenen Reafferenz getroffen (Wolpert, Ghahramani, & Jordan, 1995).

Das inverse Modell beschreibt den entgegengesetzten Weg. Hierbei wird auf Basis der sensorischen Inputs berechnet, welche motorischen Efferenzen notwendig sind um diesen Zustand herzustellen (Wolpert et al., 1995). Mithilfe eines solchen Modells können die motori-

schen Kommandos zum Erreichen einer gewünschten sensorischen Konsequenz bzw. eines Handlungsziels berechnet werden. Wenn beide Modelle korrekt arbeiten, sollten der Output des Vorwärtsmodells (vorhergesagtes Verhalten) und der Input des inversen Modells (gewünschtes Verhalten) identisch sein (Wolpert et al., 2012).

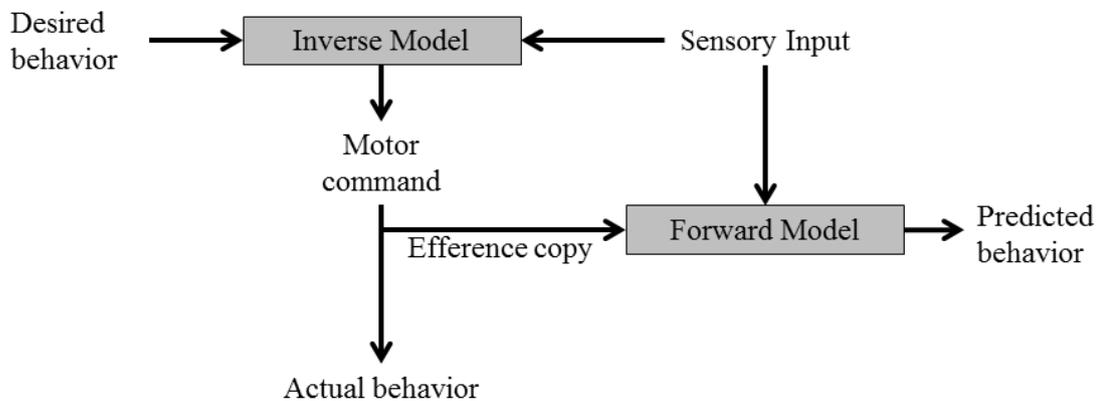


Abb. 2 Schematische und vereinfachte Darstellung des inversen Modells und des Vorwärtsmodells, abgewandelt nach Wolpert et al. (2012, S. 747).

Dieser Mechanismus kann als „*neuronaler Simulator des sich in der Umwelt bewegenden Skelettmuskelsystems*“ bezeichnet werden und „*erlaubt es dem Organismus, die Konsequenzen einer aktuellen Handlung zu betrachten, ohne sich auf sie festzulegen*“ (Wolpert et al., 2012, S. 747). Durch die Vorwegnahme der Konsequenz eines Bewegungsplans, bevor dieser realisiert wird, können in diesem Stadium bereits Fehler antizipiert werden, bevor sie auftreten. In Folge dessen kann ein alternativer Bewegungsplan ausgewählt oder der bestehende Plan an die aktuellen Gegebenheiten angepasst werden (Wolpert & Miall, 1996).

Das Vorwärtsmodell ermöglicht es zudem, Veränderungen sensorischer Inputs besser interpretieren zu können. Geht man davon aus, dass die durch die eigene Handlung generierten Veränderungen der sensorischen Informationen zuverlässig vorhergesagt werden, kann durch einen Abgleich mit den tatsächlichen sensorischen Inputs darauf geschlossen werden, welche Veränderungen durch externale Einflüsse hervorgerufen wurden (Wolpert & Miall, 1996). Durch diese Funktionen spielen Interne Modelle eine wichtige Rolle im Rahmen der theoretischen Begründung der Analogien verschiedener bewegungsbezogener Prozesse.

Simulation Theory

Einen theoretischen Erklärungsansatz für die Gemeinsamkeiten zwischen der Ausführung, Vorstellung und Beobachtung von Bewegungen bildet die Simulation Theory. Demnach

lässt sich jede menschliche Handlung in eine verborgene Stufe (covert stage) und eine offene Stufe (overt stage) unterteilen (Jeannerod, 2001). Die overt stage entspricht dabei der tatsächlichen Bewegungsausführung mit den dazugehörigen Muskelkontraktionen und den daraus resultierenden Bewegungen in den entsprechenden Gelenken. Dem zugrunde liegen die verborgenen Prozesse der covert stage, die dem äußeren Betrachter nicht ersichtlich sind. Während dieser Phase werden Repräsentationen erstellt, die das Handlungsziel, den notwendigen Weg zum Erreichen dieses Ziels, sowie eine Vorhersage der sich daraus ergebenden Konsequenzen für den Organismus und die Umwelt enthalten (Jeannerod, 2001). Grundlage hierfür sind interne Modelle. Folglich sind alle Anteile einer tatsächlichen Handlung enthalten, jedoch mit dem Unterschied, dass diese nicht final ausgeführt wird, wodurch neben den Muskelkontraktionen und Gelenkbewegungen auch die Reafferenzen ausbleiben (Jeannerod, 2004). Bevor eine Person beispielsweise nach einem Apfel greift, um diesen im Anschluss daran zu essen, wird während der covert stage eine Repräsentation des zielführenden Programms zur Ausführung der Greifbewegung erstellt und dessen Folgen antizipiert, beispielsweise die zu erwartenden Rückmeldungen der Tastsensoren in der Haut. In der overt stage wird die geplante Bewegung schließlich umgesetzt und die realen mit den antizipierten Afferenzen verglichen, um zu überprüfen ob die Ausführung erfolgreich war. Beiden Stadien können als Kontinuum verstanden werden, bei dem jede offene Handlungsausführung auch die beschriebenen verborgenen Prozesse beinhaltet, die Repräsentationen der covert stage jedoch nicht zwangsläufig in eine tatsächliche Handlung umgesetzt werden (Jeannerod, 2004). Die während der covert stage ablaufenden Prozesse werden demnach als Handlungssimulation⁴ bezeichnet.

Prozesse auf mentaler Ebene, die konkrete Handlungen beinhalten, ohne dass diese ausgeführt werden, werden im Folgenden als Simulation States (S-States) bezeichnet (Jeannerod, 2001). Hierzu werden zahlreiche Situationen gezählt, die zusätzlich in bewusste und unbewusste Prozesse unterteilt werden können. Dementsprechend sind Bewegungsvorstellungen als bewusste Prozesse einzustufen. Als unter- oder unbewusst gelten Prozesse im Zuge der Beurteilung von Handlungen oder der Beobachtung von greifbaren Objekten. Sowohl bewusst als auch unbewusst können Prozesse der Handlungsplanung und der Beobachtung von Handlungen dritter Personen ablaufen (Jeannerod, 2001). Als Überbegriff

⁴ Der in der vorliegenden Arbeit verwendete Simulationsbegriff beschränkt sich auf die Simulation eigener und fremder Bewegungen und Handlungen, sowie deren mögliche sensorische und motorische Konsequenzen. Darüber hinausgehende Funktionen, wie beispielsweise das Hineinversetzen in eine andere Person im Sinne des Nachvollziehens von dessen Meinung, Wunsch oder Emotion, um auf diese Weise sein Verhalten zu erklären oder vorherzusehen (Spaulding, 2012), sollen im Folgenden nicht behandelt und klar von den erläuterten Inhalten abgegrenzt werden.

sowohl für simulierte, als auch für real ausgeführte Handlungen wird der Begriff Action States (AS) verwendet.

Die wissenschaftliche Grundlage der Simulation Theory bilden zahlreiche Studien, die sowohl auf neuronaler als auch auf behavioraler Ebene Ähnlichkeiten zwischen der tatsächlichen Ausführung und der Simulation von Handlungen nachweisen konnten (für einen Überblick siehe Munzert, Lorey, & Zentgraf, 2009 sowie Zentgraf, Munzert, Bischoff, & Newman-Norlund, 2011). In diversen Metaanalysen konnte gezeigt werden, dass klassischerweise mit der Bewegungsausführung assoziierte Hirnareale wie der primär motorische Kortex, der sekundär motorische Kortex, der parietale Kortex und das Cerebellum ein Kernnetzwerk bilden, das auch während der Bewegungsvorstellung und -beobachtung aktiv ist (Caspers, Zilles, Laird, & Eickhoff, 2010; Héту et al., 2013; Molenberghs et al., 2012), ebenso wie bei der Prädiktion und Verbalisierung von Handlungen (Postle, McMahon, Ashton, Meredith, & de Zubicaray, 2008; Springer, Hamilton, & Cross, 2012). Ein Erklärungsansatz für gemeinsame neuronale Aktivierungsmuster während verschiedener Simulationstypen ist, dass jeweils die gleichen Bewegungsrepräsentationen genutzt werden (Shared Representations) (Grèzes & Decety, 2001; Jeannerod, 2004; Kircher et al., 2013). Dieses Prinzip der geteilten Repräsentationen für verschiedene Simulationsprozesse und die Ausführung kann auch als funktionelle Äquivalenz bezeichnet werden (Jeannerod, 2001). Demnach basieren Bewegungsvorstellungen auf den gleichen Prozessen wie die Bewegungsausführung, mit dem Unterschied, dass sie auf einer bestimmten Stufe inhibiert werden, so dass eine Ausführung verhindert wird. Dabei könnte beispielsweise die Funktion des ursprünglich rein mit der Bewegungsausführung assoziierten primär motorischen Kortex darin bestehen, die Vorstellung in ein motorisches Format zu übertragen, um sie möglichst realistisch und lebhaft erscheinen zu lassen (Jeannerod, 2004). Im Zuge der Bewegungsbeobachtung können gemeinsame Repräsentationen dazu genutzt werden, den Effekt einer fremden Handlung vorherzusagen.

Neben den beschriebenen Ähnlichkeiten gibt es auch deutliche Unterschiede zwischen den neuronalen Aktivierungsmustern der verschiedenen S-States und der Bewegungsausführung (Koehler et al., 2012; Stephan et al., 1995). Dies scheint insbesondere bei dem Vergleich zwischen simulierten und ausgeführten Handlungen plausibel, da für die Realisierung einer Bewegung in der overt stage zusätzliche Prozesse notwendig sind (Munzert et al., 2009). Weitere mögliche Gründe für Unterschiede sind das Fehlen von sensorischen Afferenzen während der Simulation (Jeannerod, 2004) sowie Aktivierungsänderungen in

Verbindung mit der Inhibition der Bewegungsausführung (Guillot, Di Rienzo, Macintyre, Moran, & Collet, 2012; Kasess et al., 2008).

Zusammengenommen kann die Simulation als ein von Vorwärtsmodellen genutzter Mechanismus zur Vorhersage sensorischer Konsequenzen bevorstehender Handlungen angesehen werden (Gallese & Sinigaglia, 2011). Ergänzen lässt sich dies durch eine Definition, die die Handlungssimulation bezeichnet als einen „*real-time process supported by sensorimotor brain regions that is impacted by myriad contextual features ranging from the social relevance of the agent or action to the observer’s prior experience with the observed action*” (Springer et al., 2012, S. 386). Diese Definition verdeutlicht, dass die Simulation, in diesem Fall die Beobachtung, stark abhängig vom Kontext und der motorischen Vorerfahrung des Beobachters ist, die sich wiederum auf die internen Modelle auswirkt.

4 Bewegungsvorstellung

Die Vorstellung von Bewegungen ist im Leistungssport seit geraumer Zeit als eine Form des mentalen Trainings etabliert und kommt zunehmend auch im Bereich der motorischen Rehabilitation neurologischer Erkrankungen zum Einsatz (Munzert, Reiser, & Zentgraf, 2014; Page, Levine, & Leonard, 2007; Seitz, 2010; Zentgraf, Naumann, & Lorey, 2011). Allerdings weichen die mit der Bewegungsvorstellung assoziierten Inhalte und Intentionen teilweise sehr stark voneinander ab. Aus diesem Grund wird der Begriff Bewegungsvorstellung (BV), wie er im weiteren Verlauf dieser Arbeit verwendet wird, zu Beginn dieses Kapitels definiert und von alternativen Formen abgegrenzt. Im Anschluss daran werden die Ähnlichkeiten der BV zur Bewegungsausführung auf behavioraler Ebene beschrieben. Schließlich werden die neuronalen Korrelate der BV ausführlich mit den Schwerpunkten somatotoper und mototoper Repräsentationen dargestellt.

Der im Folgenden verwendete Vorstellungsbegriff orientiert sich an der Definition von Zentgraf, Lorey, Reiser und Munzert (2009) in Anlehnung an Annett (1995). Demnach sind Vorstellungen „*wahrnehmungsartige Erscheinungen, die intern generiert werden und nicht direkt auf einem aktuellen Wahrnehmungsstimulus beruhen*“ (Zentgraf et al., 2009, S. 229). Diese Definition beinhaltet mehrere wichtige Aspekte. Zunächst beziehen sich die Inhalte der Vorstellung auf die Wahrnehmung. Theoretisch können alle Sinnesmodalitäten Gegenstand von Vorstellungen sein, in denen Sinneserfahrungen im Gedächtnis gespeichert sind (Farah, 1984; Kosslyn, Behrmann, & Jeannerod, 1995; Munzert & Reiser, 2003). Dabei können auch mehrere Sinnesmodalitäten gleichzeitig Gegenstand einer Vorstellung sein (Munzert et al., 2009). Die in Zusammenhang mit der Bewegungsvorstellung prominentesten Formen sind die visuelle und kinästhetische Wahrnehmung. Die Kinästhetik beschreibt das Bewegungsgefühl, also somatosensorische Empfindungen während der Ausführung. Wichtig ist, dass die Vorstellung intern generiert wird, im Gegensatz zur Wahrnehmung unabhängig von aktuellen äußeren Reizen ist und zudem willkürlich kontrolliert und aufrechterhalten werden kann (Annett, 1995; Kosslyn et al., 1995). Dass äußere Bedingungen wie beispielsweise die Körperposition trotz dessen Einfluss auf die Vorstellung haben können (Boulton & Mitra, 2013; Lorey et al., 2009) wird im späteren Verlauf dieses Kapitels deutlich.

Ein weiteres Unterscheidungsmerkmal von Bewegungsvorstellungen ist die Perspektive. Bewegungsvorstellungen aus der Innensicht bzw. der Erste-Person-Perspektive oder auch

Eigenperspektive können sowohl visuelle Informationen, vergleichbar mit dem Bild einer Helmkamera, als auch kinästhetische Informationen enthalten. Demgegenüber nimmt eine Person bei Vorstellungen aus der Aussensicht eine Beobachterposition ein, aus der sie entweder sich selbst, oder eine dritte Person beobachtet (Hardy & Callow, 1999). An diese Perspektive ist üblicherweise eine visuelle Vorstellung geknüpft. Der in dieser Arbeit verwendete Begriff der Bewegungsvorstellung, auch Motor Imagery, impliziert bewusste und willkürliche Vorstellungen aus der Innensicht mit primär kinästhetischen, aber auch visuellen Inhalten.

4.1 Behaviorale und physiologische Korrelate der Bewegungsvorstellung

Entsprechend der Simulation Theory werden während der Vorstellung und der Planung einer Bewegungsausführung die gleichen motorischen Repräsentationen genutzt (Jeannerod, 2001). Die mit dieser Theorie implizierten Ähnlichkeiten dieser beiden Prozesse, die als funktionelle Äquivalenz bezeichnet werden können, wurden auf unterschiedlichen Ebenen untersucht. Im Folgenden werden zunächst Gemeinsamkeiten und Unterschiede auf physiologischer und behavioraler Ebene dargestellt, bevor im Anschluss die mit bildgebenden Verfahren ermittelten neuronalen Korrelate der Bewegungsvorstellung erläutert werden.

Inhalte von Bewegungsvorstellungen können Einfluss auf das vegetative bzw. autonome Nervensystem haben. Folglich konnte gezeigt werden, dass während der Vorstellung von Fußbewegungen Anpassungen von Vitalfunktionen wie Herz- und Atemfrequenz stattfanden, die zudem abhängig von der simulierten Belastung waren (Decety, Jeannerod, Durozard, & Bavarel, 1993; Decety, Jeannerod, Germain, & Pastene, 1991). Dies wird von den Autoren als Hinweis auf Ähnlichkeiten zwischen der Bewegungsvorstellung und der Präparationsphase (Vorstartphase) einer Bewegung gesehen, die ebenso mit Veränderungen der Vitalfunktionen einhergeht (Decety et al., 1993).

Hinweise auf die Nutzung gemeinsamer Repräsentationen während der Bewegungsausführung und -vorstellung liefern Studien zur mentalen Chronometrie, in denen der zeitliche Verlauf beider Handlungen miteinander verglichen wurde. So konnte anhand von Gehstrecken mit unterschiedlicher Länge gezeigt werden, dass die benötigten Zeiten für deren Ausführung und deren Vorstellung beinahe identisch waren (Decety, Jeannerod, & Prablanc, 1989). Dieser Befund konnte für Gehstrecken mit unterschiedlichem Gefälle und verschiedenen Geschwindigkeiten bestätigt werden (Courtine, Papaxanthis, Gentili, &

Pozzo, 2004). Mussten die Probanden zusätzlich ein Gewicht tragen, veränderten sich nicht die Ausführungszeiten, jedoch verlängerte sich die für die Vorstellung benötigte Dauer (Decety et al., 1989). Das gleiche Phänomen konnte anhand von Zeigeaufgaben festgestellt werden (Cerritelli, Maruff, Wilson, & Currie, 2000). Zudem verlängerte sich die Bewegungsdauer für beide Prozesse, wenn die Genauigkeitsanforderungen erhöht wurden. Weitere Studien, die die Wirkung zusätzlicher Gewichte bei vorgestellten und ausgeführten Armbewegungen untersuchten, konnten diesen Zusammenhang nicht zeigen. Dementsprechend waren die gewichtsinduzierten Veränderungen der zeitlichen Verläufe in beiden Bedingungen ähnlich (Gentili, Cahouet, Ballay, & Papaxanthis, 2004; Papaxanthis, Schieppati, Gentili, & Pozzo, 2002). Die Ursachen für diese unterschiedlichen Ergebnisse können an dieser Stelle nicht aufgeklärt werden. Allen genannten Studien war gemein, dass die Vorstellungs- und Ausführungsdauer ohne zusätzliche externe Gewichte jeweils vergleichbar waren. Ähnliche Befunde konnten für weitere Bewegungen wie dem Schreiben und Pedalofahren gezeigt werden (Munzert, 2002; Papaxanthis, Pozzo, Skoura, & Schieppati, 2002).

Weitere Einflussfaktoren, die den zeitlichen Unterschied zwischen der Bewegungsvorstellung und der Bewegungsausführung vergrößern, sind die aktuelle muskuläre Ermüdung (Demougeot & Papaxanthis, 2011) und die Komplexität der Aufgabe. Deren Einfluss ist jedoch bei Experten verringert (Munzert, 2008; Reed, 2002). Ebenso kann sich hohes Alter negativ auf die zeitliche Genauigkeit der Vorstellung auswirken (Schott & Munzert, 2007; Zapparoli, Invernizzi, & Gandola, 2013). Schließlich kann die Vorstellungsdauer auch von der aktuellen Körperposition beeinflusst werden (Boulton & Mitra, 2013).

Insgesamt liefern die mithilfe der mentalen Chronometrie gewonnenen Ergebnisse deutliche Hinweise auf die gemeinsame Nutzung gleicher Repräsentationen während der Bewegungsvorstellung und -ausführung. Der Einfluss von verschiedenen Faktoren auf die Bewegungsvorstellung bekräftigt diese Annahme, wenn in diesem Zusammenhang auch teilweise größere zeitlichen Diskrepanzen zwischen den beiden Handlungen festgestellt werden konnten (Munzert et al., 2009). Eine mögliche Erklärung ist dafür, dass das fehlende afferente Feedback während der Vorstellung, das keine Anpassung während des Prozesses ermöglicht. Ein Kritikpunkt an der zeitlichen Messung der Vorstellungsdauer ist die Ungewissheit, ob die Angaben des Start- und Endpunkts durch den Probanden rein auf der Bewegungsvorstellung beruhen, oder ob alternative Strategien wie Zählen verwendet werden.

4.2 Neuronale Korrelate der Bewegungsvorstellung

Die Erforschung der Bewegungsvorstellung, insbesondere unter Verwendung bildgebender Verfahren wie der fMRT oder der PET, nahm gemessen an der Anzahl entsprechender Veröffentlichungen in den vergangenen 20 Jahren stark zu (Héту et al., 2013). So konnte inzwischen in vielen Untersuchungen gezeigt werden, dass Bewegungsvorstellungen mit Aktivierungen in motorischen und motorik-assoziierten Hirnarealen einhergehen (Decety et al., 1994; Porro et al., 1996; Stephan et al., 1995). Neben dem primär und sekundär motorischen Kortex (Lotze et al., 1999; Stephan et al., 1995) wurden vorstellungsbedingte Aktivierungen im posterioren parietalen Kortex (Hanakawa et al., 2003; Wolbers, Weiller, & Büchel, 2003) sowie im Cerebellum (Lorey et al., 2010; Lotze et al., 1999; Ryding et al., 1993) nachgewiesen. Die Daten bildgebender Verfahren sind jedoch teilweise schwer vergleichbar, da die verwendeten Aufgaben und Kontrollbedingungen häufig stark voneinander abweichen. Dieser Problematik nahmen sich Héту et al. (2013) im Rahmen einer Metaanalyse an. Hier wurde eine gemeinsame Auswertung von insgesamt 75 Veröffentlichungen in Hinblick auf Aspekte wie den Effektor, die Modalität sowie die Aufgabencharakteristik durchgeführt und jeweils untersucht, welche spezifischen Hirnareale daran beteiligt waren. Übergreifend konnte gezeigt werden, dass sich das während der Bewegungsvorstellung aktivierte neuronale Netzwerk aus Arealen des Frontallappens (IFG, MFG⁵, PMC, SMA), des Parietallappens (SPL, IPL) sowie subkortikaler Regionen (Thalamus, Putamen) und dem Cerebellum (Vermis, Lobulus VI) zusammensetzt.

Primär motorischer Kortex

Sehr kontrovers wird die Beteiligung des primär motorischen Kortex an den Prozessen der Bewegungsvorstellung diskutiert (Héту et al., 2013; Lotze & Halsband, 2006). Eine Reihe von Untersuchungen konnte diese mithilfe unterschiedlicher Methoden, Aufgaben und Probandengruppen nachweisen (für eine Übersicht, siehe Munzert et al., 2009). Die gemessenen Aktivierungen während der Vorstellung waren im Vergleich zu denen der Ausführung der gleichen Bewegung geringer ausgeprägt (Lacourse, Orr, Cramer, & Cohen, 2005; Lotze et al., 1999; Porro et al., 1996) und unterschieden sich teilweise bezüglich der Lokalisation (Sharma, Jones, Carpenter, & Baron, 2008). Die bereits beschriebene Metaanalyse von Héту et al. (2013) kam jedoch zu dem Ergebnis, dass von den 122 Experimenten, die in deren Analyse eingingen, in nur 22 Fällen (18 %) eine Aktivierung des BA4 im Rahmen der Bewegungsvorstellung gezeigt werden konnte. Ein Grund für dieses deut-

⁵ mittlerer Gyrus frontalis

liche Ergebnis könnte methodisch bedingt sein, da die einbezogenen Untersuchungen ausschließlich fMRT und PET verwendeten. Vor dem Hintergrund, dass das BA4 insbesondere im initialen Stadium an der Bewegungsvorstellung beteiligt ist (Dechent, Merboldt, & Frahm, 2004; Johnson, 2002) könnte das vergleichsweise geringe zeitliche Auflösungsvermögen dieser beiden Verfahren dazu führen, dass die durch Inhibitionsprozesse verkürzten Aktivierungen nicht sichtbar werden. Dies könnte zudem Unterschiede zu Studienergebnissen unter Verwendung der höher auflösenden TMS erklären, in denen die Beteiligung des BA4 an der Vorstellung konsistent nachgewiesen werden konnte (Pelgrims, Michaux, Olivier, & Andres, 2011). Außerdem wurden für die Metaanalyse ausschließlich Whole-head-Ergebnisse verwendet, was zu einer geringeren Sensitivität für die vergleichsweise geringeren Aktivierungen während der Vorstellung geführt haben könnte (Hétu et al., 2013). Weitere mögliche Ursachen für die inkonsistenten Studienergebnisse könnten darin liegen, dass die Vorstellungsmodalität, deren Einfluss auf die neuronale Aktivierung mehrfach nachgewiesen werden konnte, nicht kontrolliert wurde (Guillot et al., 2009; Lorey et al., 2009). Demnach führte die Vorstellung kinästhetischer Inhalte zu einer gesteigerten Aktivierung im BA4 (Binkofski et al., 2000; Solodkin, Hlustik, Chen, & Small, 2004).

An dieser Stelle kann diese Kontroverse nicht geklärt werden. Es lässt sich jedoch festhalten, dass der primär motorische Kortex in Zusammenhang mit der Bewegungsvorstellung von Bedeutung zu sein scheint. Alternativ zu einer exekutiven Funktion könnte diese Bedeutung in der räumlichen Kodierung der Vorstellungsinhalte liegen (Sharma et al., 2008).

Sekundär motorischer Kortex

Den prämotorischen Arealen werden im Rahmen der Bewegungsausführung Funktionen in Zusammenhang mit der Auswahl, Planung und Kontrolle von Willkürbewegungen zugesprochen (Nachev et al., 2008). Insbesondere mit deren Funktion bei der Bewegungsplanung kann begründet werden, dass sie für die Bewegungsvorstellung von zentraler Bedeutung sind. So konnten Aktivierungen im SMA und im PMC während der Bewegungsvorstellung konsistent in einer Vielzahl von Studien nachgewiesen werden (Ehrsson et al., 2003; Hanakawa et al., 2003; Roth et al., 1996). In Bezug auf die funktionelle Äquivalenz zur Bewegungsausführung zeigten sich in den prämotorischen Arealen zwar große Überlappungen der Repräsentationen, jedoch konnten auch Unterschiede gezeigt werden (Burianová, Marstaller, & Sowman, 2013; Gerardin et al., 2000; Stephan et al., 1995). An der Bewegungsvorstellung sind sowohl prä-SMA, als auch SMA proper beteiligt. Im Ver-

gleich zur Bewegungsausführung konnte jedoch gezeigt werden, dass während der Vorstellung der posterior-rostrale Anteil des SMA involviert war, während der caudo-ventrale Anteil im Zuge der Ausführung aktiviert war (Gerardin et al., 2000; Stephan et al., 1995). Deutliche Überlappungen der neuronalen Repräsentationen vorgestellter und ausgeführter Bewegungen konnten auch im dPMC gezeigt werden (Stephan et al., 1995). Darüber hinaus konnten im dPMC und im vPMC spezifische Aktivierungen der Vorstellung gegenüber der Ausführung nachgewiesen werden (Burianová et al., 2013; Gerardin et al., 2000). Eine mögliche Erklärung für die Aktivierungsunterschiede zwischen beiden Prozessen könnte darin liegen, dass spezifische Neuronen der prämotorischen Areale an der Inhibierung des primär motorischen Kortex beteiligt sind, um die Ausführung der geplanten Bewegung zu verhindern (Burianová et al., 2013; Kasess et al., 2008). Insgesamt verdeutlichen die dargestellten Studienergebnisse, dass die prämotorischen Areale konsistent an Prozessen der Bewegungsvorstellung beteiligt sind. Neben Überlappungen weisen entsprechende Repräsentationen jedoch auch Unterschiede zu denen der Bewegungsausführung auf (Munzert et al., 2009; Stippich et al., 2002).

Posteriorer parietaler Kortex

Wie bereits für die Bewegungsausführung beschrieben, steht die Rolle des posterioren parietalen Kortex auch im Rahmen der Bewegungsvorstellung in Zusammenhang mit räumlichen Aspekten der Bewegung. Demnach konnten erhöhte Aktivierungen im SPL und im IPL in Abhängigkeit von steigenden räumlichen Anforderungen gefunden werden (Stephan et al., 1995; Wolbers et al., 2003). Insbesondere der SPL scheint dabei durch seine Verbindungen zum prämotorischen Kortex von großer Bedeutung zu sein (Rizzolatti, Luppino, & Matelli, 1998). Beispielsweise belegen die Ergebnisse einer Studie von Lorey et al. (2010) einen Aktivierungsanstieg im anterioren SPL in Abhängigkeit von einer Verkleinerung der Zielgebiete bei vorgestellten Zeigebewegungen. Zahlreiche weitere Untersuchungen konnten darüber hinaus zeigen, dass vorstellungsinduzierte Aktivierungen im SPL beider Hemisphären größer waren als die der entsprechenden Bewegungsausführung (Gerardin et al., 2000; Hanakawa et al., 2003; Kuhtz-Buschbeck, Mahnkopf, Holzknecht, Ulmer, & Jansen, 2003). Neben den räumlichen Anforderungen gibt es Hinweise darauf, dass der PPC insbesondere an der Vorstellung bilateraler Handbewegungen beteiligt ist (Fleming, Stinear, & Byblow, 2010; Nair, Purcott, Fuchs, Steinberg, & Kelso, 2003).

Binkofski et al. (2000) verglichen in einer Studie die Repräsentationen kinästhetischer und visueller Vorstellungen einfacher Handbewegungen miteinander. Dabei stellten sie fest,

dass kinästhetische Vorstellungen im anterioren IPS repräsentiert waren und visuelle Vorstellungen im posterioren Bereich des IPS. Zudem konnte gezeigt werden, dass der kontralaterale IPL bei Vorstellungen aus der Eigenperspektive im Vergleich zur Fremdperspektive stärker aktiviert war (Lorey et al., 2009). Die Ergebnisse einer parametrischen fMRT-Studie belegen außerdem, dass die Aktivierung des linken parietalen Kortex auch abhängig von der Lebendigkeit der Vorstellung ist (Lorey et al., 2011).

Die Beteiligung des PPC an Vorstellungsprozessen konnte entsprechend der dargestellten Studien konsistent nachgewiesen werden. Dabei sind der SPL und der IPL speziell bei kinästhetischen Vorstellungen mit räumlichen Genauigkeitsanforderungen aktiviert.

Cerebellum

Die Beteiligung des Cerebellums konnte sowohl für die Vorstellung einfacher Handbewegungen (Decety et al., 1994), aber auch komplexer Ganzkörperbewegungen wie beispielsweise Tennisschläge (Decety, Ryding, Stenberg, & Ingvar, 1990), gymnastische Bewegungen (Munzert, Zentgraf, Stark, & Vaitl, 2008) oder verschiedene Fortbewegungsarten (Jahn et al., 2004) nachgewiesen werden. Vorstellungsrepräsentationen einfacher und komplexer Bewegungen waren dabei im posterioren Bereich des Cerebellums lokalisiert (Hanakawa, Dimyan, & Hallett, 2008; Lotze et al., 1999; Ryding et al., 1993). Im Gegenzug sank die Aktivierung in der anterioren Region, was mit dem Fehlen afferenter Informationen während der Vorstellung begründet werden kann (Lotze & Halsband, 2006). Allgemein ist das Cerebellum insbesondere in kinästhetische Bewegungsvorstellungen involviert (Naito et al., 2002). Lotze et al. (1999) konnten am Beispiel von sequenziellen Fingerbewegungen zeigen, dass die mit der Vorstellung verbundene Aktivierung im ipsilateralen Cerebellum größer als die während der Ausführung war und vergleichsweise weiter dorso-lateral im Lobulus VII lag. Diese Unterschiede zwischen den Repräsentationen beider Prozesse können damit erklärt werden, dass das Cerebellum neben dem SMA eine Schlüsselrolle bei der Inhibition des motorischen Outputs während der Bewegungsvorstellung hat (Guillot et al., 2012).

Weitere Hinweise auf die Bedeutung des Kleinhirns im Rahmen der Bewegungsvorstellung liefern Läsionsstudien, die zeigen konnten, dass entsprechende Schädigungen mit einem Defizit der Vorstellungsfähigkeit einhergingen (Battaglia et al., 2006). Nach einem Kleinhirnfarkt zeigten Patienten bei sequenziellen Fingerbewegungen neben einer verlangsamten Ausführung auch eine verlängerte Vorstellungsdauer (González, Rodríguez, Ramirez, & Sabaté, 2005). Unabhängig von strukturellen Schädigungen haben sowohl die

Vorstellungsfähigkeit, als auch das Experteniveau bezüglich einer spezifischen Bewegung Einfluss auf die Beteiligung des Kleinhirns an dessen Vorstellung. Demnach ist das Cerebellum bei Personen mit einer schlechten Vorstellungsfähigkeit stärker aktiviert als bei Personen mit einer guten Vorstellungsfähigkeit (Guillot et al., 2008). Ähnliche Ergebnisse konnten für Golfspieler gezeigt werden, bei denen steigende Expertise mit sinkenden Aktivierungsniveaus im SMA und im Cerebellum einhergingen (Ross & Tkach, 2003). Eine mögliche Begründung für dieses Verhältnis ist die Rolle des Cerebellums beim Lernen neuer Bewegungssequenzen und eine weniger effiziente kortikale Rekrutierung bei schlechter beherrschten Fertigkeiten (Guillot et al., 2008). Hinweise für diese These liefert eine Studie von Lacourse et al. (2004) die neuroplastische Veränderungen im Kleinhirn als Folge eines Vorstellungstrainings zeigen konnte.

Weitere Studien konnten die Beteiligung des Cerebellums an Vorstellungsprozessen in Abhängigkeit von den Genauigkeitsanforderungen (Lorey et al., 2010) und in Zusammenhang mit der Verwendung von Werkzeugen belegen (Higuchi, Imamizu, & Kawato, 2007).

Einflussfaktoren

Die neuronale Aktivierung während der Bewegungsvorstellung wird von verschiedenen Faktoren beeinflusst. Eine dieser Einflussgrößen ist die aktuelle Position des Effektors während der Vorstellung. Ist diese kompatibel zur vorgestellten Bewegung, hat dies einen positiven Einfluss auf die kortikale Erregbarkeit im BA4 (Vargas et al., 2004). Ebenso konnte in diesem Zusammenhang eine erhöhte Aktivierung im kontralateralen IPL gezeigt werden, jedoch nur in Kombination mit der Vorstellung kinästhetischer Inhalte aus der Eigenperspektive (Lorey et al., 2009). Die Vorstellung des Bewegungsgefühls wirkt sich zudem steigernd auf die Aktivierung im BA4 und im dPMC aus, während der vPMC an rein visuellen Vorstellungen beteiligt ist (Binkofski et al., 2000; Solodkin et al., 2004). Lorey et al. (2011) konnten einen Zusammenhang zwischen der subjektiv empfunden Lebendigkeit einzelner Bewegungsvorstellungen und erhöhten Aktivierungen im BA4, PMC, PPC und im Cerebellum zeigen.

Ein weiterer Einflussfaktor ist die Seite des Effektors, also ob beispielsweise eine Bewegung in der Vorstellung mit der linken oder der rechten Hand durchgeführt wird. Diese Lateralität beschränkt sich auf das kontralaterale BA4 und ist vergleichsweise schwächer ausgeprägt als bei der Ausführung (Munzert et al., 2009; Sharma et al., 2008; Stinear, Fleming, & Byblow, 2006; Szameitat, Shen, & Sterr, 2007). Das Prinzip der Lateralität von Repräsentationen beschreibt zwar auch eine Abhängigkeit vom Effektor, wird jedoch getrennt von der Effektorspezifität bzw. Somatotopie untersucht und diskutiert.

4.3 Effektorspezifität der Repräsentationen vorgestellter Bewegungen

Die bisherigen Darstellungen dieses Kapitels verdeutlichten Ähnlichkeiten der Bewegungsvorstellung und -ausführung sowohl auf behavioraler, als auch auf neurophysiologischer Ebene. Diese können als Belege für die Nutzung gemeinsamer Repräsentationen während der beiden Prozesse gesehen werden. Wie in Kap. 2.2.1 dargestellt, sind in Zusammenhang mit der Bewegungsausführung insbesondere im primär motorischen Kortex, aber auch im sekundär motorischen Kortex und im Cerebellum, effektorspezifische Repräsentationen nachweisbar. Geht man davon aus, dass zur Vorstellung einer Bewegung die gleichen Repräsentationen wie zu dessen Ausführung genutzt werden, kann erwartet werden, dass die Vorstellung von Willkürbewegungen verschiedener Körperteile mit den gleichen effektorspezifischen Aktivierungsmustern in den entsprechenden Arealen einhergeht, wie dessen Ausführung (Ehrsson et al., 2003). Dieser Fragestellung haben sich bisher nur wenige Studien angenommen, die im Folgenden ausführlicher dargestellt werden.

Die erste Untersuchung somatotoper Repräsentationen im Rahmen der Bewegungsvorstellung wurde von Stippich et al. (2002) veröffentlicht. An der fMRT-Studie nahmen 14 Versuchspersonen teil, die während der Messung alternierende Bewegungen mit der Zunge (auf und ab), den Fingern (Opposition) und den Zehen (Extension und Flexion) ausführen, oder sich deren Ausführung aus der Eigenperspektive vorstellen sollten. Dem eigentlichen Experiment im Kernspintomographen ging eine einstündige Trainingsphase voran, in der die verschiedenen Bedingungen geübt wurden. Die durch Kontraste mit einer Ruhebedingung gewonnenen Ergebnisse zeigten bilaterale somatotop organisierte Aktivierungsmuster im primär sensomotorischen Kortex für die Vorstellung und Ausführung. Entsprechend des motorischen Homunculus (Penfield & Rasmussen, 1950) lag die Repräsentation der Zunge am weitesten caudal, cranial davon die Hand und schließlich die Zehen im Bereich der Mantelkante. Zwar überlappten sich die Aktivierungsgebiete beider Prozesse, jedoch waren sie nicht identisch. Die Repräsentationen der Vorstellung lagen rostral der Ausführung und die gemessenen Veränderungen des BOLD-Signals waren vergleichsweise geringer. Bezüglich der Ergebnisse ist zu beachten, dass sich die Auswertung auf den sensomotorischen Kortex bzw. die Region des Sulcus centralis beschränkte. Für diesen Bereich konnte jedoch eine somatotope Organisation vorstellungsinduzierter Aktivierungen gezeigt werden.

Ehrsson et al. (2003) führten eine fMRT-Studie mit einem ähnlichen Design durch, bezogen jedoch den gesamten cerebralen Kortex in die Auswertung ein. Im Anschluss an eine

zehnminütige Trainingsphase führten die Versuchspersonen im Scanner Bewegungen mit der Zunge (links und rechts), den Fingern oder den Zehen (jeweils Extension und Flexion) aus bzw. stellten sich deren Ausführung aus der Eigenperspektive vor. Um somatotopische Repräsentationen zu ermitteln wurden in dieser Studie jeweils die Bedingungen mit verschiedenen Effektoren miteinander kontrastiert (z.B. *Vorstellung Hand* > *Vorstellung Fuß* + *Vorstellung Zunge*). Diese Form der Auswertung hatte gegenüber der Kontrastierung mit einer Ruhebedingung den Vorteil, dass allgemein auf Vorstellungsprozessen basierende Aktivierungen herausgerechnet wurden, so dass die berechneten Ergebnisse alleine auf den verwendeten Effektor zurückzuführen waren. Trotz dieser im Vergleich zu der Studie von Stippich et al. (2002) konservativeren Herangehensweise konnten somatotopische Repräsentationen für die Bewegungsvorstellung gezeigt werden. Diese umfassten das BA4, sowie das SMA und den dPMC und ähnelten sehr stark dem in Zusammenhang mit der Ausführung gemessenen Aktivierungsmuster. Im Vergleich zum primär motorischen Kortex war das somatotopische Muster in den prämotorischen Arealen jedoch weniger ausgeprägt. Die Untersuchungsergebnisse von Ehrsson et al. (2003) bestätigten die Befunde von Stippich et al. (2002) und erweiterten sie durch Einbeziehung des gesamten cerebralen Cortex in die Auswertung. Dabei wurden cytoarchitektonische Karten verwendet, die eine genauere räumliche Zuordnung der Aktivierungen ermöglichten. Zudem waren die berechneten Kontraste mit den jeweils anderen Effektoren besser geeignet, um effektorspezifische Repräsentationen zu ermitteln. Ein möglicher Kritikpunkt ist die vergleichsweise kleine Stichprobe von sieben Versuchspersonen.

Während die bisher vorgestellten Studien zu somatotopischen Vorstellungsrepräsentationen nur isolierte Bewegungen einzelner Effektoren verwendeten, untersuchten Szameitat et al. (2007) diese Thematik anhand von komplexen Alltagsbewegungen. Dabei verglichen sie die neuronale Aktivierung während der Vorstellung von Bewegungen der oberen Extremitäten, wie dem Essen mit Messer und Gabel oder dem Binden von Schuhen, mit der von vorgestellten Ganzkörperbewegungen wie dem Schwimmen oder Laufen. Die Bewegungen der oberen Extremitäten wurden mit den Ganzkörperbewegungen kontrastiert und umgekehrt. Die Ergebnisse zeigten eine somatotopische Organisation im primär motorischen und sensorischen Kortex, bei der die oberen Extremitäten inferior repräsentiert waren und die Ganzkörperbewegungen superior und medial davon lagen. Während beider Bewegungskategorien war zudem der IPS aktiviert, jedoch in Zusammenhang mit den Oberkörperbewegungen rechts und den Ganzkörperbewegungen links. Starke Überlappungen beider Kategorien konnten für die lateralen und medialen prämotorischen Anteile, sowie für den SPL

und den IPL gezeigt werden. Insgesamt liefern die Ergebnisse Hinweise darauf, dass für die Vorstellung von komplexen Alltagsbewegungen und von einfachen Finger- und Fußbewegungen ein vergleichbares kortikales Netzwerk genutzt wird und entsprechende Repräsentationen zudem somatotop organisiert sind. Allerdings sind diese Befunde unter dem Vorbehalt zu betrachten, dass die Vorstellungsinhalte nicht standardisiert wurden und jede Kategorie sieben verschiedene Aufgaben enthielt, deren spezifische Einflüsse auf das Gesamtergebnis nicht überprüft wurden. Vor diesem Hintergrund ist die Systematik der Ergebnisse jedoch bemerkenswert.

Die Ergebnisse der dargestellten fMRT-Studien deuten auf effektorspezifische Repräsentationen im Rahmen der Bewegungsvorstellung hin. Dies gilt insbesondere für den primär motorischen Kortex, und eingeschränkt auch für die prämotorischen Areale. Das Cerebellum wurde in keine der Auswertungen einbezogen. Es muss berücksichtigt werden, dass die wenigen Experimente entweder methodische Mängel aufwiesen (Stippich et al., 2002; Szameitat et al., 2007) oder lediglich eine kleine Stichprobe untersuchten (Ehrsson et al., 2003). Zudem kann keine Aussage über den Einfluss der Eigenschaften der vorgestellten Bewegungen auf die entsprechenden Repräsentationen getroffen werden. Im folgenden Abschnitt werden daher Studien beschrieben, die den Einfluss spezifischer Bewegungsparameter auf die neuronale Aktivierung während der Vorstellung untersuchten.

4.4 Bewegungsspezifität der Repräsentationen vorgestellter Bewegungen

Wie in Kap. 2.2.2 beschrieben wurde, konnte in verschiedenen Untersuchungen gezeigt werden, dass bereits im Stadium der Bewegungsplanung bewegungsspezifische Parameter wie die Geschwindigkeit, die Kraft, die Richtung oder das räumliche Ziel in den prämotorischen Kortexarealen, im primär motorischen Kortex sowie im PPC und im Cerebellum repräsentiert werden. Folgt man der Argumentation von Jeannerod (2004), dass für Handlungssimulationen die gleichen Repräsentationen wie für die Bewegungsausführung genutzt werden mit dem Unterschied, dass die Bewegung nicht real umgesetzt wird, sollten auch während der Vorstellung einer Bewegung kinematische Parameter auf neuronaler Ebene kodiert werden. Diese theoretische Annahme wurde in verschiedenen Studien untersucht, deren Ergebnisse im Folgenden dargestellt werden.

In verschiedenen EEG-Studien wurden Signalveränderungen im BA4 und im BA6 in Abhängigkeit von der Vorstellung unterschiedlicher Kraftgrade für Fuß- und Handbewegungen festgestellt (do Nascimento et al., 2006; Fu et al., 2014; Romero, Lacourse, Lawrence,

Schandler, & Cohen, 2000). Zudem konnte eine gesteigerte kortikospinale Erregbarkeit in Verbindung mit der Vorstellung repetitiver Fingerbewegungen mit erhöhtem Kraftaufwand gezeigt werden (Helm, Marinovic, Krüger, Munzert, & Riek, 2015). Darüber hinaus wirkte sich die Form einer vorgestellten maximalen Kontraktion (exzentrisch vs. konzentrisch) auf das mithilfe funktioneller Magnetresonanztomographie gemessene Aktivierungsmuster aus (Olsson & Hedlund, 2012). Demnach konnten für konzentrische Kontraktionen vergleichsweise höhere Aktivierungen im BA4, im BA6 und im Cerebellum gezeigt werden, während exzentrische Kontraktionen mit einer Mehraktivierung im BA44 einhergingen. Die Autoren erklären diese Unterschiede mit erhöhten Anforderungen an die Kraftregulation in der exzentrischen Phase. Unabhängig davon verdeutlichen diese Ergebnisse, dass der Parameter Kraft im Rahmen der Bewegungsvorstellung bereits sehr spezifisch repräsentiert wird.

Neben der Kraft gibt es auch Hinweise darauf, dass die Bewegungsgeschwindigkeit sowie der Verlauf und die Endposition von Gelenkwinkeln während der Vorstellung repräsentiert werden (Gu, do Nascimento, Lucas, & Farina, 2009; Gu, Dremstrup, & Farina, 2009; Sauvage et al., 2013; Truccolo, Friebs, Donoghue, & Hochberg, 2008). Beispielsweise konnten für schnelle sequenzielle Extensions- und Flexionsbewegungen des Fußes im Vergleich zu langsamen Bewegungen, höhere Aktivierungen im sensomotorischen Kortex, sowie im anterioren Vermis und den Lobuli VI-VIII des Cerebellums gemessen werden (Sauvage et al., 2013).

Lorey et al. (2010) konnten zudem zeigen, dass steigende Genauigkeitsanforderungen vorgestellter Bewegungen mit einer Veränderung des neuronalen Aktivierungsmusters einhergingen. Demnach führte eine Verkleinerung der Zielbereiche bei einer vorgestellten Fingertappingaufgabe zu erhöhten Aktivierungen im anterioren SPL und im anterioren Cerebellum. Eine gesteigerte Komplexität vorgestellter Handbewegungen wirkt sich zudem steigernd auf die kortikospinale Erregbarkeit im primär motorischen Kortex aus (Roosink & Zijdwind, 2010). Zusätzlich konnten erhöhte Aktivierungen für komplexe gegenüber einfachen Fingerbewegungen im dPMC, im IPS und im Cerebellum gezeigt werden (Kuhtz-Buschbeck et al., 2003). In Zusammenhang mit Werkzeuggebrauch im Rahmen der Bewegungsvorstellung konnten sensible Regionen im PPC und im Cerebellum nachgewiesen werden (Higuchi et al., 2007; Vingerhoets et al., 2009).

Fazit

Wie bereits für die Bewegungsausführung beschrieben, konnte auch für die Vorstellung von Bewegungen gezeigt werden, dass entsprechende Repräsentationen sowohl in Abhängigkeit vom verwendeten Effektor, als auch von der Bewegungsaufgabe organisiert sind. Dementsprechend konnten somatotope Aktivierungsmuster im primär und sekundär motorischen Kortex gezeigt werden, jedoch nicht im parietalen Kortex. Während das Cerebellum in keine der Studien zur Somatotopie einbezogen wurde, konnten dort Repräsentationen bewegungsspezifischer Merkmale wie der Kraft, der Geschwindigkeit oder der Genauigkeitsanforderungen gefunden werden. Die Kraft und Geschwindigkeit werden auch in den primär und prämotorischen Arealen repräsentiert und der posteriore parietale Kortex ist an der Vorstellung von komplexen und präzisen Bewegungen beteiligt. Allerdings weisen die zugrunde liegenden Studien zur Somatotopie überwiegend methodische Mängel auf. Zudem steht eine systematische Untersuchung von Vorstellungsrepräsentationen verschiedenartiger Bewegungen noch aus.

5 Bewegungsbeobachtung

Die Beobachtung von Bewegungen ist ständiger Bestandteil unseres alltäglichen Lebens und erfüllt in diesem Zusammenhang verschiedene Funktionen. Beispielsweise können auf Grundlage visueller Bewegungsinformationen zukünftige Handlungen bzw. deren Effekte vorhergesagt werden (Springer et al., 2012). Dies ist sowohl von Bedeutung wenn man in einer Fußgängerzone einer entgegenkommenden Person ausweichen möchte als auch beim Sport, wenn beispielsweise beim Tennis möglichst frühzeitig erkannt werden muss, wo der nächste Schlag des Gegners landen wird, um sich daran angepasst zu positionieren. Eine weitere Funktion ist die Reproduktion der beobachteten Bewegung oder des Effekts, der durch sie erzielt wurde (Iacoboni, 2009). Dies wird als Imitation bezeichnet und kann dazu genutzt werden, neue Bewegungen zu lernen oder zu verbessern. Eine zusätzliche Möglichkeit liegt in der Interaktion mit anderen Menschen (Bekkering et al., 2009). Auf Basis der beobachteten Bewegung kann mit einer motorischen Antwort reagiert oder diese angepasst werden, um eine gemeinsame Handlung zu optimieren, wie beispielsweise beim Tanzen (Zentgraf, Munzert, Bischoff, & Newman-Norlund, 2011). Auf neurophysiologischer Basis können diese Funktionen damit begründet werden, dass während der Beobachtung biologischer Bewegungen Hirnstrukturen aktiviert werden, die auch an deren Ausführung beteiligt sind (siehe Kap. 5.1). Dies kann als internale Simulation der beobachteten Bewegung interpretiert werden (Jeannerod, 2001) (siehe Kap. 3). Die entsprechenden Eigenschaften versucht man sich im Rahmen des Lernens von sportlichen Bewegungen sowie bei der motorischen Rehabilitation neurologischer Erkrankungen zunutze zu machen (Hodges & Williams, 2007; Sale & Franceschini, 2012).

Der in dieser Arbeit verwendete Begriff der Bewegungsbeobachtung (auch Action Observation) impliziert biologische bzw. menschliche Bewegungen, die die Manipulation von Objekten beinhalten können (Campioni & Gentilucci, 2011; Di Dio et al., 2013). Im folgenden Kapitel werden die zugrundeliegenden neuronalen Korrelate bzw. die als Action Observation Network (AON) bezeichneten Hirnareale, die an Prozessen der Bewegungsbeobachtung beteiligt sind, detailliert erläutert. In diesem Zusammenhang spielen Spiegelneuronen (SN) eine wichtige Rolle. Dabei beeinflussen verschiedene Faktoren die neuronale Aktivierung während der Beobachtung, wie zum Beispiel die eingenommene Perspektive oder die Intention, mit der sie durchgeführt wird. Schließlich werden die Organisati-

onsprinzipien der Bewegungsrepräsentationen in Zusammenhang mit der Beobachtung mit den Schwerpunkten der Somatotopie und Mototopie dargestellt.

5.1 Neuronale Korrelate der Bewegungsbeobachtung

An neuronalen Verarbeitungsprozessen im Rahmen der Bewegungsbeobachtung ist ein Netzwerk beteiligt, das unter anderem motorische und motorik-assoziierte Hirnareale umfasst und als Action Observation Network bezeichnet wird. Es enthält Areale, in denen Spiegelneuronen vermutet werden. Diese wurden im Rahmen von Einzelzelleitungen bei Primaten entdeckt und zeichnen sich dadurch aus, dass sie sowohl während der Ausführung einer zielgerichteten Handlung aktiv sind als auch während der Beobachtung eines anderen Individuums bei der Ausführung der gleichen Handlung (Gallese, Fadiga, Fogassi, & Rizzolatti, 1996; Rizzolatti, Fadiga, Gallese, & Fogassi, 1996; Rizzolatti, 2005).

Bei Primaten wurden SN im Areal F5, das als homolog zum BA44 und dem angrenzenden vPMC beim Menschen gesehen werden kann, sowie im IPL, im IPS und im dPMC gefunden (Fogassi et al., 2005; Kilner & Lemon, 2013; Rizzolatti & Craighero, 2004; Rizzolatti, Fogassi, & Gallese, 2001). Die Hirnareale, für die Spiegelneuronen nachgewiesen werden konnten, werden demnach als Spiegelneuronensystem (SNS) bezeichnet. Hier konnte gezeigt werden, dass die Spiegelneuronen im F5 auf die Beobachtung gleicher Handlungen in ähnlicher Weise reagierten, unabhängig davon, mit welchem Effektor diese ausgeführt wurden (Casile, Caggiano, & Ferrari, 2011; Rizzolatti et al., 2001). Voraussetzung dafür war allerdings die Interaktion eines biologischen Effektors mit einem Objekt (Rizzolatti & Craighero, 2004). Wurde lediglich der Effektor oder das Objekt dargestellt, führte dies zu einer verminderten bzw. zu keiner Veränderung der neuronalen Aktivität (Casile et al., 2011). Für Neuronen im IPL konnte bei Primaten gezeigt werden, dass sie unterschiedlich auf die Beobachtung gleicher Bewegungen reagierten, wenn diese in Zusammenhang mit verschiedenen Handlungen bzw. Zielen standen. Demnach werden SN im IPL mit dem Erkennen der Intention einer beobachteten Bewegung in Verbindung gebracht (Fogassi et al., 2005). Neben dem beschriebenen SNS gibt es Hinweise auf Neuronen mit ähnlichen Eigenschaften im primär motorischen Kortex, die allerdings lediglich im Rahmen von Trainingsstudien gezeigt werden konnten und daher nicht als SN bezeichnet werden (Dushanova & Donoghue, 2010; für einen Überblick, siehe Kilner & Lemon, 2013).

Während das Vorkommen von Spiegelneuronen bei Primaten als gesichert gilt, ist deren Existenz beim Menschen Gegenstand einer kontroversen Debatte (Buccino et al., 2001; Dinstein, Hasson, Rubin, & Heeger, 2007; Lingnau, Gesierich, & Caramazza, 2009;

Molenberghs et al., 2012; Rizzolatti & Craighero, 2004). Dies ist auch dadurch bedingt, dass Einzelzellableitungen aus ethischen Gründen nur bei Patientengruppen mit medizinischer Indikation durchgeführt werden dürfen, für eine direkte Evidenz von SN jedoch notwendig sind (Kilner & Lemon, 2013). Die einzige Studie, die dieses Kriterium erfüllt, wurde bei Epilepsiepatienten im Rahmen präoperativer Untersuchungen durchgeführt (Mukamel, Ekstrom, Kaplan, Iacoboni, & Fried, 2010). Für bestimmte Neuronen im SMA konnte dabei nachgewiesen werden, dass diese sowohl während der Beobachtung als auch während der Durchführung von Greifbewegungen erregt waren. Die bei Primaten in Bezug auf SN am besten untersuchten prämotorischen und parietalen Areale (F5 bzw. BA44/vPMC und IPL) wurden im Rahmen dieser Studie jedoch nicht berücksichtigt. Insgesamt steht der eindeutige Nachweis von SN beim Menschen noch aus.

Unabhängig von der Existenz von Spiegelneuronen konnten beim Menschen Ähnlichkeiten der kortikalen Aktivierungsmuster während der Bewegungsausführung und -beobachtung umfassend belegt werden. Im Rahmen von TMS-Studien konnte gezeigt werden, dass die Beobachtung zielgerichteter Handlungen zu spezifischen Aktivitätsveränderungen in kortiko-kortikalen Netzen des motorischen Systems führte und insbesondere der vPMC dabei eine wichtige Rolle spielt (Avenanti, Bolognini, Maravita, & Aglioti, 2007; Koch et al., 2010). Zudem wurde während der Beobachtung eine gesteigerte Erregbarkeit des BA4 festgestellt (Clark, Tremblay, & Ste-Marie, 2004; Fadiga & Fogassi, 1995), deren zeitlicher Verlauf ähnlich dem während der Bewegungsausführung war (Montagna, Cerri, Borroni, & Baldissera, 2005). In einer von Koehler et al. (2012) durchgeführten Untersuchung wurden mithilfe der funktionellen Nahinfrarotspektroskopie (fNIRS) während der Durchführung und der Beobachtung von Alltagsbewegungen ähnliche Aktivierungen im IPL gefunden.

Die in diesem Zusammenhang am häufigsten verwendete Methode ist die fMRT, mit der beim Menschen während der Bewegungsbeobachtung Aktivierungen im BA44, im vPMC und im IPL gemessen wurden und damit in Arealen, in denen bei Primaten SN nachgewiesen werden konnten (für eine Übersicht, siehe Kilner & Lemon, 2013 und Rizzolatti & Craighero, 2004). Gazzola & Keysers (2009) fanden beispielsweise auf Einzelpersonenebene Voxel, die sowohl während der Bewegungsbeobachtung, als auch während der -ausführung aktiviert waren, und zwar im vPMC, BA44, dPMC, SMA, IPL, SPL und im Cerebellum. Dinstein et al. (2007) konnten Aktivierungen für beide Prozesse im vPMC und im IPS nachweisen. Wie bereits in Zusammenhang mit Untersuchungen bei Primaten für den IPL beschrieben (Fogassi et al., 2005), konnte auch für Menschen gezeigt werden,

dass die Beobachtung gleicher Bewegungen in unterschiedlichen Zusammenhängen zu Aktivierungsunterschieden führte, allerdings im inferioren frontalen Gyrus (IFG), zu dem auch das BA44 gerechnet wird. Diese können als Repräsentation der Intention einer Handlung interpretiert werden (Iacoboni et al., 2005). Neben dem IFG wird auch dem IPS diesbezüglich eine wichtige Rolle zugeschrieben (Hamilton & Grafton, 2007).

Während sich die bisher beschriebenen Areale durch ähnliche Aktivität bei der Ausführung und Beobachtung auszeichneten, konnten darüber hinaus Hirnareale ermittelt werden, die während der Bewegungsbeobachtung aktiv sind, jedoch nicht während der Bewegungsausführung (Cross, Kraemer, Hamilton, Kelley, & Grafton, 2009). Zusammengenommen bilden sie das Action Observation Network, welches an der visuellen Analyse von Handlungen, aber auch an visuomotorischem und Sequenzlernen beteiligt ist (Cross et al., 2009). Um die Bestandteile dieses Netzwerks zu ermitteln wurden Metaanalysen unter Einbeziehung einer Vielzahl verschiedener Studien zur Bewegungsbeobachtung durchgeführt. Caspers et al. (2010) werteten die Ergebnisse von 104 Studien aus und ermittelten auf diese Weise ein Netzwerk, dem jeweils für beide Hemisphären das BA44, vPMC, dPMC und das SMA zugerechnet werden können. Hinzu kommen der primär sensorische Kortex (S1), SPL, IPL und IPS, sowie der mittlere temporale Gyrus und das fusiforme Gesichts- und Körperareal. Molenberghs et al. (2012) wählten zunächst einen breiteren Ansatz und bezogen in ihre Auswertung auch Studien zu Neuronen mit Spiegeleigenschaften ein, die in Zusammenhang mit auditorischen und somatosensorischen Reizen standen. Betrachtet man jedoch ausschließlich Observationsstudien von Hand-, Fuß- und Mundbewegungen, kamen sie zu ähnlichen Ergebnissen. Demnach konnte die Zugehörigkeit des IFG (BA44), vPMC, dPMC, sowie des SPL, IPL und des mittleren temporalen Gyrus (MTG) zum AON bestätigt werden. Darüber hinaus wurde eine Beteiligung des Cerebellums an Prozessen der Bewegungsbeobachtung festgestellt, die zuvor lediglich in einzelnen Studien nachgewiesen werden konnte (Gazzola & Keysers, 2009; Munzert et al., 2008; Pilgramm et al., 2010). Demnach kann das Kleinhirn ebenso als wichtiger Bestandteil des AON bezeichnet werden (Calvo-Merino, Grèzes, Glaser, Passingham, & Haggard, 2006).

Einflussfaktoren

In zahlreichen Studien zur Bewegungsbeobachtung wurde der Einfluss verschiedener Faktoren auf die neuronale Aktivierung untersucht. Hierzu zählen die Perspektive des Beobachters, dessen aktuelle Körperposition oder die instruierte Intention der Beobachtung bzw. die Absicht, mit der eine Bewegung beobachtet wird. An dieser Stelle ist die Intenti-

on des Beobachters von der des beobachteten Akteurs zu unterscheiden, die im Rahmen der Funktionen des AON diskutiert wurde. Es konnte gezeigt werden, dass insbesondere die Beobachtung mit dem Ziel der anschließenden Imitation der Bewegung zu einer Mehraktivierung im sekundär motorischen und im parietalen Kortex, sowie im inferioren frontalen Gyrus (bzw. BA44) und im Cerebellum führte (Caspers et al., 2010; Jackson, Meltzoff, & Decety, 2006; Krüger et al., 2014; Suchan, Melde, Herzog, Hömberg, & Seitz, 2008), ebenso wie zu einer erhöhten kortikospinalen Erregbarkeit (Roosink & Zijdwind, 2010). Darüber hinaus wurden funktionelle Unterschiede innerhalb des supplementär motorischen Areals festgestellt, demzufolge die Beobachtung einer gymnastischen Übung mit dem Ziel der Bewertung der Ausführung eine vermehrte Beteiligung des prä-SMA zur Folge hatte, während das SMA proper verstärkt in Verbindung mit der Beobachtung zur Imitation aktiviert war (Zentgraf et al., 2005). Die über die Instruktion vermittelte Intention einer Beobachtung hat demnach eine modulierende Wirkung auf die neuronale Aktivierung in motorischen Hirnarealen.

Ein weiterer wichtiger Aspekt, beispielsweise relevant für den Einsatz eines Beobachtungstrainings zu therapeutischen Zwecken, ist der Einfluss der Perspektive, aus der eine Bewegung beobachtet wird (Alaerts, Heremans, Swinnen, & Wenderoth, 2009). Die Studienlage ist diesbezüglich zwar nicht eindeutig (Belopolsky, Olivers, & Theeuwes, 2008; Héту, Mercier, Eugène, Michon, & Jackson, 2011), jedoch gibt es deutliche Hinweise darauf, dass Bewegungsbeobachtung aus der Eigenperspektive, gegenüber der Beobachtung aus der Fremdperspektive, mit einer erhöhten Aktivierung im dPMC, im kontralateralen sensomotorischen Kortex, sowie im IPL und im kontralateralen SPL einhergeht. Daraus kann auf eine engere Kopplung der Beobachtung aus der Eigenperspektive mit dem sensomotorischen System geschlossen werden (Alaerts, Heremans, et al., 2009; Jackson et al., 2006; Koehler et al., 2012; Pilgramm et al., 2010; Shmuelof & Zohary, 2008). In diesem Zusammenhang erwies sich auch die aktuelle Körperposition als Einflussfaktor auf die kortikale Erregbarkeit. Waren die aktuelle Position des Beobachters und die Ausgangsstellung der beobachteten Person kompatibel, stieg die Erregbarkeit des primär motorischen Kortex an (Alaerts, Heremans, et al., 2009). Für inkompatible Körperpositionen konnte eine erhöhte Aktivierung im dorso-lateralen präfrontalen Kortex und im IPL gezeigt werden. Demnach besteht während der Bewegungsbeobachtung ein enger Zusammenhang zur eigenen Körperrepräsentation (Pilgramm, Lorey, Stark, Munzert, & Zentgraf, 2009).

Der Einfluss der motorischen Repräsentation wird deutlich, wenn der Schwierigkeitsgrad der beobachteten Bewegung gesteigert wird. Im Rahmen der Beobachtung einer alternie-

renden Zeigebewegung zwischen zwei Zielgebieten konnte gezeigt werden, dass durch Manipulation des Abstands zwischen beiden Zielgebieten und deren Größe (gemäß Fitts Law), die Aktivierungen im BA4, im SMA und in den Basalganglien erhöht waren (Eskenazi, Rotshtein, Grosjean, & Knoblich, 2012). Ebenso nahm die Erregbarkeit des primär motorischen Kortex mit steigender Komplexität der beobachteten Bewegung zu (Roosink & Zijdwind, 2010). Erhöhte Anforderungen an die Ausführung von Bewegungen spiegeln sich demnach auch in der neuronalen Aktivierung während deren Beobachtung wieder (Krüger et al., 2014).

Ein weiterer Einflussfaktor auf die neuronale Aktivierung während der Bewegungsbeobachtung ist die motorische Vorerfahrung mit der entsprechenden Bewegung, die auch als Expertise bezeichnet werden kann. So konnten für Tanzexperten während der Beobachtung von Bewegungssequenzen die ihnen motorisch vertraut waren, gegenüber solchen, die nicht Bestandteil ihres Bewegungsrepertoires waren, vergleichsweise stärkere Aktivierungen in Bestandteilen des AON, wie dem vPMC, IPS, SPL und dem Cerebellum gezeigt werden (Calvo-Merino, Glaser, Grèzes, Passingham, & Haggard, 2005; Calvo-Merino, Grèzes, Glaser, Passingham, & Haggard, 2006; Pilgramm et al., 2010). Ein entsprechender Einfluss der Expertise auf die neuronale Aktivierung im AON konnte zudem für die Antizipation sportartspezifischer Handlungseffekte gezeigt werden (Balsler, Lorey, Pilgramm, Naumann, et al., 2014; Balsler, Lorey, Pilgramm, Stark, et al., 2014). Folglich steht die motorische Vorerfahrung bezüglich einer Bewegung in Zusammenhang mit einer höheren Aktivierung im AON während dessen Beobachtung.

5.2 Effektorspezifität der Repräsentationen beobachteter Bewegungen

Die bisherigen Darstellungen dieses Kapitels haben verdeutlicht, dass viele der an der Planung und Ausführung von Willkürbewegungen beteiligten Hirnareale auch eine wichtige Rolle bei der Bewegungsbeobachtung spielen und in diesem Zusammenhang ähnliche neuronale Aktivierungsmuster erzeugen (Gazzola & Keysers, 2009). Die Ähnlichkeit dieser Repräsentationen zu denen der Bewegungsausführung wurde, wie für die Bewegungsvorstellung beschrieben (siehe Kap. 4.3), auch für die Beobachtung anhand des Somatotopieprinzips untersucht.

Erste Hinweise auf effektorspezifische Repräsentationen in motorischen Hirnarealen während der Bewegungsbeobachtung lieferten verschiedene TMS-Studien (Fadiga & Fogassi, 1995; Héту, Gagné, Jackson, & Mercier, 2010; Strafella & Paus, 2000). Sie konnten zei-

gen, dass die Veränderungen der motorisch evozierten Potentiale (MEPs) während der Beobachtung spezifisch für die in die Handlungen involvierten Muskeln waren (Fadiga & Fogassi, 1995; Strafella & Paus, 2000). Muskelspezifische Veränderungen der kortikalen Erregbarkeit konnten nicht nur für isolierte Bewegungen, sondern auch für die Beobachtung komplexer Alltagsbewegungen der oberen Extremitäten nachgewiesen werden (Héту et al., 2010).

Buccino et al. (2001) untersuchten den Einfluss des Effektors sowie der Präsenz eines Objekts auf die neuronalen Repräsentationen der Bewegungsbeobachtung im Rahmen einer fMRT-Studie. Dabei kontrastierten sie das gemessene BOLD-Signal während der Beobachtung objektbezogener und nicht objektbezogener Bewegungen, ausgeführt mit der Hand, dem Mund oder dem Fuß, jeweils mit einem Standbild des entsprechenden Effektors. In den prämotorischen Arealen lagen die gemessenen Aktivierungen für die Bewegungen des Fußes am weitesten dorsal, gefolgt von der Hand und dem Mund am weitesten ventral. Diese Anordnung war vergleichbar mit der des motorischen Homunculus (Penfield & Rasmussen, 1950). Parietale Areale waren lediglich während der Beobachtung objektbezogener Bewegungen signifikant aktiviert, zeigten jedoch auch eine somatotopische Organisation, indem der Mund rostral im IPL, die Hand im posterioren IPL/IPS und der Fuß im posterioren SPL repräsentiert waren (Buccino et al., 2001). In einer ähnlich aufgebauten fMRT-Studie wurden ausschließlich objektbezogene Bewegungen mit dem Mund (in verschiedene Früchte beißen), der Hand (div. Gegenstände greifen) und dem Fuß (verschiedene Objekte drücken) verwendet, die sich die Versuchspersonen entweder anschauten oder Sätze mit entsprechendem Inhalt lasen (Aziz-Zadeh, Wilson, Rizzolatti, & Iacoboni, 2006). Im prämotorischen Kortex wurden für alle Bewegungen überlappende Aktivierungen vom linken IFG (posterior) bis in den vPMC gefunden. Dabei lag die Aktivierungsspitze der Handbewegung im vPMC dorsal der Gesichtsregion, was die Ergebnisse von Buccino et al. (2001) bestätigte. Zudem wurde ein handspezifisches Aktivierungscluster im dPMC gefunden. In Zusammenhang mit der Beobachtung wurden auch Aktivierungen im parietalen Kortex gefunden, jedoch nicht in Abhängigkeit vom bewegten Effektor.

Im Rahmen eines weiteren Experiments beobachteten die Versuchspersonen während der fMRT-Messung Videos von Bewegungen des Gesichts (Mund öffnen und schließen), der Hand (öffnen und schließen) und des Beins (Schritt vor und zurück), allerdings ohne Objektbezug (Wheaton et al., 2004). Die berechneten Kontraste mit Standbildern der gleichen Effektoren zeigten somatotop organisierte, teilweise überlappende Repräsentationen der Bewegungen im ipsilateralen vPMC. Das Bein war dabei am weitesten dorsal und posteri-

or repräsentiert, gefolgt von der Hand und dem Gesicht am weitesten ventral und anterior. Im anterioren IPS wurden zudem handspezifische Repräsentationen gefunden, die posterolateral von beinspezifischen Aktivierungen lagen. Insgesamt zeigten die Ergebnisse effektorspezifische Aktivierungsmuster unabhängig von Objekten oder Werkzeuggebrauch. Einen etwas anderen Ansatz wählten Sakreida et al. (2005). Sie untersuchten die neuronale Aktivierung in den prämotorischen Arealen während der Beobachtung von Bewegungen ohne Objektbezug und teilten diese in distale (Finger, Mund), proximale (Knie, Sprunggelenk, Ellenbogen, Handgelenk) und axiale Bewegungen (Hüfte, Schulter) ein. Das ermittelte Aktivierungsmuster folgte einer groben somatotopen Ordnung, bei der die distalen Bewegungen im vPMC, die proximalen Bewegungen im dPMC und die axialen Bewegungen im SMA repräsentiert waren. Im dPMC überlappten sich die Repräsentationen der axialen und proximalen Bewegungen teilweise (Sakreida et al., 2005).

Kritisch ist an dieser Stelle anzumerken, dass sich innerhalb der beschriebenen fMRT-Studien die Charakteristika der verwendeten Bewegungen zwischen den verschiedenen Effektoren teilweise deutlich voneinander unterschieden. Zudem wurden die Perspektiven und Seiten der bewegten Effektoren nicht konsistent gehalten (Wheaton et al., 2004) und Kontraste lediglich gegen ein Standbild des jeweils gleichen Effektors oder die Beobachtung eines Fixationskreuzes berechnet. Die Einflüsse der genannten Faktoren auf die Beobachtungsrepräsentationen wurden dementsprechend nicht ausreichend kontrolliert.

In einem Experiment von Jastorff et al. (2010) wurden gezielt Aktivierungsunterschiede bei der Beobachtung unterschiedlicher motorischer Handlungen (Ziehen, Drücken, Greifen, Fallenlassen), ausgeführt mit verschiedenen Effektoren (Fuß, Hand und Mund) untersucht. Im prämotorischen Kortex wurden effektorspezifische Cluster gefunden, während die Handlung im IPL unabhängig vom Effektor repräsentiert wurde (siehe Kap. 5.3). Fußspezifische Signalanstiege waren bilateral im dPMC, und gesichtsspezifische Aktivierungen im vPMC am stärksten. Im BA44 konnten hingegen keine effektorspezifischen Unterschiede gefunden werden. Im parietalen Kortex war die Aktivierung für die Fußbewegungen allgemein größer als für die beiden anderen Effektoren, ein somatotopes Muster konnte jedoch nicht festgestellt werden (Jastorff et al., 2010).

Die allgemeine Aussagekraft einzelner fMRT-Studien ist aufgrund geringer Stichprobenumfänge und spezifischer Bewegungsstimuli teilweise eingeschränkt. Aus diesem Grund wurden verschiedene Metaanalysen unter Einbezug einer Vielzahl von fMRT- und PET-Studien durchgeführt, um umfassendere Erkenntnisse über die Effektorspezifität von Bewegungsrepräsentationen zu gewinnen, die auf der Beobachtung basieren. In einer ent-

sprechenden Analyse von Caspers et al. (2010) wurden fMRT- und PET-Studien zur Beobachtung und Imitation einbezogen und Subanalysen bezüglich verschiedener Effektoren durchgeführt. Die berechneten Kontraste zwischen der Beobachtung von Hand- und nicht-Handbewegungen zeigten Aktivierungen für nicht-Handbewegungen im BA44 und für Handbewegungen im jeweils kontralateralen PMC, S1, IPL (Pft) und im posterioren mittleren temporalen Gyrus (pMTG). Die Ergebnisse wurden von den Autoren als Hinweise auf eine mögliche Somatotopie im prämotorischen Kortex, jedoch nicht im parietalen Kortex gewertet. Allerdings ist die Aussagekraft durch die fehlende Differenzierung der Effektoren mit Ausnahme der Hand eingeschränkt. Zudem wurden schwächer ausgeprägte Ergebnisse wie die im parietalen Kortex möglicherweise methodisch bedingt benachteiligt (Caspers et al., 2010).

Grosbras et al. (2012) führten eine quantitative voxelbasierte Metaanalyse durch und untersuchten dabei biologische Bewegungen mit dem ganzen Körper, der Hand und dem Mund. Ihre Ergebnisse unterstützen die Annahme spezifischer Repräsentationen der Körperteile in präzentralen und parietalen Arealen. Genauer gesagt lagen im vPMC und im BA45 Bewegungen des Gesichts rostral der Handbewegungen, die sich weiter caudal im BA44 befanden, jedoch überlappten sich deren Repräsentationen auch teilweise. Für die Beobachtung der Ganzkörperbewegungen wurden keine spezifischen Aktivierungen gefunden. Im anterioren parietalen Kortex wurden signifikante Cluster für Hand- und Körperbewegungen gefunden, die grob topographisch organisiert waren, aber nicht für Gesichtsbewegungen. Im IPS war die Handrepräsentation etwas größer als die des Körpers und lag etwas weiter ventral und medial mit geringer Überlappung. Im IPL lagen die Handbewegungen anterior und lateral der Körperbewegungen (Grosbras et al., 2012).

Insgesamt liefern sowohl die Ergebnisse einzelner fMRT-Experimente als auch die verschiedener Metaanalysen Hinweise auf effektorspezifische Beobachtungsrepräsentationen, insbesondere im vPMC. Die Repräsentationen im angrenzenden BA44 scheinen hingegen nicht somatotop organisiert zu sein. Für den primär motorischen Kortex konnten effektorspezifische Reaktionen im Rahmen der Bewegungsbeobachtung lediglich mittels TMS gezeigt werden. Bezüglich des parietalen Kortex ist die Studienlage weniger eindeutig. Die Ergebnisse der Metaanalysen zeigten Repräsentation der Hand im anterioren Bereich des IPL. Allerdings wurden die Bewegungen des restlichen Körpers zusammengefasst, wodurch keine spezifischen Aussagen über Bewegungen einzelner Effektoren möglich sind. Zudem wurden in der Untersuchung von Jastorff et al. (2010), die als einzige die Charakteristik der beobachteten Bewegungen vereinheitlichte und überprüfte, keine ef-

fektorspezifischen Aktivierungen im PPC gefunden. Eine mögliche Erklärung für die gefundenen spezifischen Aktivierungen für die unteren Extremitäten im posterioren PPC (Buccino et al., 2001; Wheaton et al., 2004) könnte in der Unterschiedlichkeit der Handlungen, und nicht der ausführenden Effektoren liegen. Ein detaillierter Einblick in handlungsspezifische Repräsentationen beobachteter Bewegungen soll im folgenden Abschnitt gegeben werden.

5.3 Bewegungsspezifität der Repräsentationen beobachteter Bewegungen

Eine Vielzahl von Studien beschäftigte sich mit der Frage, welchen Einfluss die Charakteristik einer beobachteten Bewegung auf die neuronale Aktivierung in motorischen Hirnarealen hat. Dabei wurden kinematische Bewegungsparameter insbesondere mithilfe der transkraniellen Magnetstimulation untersucht. Auf diese Weise konnte gezeigt werden, dass die Erregbarkeit des primär motorischen Kortex während der Beobachtung biologischer Bewegungen in Zusammenhang mit der eingesetzten Kraft (Alaerts et al., 2012; Helm et al., 2015) sowie die Bewegungsrichtung stand (Alaerts, Swinnen, & Wenderoth, 2009). Di Dio et al. (2013) fanden in einer fMRT-Studie geschwindigkeitsabhängige Aktivierungsunterschiede im dPMC und im SPL während der Beobachtung von Reichbewegungen. Neben spezifischen kinematischen Parametern widmeten sich weitere Untersuchungen dem Einfluss von Objekten auf das Aktivierungsmuster während der Beobachtung von Handbewegungen. In diesem Zusammenhang konnte in einer Metaanalyse von Caspers et al. (2010) gezeigt werden, dass insbesondere bei objektgerichteten Bewegungen Mehraktivierungen im kontralateralen BA44, vPMC und IPL sowie im ipsilateralen SPL zu finden waren. In einer weiteren Metaanalyse wurden diese Ergebnisse bezüglich des BA44 und des vPMC bestätigt (Grosbras et al., 2012) und um den dPMC, den IPS und das Cerebellum erweitert. Für nicht-objektgerichtete Bewegungen wurden Aktivierungen im Gyrus supramarginalis und im Sulcus temporalis superior (STS), jedoch nicht im prämotorischen Kortex gefunden. Diese Befunde bestätigten die Ergebnisse von Einzelzellableitungen bei Primaten, in denen keine Aktivierungssteigerung im prämotorischen Kortex in Zusammenhang mit der Beobachtung von nicht objektbezogenen Bewegungen nachgewiesen werden konnte (Rizzolatti et al., 2001).

Die genannten Studienergebnisse deuten demnach auf stärkere kortikale Aktivierungen motorischer Areale hin, wenn die beobachteten Bewegungen unter Einbezug eines Objekts durchgeführt werden. Allerdings konnte dieser Effekt im direkten Vergleich gegenüber

Bewegungen ohne Objekt nicht konsistent nachgewiesen werden (Héту, Mercier, Eugène, Michon, & Jackson, 2011).

In nur wenigen Experimenten wurden unterschiedliche Bewegungsaufgaben direkt miteinander hinsichtlich ihrer neuronalen Korrelate verglichen. Dabei konnten in TMS-Studien in Abhängigkeit von verschiedenen Greifarten spezifische Veränderungen der Erregbarkeit von Neuronen im vPMC, sowie aktivierte Verbindungen zum primär motorischen Kortex gezeigt werden (Cattaneo, 2010; Koch et al., 2010). Im Rahmen einer Studie, bei der die Versuchspersonen während der fMRT-Messung das Spiel „Schere-Stein-Papier“ spielten, konnten spezifische Repräsentationen für die verschiedenen Handbewegungen nachgewiesen werden. Demnach war es anhand der während der Beobachtungsphase im linken IPS gemessenen Aktivierung möglich zuzuordnen, welche Bewegung jeweils beobachtet wurde (Dinstein, Gardner, Jazayeri, & Heeger, 2008).

In einer Reihe von Untersuchungen verglichen Jastorff et al. (2010) verschiedene objektbezogene Bewegungen miteinander, die entweder mit dem Arm oder dem Bein ausgeführt wurden. Neben dem Greifen beinhalteten diese das Ziehen, Schieben und Fallenlassen. Es konnte gezeigt werden, dass die Bewegungen im parietalen Kortex nicht in Abhängigkeit des verwendeten Effektors, sondern von dessen räumlicher Orientierung zur ausführenden Person repräsentiert waren. Dementsprechend wurden Bewegungen zum Agenten hin (Greifen, Ziehen) im rostro-ventralen anterioren IPS repräsentiert, während Bewegungen vom Agenten weg (Drücken, Ablegen) dorso-caudal davon repräsentiert waren. Zudem weisen die Ergebnisse darauf hin, dass Repräsentationen der üblicherweise mit der Hand durchgeführten Handlungen im anterioren IPS als Vorlagen für die Kodierung von Handlungen mit anderen Effektoren verwendet werden. In einem Folgeexperiment der gleichen Arbeitsgruppe wurde das Spektrum der untersuchten Handlungen erweitert (Abdollahi, Jastorff, & Orban, 2013). Den Versuchspersonen wurden während der fMRT-Messung Videos verschiedener Manipulationsaufgaben, ähnlich denen der ersten Studie, sowie verschiedener Fortbewegungen (Gehen, Laufen, Hindernis übersteigen und Treppen hinabsteigen) und Kletterbewegungen in unterschiedlichen Kontexten (auf Baum, Felsen, Leiter und Tisch) gezeigt. Im direkten Vergleich der Bewegungsaufgaben konnten für das Klettern erhöhte Aktivierungen im dorsalen SPL und für die Manipulation im anterioren IPS gezeigt werden. Fortbewegungsspezifische Aktivierungen lagen im Bereich der Repräsentationen des Kletterns, waren jedoch weniger stark ausgeprägt. Hinweise auf effektorspezifische Repräsentationen im parietalen Kortex konnten wiederum nicht gefunden werden.

Repräsentationen des Ziels bzw. des intendierten Effekts einer Handlung konnten in Untersuchungen mithilfe der fMRT im vPMC, sowie im BA44 und im BA45 nachgewiesen werden (Iacoboni et al., 2005; Johnson-Frey et al., 2003). Cattaneo et al. (2009) konnten im Rahmen einer TMS-Studie zeigen, dass sich die Erregbarkeit im Motorkortex in Abhängigkeit des beabsichtigten Effekts der beobachteten Bewegung veränderte. Während bedeutungsloser Bewegungen war hingegen die muskuläre Aktivierung zur Durchführung der entsprechenden Bewegung repräsentiert. Diese mithilfe unterschiedlicher Methoden gewonnenen Ergebnisse geben Hinweise darauf, dass durch die Bewegungsbeobachtung höher-geordnete Repräsentationen der Bedeutung von Handlungen in frontalen motorischen Arealen aktiviert werden. Allerdings konnten in einer weiteren Studie für die Beobachtung von bedeutungslosen Bewegungen stärkere Aktivierungen im linken IPL und im IFG gegenüber bedeutungsvollen Bewegungen mit und ohne Objekt gezeigt werden (Héту, Mercier, Eugène, Michon, & Jackson, 2011). Die Autoren begründen das damit, dass die bedeutungslosen Bewegungen unbekannt waren und somit eine größere Aufmerksamkeit erforderten. Es lässt sich festhalten, dass das Ziel der beobachteten Handlung Einfluss auf dessen Repräsentation in motorischen Arealen zu haben scheint, jedoch nicht zwangsläufig zu einer stärkeren Aktivierung führt.

Fazit

Die dargestellten Ergebnisse verschiedener Studien liefern Hinweise auf ein Nebeneinander somatotoper und handlungsspezifischer Repräsentationen der Bewegungsbeobachtung. Dementsprechend konnte in TMS-Untersuchungen gezeigt werden, dass Aktivierungen während der Bewegungsbeobachtung nicht nur in den spezifischen Arealen des Effektors entstehen, der aktuell beobachtet wird, sondern auch in denen des Effektors, der üblicherweise für die entsprechende Handlung verwendet wird (Senna, Bolognini, & Maravita, 2014). Zu ähnlichen Ergebnissen kamen Jastorff et al. (2010) bezüglich der Repräsentation verschiedener Handlungen im anterioren IPS. Demnach existiert eine doppelte Kodierung, nämlich bezüglich des Effektors und des Bewegungsziels, die abhängig von der motorischen Erfahrung des Beobachters ist. Lago & Fernandez-del-Olmo (2011) konnten zudem zeigen, dass die Art der Repräsentation in Zusammenhang mit der Verarbeitungsstufe steht. Demnach wiesen zu Beginn der Präsentation einer Bewegung, wenn lediglich ein Effektor und ein Objekt gezeigt wurden, alle Areale im BA4 eine erhöhte Erregbarkeit auf, die potenziell zum Erreichen des Handlungsziels beitragen konnten. Während der anschließenden Interaktion waren die Veränderungen der Erregbarkeit muskelspezifisch. Das

spricht dafür, dass zu Beginn der Beobachtung eine zielabhängige Repräsentation des motorischen Programms generiert wird, die bei Interaktion, in ein muskelspezifisches Programm transformiert wird. Dementsprechend schließen Ziel- und Bewegungskodierung einander nicht aus, sondern sind Bestandteile verschiedener Verarbeitungsstufen. Nachdem in einem ersten Schritt eine visuelle Beschreibung der beobachteten Bewegung im okzipito-temporalen Kortex erfolgte, werden diese Informationen anschließend vorwiegend im parietalen Kortex in potenzielle, zielgerichtete Handlungen transformiert, ohne die entsprechenden Bewegungen zum Erreichen des Ziels näher zu spezifizieren. Dies geschieht schließlich in einem dritten Schritt im prämotorischen Kortex, wo eine Spezifikation entsprechender Bewegungen und deren Parameter in einer grob somatotopen Ordnung erfolgt (Cavallo et al., 2013; Jastorff et al., 2010).

6 Fragestellung der vorliegenden Arbeit

In den bisherigen Kapiteln dieser Arbeit wurden die neuronalen Korrelate der Ausführung, Vorstellung und Beobachtung von Willkürbewegungen ausführlich beschrieben. Insbesondere wurden dabei die Aspekte der Effektor- und der Bewegungsspezifität der neuronalen Repräsentationen entsprechender Handlungen berücksichtigt. Folgt man der Argumentation der Simulation Theory, wonach sich Simulationsprozesse bezüglich ihrer neuronalen Repräsentationen sehr ähnlich sind (Jeannerod, 2004), kann daraus geschlossen werden, dass sich Organisationsprinzipien wie das der Somatotopie und Mototopie bei beiden Prozessen in vergleichbarer Weise widerspiegeln. Entsprechend der dargestellten Ergebnisse konnten für beide S-States sowohl effektorspezifische, als auch bewegungsspezifische Repräsentationen in motorischen und motorik-assoziierten Hirnarealen gefunden werden (siehe Kap. 4.3, 4.4 sowie Kap. 5.2 und 5.3). Um verlässliche Aussagen über Gemeinsamkeiten und Unterschiede der neuronalen Repräsentationen der Bewegungsbeobachtung und -vorstellung treffen zu können ist es notwendig, diese gemeinsam in einem Experiment zu untersuchen.

Entsprechende Vergleichsstudien konnten zeigen, dass sich die neuronalen Aktivierungsmuster während der Vorstellung und Beobachtung von Bewegungen ähneln, jedoch auch deutliche Unterschiede aufweisen. So konnten in Zusammenhang mit objektbezogenen Greifbewegungen für beide Prozesse Aktivierungen im SMA proper, dPMC, IFG, IPL und im Cerebellum gefunden werden (Grafton, Arbib, Fadiga, & Rizzolatti, 1996). Im direkten Vergleich beider S-States zeigte sich jedoch, dass sich deren Lage innerhalb dieser Areale voneinander unterschied. Hinsichtlich des IFG war beispielsweise das BA45 an der Beobachtung beteiligt, während die Vorstellung mit einer Mehraktivierung des BA44 einherging. Für Bewegungen ohne Objektbezug konnten für beide S-States gemeinsame Aktivierungen in den prämotorischen Arealen und im IPL gefunden werden (Lui et al., 2008). Im direkten Vergleich wurde für die Vorstellung eine Mehraktivierung im IFG, im Gyrus supramarginalis sowie im frontalen und cingulären Kortex gefunden. Während der Beobachtung war hingegen der visuelle Kortex vermehrt aktiviert.

In Zusammenhang mit der Vorstellung und Beobachtung von Ganzkörperbewegungen konnten bezüglich des Gangs gemeinsame Aktivierungen im SMA und im dPMC gezeigt werden. Zudem wurden während der Beobachtung Mehraktivierungen im IFG und im IPL gefunden, während im Rahmen der Vorstellung tiefere Hirnstrukturen mehraktiviert waren

(Iseki, Hanakawa, Shinozaki, Nankaku, & Fukuyama, 2008). Hinsichtlich gymnastischer Ganzkörperbewegungen (Munzert et al., 2008) gingen beide Prozesse mit überlappenden Aktivierungen im BA4 und im BA6, sowie im IPS, im Cerebellum und in Teilen der Basalganglien einher. Spezifische Aktivierungen für die Vorstellung betrafen die posteriore Insula und den anterioren Gyrus cinguli, für die Beobachtung den SPL, das Cerebellum und den Hippocampus.

Die Anzahl an veröffentlichten Studien, die die neuronale Repräsentation der Bewegungsvorstellung und -beobachtung in einem Design mit deren tatsächlicher Ausführung verglichen ist sehr gering. Daher untersuchten Grèzes & Decety (2001) diese Fragestellung mithilfe einer Metaanalyse unter Einbezug von Studien, in denen jeweils mindestens einer der genannten Action States untersucht wurde. Dabei fanden sie überlappende Aktivierungsfokusse für alle Prozesse im SMA, dPMC, SPL und im Gyrus supramarginalis. Innerhalb des SMA lagen die ermittelten Repräsentationen für die Vorstellung und Beobachtung rostral der für die Bewegungsausführung.

Im Rahmen der ersten fMRT-Studie, in der die drei Action States in einem Design untersucht wurden, führten die Versuchspersonen Reichbewegungen ohne Objekt durch, stellten sich deren Ausführung vor oder beobachteten diese (Filimon, Nelson, Hagler, & Sereno, 2007). Die Ergebnisse zeigten überlappende Aktivierungen für alle Action States im jeweils kontralateralen dPMC, IPS und SPL. Dabei war der Signal Change in den überlappenden Arealen während der Ausführungsbedingung im Vergleich zu den beiden Simulationstypen jeweils größer, während diese sich nicht signifikant voneinander unterschieden. Darüber hinaus konnten gemeinsame Repräsentationen der Vorstellung und Ausführung im SMA, IFG und im IPL gefunden werden. Spezifische Überlappungen zwischen der Beobachtung und der Ausführung betrafen den mittleren okzipitalen Gyrus (Filimon, Nelson, Hagler, & Sereno, 2007). In Zusammenhang mit rhythmischen Extensions- und Flexionsbewegungen im Handgelenk konnten während der Vorstellung und Ausführung gemeinsame Aktivierungen im BA4, im SMA sowie im S1 gezeigt werden (Szameitat, Shen, Conforto, & Sterr, 2012). Im Kontrast mit der Beobachtung waren während der Vorstellung der SMA und das BA44 involviert. Spezifische Aktivierungsgebiete für die Observation lagen gegenüber der Ausführung im rechten BA4 und im IFG, sowie im Vergleich zur Vorstellung in visuellen Kortexarealen. Insgesamt ähnelten die Repräsentationen der Bewegungsausführung stärker denen der Vorstellung als denen der Beobachtung.

Macuga & Frey (2012) untersuchten die Gemeinsamkeiten und Unterschiede der drei Action States am Beispiel bimanueller Fingertapping-Aufgaben. Gemeinsame Aktivierungs-

gebiete für alle drei Action States lagen im BA6, BA4, S1 und im PPC sowie im superio- ren Temporallappen und in subkortikalen Gebieten. Dabei wurden während der Ausführ- ungen die stärksten Aktivierungen im BA4, im S1, im SMA und im Cerebellum gemes- sen. Spezifisch für die Vorstellung waren Aktivierungen im prä-SMA und im IFG, wäh- rend für die Beobachtung lediglich im Kontrast mit der Ausführung signifikante Aktivie- rung, und zwar im caudalen Bereich des SMA zu finden war.

Im Rahmen der einzigen Studie, die die Repräsentationen der drei Action States in Bezug auf die unteren Extremitäten untersuchte, lag die Bewegungsaufgabe darin, variierende Objekte unter dem Fuß zu zerdrücken (Orr, Lacourse, Cohen, & Cramer, 2008). Insgesamt bestätigen die Ergebnisse die für Bewegungen der oberen Extremitäten beschriebene Ver- teilung, bei der in Verbindung mit der Ausführung insbesondere das kontralaterale BA4 beteiligt war. Dementsprechend waren während der Vorstellung spezifische Aktivierungen im SMA im dPMC zu finden. In Zusammenhang mit der Beobachtung war der IPL gegen- über den anderen Action States signifikant aktiviert.

Im direkten Vergleich der verschiedenen Action States wird zunächst deutlich, dass alle zu Aktivierungen in prämotorischen und posterior parietalen Arealen, sowie mit Einschrän- kungen im prämotorischen Kortex, im inferior frontalen Gyrus und im Cerebellum führen. Die Bewegungsausführung steht in einem vergleichsweise engen Zusammenhang zu Akti- vierungen im BA4, BA6 und dem Cerebellum. Die Bewegungsvorstellung geht insbeson- dere mit Aktivierungen in den prämotorischen Arealen und dem IFG einhergeht. An der Bewegungsbeobachtung ist vermehrt der posteriore parietale Kortex, aber auch der IFG beteiligt. Innerhalb des IFG gibt es Hinweise auf räumliche Unterschiede zwischen beiden S-States, bei der die Vorstellung eher im BA44 und die Beobachtung eher im BA45 reprä- sentiert wird. Die Ergebnisse sind in diesem Zusammenhang allerdings nicht konsistent. Im direkten Vergleich der Bewegungsausführung zu den S-States sind die Ähnlichkeiten des Aktivierungsmusters zur Bewegungsvorstellung größer als zur Beobachtung.

In keiner der vorliegenden Studien wurden die Bewegungsausführung, -vorstellung und -beobachtung bezüglich der Ausprägung und Lokalisation effektorspezifischer Repräsen- tationen untersucht und verglichen. Dieser Aspekt war lediglich Gegenstand einer TMS- Studie, bei der die Versuchspersonen Oppositionsbewegungen des Daumens zum Klein- finger entweder ausführen, vorstellen oder beobachten sollten (Marconi, Pecchioli, Koch, & Caltagirone, 2007). Während beider Simulationsprozesse wurde eine gesteigerte Erreg- barkeit der Zielmuskulatur und seiner Synergisten festgestellt, deren Repräsentationen sich stark überlappten. Demnach konnte zwar eine somatotopie Tendenz, jedoch keine klare

Topographie für beide Simulationstypen festgestellt werden. Aussagekräftige Ergebnisse hätten nur durch Einbeziehung mehrerer Effektoren gewonnen werden können. Zudem wurde bisher lediglich in einer veröffentlichten Studie systematisch untersucht, wie simultane Bewegungen verschiedener Effektoren einer Körperhälfte im Vergleich zu isolierten Bewegungen repräsentiert werden. Dabei konnten für die simultane Bewegungsausführung Mehraktivierungen im BA4, SMA, PMC und im Cerebellum gezeigt werden (Debaere et al., 2001). Für die beiden S-States können zu diesem Zeitpunkt keine Aussagen darüber getroffen werden, ob simultane im Vergleich zu einzelnen Bewegungen zu identischen Aktivierungsveränderungen in kortikalen Arealen führen, oder ob sie sich im Sinne eine Mehr- oder Minderaktivierung voneinander unterscheiden.

Ebenso wurde bisher keine systematische Untersuchung zur Vorstellung und Beobachtung verschiedener Bewegungsaufgaben und deren Einfluss auf die neuronalen Repräsentationen durchgeführt. In einer Studie von Piefke et al. (2009) stellten sich die Teilnehmer zwar unterschiedliche Bewegungsaufgaben vor bzw. beobachteten diese, die anschließende Auswertung wurde jedoch für beide Simulationstypen gemeinsam vorgenommen, so dass keine Aussagen darüber möglich sind, ob und in welcher Form sich deren spezifische Repräsentationen voneinander unterscheiden.

Aus dem beschriebenen Stand der Forschung ergeben sich für diese Arbeit mehrere Ziele. Es sollen Erkenntnisse darüber gewonnen werden, ob Bewegungen während der Vorstellung und Beobachtung auf kortikaler Ebene jeweils somatotop repräsentiert werden. Des Weiteren soll überprüft werden, ob sich die genannten S-States bezüglich der Ausprägung und Lokalisation entsprechender Repräsentationen voneinander unterscheiden bzw. ähneln. Im ersten Experiment werden darüber hinaus die Ergebnisse beider S-States in Bezug zur Bewegungsrepräsentation während der Bewegungsausführung gesetzt. Zudem sollen erste Informationen darüber gewonnen werden, in welchem Verhältnis die Repräsentationen simultaner Bewegungen mit zwei Effektoren gegenüber deren separater Ausführung stehen. Der Frage nach der Repräsentation bewegungsspezifischer Aspekte während der Vorstellung und Beobachtung von Bewegungen widmet sich das zweite Experiment. Dabei soll die Variation sowohl des Effektors als auch der Zielbewegung Aufschluss darüber geben, ob und in welcher Form die Prinzipien der Somatotopie und Mototopie für die beiden Simulationstypen gezeigt werden können. Zudem sollen beide Prozesse bezüglich der jeweiligen Lokalisation und Ausprägung der spezifischen Repräsentationen miteinander verglichen werden.

7 Experiment 1: Effektorspezifität der Bewegungsausführung und -simulation⁶

7.1 Fragestellung

In Zusammenhang mit der Ausführung von Bewegungen mit unterschiedlichen Extremitäten konnten in verschiedenen kortikalen Arealen effektorspezifische Repräsentationen gezeigt werden (Kapreli et al., 2007; Lotze et al., 2000; Zeharia et al., 2012). Zudem existieren Hinweise darauf, dass eine solche somatotopische Organisation auch während der Bewegungsvorstellung und der Bewegungsbeobachtung zu finden ist (Buccino et al., 2001; Ehrsson et al., 2003). Bisher wurden diese drei Action States jedoch in keiner Studie innerhalb eines Designs bezüglich somatotoper Repräsentationen untersucht. Zudem unterscheiden sich die Veröffentlichungen zu dieser Thematik sehr stark bezüglich der untersuchten Bewegungen und der Kontrollbedingungen (Hétu et al., 2013). Daher soll in Experiment 1 der Frage nachgegangen werden, ob für die Ausführung, Vorstellung und Beobachtung identischer Hand- und Fußbewegungen jeweils effektorspezifische Aktivierungen gefunden werden können und welche Hirnareale diese betreffen. Dies soll mithilfe von strengen Kontrasten überprüft werden, indem für jeden Action State jeweils die Hand- mit der Fußbewegung kontrastiert wird und umgekehrt (Ehrsson et al., 2003). Da im Rahmen von Gruppenanalysen die Gefahr besteht, dass die räumliche Auflösung der Ergebnisse sinkt (Kolster, Peeters, & Orban, 2010) oder diese von extremen Einzelwerten beeinflusst werden (Friston, Holmes, & Worsley, 1999), wird zusätzlich eine Auswertung auf Einzelpersonenebene vorgenommen. Außerdem soll die Ähnlichkeit der beiden Simulationstypen zur Bewegungsausführung überprüft werden, indem getestet wird, ob effektorspezifische Aktivierungsspeaks der Simulationsbedingungen innerhalb der entsprechenden Repräsentationen der Ausführungsbedingungen liegen.

Neben den bisher beschriebenen spezifischen Repräsentationen wurden in vielen Studien auch deutliche Überlappungen der Aktivierungsgebiete unterschiedlicher Effektoren gefunden (Lotze et al., 2000; Stippich et al., 2002; Wheaton et al., 2004), ohne dass diese

⁶ Das Experiment 1 und ein Teil der Ergebnisse wurden bereits an anderer Stelle veröffentlicht (Lorey et al., 2013). Mögliche Abweichungen der Ergebnisse sind auf Unterschiede im Auswertungsprozedere zurückzuführen.

explizit definiert oder quantifiziert wurden. Aus diesem Grund sollen auch Überlappungen der Repräsentationen untersucht und das entsprechende Ausmaß berechnet werden.

Ein Aspekt wurde im Rahmen von bisherigen Veröffentlichungen zur Effektorspezifität nur für die Bewegungsausführung und nicht für deren Simulation berücksichtigt, nämlich die neuronalen Aktivierungsmuster in Zusammenhang mit der simultanen Bewegungsausführung mehrerer Effektoren einer Körperseite. Durch Hinzunahme einer Bedingung mit simultanen Bewegungen der Hand und des Fußes sollen für alle Action States Erkenntnisse darüber gewonnen werden, ob und in welcher Form die entsprechenden Repräsentationen sich von denen der Einzelbewegungen unterscheiden.

7.2 Hypothesen

In einer Vielzahl von Studien konnte gezeigt werden, dass mit der Planung und Ausführung von Willkürbewegungen assoziierte Hirnareale auch bei deren Vorstellung und Beobachtung aktiv sind (Caspers et al., 2010; Gazzola & Keysers, 2009; Jeannerod, 2001; Lotze et al., 1999). Daher kann für Experiment 1 erwartet werden, dass alle drei Action States gegenüber der Ruhebedingung mit einer Mehraktivierung im primär motorischen, sekundär motorischen und posterior parietalen Kortex einhergehen.

In Zusammenhang mit den neuronalen Korrelaten der Bewegungsausführung konnte das Somatotopieprinzip insbesondere für den primär motorischen Kortex, aber auch für die prämotorischen Areale und den SPL gezeigt werden, wenn auch mit räumlichen Überlagerungen benachbarter Körperregionen (Cunningham et al., 2013; Heed et al., 2011; Lotze et al., 1999; Rao et al., 1995; Strother et al., 2012; Zeharia et al., 2012). In Bezug auf die Bewegungsvorstellung konnten abgesehen vom SPL vergleichbare Aktivierungsmuster gezeigt werden, jedoch mit stärkerer Ausprägung im primär motorischen Kortex (Ehrsson et al., 2003; Stippich et al., 2002). Ebenso liegen für die Bewegungsbeobachtung Hinweise auf effektorspezifische Bewegungsrepräsentationen im prämotorischen Kortex vor (Buccino et al., 2001; Jastorff et al., 2010). Demnach sind in Experiment 1 für alle Action States effektorspezifische Aktivierungen in den prämotorischen Arealen zu erwarten. Zudem werden für die Bewegungsausführung und die -vorstellung somatotop organisierte Repräsentationen im primär motorischen Kortex angenommen. Demgegenüber werden hinsichtlich des parietalen Kortex lediglich effektorspezifische Repräsentationen der Ausführung im SPL erwartet (Heed et al., 2011; Jastorff et al., 2010; Szameitat et al., 2007).

Einen explorativen Charakter hat die Frage nach dem Verhältnis der neuronalen Aktivierung während isolierter Bewegungen, entweder mit der Hand oder dem Fuß, zur simulta-

nen Bewegung beider Extremitäten. In der bisher einzigen Studie zu dieser Thematik konnten für die simultane Ausführung Mehraktivierungen im primär und sekundär motorischen Kortex, sowie im Cerebellum gezeigt werden (Debaere et al., 2001). Da diesbezüglich keine Untersuchungen der beiden S-States veröffentlicht wurden, können an dieser Stelle keine gezielten Erwartungen formuliert werden. Möglich sind additive, superadditive und supraadditive Effekte einer simultanen Vorstellung bzw. Beobachtung von Bewegungen beider Effektoren.

In nur wenigen Studien wurden die Bewegungsvorstellung und -beobachtung in einem Design mit der Ausführung untersucht. Dabei konnte gezeigt werden, dass das Aktivierungsmuster während der Vorstellung dem der Ausführung in räumlicher Hinsicht ähnlicher ist als das der Beobachtung (Filimon, Nelson, Hagler, Sereno, 2007; Macuga & Frey, 2012; Szameitat et al., 2012). Hinsichtlich der Somatotopie wird dementsprechend erwartet, dass innerhalb der Ausführungsrepräsentationen mehr effektorspezifische Aktivierungsspitzen der Vorstellungsbedingungen als der Beobachtungsbedingungen zu finden sind.

Bezüglich der Signal-Change-Ergebnisse wird auf Basis bisheriger Veröffentlichungen (Filimon, Nelson, Hagler, Sereno, 2007; Macuga & Frey, 2012) erwartet, dass in den überlappenden Aktivierungsgebieten aller drei Action States die Veränderungen während der Ausführungsbedingungen am größten, und die der Beobachtungsbedingungen am kleinsten sind.

7.3 Methode

7.3.1 Versuchspersonen

Insgesamt nahmen an der Studie 26 Probanden teil, von denen 8 Personen aus unterschiedlichen Gründen von der Auswertung ausgeschlossen werden mussten (fehlerhafte Normalisierung = 4, unbegründete Tastendrucke während der fMRT-Messung = 3, überschwellige Kopfbewegungen während der fMRT-Messung = 1, Abbruch durch Unwohlsein = 1). Schließlich konnten 18 Personen (9 Frauen) mit einem Altersdurchschnitt von 26.33 Jahren ($SD = 4.2$) zum Zeitpunkt der Messung in die Auswertung einbezogen werden. Gemäß des Edinburgh Inventory of Handedness (Oldfield, 1971) und des Waterloo Footedness Questionnaire-Revised (Elias, Bryden, & Bulman-Fleming, 1998) gaben alle Teilnehmer eine dominante Nutzung der rechten Hand und des rechten Fußes an. Die subjektiv empfundene Lebendigkeit der Bewegungsvorstellung wurde mithilfe des Vividness of Movement Ques-

tionnaire (Isaac, Marks, & Russell, 1986) ermittelt. Mit Angaben zwischen 1.44 - 2.60 ($M = 1.99$, $SD = .09$) auf einer Skala von 1 - 5, bei der 1 die bestmögliche Wertung darstellte, verfügten alle Teilnehmer über ein gutes bis sehr gutes Vorstellungsvermögen (für nähere Informationen zu den Fragebögen, siehe Kap. 7.3.3). Kein Teilnehmer litt unter neurologischen oder psychischen Auffälligkeiten. Im Falle von Einschränkungen der Sehfähigkeit wurden diese mithilfe einer scannertauglichen Brille auf ein normales Niveau korrigiert. Alle Versuchsteilnehmer unterzeichneten ein Informationsblatt zur Kernspintomographie und bestätigten damit, dass sie zum Zeitpunkt der Messung keine der fMRT-spezifischen Ausschlusskriterien erfüllten (siehe Anhang A). Die Studie wurde von der lokalen Ethikkommission des Fachbereichs 06 der Justus-Liebig-Universität Gießen genehmigt. Gemäß der Deklaration von Helsinki gaben die Teilnehmer ihr schriftliches Einverständnis bezüglich der freiwilligen Teilnahme an der Studie sowie der anonymisierten Verarbeitung und Speicherung der erhobenen Daten (siehe Anhang B).

7.3.2 Aufgaben und Stimulusmaterial

Die vorliegende Studie beinhaltete neun Experimentalbedingungen und eine Kontrollbedingung. Die Experimentalbedingungen unterschieden sich bezüglich der Action States (Ausführung, Vorstellung, Beobachtung) und der jeweils für die Bewegung verwendeten Effektoren (Hand, Fuß, Hand & Fuß). Die Kontrollbedingung bestand aus einer Ruhephase. Entsprechend der Kombinationsmöglichkeiten aus den drei Action States und den drei Effektorvarianten entstanden mit der Kontrollbedingung folgende zehn Bedingungen: (a) *Ausführung Hand*, (b) *Ausführung Fuß*, (c) *Ausführung Hand & Fuß*, (d) *Vorstellung Hand*, (e) *Vorstellung Fuß*, (f) *Vorstellung Hand & Fuß*, (g) *Beobachtung Hand*, (h) *Beobachtung Fuß*, (i) *Beobachtung Hand & Fuß* und (j) *Ruhebedingung*. Alle Bedingungen wurden von den Probanden vor der fMRT-Messung im Rahmen einer Trainingsphase geübt (siehe Kap. 7.3.3).

Die in allen Experimentalbedingungen verwendete Bewegungsaufgabe bestand aus alternierenden Extensions- und Flexionsbewegungen, entweder durchgeführt mit den Fingern der rechten Hand, den Zehen des rechten Fußes oder beiden rechtsseitigen Effektoren gleichzeitig. Zur Standardisierung der Bewegungsgeschwindigkeit wurde eine Frequenz von 1 Hz vorgegeben. Dementsprechend sollte ein aus Extension und Flexion bestehender Bewegungszyklus innerhalb einer Sekunde durchgeführt werden.

Die für die Beobachtungsaufgabe verwendeten Stimuli waren speziell für diese Studie erstellte Videos im Format Audio Video Interleave (AVI) mit einer räumlichen Auflösung

von 720×576 Pixeln und einer Einzelbildrate von 25 Bildern pro Sekunde. Die Videos zeigten die bereits beschriebene Bewegungsaufgabe, jeweils von einem menschlichen Modell mit der Hand, dem Fuß oder beiden Effektoren gleichzeitig durchgeführt aus der Eigenperspektive. Dabei war jeweils der Körper des Modells ab Brusthöhe in Rückenlage dargestellt, so dass die Hände und Füße beider Körperseiten immer zu sehen waren. Auf diese Weise konnten die visuellen Reize für alle Bedingungen konstant gehalten werden. Zudem entsprach diese Darstellung der aktuellen Position der Versuchspersonen im Scanner. Um mögliche visuelle Ablenkungen ausschließen zu können trug das Modell einen schwarzen Anzug, der jeweils Hände und Füße frei ließ. Der Hintergrund war konstant in Blau gehalten (siehe Abb. 5). Jedes Video hatte eine Länge von 5 Sekunden und beinhaltete dementsprechend 5 Bewegungszyklen.

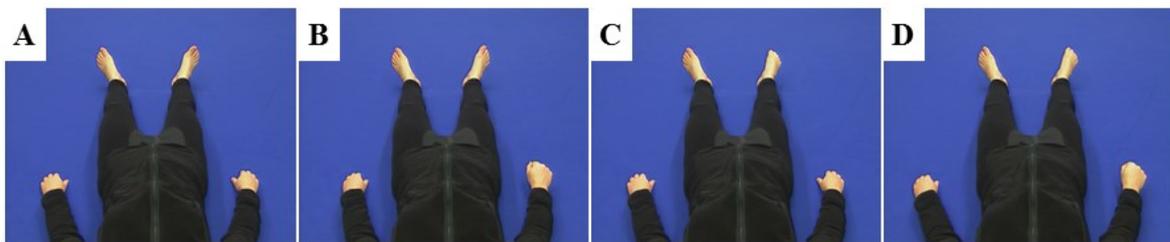


Abb. 3 Beispielhafte Darstellung der Videostimuli mit der Ausgangsstellung (A) und den Bedingungen Hand (B), Fuß (C) und Hand & Fuß (D), jeweils in der Phase der Flexion.

Alle Stimuli wurden von einem PC unter der Verwendung der Software Presentation (Version 12.2, Neurobehavioral Systems, Albany, USA) über einen LCD-Projektor (Epson EB-G5600) spiegelverkehrt (oben und unten) aus dem Nebenraum auf eine 460×350 mm große Leinwand im Scannerraum projiziert. Diese befand sich am Kopfende des Kernspintomographen und konnte von den Probanden über einen an der Kopfspule befestigten Doppelspiegel mit einem horizontalen Sichtfeld von 188 mm und einem vertikalen Sichtfeld von 168 mm beobachtet werden. Dies entsprach einem Blickwinkel von 18° (horizontal) und 11° (vertikal). Zusätzlich wurde mithilfe eines an Hand und Fuß befestigten Bewegungssensors kontrolliert, ob während der Kontroll- und Simulationsbedingungen unwillkürliche Bewegungen durchgeführt wurden.

Alle Trials wurden in pseudo-randomisierter Reihenfolge dargeboten. Hierzu wurden zwei Routinen mit zufälliger Abfolge der Bedingungen erstellt und die Probanden in gleicher Anzahl auf beide Routinen verteilt. Jeder Trial startete mit einer 2.5-sekündigen schriftlichen Instruktion in weißer Schrift auf schwarzem Hintergrund. Diese enthielt den folgenden Action State („Führe ... aus“, „Imaginiere“, „Beobachte“) und den Effektor („Hand“, „Fuss“, „Hand & Fuss“). Eine der Instruktionen lautete beispielsweise „Imaginiere Hand“

(siehe Abb. 4). Die Instruktion für die Ruhebedingung lautete „Schließe die Augen und zähle“. Abhängig vom Action State erschienen anschließend für die Beobachtung vier Wiederholungen des entsprechenden 5-sekündigen Videos. Während der Bewegungsausführung und -vorstellung sowie der Kontrollbedingung sollten die Augen geschlossen werden. Das Display verdunkelte sich währenddessen für insgesamt 25 Sekunden. Mithilfe einer am Scanner befestigten Kamera wurde ein Video der Augen der Versuchspersonen erstellt, wodurch der Untersucher jederzeit beobachten konnte, ob sie gemäß den Vorgaben geöffnet oder geschlossen waren. Die Trials der Experimentalbedingungen bestanden aus jeweils 20 Bewegungswiederholungen, die entweder ausgeführt, vorgestellt oder beobachtet wurden. Dabei sollten die Probanden die Anzahl der Bewegungen innerlich rhythmisch mitzählen, um auf diese Weise die Bewegungsgeschwindigkeit und die Anzahl der Wiederholungen in den Ausführungs- und Vorstellungsbedingungen zu kontrollieren. Um die durch das Zählen entstehende neuronale Aktivierung für alle Bedingungen konstant zu halten wurden die Probanden instruiert, auch während der Beobachtungs- und Ruhebedingung zu zählen.

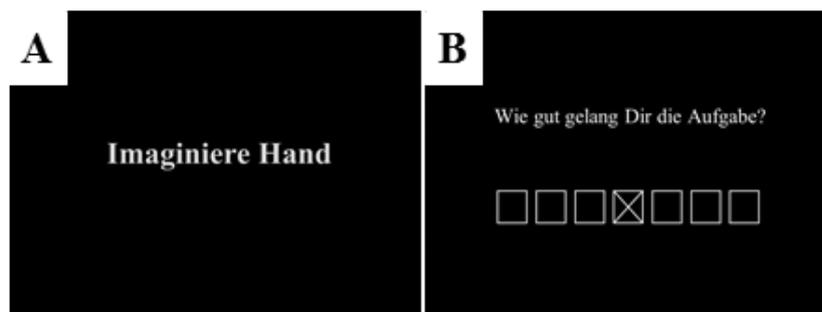


Abb. 4 Beispielhafte Darstellung einer Instruktion (A) und der Bewertung (B)

Nach jedem Trial erfolgte ein Rating durch den Probanden. Hierzu erschien auf der Leinwand für 5 Sekunden die Frage nach der Ausführungsgüte des vorherigen Trials. Die Beantwortung erfolgte durch Verschieben eines Kreuzes auf einer durch Quadrate dargestellten 7-Punktskala, wobei das am weitesten rechts befindliche Kästchen die beste Wertung darstellte (siehe Abb. 4). Die Steuerung des Kreuzes auf dem Display erfolgte mithilfe der linken und rechten Taste einer Antwortbox, die von den Probanden mit der linken Hand bedient wurde. Um den Abstand zwischen der Aufzeichnung eines Volumens und dem Beginn des folgenden Trials variabel zu halten, wurde ein Jitter im Bereich von ± 1.5 s verwendet.

Für jede der 10 Bedingungen wurden 8 Trials durchgeführt, so dass die Probanden insgesamt 80 Trials absolvierten. Das gesamte Experiment im Scanner umfasste ca. 60 Minuten.

7.3.3 Versuchsablauf

Das Experiment wurde an der Justus-Liebig-Universität Gießen am Bender Institute for Neuroimaging (BION) durchgeführt. Vor Beginn der Untersuchung erhielten die Versuchspersonen eine Einverständniserklärung mit einer Beschreibung des Untersuchungsablaufs sowie ein allgemeines Informationsblatt zur Kernspintomographie mit den spezifischen Ausschlusskriterien (Anhang A). Mit der Unterzeichnung der Einverständniserklärung bestätigten sie, dass sie freiwillig an der Studie teilnahmen und darüber aufgeklärt wurden, dass sie jederzeit und ohne Angabe von Gründen oder negative Konsequenzen ihre Teilnahme abbrechen konnten. Zudem erklärten sie sich mit der Speicherung und der anonymen Weiterverarbeitung der aufgezeichneten Daten einverstanden. Trafen keine der fMRT-spezifischen Ausschlusskriterien auf die Probanden zu, bestätigten sie dies mit ihrer Unterschrift und konnten in das Experiment eingeschlossen werden. Im Anschluss daran folgten Fragebögen sowie ein Training mit EMG-Messung bevor das Experiment im Magnetresonanztomographen durchgeführt wurde. Abschließend füllten die Versuchspersonen einen Nachbefragungsbogen aus.

Fragebögen

Die Befragung der Probanden sowie das vorbereitende Training wurden in einem ruhigen Raum des BION durchgeführt. Den Probanden wurden drei verschiedene Fragebögen vorgelegt. Diese setzten sich aus einem Händigkeitfragebogen (Edinburgh Inventory of Handedness), einem Füßigkeitfragebogen (Waterloo Footedness Questionnaire-Revised) und einem Fragebogen zur Erfassung der Lebendigkeit von Bewegungsvorstellungen (Vividness of Movement Imagery Questionnaire) zusammen. Das Ausfüllen der Fragebögen beanspruchte ca. 15 Minuten. Im Anschluss an das Experiment wurde zusätzlich eine schriftliche Nachbefragung durchgeführt.

Der Edinburgh Inventory of Handedness wurde von Oldfield (1971) veröffentlicht und dient zur Erfassung der Händigkeit. Er besteht aus 10 Items (siehe Anhang A), in denen jeweils eine Tätigkeit oder ein Werkzeug beschrieben wird und der Teilnehmer angeben muss, mit welcher Hand er diese bevorzugt ausführt bzw. den Gegenstand überwiegend hält oder manipuliert. Die entsprechende Seite soll mit ++ markiert werden. Wird keine Seite eindeutig bevorzugt, ist dies durch ein + auf jeder Seite zu kennzeichnen. Bei den Tätigkeiten handelt es sich um objektbezogene Alltagsbewegungen, wie beispielsweise Schreiben oder Zeichnen. Als Werkzeuge werden z.B. Schere und Löffel genannt. Für die Experimente dieser Arbeit wurde eine deutsche Übersetzung verwendet. Die mithilfe des

Fragebogens erhobenen Daten dienten dazu sicherzustellen, dass alle Teilnehmer tatsächlich Rechtshänder waren um eine Vergleichbarkeit innerhalb der Stichprobe zu gewährleisten.

Mithilfe des Waterloo Footedness Questionnaire-Revised (Elias et al., 1998) kann der dominante Fuß ermittelt werden (siehe Anhang A). Die insgesamt 13 Items enthalten 10 Items mit spezifischen Fragen zur Seitigkeit bei der Verwendung des Fußes. Die Hälfte dieser Fragen bezieht sich auf Tätigkeiten, bei denen der Fuß zur Manipulation eines Objekts verwendet wird, beispielsweise zum Schießen eines Balles. Die weiteren 5 Items erfragen den bevorzugten Fuß zur Durchführung bestimmter Aktivitäten, wie dem Stehen auf einem Fuß. Die Beantwortung erfolgt auf einer 5-Punkt-Skala, bei der angegeben werden kann, ob immer oder überwiegend der rechte oder der linke Fuß bzw. ob beide Seiten gleichermaßen häufig für die Tätigkeit verwendet werden. Im Rahmen der restlichen 3 Items werden besondere Geschehnisse aus der Vergangenheit wie Verletzungen oder ein spezielles Training erfragt, die Einfluss auf die individuelle Füßigkeit gehabt haben könnten. Zum Zwecke dieser Studie wurde der Fragebogen aus dem Englischen ins Deutsche übersetzt.

Der Vividness of Movement Imagery Questionnaire (VMIQ) ist ein Fragebogen zur Erfassung der Lebendigkeit von Bewegungsvorstellungen (Isaac et al., 1986). Er setzt sich aus 24 Items zusammen (siehe Anhang A). Dabei soll der Proband mithilfe einer 5-Punkt-Skala beurteilen, wie gut er sich die Ausführung verschiedener Tätigkeiten vorstellen kann. Dementsprechend soll eine „vollkommen scharfe und lebendige“ Bewegungsvorstellung mit einer 1 bewertet werden. Gelingt es hingegen nicht, auch nur ein verschwommenes Bild der Tätigkeit vorzustellen, ist dies mit einer 5 zu bewerten. Diese Einschätzung erfolgt sowohl für die Vorstellung der Bewegung aus der Eigenperspektive als auch für die Bewegung einer anderen Person, so dass insgesamt 48 Ratings abgegeben werden. Mit diesem Test sollte überprüft werden, ob die Probanden grundsätzlich die Fähigkeit zu lebhaften Bewegungsvorstellungen besaßen und somit zur Teilnahme an der Studie geeignet waren. Für die statistische Auswertung der Ergebnisse des VMIQ wurde für jede Versuchsperson der Mittelwert aus allen Items gebildet. Aus diesen Daten wurde anschließend der Mittelwert für die gesamte Stichprobe gebildet um eine Aussage über die durchschnittliche Qualität der Vorstellungen treffen zu können.

Im Anschluss an die fMRT-Messung erfolgte eine schriftliche Nachbefragung der Versuchsteilnehmer, die sich auf die vorangegangene Messung bezog. Dabei sollte mithilfe von Schulnoten für jeden Action State und die Ruhebedingung abschließend bewertet wer-

den, wie gut deren Durchführung während des Experiments gelang. Weitere Fragen bezogen sich darauf, welche Bedingung am schwersten gefallen war und wie gut das Zählen während der Bedingungen und die folgende Bewertung gelangen. Schließlich konnten zudem besondere Vorkommnisse oder sonstige Auffälligkeiten angegeben werden (siehe Anhang B). Die Nachbefragung diente dazu sicherzustellen, dass die Teilnehmer das Experiment den Vorgaben entsprechend durchführen konnten und keine technischen Probleme auftraten.

Training mit EMG-Messung

Im Anschluss an die Befragung erfolgte das Training. Dieses lässt sich in eine Einführungsphase und die eigentliche Trainingsphase unterteilen, die inhaltlich dem folgenden Experiment im Scanner entsprach.

Im Rahmen der Einführungsphase wurden den Probanden die Bewegungen zunächst mithilfe der Videostimuli demonstriert. Anschließend wurden die realen Ausführungen der Bewegungen mit der Hand, mit dem Fuß und mit beiden Effektoren simultan geübt. Als Hilfestellung zur Einhaltung der Bewegungsgeschwindigkeit von 1 Hz wurde ein Metro- nom verwendet. Da diese akustische Hilfe während der Messung im Kernspintomographen nicht zur Verfügung stand wurden die Probanden bereits in dieser Phase instruiert, in Gedanken im gleichen Rhythmus jeweils von eins bis fünf zu zählen. Das Zählen diente somit als interner Taktgeber während der folgenden Experimentalbedingung und sollte in allen Bedingungen durchgeführt werden. Sobald der Proband in der Lage war, die Bewegungen gemäß der vorgegebenen Kriterien auszuführen, wurde er instruiert, sich deren Ausführung mit den unterschiedlichen Effektoren aus der Eigenperspektive vorzustellen, bis die Bewegungsvorstellung subjektiv möglichst lebendig war. Dabei sollte die Aufmerksamkeit insbesondere auf kinästhetische Wahrnehmungsinhalte gelegt werden. Die Instruktion spielt in diesem Zusammenhang eine wichtige Rolle, um die Aufmerksamkeit auf diesen Aspekt der Vorstellung zu lenken (Munzert et al., 2009). Im Anschluss daran begann die Trainingsphase.

Das Training beinhaltete die Durchführung aller Bedingungen des Experiments (siehe Kap. 7.3.2), jedoch mit einer vergleichsweise geringen Anzahl von jeweils drei Wiederholungen. Insgesamt umfasste das Training somit 30 Trials und dauerte ca. 15 Minuten. Dabei saß der Proband auf einem Stuhl mit Armlehnen, so dass der rechte Unterarm mit einem Keil unterlagert werden konnte. Ebenso wurde der rechte Unterschenkel auf einen Hocker gelegt, so dass das Bein waagrecht lag. Diese Position ermöglichte eine ungestörte Bewegung der rechten Hand und des rechten Fußes.

Auf dem Tisch vor den Probanden stand ein auf einer Halterung platziertes Notebook mit einem 15 Zoll großen Display, auf dem die Stimuli präsentiert wurden. Die hierzu verwendete Software war die auch später im Scanner genutzte Software Presentation (Version 12.2, Neurobehavioral Systems, Albany, USA). Die Darbietung der Stimuli entsprach der der Experimentalbedingung (siehe Kap. 7.3.2). Die Bewertung der Ausführungsgüte des vorangegangenen Trials erfolgte mit der linken Hand auf einer Funktastatur. Das Rating während des Trainings diente zur Gewöhnung der Teilnehmer an diese Aufgabe und lieferte dem Versuchsleiter ein direktes Feedback über deren Selbsteinschätzung. Die dabei generierten Daten wurden demnach nicht in die Auswertung einbezogen. Zusätzlich wurden die Probanden gebeten, jeweils den Start und das Ende der Bewegungsvorstellung zu signalisieren. Auf diese Weise konnte vom Versuchsleiter die korrekte Ausführung kontrolliert werden, deren Dauer jeweils ungefähr 20 Sekunden betragen sollte.

Während der Trainingsphase wurde die elektrische Muskelaktivität in den entsprechenden Zielmuskeln (Extensoren und Flexoren der Hand- und Fußregion) mithilfe der Elektromyographie (EMG) gemessen. Diese Messung diente dazu sicherzustellen, dass die Probanden während der Simulationsbedingungen sowie der Kontrollbedingung keine assoziierten Muskelkontraktionen durchführten (Lotze & Halsband, 2006). Stellte der Untersucher eine Erhöhung des Tonus fest, wurde der Proband durch eine kurze Berührung darauf hingewiesen, die entsprechende Muskulatur zu entspannen. Auf diese Weise lernten die Teilnehmer assoziierte Mitbewegungen, insbesondere während der Bewegungsvorstellung, zu vermeiden. Darüber hinaus wurden die Daten gespeichert und statistisch ausgewertet um zu überprüfen, ob sich die verschiedenen Bedingungen bezüglich der muskulären Aktivierung voneinander unterschieden (siehe Kap. 7.3.4). Da im Scanner aus technischen Gründen keine entsprechende Messung möglich war, wurde die Messung während der Trainingsphase mit den gleichen Bedingungen durchgeführt. Grundlage dessen war die Annahme, dass die Ergebnisse des Trainings auf die Experimentalbedingung übertragbar sind.

7.3.4 Datenaufzeichnung und statistische Auswertung der behavioralen Daten

Die statistische Auswertung aller behavioralen Daten erfolgte mit der Software SPSS (Version 18, SPSS Inc, eine IBM Co, Chicago, USA).

Elektromyographie

Zur Aufzeichnung des Elektromyogramms wurden Einwegelektroden aus Textil-Vlies (F2060) mit einem Durchmesser von 55 mm für den Einsatz mit Druckknopf-Adaptoren von der Firma FIAB (Vicchio, Italien) verwendet. Die mittels einer Clip-Funktion an die Elektroden angeschlossenen Vorverstärkerkabel wurden mit dem Telemyo 2400T G2 der Firma Noraxon Inc. (USA) verbunden, in Deutschland vertrieben durch Velamed (Köln). Die von dem Gerät mit einer Messrate von 1000 Hz aufgezeichneten Potenzialänderungen wurden in Mikrovolt (μV) gemessen und via Wireless LAN an einen PC-Interface Receiver gesendet, der wiederum über einen USB-Port mit einem Laptop verbunden war. Zur Aufzeichnung und Verarbeitung der Daten wurde die von Noraxon bereitgestellte Software MyoResearch XP Clinical Edition (Version 1.07.60) verwendet. Mithilfe der Software und einer über den Firewire-Anschluss des Laptops verbundenen Videokamera war es möglich, zusätzlich zur EMG-Aufzeichnung zeitlich synchronisiertes Bildmaterial der über den Laptop dargebotenen Stimuli zu erstellen. Die auf diese Weise erzeugten Videos im AVI-Format hatten eine räumliche Auflösung von 720×576 Pixeln und eine zeitliche Auflösung von 50 Bildern pro Sekunde. Im Zuge der späteren Auswertung wurden sie zur Zuordnung der verschiedenen Bedingungen zum Signal genutzt.

Das Vlies der Elektroden wurde für den Einsatz so zugeschnitten, dass diese in einem Abstand von 2 cm auf die Haut geklebt werden konnten. Zusätzlich wurden die Elektroden und Kabel mit einem in ca. 1 cm Breite geschnittenem hypoallergenem Fixiervlies (Omni-fix Elastic, Paul Hartmann GmbH, Wiener Neudorf, Österreich) befestigt, so dass weder auf die Druckknopfadapter noch auf die Kabel Druck oder Zug ausgeübt werden konnte. Diese Maßnahme diente zur Verhinderung von Bewegungsartefakten im EMG-Signal. Zudem wurde darauf geachtet, dass der Unterarm und der Unterschenkel so unterlagert wurden, dass es nicht zu einer durch Haltetätigkeit generierten Erhöhung der Muskelgrundspannung kommen konnte. Bevor die Elektroden auf die über der Zielmuskulatur liegende Haut aufgebracht wurden, wurde diese präpariert. Dabei wurden die Haare mit einem Einwegrasierer entfernt und die Haut im Anschluss daran mit einem Tuch und Desinfektionsmittel gereinigt und von abgestorbenen Hautschuppen befreit. Die Zielmuskulatur der EMG-Messung teilte sich auf in die Extensoren und die Flexoren der Hand bzw. des Fußes. Da die Muskulatur in den entsprechenden Bereichen sehr dünne Muskelbäuche vorweist ist dort eine isolierte Messung einzelner Muskeln unter Verwendung von Oberflächenlektroden nicht möglich. Aus diesem Grund muss bei den gemessenen Werten von Summenpotentialen nahe beieinanderliegender Muskeln ausgegangen werden. Die Lage

der Elektroden wurde jeweils per Palpation individuell an die Probanden angepasst. Im Bereich des Unterarms beinhalten die Extensoren des Handgelenks bzw. der Finger den M. extensor carpi radialis und den M. extensor carpi ulnaris. Die Elektrodenapplikation erfolgte an der dorsalen Seite des rechten Unterarms innerhalb des proximalen Drittels. Der M. flexor carpi radialis und der M. flexor carpi ulnaris stellen die prominentesten Unterarmflexoren dar. Entsprechend der Extensoren wurden die Elektroden auch hier im proximalen Drittel des Unterarms platziert, jedoch in diesem Fall ventral. Die für den gesamten Unterarm gültige Referenzelektrode wurde im Bereich des Olecranon am Ellenbogen angebracht.

Zur Ableitung der Muskelaktivität im Bereich des Fußes wurden die Elektroden für die Extensoren des Fußgelenks bzw. der Zehen lateral von der vorderen Schienbeinkante im ventralen Bereich des Unterschenkels platziert. Da die als Zielmuskulatur gewählten M. extensor digitorum longus und M. extensor hallucis longus weitestgehend unter dem prominenten M. tibialis anterior verlaufen, wurde eine Elektrodenlage im distalen Drittel im Verlauf des Unterschenkels gewählt, wo beide Muskeln direkt unter der Haut verlaufen. Die Ableitung der Potenziale der Zehenflexoren, also des M. flexor digitorum und des M. flexor hallucis brevis, erfolgte auf der Fußsohle mittig im Verlauf der Mittelfußknochen. Die Referenzelektrode wurde auf den Malleolus lateralis des Wadenbeins geklebt. Vor Beginn der Messung wurde mit einem Multimeter sichergestellt, dass der Hautwiderstand unter einem Schwellenwert von 5 Kiloohm ($k\Omega$) lag (Freiwald, Baumgart, & Konrad, 2007, S. 54).

Die Bearbeitung des EMG-Signals erfolgte mithilfe der bereits für die Datenaufnahme verwendeten Software MyoResearch XP Clinical Edition (Version 1.07.60, Noraxon Inc., USA). Im ersten Schritt erfolgte die Gleichrichtung des Signals. Danach wurden in dem fortlaufend aufgezeichneten EMG-Signal die Durchführungsphasen aller Trials für alle Muskelgruppen markiert und der jeweiligen Bedingung zugeordnet. Hierzu wurde wie bereits beschrieben das zeitlich synchronisierte Videomaterial verwendet. Von dieser 25-sekündigen Phase wurden jeweils am Beginn und am Ende zusätzlich drei Sekunden abgeschnitten. Für das Zeitfenster der mittleren 19 Sekunden wurde jeweils das Integral (Mittelwert*s) berechnet. Aus den Integralen der einzelnen Trials wurden für jede Versuchsperson jeweils für alle Bedingungen Mittelwerte gebildet, die in die Gruppenstatistik eingingen.

Um zu überprüfen, ob sich die Muskelaktivierungen der Experimentalbedingungen von denen der Ruhebedingung unterschieden, wurden multiple paarweise *t*-Tests durchgeführt

($\alpha = .05$). Dabei wurde für alle Muskelgruppen die Aktivierung während der verschiedenen Ausführungs-, Vorstellungs- und Beobachtungsbedingungen jeweils mit der Ruhebedingung verglichen.

Bewegungsdaten

Während der fMRT-Messung wurde die Bewegung der Hand und des Fußes mithilfe eines Bewegungssensors aufgezeichnet, der an beiden Extremitäten befestigt war. Auf diese Weise konnte überprüft werden, ob die Probanden während der Vorstellung, der Beobachtung oder der Kontrollbedingung ungewollte Bewegungen durchführten, die Einfluss auf die Hirnaktivierung gehabt haben könnten.

Für die statistische Auswertung wurde für jeden Trial die Standardabweichung vom bereinigten Mittelwert verwendet. Diese Werte wurden für jede Versuchsperson für alle Bedingungen gemittelt. Anschließend wurde für die Experimentalbedingungen eine Varianzanalyse (ANOVA) mit Messwiederholung berechnet mit den Faktoren *Action State* (Vorstellung, Beobachtung, Ausführung) und *Effektor* (Hand, Fuß, Hand & Fuß). Zusätzlich wurde mit multiplen paarweisen *t*-Tests jede Experimentalbedingung mit der Kontrollbedingung verglichen, um zu überprüfen ob während den Simulationsbedingungen vergleichsweise mehr und damit ungewollte Bewegung stattfand ($\alpha = .05$). Aufgrund von technischen Problemen konnten die Daten von zwei Versuchspersonen nicht verwendet werden und gingen somit nicht in die statistische Auswertung ein.

Rating

Während des Experiments im Scanner bewerteten die Versuchspersonen nach jedem Trial die subjektive Güte der Ausführung auf einer 7-Punktskala. Dabei stellte der Wert 1 die niedrigste und der Wert 7 die höchste Wertung dar. Für jede Versuchsperson wurden Mittelwerte für die einzelnen Bedingungen bestimmt, die in die Gruppenstatistik eingingen. Im Rahmen der Gruppenstatistik wurden wiederum Mittelwerte für alle Bedingungen erstellt. Zudem wurde für die Experimentalbedingungen eine ANOVA mit Messwiederholung mit den Faktoren *Action State* (Vorstellung, Beobachtung, Ausführung) und *Effektor* (Hand, Fuß, Hand & Fuß) gerechnet um deren Einfluss auf die subjektive Ausführungsgüte der Versuchspersonen zu überprüfen. Zusätzlich wurden post-hoc *t*-Tests zwischen den Experimentalbedingungen durchgeführt ($\alpha = .05$).

7.3.5 Datenaufzeichnung und statistische Auswertung der fMRT-Daten

Die Aufzeichnung der anatomischen und hirnpfysiologischen Daten erfolgte mit einem 1.5 Tesla Kernspintomographen des Typs Siemens Magnetom Symphony (Siemens, Erlangen, Deutschland) und einer Standardkopfspule. Sie startete mit einer 9-sekündigen T1-gewichteten Localizer-Sequenz, in der jeweils eine hochaufgelöste Schicht in koronarer, sagittaler und axialer Ausrichtung gemessen wurde. Anhand derer erfolgte die Ausrichtung des Fields of View (FoV) und der Schichtführung (transversal) für die anschließenden anatomischen und funktionellen Messungen. Die Ausrichtung erfolgte parallel zur Verbindungslinie zwischen anteriorer und posteriorer Kommissur (AC-PC Linie). Im Anschluss daran wurde die anatomische Messung mithilfe einer MPRAGE-Sequenz (magnetized prepared rapidly acquired gradient echo) durchgeführt. Diese beinhaltete 160 T1-gewichtete sagittale Schichtaufnahmen mit einer Voxelgröße von $1 \times 1 \times 1$ mm und dauerte 6 Minuten. Das verwendete FoV hatte eine Größe von 256×256 mm und die Time of Repetition (TR) betrug 1.99 s. Als letzte Vormessung wurde eine zweiminütige Fieldmap-Sequenz zur Messung von Inhomogenitäten des B_0 -Magnetfeldes durchgeführt. Die gewonnenen Daten wurden im Rahmen des Preprocessings dazu verwendet, durch das sogenannte B_0 -Unwarping möglicherweise durch den Luft-Marterie-Übergang verzerrte Aktivierungen zu korrigieren.

Im Anschluss an die Vormessungen folgten zwei fMRT-Messungen. Dabei entsprach der erste Durchgang dem eigentlichen Experiment und beinhaltete eine 2D Single-Shot Echo-Planar Imaging Sequenz (EPI-Sequenz), in der 914 T2*-gewichtete Volumen aufgenommen wurden. Von diesen wurden jeweils die ersten beiden Volumen verworfen, so dass schließlich 912 Volumen in die weitere Auswertung einbezogen werden konnten. Jedes Volumen setzte sich aus 30 Schichten mit einer Dicke von 3 mm zusammen. Daraus resultierte eine Voxelgröße von $3 \times 3 \times 3$ mm. Die Schichten wurden in verschachtelter Reihenfolge (interleaved) ohne Abstand aufgenommen. Diese vergleichsweise schmale Schichtführung wurde gewählt, um die räumliche Auflösung innerhalb der frontalen motorischen Areale zu erhöhen und bildete den Bereich zwischen dem Margo superior cerebri und dem superioren temporalen Gyrus ab. Die Größe der Bildmatrix betrug 64×64 und die des FoV 192×192 mm. Die Time of Acquisition (TA) hatte eine Länge von 100 ms, was bei der Anzahl von 30 Schichten zu einer Time of Repetition (TR) von 3 s führte. Weitere Sequenzparameter waren eine Time of Echo (TE) von 55 ms und ein Flip Angle von $\alpha = 90^\circ$. Insgesamt dauerte die erste EPI-Sequenz somit 45 min und 48 s.

Im Anschluss daran wurde eine zweite EPI-Sequenz durchgeführt, bei der die gleiche Schichtführung und Ausrichtung wie in der ersten Sequenz verwendet wurde. Jedoch mit dem Unterschied, dass in diesem Fall 64 Schichten aufgenommen wurden, die das gesamte Gehirn abdeckten. Insgesamt beinhaltete diese Messung 11 Volumen und dauerte 1 min und 13 s und diente zur Normalisierung im Rahmen des Preprocessings.

Preprocessing

Das Preprocessing der funktionellen Daten erfolgte mit der Software MATLAB (Version 7.7, Mathworks Inc., Sherborn, USA) und dem Softwarepaket SPM8 (Statistical Parametric Mapping, Version 4010, Wellcome Department of Imaging Neuroscience, London, UK). Hierzu war eine Umwandlung der Rohdaten in das NIFTI-Format notwendig, für die die Software MRIConvert (Version 2.0, Lewis Center for Neuroimaging, Oregon, USA) verwendet wurde.

Die im Scanner gemessenen Kopfbewegungen korrelierten nicht signifikant mit den Bedingungen. Langsame Lageveränderungen des Kopfes wurden mithilfe der Realignment-Prozedur korrigiert. Dabei wurde das erste Volumen einer Sequenz als Referenz verwendet, mit der die anderen Volumen verglichen wurden. Die auf diese Weise ermittelten Abweichungen vom Referenzvolumen wurden mithilfe einer starren Bewegungskorrektur (Rigid body transformation) minimiert. Im gleichen Schritt erfolgte das sogenannte Unwarping, bei dem die Ergebnisse der Fieldmap-Sequenz dazu genutzt wurden, den verzerrenden Einfluss des B_0 -Magnetfeldes auf die funktionellen Daten zu korrigieren. Dieses Verfahren wurde jeweils für beide EPI-Sequenzen durchgeführt.

Im Anschluss daran wurde eine sogenannte Slice Time-Korrektur vorgenommen. Diese ist notwendig, da die Schichten eines Volumens sukzessive aufgenommen werden, aber statistisch so behandelt werden, als wären sie zeitgleich aufgenommen worden. Im Fall der ersten längeren EPI-Sequenz betrug der zeitliche Abstand zwischen den Aufnahmen der ersten und der letzten Schicht eines Volumens 2.9 s. Die Korrektur dieser Zeitdifferenz erfolgte, indem zunächst eine Referenzschicht, in diesem Fall die mittlere Schicht 15, und deren Aufnahmezeitpunkt ($\frac{1}{2} TR = 1.5$ s) definiert wurden. Durch Interpolation wurden die Werte aller Schichten zu diesem Zeitpunkt bestimmt. Die Werte der Referenzzeitpunkte wurden schließlich in die Voxelzeitreihe über alle Volumen integriert. Das gleiche Prozedere wurde auch für die zweite, kürzere EPI-Sequenz durchgeführt. Als Referenz wurde hier die Schicht 33 verwendet.

Im Rahmen der anschließenden Normalisierung wurden die Aufnahmen aller Versuchspersonen jeweils in drei Schritten in den MNI-Standardraum transformiert (Montreal Neurological Institute). Zunächst erfolgte die Koregistrierung, also die Ausrichtung der individuellen T1-gewichteten anatomischen Aufnahmen an den funktionellen Aufnahmen der zweiten EPI-Sequenz im Raum. Das koregistrierte anatomische Bild wurde im Anschluss in den MNI-Raum registriert (Segmentierung). Im dritten Schritt wurden die Parameter der Segmentierung auf die erste EPI angewendet. Die auf diese Weise normalisierten funktionellen Daten wurden schließlich unter Verwendung eines isotropen dreidimensionalen Gaußschen Kernels mit einer Spannweite von 9 mm (Full Width at Half Maximum) geglättet. Diese Filterung diente dazu, das Signal-Rausch-Verhältnis zu verbessern.

First-Level-Analyse

Die First-Level-Analyse wurde auf Single-Subject-Ebene durchgeführt und diente dazu, den Einfluss der Experimentalbedingungen und der Kontrollbedingung auf individuelle Veränderungen der neuronalen Aktivierung zu ermitteln. Zu diesem Zweck wurden in einem Allgemeinen Linearen Modell (ALM) alle Bedingungen als Regressoren definiert und deren Einfluss auf die gemessene neuronale Aktivierung vorhergesagt. Die während des Experiments gemessene Veränderung des Blutflusses in Form der BOLD-Response wurde zunächst unter Verwendung der HRF (Hemodynamic Response Function) an dessen idealtypischen Verlauf angepasst und anschließend voxelweise auf Abweichungen von der Vorhersage überprüft. Im Einzelnen wurden folgende Regressoren modelliert: die Experimentalbedingungen (*Vorstellung Hand, Vorstellung Fuß, Vorstellung Hand & Fuß; Beobachtung Hand, Beobachtung Fuß, Beobachtung Hand & Fuß; Ausführung Hand, Ausführung Fuß, Ausführung Hand & Fuß*), die *Ruhebedingung*, die Instruktionsphase sowie die im Rahmen des Preprocessings erhobenen sechs Bewegungsparameter.

Die Voxelzeitreihe wurde mithilfe eines High-Pass-Filters (Cut off: 256 s) gefiltert, um langsame Veränderungen des gemessenen Signals während der EPI-Sequenz zu entfernen. Schließlich wurden die Regressoren der Experimentalbedingungen bereits auf Einzelpersonenebene mit der Ruhebedingung kontrastiert, bevor diese im Rahmen der Second-Level Analyse auf Gruppenebene miteinander verglichen wurden.

Second-Level-Analyse

Für die Second-Level-Analyse auf Gruppenebene wurde mithilfe der Software SPM8 ein flexible factorial design (flexfact) mit allen Ausführungs-, Vorstellungs- und Beobach-

tungsbedingungen sowie der Ruhebedingung erstellt. Neben der Berechnung von t -Kontrasten ermöglichte dieses Vorgehen auch Conjunction-Analysen, die für die Berechnung der räumlichen Überlappung der aktivierten Gebiete verschiedener Bedingungen notwendig waren.

Repräsentationen der Bewegungsausführung, -vorstellung und -beobachtung

Zunächst wurde die neuronale Aktivierung der Versuchspersonen während der verschiedenen Action States in motorischen und motorik-assoziierten Hirnarealen ermittelt. Hierzu wurden drei t -Kontraste gerechnet, bei denen jeweils alle Vorstellungs-, Beobachtungs- und Ausführungsbedingungen mit der Ruhebedingung verglichen wurden (*Ausführung* > *Ruhe*, *Vorstellung* > *Ruhe*, *Beobachtung* > *Ruhe*). Auf Basis der Ergebnisse vergleichbarer Untersuchungen wurden apriori entsprechende Regions-of-Interest (ROI) definiert, in denen eine small volume correction durchgeführt wurde (Buccino et al., 2001; Héту et al., 2013; Orr et al., 2008; Wheaton et al., 2004). Diese setzten sich zusammen aus dem primär motorischen Kortex (BA4a, BA4p), dem dorsalen und ventralen prämotorischen Kortex (dPMC, vPMC), dem supplementär motorischen Areal (SMA), Anteilen des inferioren Gyrus frontalis (BA44, BA45) sowie dem superioren und inferioren Parietallappen (SPL, IPL) und dem inferioren parietalen Sulcus (IPS) des posterioren parietalen Kortex, jeweils beider Hemisphären. Die ROIs wurden mithilfe von Karten definiert, die auf cytoarchitektonischen Daten basieren und deren Voxel mit einer Wahrscheinlichkeit von mindestens 50 % zur entsprechenden Region gehören (Eickhoff et al., 2005). Die zu diesem Zweck verwendeten Masken wurden mit der Software FSL (Smith et al., 2004) erstellt und für alle ROI-Analysen verwendet. Aufgrund der gewählten engen Schichtführung zur Erhöhung der räumlichen Auflösung beinhaltete das in der EPI-Sequenz gemessene Volumen während des Experiments nicht das Cerebellum, weshalb dieses Areal nicht in der Auswertung berücksichtigt werden konnte. Das für alle ROI-Analysen verwendete Signifikanzniveau betrug $p < .05$, FWE-korrigiert (family-wise error).

Effektorspezifität von Hand- und Fußbewegungen

Um die Repräsentationen der Ausführung, Vorstellung und Beobachtung der Hand- und Fußbewegungen auf ihre Effektorspezifität hin zu überprüfen wurde das von Ehrsson et al. (2003) beschriebene Vorgehen verwendet. Dabei wurde für jeden Action State die Aktivierung der Durchführungsbedingung mit der Hand mit der jeweiligen Fußbedingung kontrastiert und umgekehrt (*Ausführung Hand* > *Ausführung Fuß*, *Ausführung Fuß* > *Ausführung*

Hand, Vorstellung Hand > Vorstellung Fuß, Vorstellung Fuß > Vorstellung Hand, Beobachtung Hand > Beobachtung Fuß, Beobachtung Fuß > Beobachtung Hand). Die Auswertung wurde in den bereits beschriebenen ROIs durchgeführt und das verwendete Signifikanzniveau betrug $p < .05$ (FWE-korrigiert).

Single-Subject-Analyse

In verschiedenen Studien konnte gezeigt werden, dass durch Glättung und die Mittelung der individuellen Daten der Versuchspersonen im Rahmen der Gruppenanalyse die räumliche Auflösung der Ergebnisse sinkt und damit die Gefahr besteht, die Selektivität spezifischer Aktivierungen zu unterschätzen (Jastorff, Abdollahi, & Orban, 2012; Kolster et al., 2010). Zudem können vergleichsweise hohe oder niedrige Aktivierungsspeaks einzelner Versuchspersonen das Gruppenergebnis stark beeinflussen (Friston et al., 1999). Vor diesem Hintergrund wurde eine zusätzliche Single-Subject-Analyse durchgeführt. Auf diese Weise sollte die Verteilung der individuellen Aktivierungsspitzen, unabhängig von der Größe des jeweiligen t -Werts, für die Ausführung, die Vorstellung und die Beobachtung der Hand- und Fußbewegungen dargestellt werden. Da diese Auswertung als Ergänzung zu den Gruppenergebnissen diente, wurden die Areale als Zielgebiete gewählt, für die dort signifikante Ergebnisse gefunden wurden ($p < .05$, FWE-korrigiert). Zudem sollte überprüft werden, ob sich die signifikanten Gruppenergebnisse auch in den Einzelergebnissen widerspiegelten, oder diese auf hohen Aktivierungsspeaks weniger Versuchspersonen basierten. Zu diesem Zweck wurde ermittelt, wie groß der Anteil an Versuchspersonen war, deren individuelle Aktivierungsspitzen unterhalb der Signifikanzschwelle lagen. Für die entsprechenden Kontraste (*Ausführung Hand > Ausführung Fuß, Ausführung Fuß > Ausführung Hand, Vorstellung Hand > Vorstellung Fuß, Vorstellung Fuß > Vorstellung Hand, Beobachtung Hand > Beobachtung Fuß, Beobachtung Fuß > Beobachtung Hand*) wurden jeweils die individuellen Aktivierungsspitzen im primär motorischen Kortex (BA4), den prämotorischen Arealen (BA6) und in den Bestandteilen der posterioren parietalen Kortex (SPL, IPL) beider Hemisphären für alle Versuchspersonen berechnet. Die verwendeten Masken wurden auf der Grundlage probabilistischer Karten (Eickhoff et al., 2005) mithilfe der Software SPM8 erstellt. Anschließend wurden über alle Versuchspersonen hinweg Mittelwerte der MNI Koordinaten X, Y und Z für die verschiedenen Bedingungen in den Zielregionen berechnet. Sowohl die individuellen, als auch die für die Gruppe berechneten Koordinaten wurden schließlich in Grafiken abgebildet.

Anhand der erhobenen p -Werte wurde anschließend jeweils berechnet, wie groß der prozentuale Anteil an Versuchspersonen war, für die in den jeweiligen Arealen statistisch signifikante Aktivierungsspitzen gefunden wurden und jeweils über beide Effektoren gemittelt ($p < .05$, unkorrigiert; siehe Ehrsson et al., 2003).

Äquivalenz zwischen Bewegungsausführung und -simulation

Mit der folgenden Auswertung sollte überprüft werden, ob bzw. in welchen Arealen die effektorspezifischen Aktivierungsspitzen der Simulationsbedingungen innerhalb der Repräsentationen der Bewegungsausführung lagen. Gemeinsamkeiten der räumlichen Repräsentationen verschiedener Action States wären ein Hinweis auf äquivalente neuronale Prozesse. Hierzu wurden auf Gruppenebene jeweils die hand- und fußspezifischen Aktivierungen der Bewegungsausführung ($p < .05$, unkorrigiert) als Maske definiert (*Ausführung Hand* > *Ausführung Fuß*, *Ausführung Fuß* > *Ausführung Hand*). Im nächsten Schritt wurde überprüft, ob sich innerhalb dieser Areale statistisch signifikante Aktivierungspeaks der Vorstellungs- bzw. Beobachtungsbedingung mit dem jeweils gleichen Effektor befanden. Die Auswertung beinhaltete die bereits beschriebenen Regions-of-Interest ($p < .05$, FWE-korrigiert, ROI-Analyse).

Überlappung der Repräsentationen von Hand- und Fußbewegungen

Die beschriebenen Kontraste zur Ermittlung der Effektorspezifität (*Hand* > *Fuß*, *Fuß* > *Hand*) geben keine Informationen darüber, ob und in welchem Ausmaß sich die Repräsentationen der Hand- und Fußbewegungen räumlich überlagern bzw. überlappen und somit identische Neuronencluster rekrutieren. Aus diesem Grund wurden weitere Auswertungen vorgenommen, die Informationen über das Ausmaß der Überlappung in verschiedenen Arealen geben sollten. In Anlehnung an das von Cunningham et al. (2013) beschriebene Prozedere wurden die bereits auf Einzelpersonenebene ermittelten Kontraste aller Einzelbedingungen mit der Ruhebedingung auf Gruppenebene im Rahmen von ROI-Analysen berechnet (*Ausführung Hand* > *Ruhe*, *Ausführung Fuß* > *Ruhe*, *Vorstellung Hand* > *Ruhe*, *Vorstellung Fuß* > *Ruhe*, *Beobachtung Hand* > *Ruhe*, *Beobachtung Fuß* > *Ruhe*). Anschließend wurde für jedes Areal beider Hemisphären (BA4, SMA, dPMC, vPMC, BA44, BA45, SPL, IPL) die Anzahl der Voxel ermittelt, deren t -Werte die Schwelle von $t > 2.5$ überschritten. Zusätzlich wurden mithilfe von Conjunction-Analysen für die Ausführung, Vorstellung und Beobachtung die Anzahl der Voxel berechnet, deren Aktivierung sowohl während der Hand- als auch während der Fußbewegung den Schwellenwert in den entspre-

chenden Arealen überschritten (*Ausführung Hand* > *Ruhe* \cap *Ausführung Fuß* > *Ruhe*, *Vorstellung Hand* > *Ruhe* \cap *Vorstellung Fuß* > *Ruhe*, *Beobachtung Hand* > *Ruhe* \cap *Beobachtung Fuß* > *Ruhe*). Mithilfe dieser Daten konnten Aussagen darüber getroffen werden, wie groß die räumliche Überlappung der Repräsentationen der Hand- und Fußbedingungen der verschiedenen Action States in den Zielgebieten war und wie groß diese im Verhältnis zur Anzahl der aktivierten Voxel in den einzelnen Bedingungen mit jeweils einem Effektor waren.

Einzelne vs. simultane Bewegungsausführung beider Effektoren

Veröffentlichte Studien zur neuronalen Aktivierung während simultaner Bewegungen beschränkten sich entweder auf mehrere Anteile eines Effektors und Ganzkörperbewegungen (Szameitat et al., 2007) oder bilaterale Bewegungen einzelner Effektoren (Zeharia et al., 2012). Bisher ist jedoch wenig bekannt darüber, in welchem Verhältnis die neuronalen Repräsentationen unilateraler, simultaner Hand- und Fußbewegungen zu den isolierten Bewegungen der Effektoren stehen. Um dies zu überprüfen wurden für alle Action States jeweils die isolierten Hand- und Fußbewegungen gemeinsam mit der simultanen Ausführung kontrastiert und umgekehrt (*Hand* + *Fuß* > *Hand & Fuß*, *Hand & Fuß* > *Hand* + *Fuß*). Diese Auswertung wurde für die bereits beschriebenen ROIs mithilfe der entsprechenden Masken durchgeführt (Eickhoff et al., 2005) ($p < .05$, FWE-korrigiert, ROI-Analyse).

Signal-Change-Analyse

Die Signal-Change-Analyse bietet die Möglichkeit, die Signalveränderungen mehrerer Kontraste in einem definierten Zielgebiet miteinander zu vergleichen. Auf diese Weise war es möglich sowohl die Action States als auch die Bedingungen mit verschiedenen Effektoren in einer Darstellung miteinander zu vergleichen. Die Visualisierung der prozentualen Signalveränderung (percent signal change) erfolgte mit der Toolbox rfxplot (Gläscher, 2009), die in Verbindung mit SPM8 verwendet wurde. Diese berechnet auf Basis der Single-Subject-Ergebnisse die Signalveränderung auf Gruppenebene und erstellt die entsprechenden Balkendiagramme der gewählten Parameter in einer definierbaren Region. In diesem Fall wurden die Koordinaten der Aktivierungspeaks für die Kontraste *Ausführung* > *Ruhe*, *Vorstellung* > *Ruhe* und *Beobachtung* > *Ruhe* in bestimmten ROIs (BA4a, BA4p, SMA, dPMC, SPL und IPL) verwendet. Aus diesen wurden Mittelwerte gebildet und die Auswertung für einen Radius von 9 mm durchgeführt, so dass sich wenn möglich die

Peaks der drei Kontraste innerhalb dieser Region befanden. Lagen die Peaks nicht in einem gemeinsamen Zielgebiet, wurden Regionen in der Nähe der Ausführungsbedingungen bevorzugt. Die Berechnung und Darstellung der Signalveränderung wurde schließlich für alle Ausführungs-, Vorstellungs- und Beobachtungsbedingungen (*Hand*, *Fuß*, *Hand & Fuß*) im Kontrast mit der Ruhebedingung durchgeführt und in entsprechenden Diagrammen dargestellt.

7.4 Ergebnisse

7.4.1 Behaviorale Daten

Elektromyographie

Während des Trainings wurde für alle Bedingungen die muskuläre Aktivierung in vier Muskelgruppen (Extensoren und Flexoren der Hand und des Fußes) gemessen um unerwünschte Kontraktionen oder Steigerungen des Muskeltonus detektieren zu können. In Tab. 1 sind die Mittelwerte und Standardfehler der Integrale für die jeweilige Zielmuskulatur der Bedingungen aufgelistet. Zudem werden die Ergebnisse der paarweisen t -Tests angegeben, in denen die Experimentalbedingungen jeweils mit der Kontrollbedingung verglichen wurden. Die Ergebnisse der insgesamt 24 Vergleiche zwischen den Simulationsbedingungen und der Ruhebedingung zeigten in nur einem Vergleich einen signifikanten Unterschied. Dieser bezog sich auf die Fußflexoren und zeigte für die Ruhebedingung einen höheren Mittelwert als für die entsprechende Beobachtungsbedingung (*Beobachtung Hand & Fuß*) und ist somit vernachlässigbar.

Im Gegensatz dazu unterschieden sich die während der Bewegungsausführung gemessenen Aktivierungen in den Muskeln des bewegten Effektors von denen der Ruhebedingung jeweils hochsignifikant ($p < .001$) und lagen damit unter dem mithilfe der Formel $\alpha' = 1 - (1 - \alpha)^{1/m}$ korrigierten α -Niveau von .006 (Bortz & Schuster, 2010, S. 230). Abb. 5 veranschaulicht die gemittelten Integrale der Vorstellungs-, Beobachtungs- und Ausführungsbedingungen sowie der Kontrollbedingung für alle Muskelgruppen.

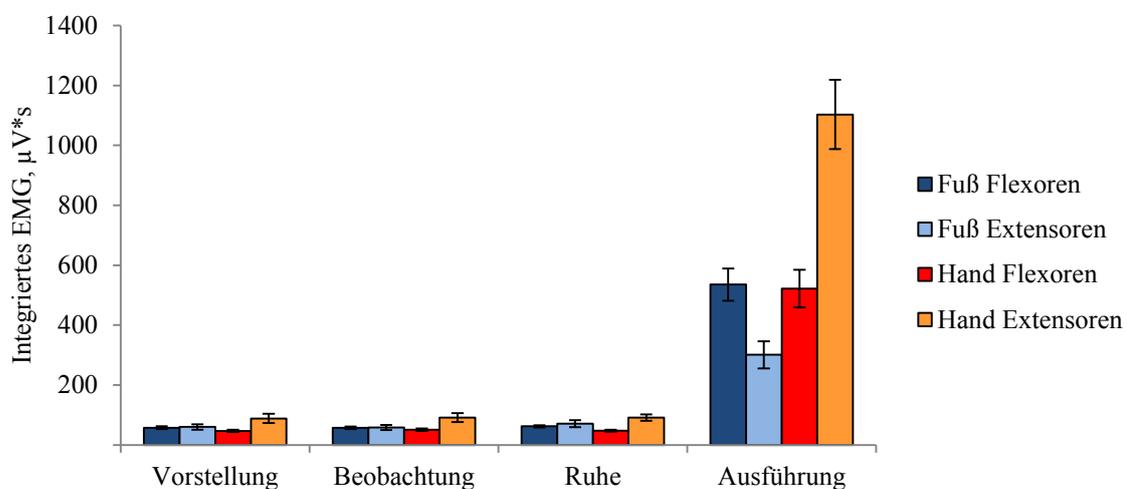


Abb. 5 Die für die Action States (Vorstellung, Beobachtung, Ausführung) und die Ruhebedingung gemittelten integrierten EMG-Signale sowie die Standardfehler für alle gemessenen Muskelgruppen (Fuß Flexoren, Fuß Extensoren, Hand Flexoren, Hand Extensoren).

Tab. 1 Ergebnisse der EMG-Messung während der Trainingsphase. Dargestellt werden die aus den Integralen ($\mu\text{V} \cdot \text{s}$) berechneten Mittelwerte für alle Bedingungen in den an der Bewegung beteiligten Muskelgruppen.

Bedingung	Muskelgruppe	<i>M</i>	<i>SEM</i>	<i>t</i> -Wert*	<i>p</i> -Wert*
Vorstellung Hand	Hand Extensoren	89.3	14.6	-.164	.872
	Hand Flexoren	45.0	3.8	-1.042	.312
Vorstellung Fuß	Fuß Extensoren	54.9	8.5	-1.894	.075
	Fuß Flexoren	57.2	4.8	-2.025	.059
Vorstellung Hand & Fuß	Hand Extensoren	95.6	14.0	.327	.748
	Hand Flexoren	50.4	3.7	.993	.335
	Fuß Extensoren	64.4	9.9	-1.351	.195
	Fuß Flexoren	60.0	4.5	-.891	.385
Beobachtung Hand	Hand Extensoren	91.3	17.6	-.007	.995
	Hand Flexoren	51.8	5.9	.743	.468
Beobachtung Fuß	Fuß Extensoren	66.9	10.6	-.621	.543
	Fuß Flexoren	59.3	4.6	-1.434	.170
Beobachtung Hand & Fuß	Hand Extensoren	87.7	10.9	-.410	.687
	Hand Flexoren	47.2	3.4	-.239	.814
	Fuß Extensoren	55.2	7.6	-2.019	.060
	Fuß Flexoren	55.4	3.7	-3.014	.008
Ausführung Hand	Hand Extensoren	1147.2	120.3	8.690	< .001
	Hand Flexoren	536.8	63.2	7.737	< .001
Ausführung Fuß	Fuß Extensoren	292.8	50.5	4.304	< .001
	Fuß Flexoren	531.2	58.9	8.107	< .001
Ausführung Hand & Fuß	Hand Extensoren	1058.9	110.3	8.689	< .001
	Hand Flexoren	506.9	62.9	7.277	< .001
	Fuß Extensoren	308.7	39.6	5.989	< .001
	Fuß Flexoren	539.6	48.9	9.912	< .001
Ruhe	Hand Extensoren	91.4	10.4	-	-
	Hand Flexoren	47.7	3.3	-	-
	Fuß Extensoren	71.2	11.8	-	-
	Fuß Flexoren	62.1	3.9	-	-

M = Mittelwert, *SEM* = mittlerer Standardfehler, *verglichen mit der gleichen Muskelgruppe in der Ruhebedingung

Bewegungsdaten

Während der Messung im Kernspintomographen wurden durchgängig die Bewegungen von Hand und Fuß mit einem an beiden Effektoren befestigten Bewegungssensor aufgezeichnet. Die Mittelwerte und Standardfehler für alle Experimentalbedingungen sowie die Kontrollbedingung werden in Abb. 6 dargestellt.

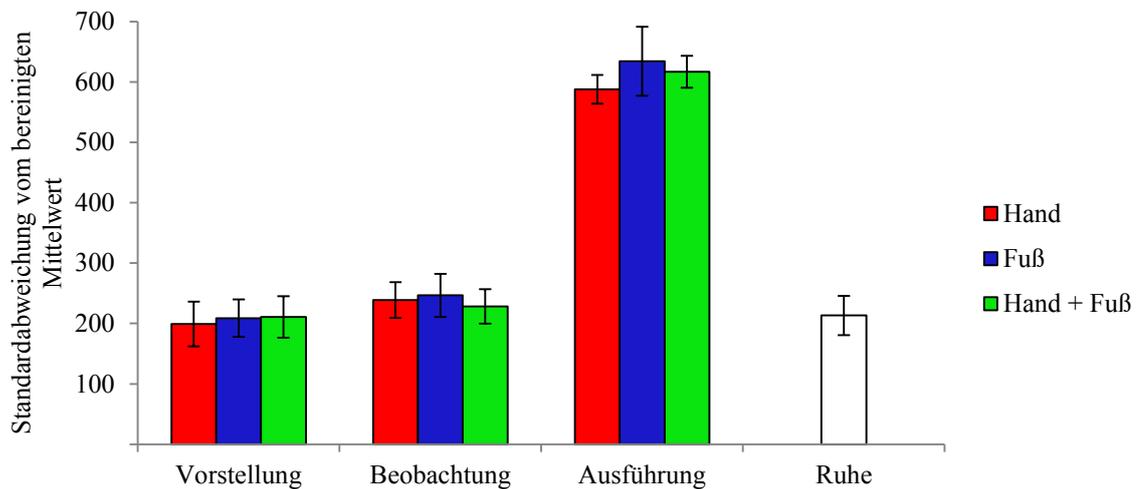


Abb. 6 Ergebnisse der Bewegungserfassung während des fMRT-Experiments. Mittelwerte und Standardfehler für alle Action States (Vorstellung, Beobachtung, Ausführung) und Effektoren (Hand, Fuß, Hand + Fuß) sowie die Ruhebedingung.

Die für die Experimentalbedingungen berechnete Varianzanalyse mit Messwiederholung zeigte einen signifikanten Haupteffekt des Faktors *Action State* [$F(2,30) = 123,12, p < .001, \eta^2 = .891$], jedoch nicht des *Effektors* [$F(2,30) < 1, n.s.$]. Ebenso konnte kein signifikanter Interaktionseffekt beider Faktoren [$F(4,60) < 1, n.s.$] gezeigt werden.

Die paarweisen *t*-Tests zwischen den Vorstellungs- und Beobachtungsbedingungen und der Ruhebedingung zeigten keine signifikanten Unterschiede ($p < .05$). Die Ausführungsbedingungen unterschieden sich von der Ruhebedingung hochsignifikant ($p < .001$) und lagen somit unter dem mithilfe der Formel $\alpha' = 1 - (1 - \alpha)^{1/m}$ korrigierten α -Niveau von .017 (Bortz & Schuster, 2010, S. 230).

Rating

Während des Experiments gaben die Versuchspersonen nach jedem Trial eine Bewertung der subjektiven Qualität der Durchführung ab. Der Wert 1 stellte dabei die schlechteste, und der Wert 7 die beste Wertung dar. Die gemittelten Werte (siehe Abb. 7) zeigen, dass alle Bedingungen subjektiv gut durchgeführt werden konnten (Vorstellung: $M_{\text{Hand}} = 4.97, SD = 0.82, M_{\text{Fuß}} = 5.27, SD = 0.81, M_{\text{Hand\&Fuß}} = 5.02, SD = 1.08$; Beobachtung: $M_{\text{Hand}} = 6.34, SD = 0.44, M_{\text{Fuß}} = 6.35, SD = 0.43, M_{\text{Hand\&Fuß}} = 6.32, SD = 0.41$; Ausführung: $M_{\text{Hand}} = 6.18,$

$SD = 0.66$, $M_{\text{Fuß}} = 5.99$, $SD = 0.64$, $M_{\text{Hand\&Fuß}} = 6.02$, $SD = 0.56$). Die Ergebnisse der Varianzanalyse zeigten einen signifikanten Haupteffekt des *Action States* [$F(2,34) = 32.15$, $p < .001$, $\eta^2 = .654$], jedoch weder einen signifikanten Effekt des *Effektors* [$F(2,34) < 1$, n.s.], noch der Interaktion beider Faktoren [$F(4,68) = 1.68$, $p = .164$, $\eta^2 = .090$].

Die Ergebnisse der post-hoc durchgeführten paarweisen Vergleiche der Action States zeigten, dass die Versuchspersonen die Vorstellungsbedingungen signifikant schlechter bewerteten als die Beobachtungsbedingungen und die Ausführungsbedingungen ($p < .001$). Die berechneten Werte lagen somit unter dem mit der Formel $\alpha' = 1 - (1 - \alpha)^{1/m}$ korrigierten α -Niveau von .009 (Bortz & Schuster, 2010, S. 230).

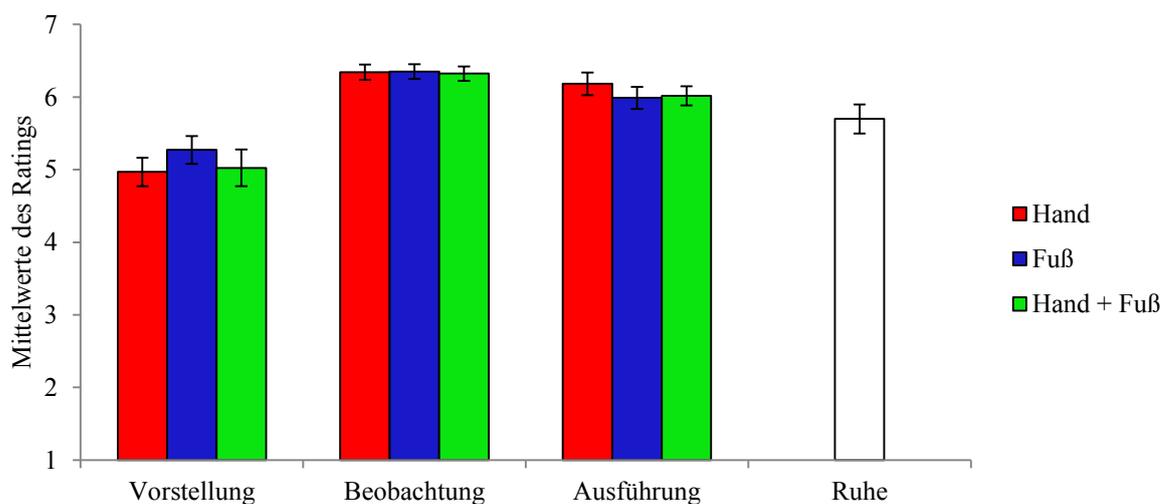


Abb. 7 Ergebnisse des Ratings im Rahmen des fMRT-Experiments. Mittelwerte und Standardfehler für alle Action States (Vorstellung, Beobachtung, Ausführung) und Effektoren (Hand, Fuß, Hand & Fuß) sowie die Ruhebedingung.

7.4.2 Hirnphysiologische Daten

Die mithilfe der funktionellen Magnetresonanztomographie erhobenen hirnphysiologischen Daten wurden unter verschiedenen Gesichtspunkten ausgewertet. Zunächst wurde ermittelt, welche der untersuchten Hirnareale in Verbindung mit den verschiedenen Action States (Ausführung, Vorstellung, Beobachtung) und der Verwendung verschiedener Effektoren (Hand, Fuß, Hand & Fuß) aktiviert waren. Weitere Auswertungen dienten zur Beantwortung der Frage, ob sich die Repräsentationen während der verschiedenen Action States in Abhängigkeit vom jeweils verwendeten Effektor unterschieden bzw. für welche motorik-assoziierten Hirnareale eine entsprechende somatotopische Organisation gezeigt werden konnte. Zu diesem Zweck wurden sowohl Auswertungen auf Gruppenebene als auch auf Einzelpersonenebene vorgenommen. Anhand der effektorspezifischen Repräsentationen wurden die Simulationstypen auf Ähnlichkeiten zur Ausführung untersucht. Zudem

wurden für alle Action States Überlappungen der jeweiligen Hand- und Fußrepräsentationen definiert. Zusätzlich wurde für alle Action States überprüft, wie sich die simultane Ausführung bzw. Simulation der Bewegung mit der Hand und dem Fuß einer Körperseite im Vergleich zu den jeweils separaten Bedingungen auf die neuronale Aktivierung in den untersuchten Hirnarealen auswirkte. Schließlich wurde eine Signal-Change Analyse in definierten Zielregionen durchgeführt, die einen direkten Vergleich aller Bedingungen ermöglichte.

Repräsentationen der Bewegungsausführung, -vorstellung und -beobachtung

In einem ersten Schritt wurde überprüft, welche der untersuchten Hirnareale jeweils an der Ausführung, Vorstellung und Beobachtung der rhythmischen Bewegung beteiligt waren. Zu diesem Zweck wurde für jeden der Action States unter Einbezug aller Effektoren ein *t*-Kontrast mit der Ruhebedingung gerechnet. Die Ergebnistabellen enthalten eine detaillierte Übersicht über die während der Ausführung (Tab. 2), Vorstellung und Beobachtung (Tab. 3) der Hand- und Fußbewegungen signifikant aktivierten Areale. Dabei wird für jedes Areal die Lokalisation der Aktivierungsspitze mit dem höchsten *t*-Wert angegeben.

Tab. 2 Ergebnisse des Kontrasts *Ausführung > Ruhe*.

Name des Areals	L/R	X	Y	Z	t-Wert
<i>Ausführung > Ruhe</i>					
BA4a	L	-6	-28	73	15.98
Ba4a	R	0	-28	70	11.24
Ba4p	L	-36	-22	49	19.18
SMA	L	-6	-4	52	16.58
SMA	R	0	-4	52	14.96
dPMC	L	-39	-19	61	19.61
dPMC	R	12	-7	58	7.96
vPMC (lat)	L	-42	-7	46	3.82
vPMC (med)	L	-9	-1	46	13.93
vPMC (med)	R	6	-1	46	10.52
BA44	L	-54	5	16	4.87
BA44	R	60	8	10	7.81
IPS (hIP2)	L	-42	-34	34	3.73
IPL (PFop)	L	-54	-28	22	13.97
IPL (PFcm)	R	54	-28	25	12.08
SPL (5L)	L	-18	-43	67	14.02
SPL (5Ci)	R	15	-31	43	4.20

MNI Koordinaten, $p < .05$, FWE-korrigiert, ROI Analyse.

Das während der Bewegungsausführung aktive neuronale Netzwerk (*Ausführung* > *Ruhe*) beinhaltet für beide Hemisphären das BA4, das SMA, den ventralen und dorsalen PMC und das BA44. Zudem waren beidseitig der SPL und der IPL sowie der kontralaterale inferiore parietale Sulcus signifikant aktiviert ($p < .05$, FWE-korrigiert, ROI-Analyse).

Tab. 3 Ergebnisse der Kontraste *Vorstellung* > *Ruhe* und *Beobachtung* > *Ruhe*.

Name des Areals	L/R	X	Y	Z	t-Wert
<i>Vorstellung</i> > <i>Ruhe</i>					
BA 4a	L	-3	-22	49	3.35
BA 4a	R	39	-13	52	5.60
BA 4p	L	-36	-16	40	3.45
BA 4p	R	36	-16	46	4.13
SMA	L	-3	-4	55	7.71
SMA	R	3	2	52	7.64
dPMC	L	-21	-4	70	6.75
dPMC	R	42	-10	52	5.82
vPMC (lat)	L	-45	-4	46	5.14
vPMC (lat)	R	60	5	34	7.94
vPMC (med)	L	-9	-1	46	6.09
vPMC (med)	R	6	2	46	5.97
BA44	L	-54	5	16	5.07
BA44	R	60	11	16	5.51
BA45	L	-57	26	10	3.69
BA45	R	54	26	4	4.23
IPS (hIP2)	L	-45	-37	40	4.08
IPS (hIP3)	R	33	-52	49	4.51
IPL (PGp)	L	-33	-88	28	6.30
IPL (PF)	R	57	-34	31	4.58
SPL (7PC)	L	-6	-79	49	7.67
SPL (7A)	R	27	-55	55	5.23
<i>Beobachtung</i> > <i>Ruhe</i>					
BA 4a	L	-3	-37	70	3.90
dPMC	R	51	-1	55	3.85
vPMC (lat)	R	60	5	34	4.54
BA44	L	-60	20	19	5.48
BA45	L	-57	26	16	7.03
BA45	R	57	35	10	6.26
IPS (hIP1)	L	-42	-55	46	2.84
IPS (hIP3)	R	33	-52	49	2.92
IPL (PGp)	L	-48	-67	28	9.10
IPL (PGp)	R	54	-61	22	9.45
SPL (7PC)	L	-3	-79	52	8.19
SPL (7A)	R	27	-55	55	4.84

MNI Koordinaten, $p < .05$, FWE-korrigiert, ROI Analyse.

In Zusammenhang mit der Bewegungsvorstellung (*Vorstellung > Ruhe*) konnten für beide Hemisphären signifikante Aktivierungen des BA4, des SMA, des ventralen und dorsalen PMC sowie des inferioren frontalen Gyrus (BA44/BA45) gezeigt werden. Außerdem waren beidseitig Anteile des SPL, IPL und des IPS signifikant aktiviert ($p < .05$, FWE-korrigiert, ROI-Analyse).

Bei der Beobachtung (*Beobachtung > Ruhe*) signifikant aktivierte Hirnareale umfassten das BA4a sowie den dorsalen und ventralen PMC der ipsilateralen Hemisphäre. Bestandteile des inferioren frontalen Gyrus waren kontralateral (BA44/BA45) und ipsilateral (BA45) aktiviert. Jeweils für beide Hemisphären konnten Aktivierungscluster im SPL, IPL und im IPS gezeigt werden ($p < .05$, FWE-korrigiert, ROI-Analyse).

Effektorspezifität von Hand- und Fußbewegungen

Die im Folgenden dargestellten Ergebnisse dienen dazu zu überprüfen, ob und für welche motorischen und motorik-assoziierten Hirnareale effektorspezifische Repräsentationen der Hand- bzw. der Fußbewegungen gezeigt werden können. Hierzu wurden für alle Action States (Ausführung, Vorstellung, Beobachtung) jeweils die Kontraste *Hand > Fuß* und *Fuß > Hand* gerechnet (Ehrsson et al., 2003). Auf diese Weise sollte die allgemein mit der Bewegung assoziierte Aktivierung herausgerechnet werden, so dass schließlich effektor-spezifische Repräsentationen gezeigt werden konnten. Diese Auswertung wurde für die bereits beschriebenen ROIs mithilfe der entsprechenden Masken durchgeführt (Eickhoff et al., 2005).

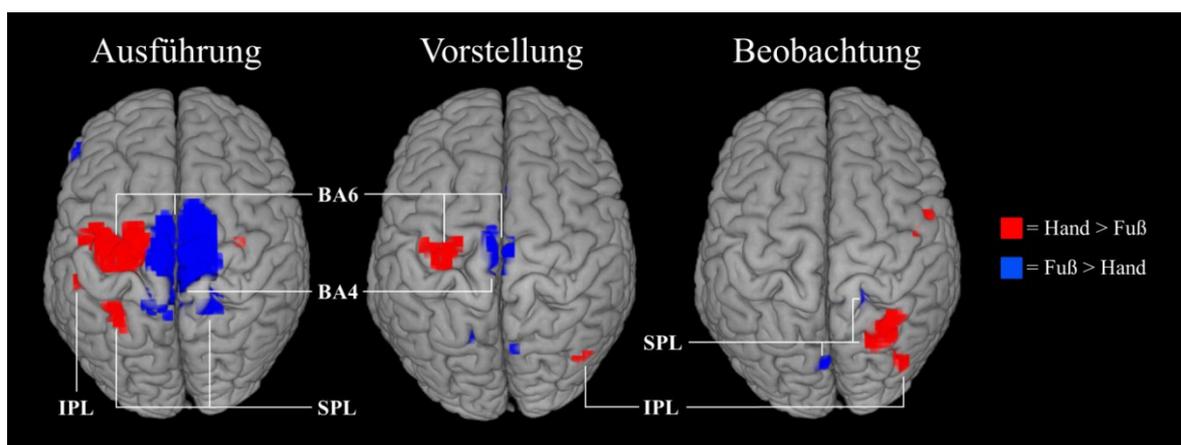


Abb. 8 Darstellung der Aktivierung der effektorspezifischen Kontraste *Hand > Fuß* und *Fuß > Hand* der Bewegungsausführung, -vorstellung und -beobachtung ($t > 2.5$) innerhalb der verwendeten ROIs (BA4, BA6, BA44/45, IPL, SPL).

Sowohl für die Bewegungsausführung mit der Hand als auch mit dem Fuß konnten statistisch signifikante Aktivierungsspitzen im BA4, sowie im dPMC und im vPMC der kontra-

lateralen Hemisphäre gezeigt werden ($p < .05$, FWE-korrigiert, ROI-Analyse). Diese unterschieden sich bezüglich ihrer Lokalisation und folgten dabei der klassischen Organisation des motorischen Homunculus (Penfield & Rasmussen, 1950). Dabei lagen die für die Handbewegung spezifischen Aktivierungsspitzen in den lateralen Bereichen des BA4 (-36, -22, 49), des vPMC (-51, -10, 46) und des dPMC (-42, -19, 61). Demgegenüber lagen die für die Fußbewegung spezifischen Repräsentationen im BA4 (-6, -34, 67), im vPMC (-9, -1, 46) und im dPMC (-12, -22, 70) jeweils weiter medial in der Nähe der Mantelkante (siehe Tab. 4 und Abb. 8).

Tab. 4 Ergebnisse der effektorspezifischen Kontraste *Hand > Fuß* und *Fuß > Hand* der Bewegungsausführung, -vorstellung und -beobachtung.

Name des Areals	L/R	X	Y	Z	t-Wert
<i>Vorstellung Hand > Vorstellung Fuß</i>					
dPMC	L	-30	-19	70	3.23*
IPL (PGp)	R	42	-76	46	3.67
<i>Vorstellung Fuß > Vorstellung Hand</i>					
BA4a	L	-3	-25	67	3.19*
SMA	L	-6	-19	70	3.78
SMA	R	0	-19	73	3.31
<i>Beobachtung Hand > Beobachtung Fuß</i>					
IPL (PGp)	R	36	-79	43	3.32*
SPL (7A)	R	27	-64	64	4.41
<i>Beobachtung Fuß > Beobachtung Hand</i>					
SPL (7PC)	L	-3	-79	49	3.44
SPL (5L)	R	15	-43	67	2.97
<i>Ausführung Hand > Ausführung Fuß</i>					
BA4p	L	-36	-22	49	18.87
dPMC	L	-42	-19	61	20.26
vPMC (lat)	L	-51	-10	46	3.43
vPMC (med)	L	-6	-16	46	2.76
SPL (7P)	L	-36	-46	64	4.43
IPL (PF)	L	-54	-31	49	4.04
<i>Ausführung Fuß > Ausführung Hand</i>					
BA4a	L	-6	-34	67	14.05
BA4a	R	0	-31	67	11.69
SMA	L	-6	-25	70	13.45
SMA	R	0	-19	70	9.52
dPMC	L	-12	-22	70	8.43
dPMC	R	12	-13	73	5.90
vPMC (med)	L	-9	-1	46	2.65
SPL (5M)	L	-6	-43	61	8.43
SPL (5M)	R	3	-37	61	6.88
IPL (PFcm)	R	45	-31	25	3.14

MNI Koordinaten, $p < .05$, FWE-korrigiert, ROI Analyse. * $p < .001$, unkorrigiert (Ehrsson et al., 2003).

Zusätzlich zu den präzentralen Arealen konnten auch effektorspezifische Repräsentationen im posterioren parietalen Kortex gezeigt werden. Dabei folgte die räumliche Anordnung im kontralateralen SPL dem gleichen Prinzip, indem sich die Aktivierungsspitze des Handareals (-36, -46, 64) lateral der des Fußareals (-6, -43, 61) befand ($p < .05$, FWE-korrigiert, ROI-Analyse).

Für die Bewegungsvorstellung wurden im Vergleich zur Ausführung in einer geringeren Anzahl von Arealen signifikant aktivierte effektorspezifische Peaks gefunden. Das Aktivierungsmuster in Bezug auf den kontralateralen präzentralen Kortex ähnelte jedoch dem der Ausführung. Dabei lag eine handspezifische Aktivierungsspitze im dPMC (-30, -19, 70) mit einem t -Wert von 3.23, und damit oberhalb der von Ehrsson et al. (2003) gesetzten Schwelle von $p < .001$ (unkorrigiert), lateral der Fußrepräsentation. Diese erstreckte sich über BA4a (-3, 25, 67) und SMA (-6, -19, 70) und befand sich medial im Bereich der Mantelkante ($p < .05$, FWE-korrigiert, ROI-Analyse). In den Arealen des PPC konnten keine signifikanten effektorspezifischen Repräsentationen gefunden werden.

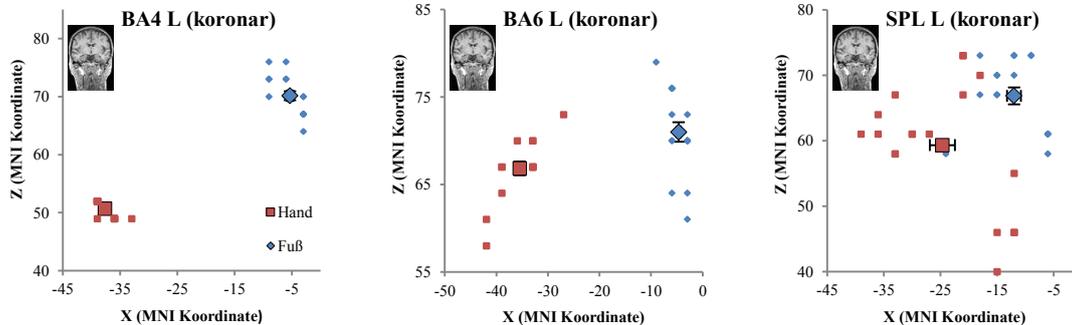
Die Ergebnisse der effektorspezifischen Kontraste für die Beobachtungsbedingungen beinhalteten keine statistisch signifikanten effektorspezifischen Repräsentationen in den präzentralen motorischen Arealen. Im PPC wurden Handrepräsentationen im ipsilateralen IPL (36, -79, 43) und SPL (27, -64, 64) gefunden, während fußspezifische Aktivierung im SPL der ipsilateralen (15, -43, 67) und kontralateralen (-3, -79, 49) Hemisphäre statistisch signifikant wurden ($p < .05$, FWE-korrigiert, ROI-Analyse). Demnach lag das Handareal im ipsilateralen SPL lateral und dorsal der Fußrepräsentation.

Single-Subject-Ergebnisse

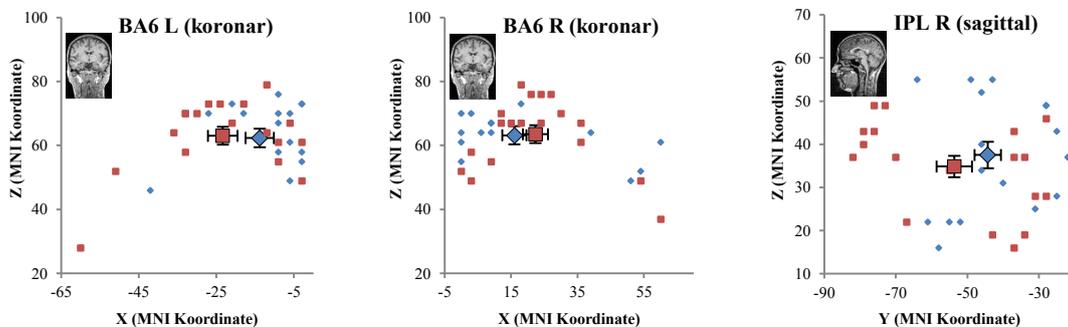
Die räumliche Auflösung von Gruppenanalysen ist gegenüber den Einzelergebnissen geringer und Extremwerte einzelner Versuchspersonen können das Gesamtergebnis stark beeinflussen (Friston et al., 1999; Kolster et al., 2010). Um die Verteilung der individuellen Ergebnisse unabhängig vom t -Wert einschätzen zu können, wurden auf Einzelpersonenebene die Aktivierungsspitzen der Kontraste *Hand > Fuß* und *Fuß > Hand* für alle Action States (Ausführung, Vorstellung, Beobachtung) berechnet. Da die Single-Subject-Analyse als Ergänzung zu den Gruppenergebnissen zu sehen ist, werden in Abb. 9 die Ergebnisse jeweils für die Areale dargestellt, für die im Rahmen der Gruppenanalyse signifikante Ergebnisse gefunden wurden (siehe Tab. 4). Um zu untersuchen, ob signifikante Gruppenergebnisse auf extremen Einzelwerten basierten, wurde zudem berechnet, wie groß der prozentuale Anteil an Versuchspersonen war, für die in den entsprechenden Area-

len statistisch signifikante Aktivierungsspitzen gefunden wurden und jeweils über beide Effektoren gemittelt ($p < .05$, unkorrigiert; siehe Ehrsson et al., 2003).

Ausführung



Vorstellung



Beobachtung

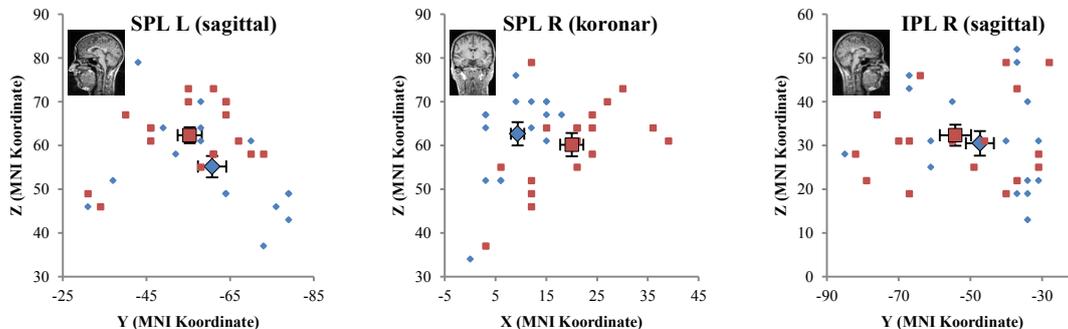


Abb. 9 Single-Subject-Ergebnisse der Kontraste *Hand > Fuß* und *Fuß > Hand* für die Bewegungsausführung, -vorstellung und -beobachtung in den jeweils im Rahmen der Gruppenanalyse signifikant aktivierten Arealen. Die kleineren Markierungen bilden die individuellen Aktivierungsspitzen aller Versuchspersonen in den angegebenen Gebieten ab. Die größeren Markierungen entsprechen den Mittelwerten der individuellen Peaks mit den entsprechenden Standardfehlern (Darstellung nach Strother et al., 2012). Die jeweils dargestellten Achsen wurden so gewählt, dass der maximale Abstand zwischen beiden Mittelwerten abgebildet wird.

Für die Bewegungsausführung lag der Anteil der Versuchspersonen mit signifikanten Aktivierungen im BA4 L und im BA6 L für beide Effektoren bei $M = 100\%$, im SPL L bei $M = 97\%$ (Hand = 94% , Fuß = 100%). Wie in Abb. 9 dargestellt, war die Streuung der individuellen effektorspezifischen Aktivierungsspitzen im Vergleich zu den Simulationsbedin-

gungen geringer bzw. die räumliche Trennung effektorspezifischer Aktivierungen am deutlichsten. Diese Trennung war im kontralateralen BA4 vergleichsweise größer als im kontralateralen SPL. In den drei dargestellten Arealen lagen die spezifischen Maxima für die Fußbewegungen tendenziell medial und superior der Handbewegungen.

Der prozentuale Anteil der Untersuchungsteilnehmer mit signifikanten Aktivierungen im Rahmen der Bewegungsvorstellung lag im BA6 kontralateral bei $M = 86\%$ (Hand = 89% , Fuß = 83%), ipsilateral bei $M = 75\%$ (Hand = 72% , Fuß = 78%) und im rechten IPL bei $M = 83\%$ (Hand = 89% , Fuß = 78%). Die in Abb. 9 dargestellten Ergebnisse veranschaulichen eine im Vergleich zur Ausführung größere Streuung der individuellen Werte sowie eine geringer ausgeprägte räumliche Trennung der effektorspezifischen Maxima im BA 6 beider Hemisphären. Die handspezifischen Maxima lagen überwiegend lateral der fußspezifischen Maxima. Im Bereich des ipsilateralen IPL befanden sich die handspezifischen Maxima tendenziell anterior der fußspezifischen Maxima, insgesamt war die räumliche Trennung jedoch weniger ausgeprägt als in den prämotorischen Arealen.

In Zusammenhang mit der Bewegungsbeobachtung lag der Anteil von Versuchspersonen mit statistisch signifikanten Aktivierungspeaks bei $M = 75\%$ im kontralateralen SPL (Hand = 61% , Fuß = 89%) und $M = 92\%$ im ipsilateralen SPL (Hand = 94% , Fuß = 89%). Im rechten IPL lag der Anteil hingegen bei $M = 86\%$ (Hand = 94% , Fuß = 78%). Im ipsilateralen SPL waren die fußspezifischen Peaks vermehrt medial und superior der handspezifischen Peaks lokalisiert. Dieses Muster ist vergleichbar mit dem kontralateralen SPL während der Ausführungsbedingung. Sowohl im ipsilateralen SPL als auch im kontralateralen IPL war die räumliche Trennung der effektorspezifischen Maxima wenig ausgeprägt. Die Ergebnisse zeigen, dass der Anteil der signifikanten Aktivierungen auf Einzelpersonenebene in den Zielarealen für die Bewegungsausführung übergreifend bei 99% , für die Vorstellungsbedingungen bei 81% und die Beobachtungsbedingungen bei 84% lag. Dementsprechend kann weitestgehend aufgeschlossen werden, dass die Gruppenergebnisse auf Extremwerte einzelner Versuchsteilnehmer zurückzuführen sind.

Bezüglich der räumlichen Anordnung der individuellen Peaks lässt sich zusammenfassen, dass die effektorspezifischen Aktivierungsspitzen in Zusammenhang mit der Bewegungsausführung in den Bereichen des ipsilateralen BA4 und BA6, aber auch des SPL eine deutliche räumliche Trennung aufwiesen. In den prämotorischen Arealen beider Hemisphären war diese Trennung während der Vorstellungsbedingungen weniger ausgeprägt, jedoch tendenziell vorhanden. Demgegenüber wurde die effektorspezifische Trennung im ipsilateralen IPL kaum deutlich. Die für die Bewegungsbeobachtung ermittelten Areale mit effek-

torspezifischer Repräsentation im PPC zeigen für den SPL beider Hemisphären, wenn auch in unterschiedlichen Ausrichtungen, Häufungen der effektorspezifischen Peaks, jedoch auch eine deutliche Streuung. Diese war im ipsilateralen IPL besonders ausgeprägt.

Äquivalenz zwischen Bewegungsausführung und -simulation

In einem weiteren Auswertungsschritt wurden die effektorspezifischen Repräsentationen der Simulationsbedingungen auf Gruppenebene hinsichtlich ihrer räumlichen Ähnlichkeit zur Ausführungsbedingung überprüft. Hierzu wurde ermittelt, ob sich effektorspezifische Aktivierungsspitzen der Simulationsbedingungen innerhalb der entsprechenden Repräsentationen der Bewegungsausführung befanden.

Die in Tab. 5 dargestellten Ergebnisse zeigten für den Kontrast *Vorstellung Fuß > Vorstellung Hand* eine statistisch signifikante Aktivierungsspitze im Bereich der entsprechenden Repräsentation der Bewegungsausführung, und zwar im kontralateralen SMA (-3, -25, 67) ($p < .05$, FWE-korrigiert, ROI Analyse). Unter Verwendung der gleichen Signifikanzschwelle wie Ehrsson et al. (2003) ($p < .001$, unkorrigiert) konnten weitere Peaks in Verbindung mit der Vorstellung der Fußbewegung im ipsilateralen SMA (0, -19, 73) und im kontralateralen BA4 (-3, 25, 67) ermittelt werden. Gleiches gilt für die handspezifische Vorstellungsrepräsentation im kontralateralen dPMC (-30, -19, 70). Demgegenüber konnten für die effektorspezifischen Kontraste der Beobachtungsbedingungen für keines der angegebenen Signifikanzniveaus überschwellige Aktivierungsspitzen innerhalb der jeweiligen in Verbindung mit der Bewegungsausführung aktivierten Areale gefunden werden.

Tab. 5 Aktivierungsspitzen der effektorspezifischen Kontraste *Hand > Fuß* und *Fuß > Hand* der Simulationsbedingungen (Vorstellung, Beobachtung) innerhalb der während der Ausführungsbedingungen aktivierten Areale.

Name des Areals	L/R	X	Y	Z	t-Wert
<i>Vorstellung Hand > Vorstellung Fuß in Ausführung Hand > Ausführung Fuß</i>					
dPMC	L	-30	-19	70	3.23*
<i>Vorstellung Fuß > Vorstellung Hand in Ausführung Fuß > Ausführung Hand</i>					
BA4	L	-3	-25	67	3.19*
SMA	L	-6	-19	70	3.78
SMA	R	0	-19	73	3.31*
<i>Beobachtung Hand > Beobachtung Fuß in Ausführung Hand > Ausführung Fuß</i>					
-	-	-	-	-	-
<i>Beobachtung Fuß > Beobachtung Hand in Ausführung Fuß > Ausführung Hand</i>					
-	-	-	-	-	-

MNI Koordinaten, $p < .05$, FWE-korrigiert, ROI Analyse. * $p < .001$, unkorrigiert (Ehrsson et al., 2003).

Überlappung der Repräsentationen von Hand- und Fußbewegungen

Die beschriebenen Ergebnisse bezüglich der effektorspezifischen Repräsentationen der verschiedenen Action States gaben Informationen über die Unterschiedlichkeit der neuronalen Aktivierungen zwischen Hand- und Fußbewegungen. Um zusätzlich Gemeinsamkeiten der Bewegungsrepräsentationen verschiedener Effektoren zu ermitteln wurden die jeweiligen Bedingungen mit der Ruhebedingung kontrastiert (*Hand > Ruhe*, *Fuß > Ruhe*) und für jeden Action State grafisch dargestellt. Zusätzlich wurden in definierten ROIs für jeweils beide Kontraste die Anzahl der aktivierten Voxel ermittelt ($t > 2.5$), sowie die Schnittmenge beider Bedingungen mithilfe einer Conjunction ($Hand > Ruhe \cap Fuß > Ruhe$). Die Ergebnisse werden in Tab. 6 zusammengefasst.

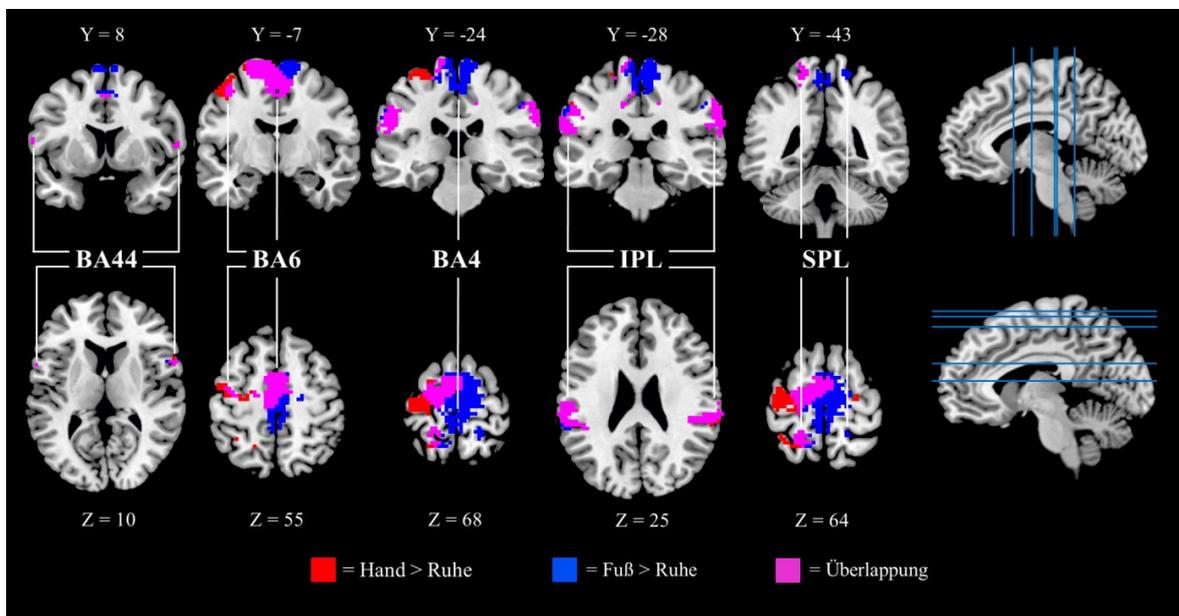


Abb. 10 Darstellung der Aktivierungen der Kontraste *Ausführung Hand > Ruhe* und *Ausführung Fuß > Ruhe* ($t > 2.5$) innerhalb der verwendeten ROIs (BA4, BA6, BA44/45, IPL, SPL). Areale, die während beider Bedingungen aktiviert waren werden als „Überlappung“ gekennzeichnet. Zur Spezifizierung der dargestellten Schichten werden MNI Koordinaten angegeben.

Die Ergebnisse für die Bewegungsausführung werden in Abb. 10 dargestellt. In den primär motorischen Kortizes beider Hemisphären war der überwiegende Anteil von Voxeln entweder während der Handbewegung (37) oder der Fußbewegung (223) aktiviert und die Zahl der Voxel, die während der Bewegungen beider Effektoren aktiv waren (13) vergleichsweise gering. Im BA6 waren sowohl hand- und fußspezifische, als auch überlappende Areale sichtbar. Dabei entsprach die Anzahl der überschwellig aktivierten Voxel während der Handbewegung in den SMA beider Hemisphären exakt der Anzahl der Voxel mit überlappender Aktivierung. Dementsprechend enthielt das SMA keine Voxel, die nur spezifisch während der Handbewegung aktiviert waren. Der umgekehrte Effekt wurde für

den kontralateralen dPMC gefunden. Dieser enthält lediglich Voxel, die entweder nur während der Handbewegung aktiv waren (165) oder sowohl während der Hand-, als auch während der Fußbewegung (231). Für den ipsilateralen dPMC entsprach die Verteilung den supplementärmotorischen Arealen. Sowohl im BA44, als auch im IPL beider Hemisphären war der überwiegende Anteil von Voxeln unabhängig vom Effektor aktiviert und dementsprechend die Überlappung sehr ausgeprägt. Der kontralaterale SPL beinhaltete sowohl effektorspezifisch, als auch effektorunabhängig aktivierte Voxel, während der ipsilaterale Anteil fast ausschließlich in Verbindung mit der Fußbewegung aktiviert war.

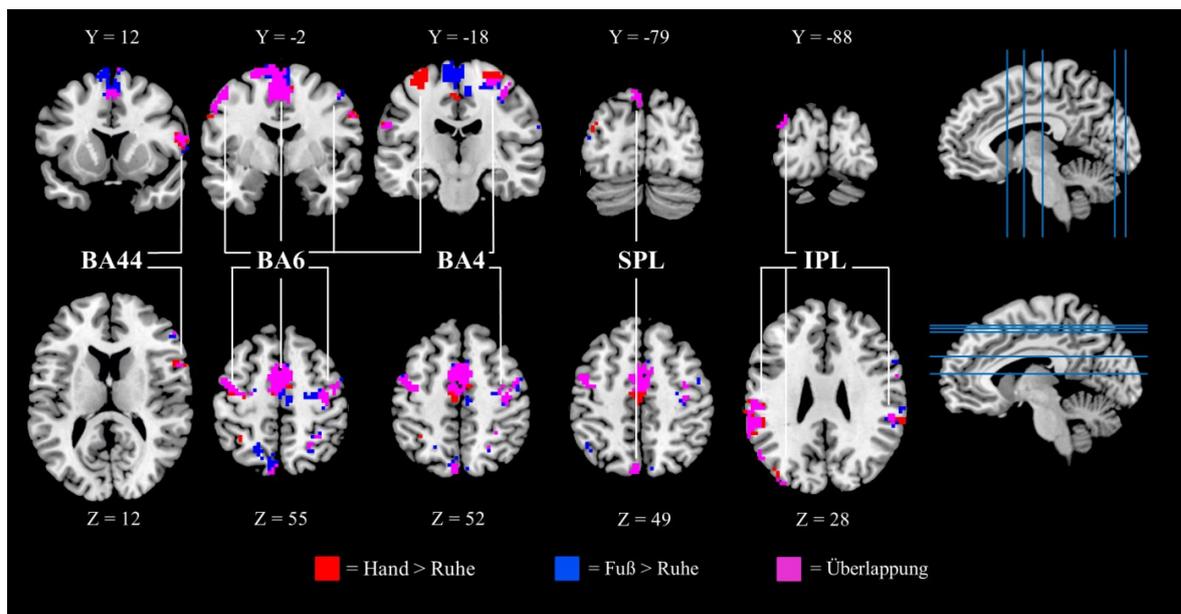


Abb. 11 Darstellung der Aktivierungen der Kontraste *Vorstellung Hand > Ruhe* und *Vorstellung Fuß > Ruhe* ($t > 2.5$) innerhalb der verwendeten ROIs (BA4, BA6, BA44/45, IPL, SPL). Areale, die während beider Bedingungen aktiviert waren werden als „Überlappung“ gekennzeichnet. Zur Spezifizierung der dargestellten Schichten werden MNI Koordinaten angegeben.

Die Ergebnisse für die Bewegungsvorstellung werden in Abb. 11 grafisch dargestellt. Für das kontralaterale BA4 wurden keine überlappenden Voxel gefunden, allerdings war die Gesamtzahl der aktivierten Voxel dort relativ gering (13). Auf der ipsilateralen Seite wurden im gleichen Areal überwiegend fußspezifische (30) oder überlappende Voxel (20) gefunden. Ähnlich war das Ergebnis in den SMA beider Hemisphären, wo insgesamt 250 Voxel in Zusammenhang mit den Bewegungen beider Effektoren und 270 Voxel lediglich während der Fußbewegungen aktiviert waren, während die Anzahl in Verbindung mit der Handbewegung deutlich geringer war (21). Im dPMC beider Hemisphären konnten neben überlappenden auch effektorspezifische Voxel gezeigt werden. Entsprechend der Bewegungsausführung war der Anteil an aktivierten Voxeln dort während der Bewegungsvorstellung mit der Hand größer als der während der Fußbewegung. Sowohl im ipsilateralen,

als auch im kontralateralen vPMC waren insgesamt 39 Voxel unabhängig von dem für die Vorstellung verwendeten Effektor aktiviert und 16 Voxel in Zusammenhang mit Hand- oder Fußbewegungen. In den Arealen BA44 und BA45 wurden vor allem rechtshemisphärisch aktivierte Voxel gefunden, die sich überwiegend aus überlappenden und fußspezifischen Voxeln zusammensetzten. Im linksseitigen IPL wurde eine überlappende Aktivierung für 123 Voxel gezeigt, während 101 Voxel spezifisch in Verbindung mit der Hand- oder der Fußbewegung aktiviert waren. Im rechtsseitigen IPL war die Anzahl überlappenden Voxel (11) vergleichsweise gering. Wie bereits für die Bewegungsausführung beschrieben wurde, beinhaltete der kontralaterale SPL sowohl effektorspezifisch, als auch effektorunabhängig aktivierte Voxel. Der ipsilaterale Anteil umfasste sowohl effektorunabhängig aktivierte, als auch fußspezifische Voxel.

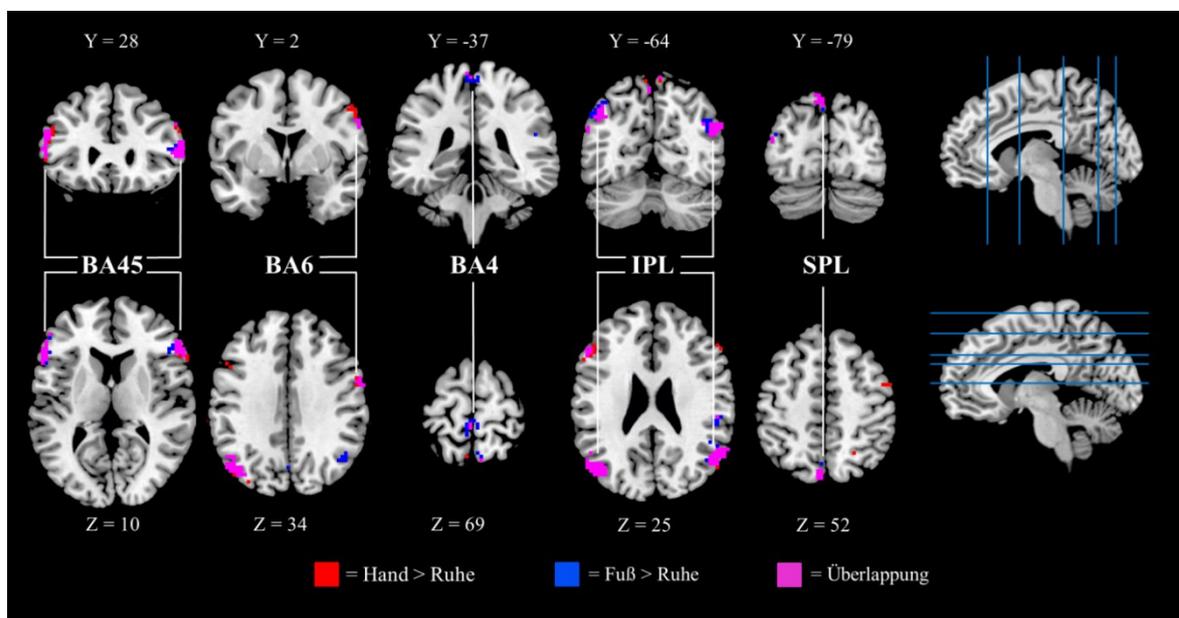


Abb. 12 Darstellung der Aktivierungen der Kontraste *Beobachtung Hand > Ruhe* und *Beobachtung Fuß > Ruhe* ($t > 2.5$) innerhalb der verwendeten ROIs (BA4, BA6, BA44/45, IPL, SPL). Areale, die während beider Bedingungen aktiviert waren werden als Überlappung gekennzeichnet. Zur Spezifizierung der dargestellten Schichten werden MNI Koordinaten angegeben.

In Zusammenhang mit der Bewegungsbeobachtung konnte gezeigt werden, dass im BA4 insgesamt wenige Voxel überschwellig aktiviert waren (23). Von diesen waren 5 während der Beobachtung der Hand- und der Fußbewegung aktiviert und 18 Voxel lediglich während der Fußbewegung. Im BA6 war im Vergleich zur Bewegungsausführung und -vorstellung nur wenig überschwellige Aktivierung nachweisbar. Eine Ausnahme bildete der ipsilaterale vPMC, in dem 21 handspezifische und 8 überlappende Voxel gefunden wurden, jedoch keine fußspezifischen Voxel. Demgegenüber war die gefundene Aktivierung im BA45 groß (166) und die Überlappung deutlich (116). Noch deutlicher war dieser

Befund im IPL beider Hemisphären, wo neben hand- und fußspezifisch aktivierten Voxeln (103) auch eine große Anzahl an Voxeln effektorunabhängig aktiviert war (217). Im kontralateralen SPL waren von den 27 während der Beobachtung der Handbewegung aktivierten Voxeln, 24 auch während der Fußbewegung überschwellig aktiviert. Die Anzahl der handspezifischen Voxel (3) war dementsprechend im Vergleich zu den fußspezifischen Voxeln (10) geringer, insgesamt überwogen in diesem Areal jedoch die effektorunspezifisch aktivierten Voxel (24). Dementgegen waren die im ipsilateralen SPL gefundenen Aktivierungen überwiegend effektorspezifisch (siehe Tab. 6).

Tab. 6 Übersicht über die Anzahl der aktivierten Voxel ($t > 2.5$) der Kontraste *Hand > Ruhe* (H>R) und *Fuß > Ruhe* (F>R) sowie der Conjunction aus *Hand > Ruhe* \cap *Fuß > Ruhe* (H \cap F) für die Bewegungsausführung, -vorstellung und -beobachtung innerhalb der verwendeten ROIs.

Name des Areals	L/R	Ausführung			Vorstellung			Beobachtung		
		H>R	F>R	H \cap F	H>R	F>R	H \cap F	H>R	F>R	H \cap F
BA4	L	34	103	10	4	9	0	5	17	5
BA4	R	3	120	3	22	50	20	-	6	-
SMA	L	186	286	186	141	270	129	-	-	-
SMA	R	139	344	139	130	250	121	-	-	-
dPMC	L	396	231	231	243	194	128	-	-	-
dPMC	R	4	142	4	140	104	58	8	-	-
vPMC	L	13	17	11	28	21	20	1	-	-
vPMC	R	3	3	3	24	21	19	29	8	8
BA44	L	3	4	3	1	1	1	21	14	10
BA44	R	21	19	15	18	26	11	3	-	-
BA45	L	-	-	-	2	1	-	85	76	67
BA45	R	-	-	-	12	31	12	65	56	49
IPL	L	192	224	186	174	173	123	131	172	129
IPL	R	148	148	137	33	76	11	114	130	98
SPL	L	97	115	70	43	83	31	27	34	24
SPL	R	5	60	4	19	41	19	17	8	2

Einzelne vs. simultane Bewegungsausführung beider Effektoren

Die Ergebnisse der folgenden Auswertung dienen zur Beantwortung der Frage, in welchem Verhältnis die neuronale Aktivierung der Ausführung, Vorstellung und Beobachtung simultaner Hand- und Fußbewegungen zu den jeweils isolierten Bewegungen beider Ef-

faktoren stehen. Hierzu wurden für alle Action States jeweils die einzelnen Hand- und Fußbedingungen gemeinsam mit der simultanen Ausführung kontrastiert und umgekehrt ($Hand + Fuß > Hand \& Fuß$, $Hand \& Fuß > Hand + Fuß$). Diese Auswertung wurde für die bereits beschriebenen ROIs mithilfe der entsprechenden Masken durchgeführt (Eickhoff et al., 2005) ($p < .05$, FWE-korrigiert, ROI Analyse).

Die Ergebnisse für die Bewegungsausführung zeigten für die Einzelbedingungen, gegenüber der simultanen Bewegungsausführung mit beiden Effektoren, signifikante Mehraktivierungen im kontralateralen SMA, dPMC und im vPMC ebenso wie im ipsilateralen BA44. Zusätzlich wurden Aktivierungspeaks im IPL und im SPL beider Hemisphären signifikant. Demgegenüber konnte für die simultane Bewegungsausführung keine Mehraktivierung gegenüber der getrennten Ausführung mit beiden Effektoren gezeigt werden ($p < .05$, FWE-korrigiert, ROI Analyse).

Tab. 7 Ergebnisse der Kontraste $Hand + Fuß > Hand \& Fuß$ und $Hand \& Fuß > Hand + Fuß$ der Bewegungsausführung.

Name des Areals	L/R	X	Y	Z	t-Wert
Ausführung Hand + Ausführung Fuß > Ausführung Hand & Fuß					
SMA	L	-3	-4	55	4.21
SMA	R	0	-4	55	3.92
dPMC	L	-36	-7	64	4.29
vPMC (lat)	L	-60	5	31	3.97
BA44	R	60	8	10	4.49
SPL (7A)	L	-24	-49	61	3.48
SPL (7M)	R	0	-70	31	3.06
IPL (PFop)	L	-57	-25	19	7.17
IPL (PFcm)	R	54	-28	25	5.11
Ausführung Hand & Fuß > Ausführung Hand + Ausführung Fuß					
-	-	-	-	-	-

MNI Koordinaten, $p < .05$, FWE-korrigiert, ROI Analyse.

Die Ergebnisse der Bewegungsvorstellung zeigten, dass mit der getrennten Vorstellung der Hand- und Fußbewegungen im Vergleich zu der simultanen Bewegung eine signifikante Mehraktivierung im BA4 (39, -16, 52) und im dPMC (36, -16, 55) der ipsilateralen Hemisphäre einherging. Die räumliche Nähe der Koordinaten der beiden Aktivierungspeaks lässt darauf schließen, dass sie innerhalb des gleichen Clusters lagen. Für die Vorstellung der simultanen Bewegungsausführung konnten demgegenüber signifikante Aktivierungsspitzen im PPC gezeigt werden, und zwar im ipsilateralen SPL und im kontralateralen IPL. In Zusammenhang mit der Bewegungsbeobachtung zeigten die Ergebnisse für die jeweils nur mit einem Effektor dargebotene Ausführung Mehraktivierungen im BA44 der kontralateralen Hemisphäre sowie im BA45 und im IPL beider Hemisphären. Das ipsilaterale BA4

sowie das BA6 beider Hemisphären (SMA, dPMC und vPMC rechts) waren hingegen während der Beobachtung der simultanen Bewegungsausführung der Hand und des Fußes vermehrt aktiv. Zudem konnte eine Mehraktivierung für den IPS und den SPL, jeweils auf beiden Seiten gezeigt werden. Die signifikanten Aktivierungsspitzen im IPL der rechten und der linken Hemisphäre lagen anterior und superior der für die Einzelbedingungen gemessenen Peaks.

Tab. 8 Ergebnisse der Kontraste *Hand + Fuß > Hand & Fuß* und *Hand & Fuß > Hand + Fuß* der Bewegungsvorstellung und -beobachtung.

Name des Areals	L/R	X	Y	Z	t-Wert
<i>Vorstellung Hand + Vorstellung Fuß > Vorstellung Hand & Fuß</i>					
BA4a	R	39	-16	52	3.64
dPMC	R	36	-16	55	3.59
<i>Vorstellung Hand & Fuß > Vorstellung Hand + Vorstellung Fuß</i>					
SPL (7PC)	R	15	-70	64	3.49
IPL (PGp)	L	-36	-76	46	3.43
<i>Beobachtung Hand + Beobachtung Fuß > Beobachtung Hand & Fuß</i>					
BA44	L	-57	20	16	4.09
BA45	L	-57	26	16	5.49
BA45	R	54	38	13	4.49
IPL (PGp)	L	-48	-67	28	5.38
IPL (PGp)	R	60	-61	25	5.09
<i>Beobachtung Hand & Fuß > Beobachtung Hand + Beobachtung Fuß</i>					
BA4a	R	39	-16	55	4.91
BA4p	R	39	-16	43	4.07
SMA	L	-3	11	52	5.43
SMA	R	0	11	52	5.16
dPMC	L	-18	-1	67	3.76
dPMC	R	36	-16	58	5.46
vPMC (lat)	R	36	-7	46	3.45
IPS (hIP2)	L	-42	-37	34	3.88
IPS (hIP2)	R	42	-43	49	4.10
SPL (7A)	L	-18	-61	61	5.37
SPL (7A)	R	15	-58	70	3.89
IPL (PF)	L	-51	-34	49	4.00
IPL (PFt)	R	48	-28	49	5.51

MNI Koordinaten, $p < .05$, FWE-korrigiert, ROI Analyse.

Signal-Change-Ergebnisse

Mithilfe der Signal-Change-Analyse können mehrere Kontraste in einem definierten Zielgebiet miteinander verglichen werden. In Abb. 13 werden die mithilfe der Toolbox rfxplot (Gläser, 2009) in SPM8 erstellten Diagramme zur Darstellung der prozentualen Signalveränderung für alle Experimentalbedingungen abgebildet. Die Zielbereiche der einzelnen Diagramme beinhalten die jeweils angegebenen MNI Koordinaten sowie deren umgeben-

den Bereich in einem Radius von 9 mm. Bezüglich der Bestandteile des primär motorischen Kortex wird insbesondere für die Bewegungsausführung deutlich, dass in BA4a eine deutliche Signalveränderung in Zusammenhang mit der Fußbewegung auftrat, während diese in BA4p genau entgegengesetzt während der Handbewegung gemessen wurde. Dieses Muster konnte auch für die Bewegungsvorstellung gezeigt werden, allerdings in deutlich geringerem Maße. Die Werte der Beobachtungsbedingungen unterschieden sich in Abhängigkeit von den verwendeten Effektoren nur marginal. Unabhängig vom Action State wurde für beide Anteile des BA4 deutlich, dass die simultan Bewegung beider Effektoren mit einer Signalveränderung einherging, die in einem ähnlichen Bereich wie die jeweilige Bedingung mit dem Effektor lag, die eine größere Signalveränderung aufwies.

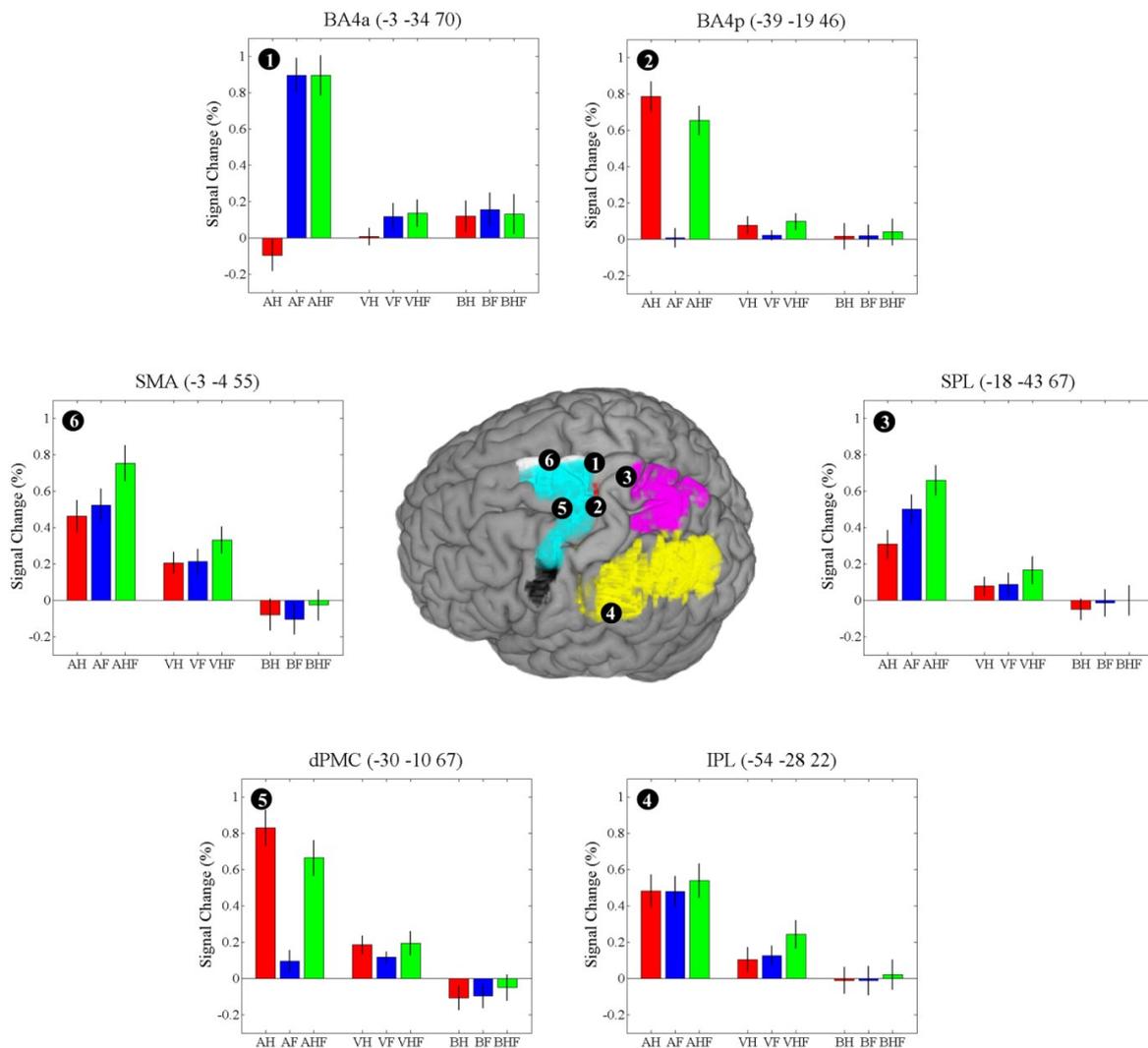


Abb. 13 Mittlere prozentuale Signalveränderungen (Signal Change %) und Standardfehler für die Experimentalbedingungen in der Abfolge von links nach rechts: *Ausführung Hand* (AH), *Ausführung Fuß* (AF), *Ausführung Hand & Fuß* (AHF), *Vorstellung Hand* (VH), *Vorstellung Fuß* (VF), *Vorstellung Hand & Fuß* (VHF), *Beobachtung Hand* (BH), *Beobachtung Fuß* (BF) und *Beobachtung Hand & Fuß* (BHF). Die angegebenen Areale beziehen sich auf die linke Hemisphäre (MNI Koordinaten).

Für die Bestandteile des kontralateralen BA6 ähneln die Ergebnisse der Bewegungsausführung bezüglich der effektorspezifischen Signalveränderung denen des BA4, sind jedoch weniger ausgeprägt. So konnte im dPMC für die Bewegung mit der Hand gegenüber dem Fuß eine deutliche Signalveränderung gezeigt werden. Die während der Bewegungsausführung im SMA gemessene Signalveränderung war für die Fußbewegung zwar größer als für die Handbewegung, der Unterschied war jedoch vergleichsweise gering. Für die Bewegungsvorstellung wurden keine effektorabhängigen Unterschiede der Signalveränderung im SMA dargestellt und im dPMC war die Veränderung im Rahmen der Ausführung mit der Hand größer als mit dem Fuß, jedoch in geringem Maß. In beiden Arealen waren die für die Beobachtungsbedingungen ermittelten Werte im negativen Bereich. Wie bereits für das BA4 beschrieben, wurden für die Ausführung und Vorstellung der simultanen Bewegung mit beiden Effektoren sowohl im dPMC, als auch im SMA deutliche Veränderungen gemessen, die im Falle des SMA die der einzelnen Ausführungen übertrafen.

In den Zielgebieten innerhalb des PPC konnten für die Bewegungsausführung im untersuchten Bereich des IPL keine effektorspezifischen Unterschiede der prozentualen Signalveränderungen festgestellt werden. Im SPL lag der ermittelte Wert für die Fußbewegung über dem für die Handbewegung. In Zusammenhang mit der Vorstellung wurden in keinem der beiden Areale effektorspezifische Unterschiede deutlich während für die entsprechenden Beobachtungsbedingungen allgemein nur geringe Signalveränderungen gezeigt werden konnten. Die Signalveränderung durch die simultane Bewegungsausführung mit beiden Effektoren lag im Zielgebiet des IPL im Bereich der jeweiligen Bewegungen mit einem Effektor, im SPL übertraf sie diese deutlich. Für die Vorstellung der simultanen Bewegungsausführung konnten in beiden Arealen größere Veränderungen als für die Einzelbedingungen gezeigt werden.

7.5 Diskussion

Das Experiment 1 wurde mit dem Ziel durchgeführt, die neuronalen Repräsentationen der Bewegungsausführung, -vorstellung und -beobachtung hinsichtlich einer effektorspezifischen Organisation zu untersuchen und miteinander zu vergleichen. Zu diesem Zweck wurden die genannten Action States unter Verwendung der fMRT in einem Design untersucht. Zudem sollten für alle Action States Erkenntnisse darüber gewonnen werden, wie simultane Bewegungen mehrerer Effektoren einer Körperseite im Vergleich zu deren isolierter Bewegung repräsentiert werden.

Auf behavioraler Ebene konnte gezeigt werden, dass die Aktivierung in der Zielmuskulatur während beider S-States gegenüber der Ruhebedingung nicht signifikant erhöht war. Ebenso lieferten die während der fMRT-Messung erhobenen Bewegungsdaten keine Hinweise auf ungewollte Bewegungsausführungen. Dementsprechend kann angenommen werden, dass die fMRT-Ergebnisse nicht durch ungewollte Kontraktionen der Zielmuskulatur während der Simulations- und Ruhebedingungen beeinflusst wurden. Die fMRT-Ergebnisse zeigten für die Bewegungsausführung und -vorstellung somatotope Repräsentationen innerhalb des primär motorischen Kortex und der prämotorischen Areale der kontralateralen Hemisphäre, die sich teilweise überlappten. Für die Bewegungsbeobachtung konnten keine effektorspezifischen Aktivierungsspeaks in diesen Arealen gefunden werden. Diese Hinweise auf größere Gemeinsamkeiten zwischen den Repräsentationen der Ausführung und Vorstellung konnten zusätzlich durch ähnliche Muster der Signal-Change-Ergebnisse belegt werden, von denen sich die der Beobachtungsbedingungen deutlich unterschieden. Hinsichtlich des Verhältnisses der Repräsentationen von simultanen zu isolierten Bewegungen verschiedener Effektoren konnten hingegen für alle Action States unterschiedliche Ergebnisse gefunden werden. Im Folgenden werden diese Befunde zunächst im Einzelnen und schließlich übergreifend in Bezug auf das Somatotopieprinzip und den Vergleich zwischen den Action States diskutiert. Zusätzlich werden Limitationen der vorliegenden Studie dargestellt, die bei der Interpretation der Ergebnisse zu berücksichtigen sind.

7.5.1 Repräsentationen der Bewegungsausführung, -vorstellung und -beobachtung

In Zusammenhang mit der Bewegungsausführung konnten gegenüber der Ruhebedingung signifikante Aktivierungen im BA4 und im BA6 beider Hemisphären, sowie im BA44 und den Anteilen des PPC gezeigt werden. Demnach war das gesamte untersuchte motorische Netzwerk an der Ausführung beteiligt. Lediglich für das BA45 wurde keine Beteiligung an der Bewegungsausführung gefunden, wodurch die Ergebnisse einer Metaanalyse bestätigt werden konnten (Grèzes & Decety, 2001).

Die Ergebnisse der Vorstellungsbedingungen zeigten signifikante Aktivierungen in allen untersuchten Hirnregionen. In Bezug auf die prämotorischen Areale, den IFG sowie den SPL und den IPL konnte somit das von Héту et al. (2013) ermittelte neuronale Netzwerk der Bewegungsvorstellung bestätigt werden. Zusätzlich wurden in Experiment 1 signifikante Aktivierungsspitzen im BA4 gefunden, dessen Beteiligung an Vorstellungsprozessen kontrovers diskutiert wird und in nur 18 % der in die Metaanalyse von Héту et al. einbezo-

genen Studien nachgewiesen werden konnte (Hétu et al., 2013; Lotze & Halsband, 2006). Eine mögliche Ursache für diese unterschiedlichen Befunde könnte darin liegen, dass in die Metaanalyse ausschließlich durch Whole-head-Analysen ermittelte Ergebnisse eingingen, was eine geringere Sensitivität im Vergleich zu den in Experiment 1 verwendeten ROI-Analysen zur Folge gehabt haben könnte. Zudem wurden die Versuchsteilnehmer in Experiment 1 insbesondere zur Vorstellung von kinästhetischen Inhalten instruiert, was die Aktivierung des BA4 begünstigt haben könnte (Lotze et al., 1999; Wolbers et al., 2003). Dieser Aspekt wurde in der genannten Metaanalyse nicht berücksichtigt.

Die während der Bewegungsbeobachtung aktivierten Hirnareale umfassten die untersuchten Anteile des parietalen Kortex sowie den prämotorischen Kortex und den IFG. Das gefundene Aktivierungsmuster spiegelt somit grundsätzlich das Action Observation Network wieder (Caspers et al., 2010; Molenberghs et al., 2012). Zusätzlich konnten Aktivierungen im kontralateralen BA4 gefunden werden, was dessen bisher überwiegend durch TMS nachgewiesene Beteiligung an Prozessen der Bewegungsbeobachtung bekräftigt (Clark et al., 2004; Fadiga & Fogassi, 1995; Montagna et al., 2005).

Hinsichtlich der prämotorischen Areale war auffällig, dass die Anteile des PMC lediglich ipsilateral aktiviert waren und für das SMA keine signifikante Aktivierung nachgewiesen werden konnte. Eine mögliche Erklärung für die vergleichsweise geringe Beteiligung prämotorischer Areale könnte in der Charakteristik der beobachteten Bewegung liegen. Es gibt Hinweise darauf, dass der PMC insbesondere an der Beobachtung von objektbezogenen Bewegungen beteiligt ist (Grosbras et al., 2012), während das SMA in Zusammenhang mit steigenden Präzisionsanforderungen (Eskenazi et al., 2012) bzw. der Beobachtung von Rumpf- und Ganzkörperbewegungen aktiviert ist (Sakreida et al., 2005; Zentgraf et al., 2005). Die in Experiment 1 untersuchten Bewegungen waren nicht objektbezogen, betrafen isoliert distale Effektoren und stellten geringe Anforderungen an die Bewegungspräzision. Ob einer dieser Faktoren die neuronale Aktivierung in den prämotorischen Arealen beeinflusst hat, kann auf Basis der vorliegenden Ergebnisse nicht beantwortet werden. Daher muss die Interpretation der Ergebnisse für alle Action States vor dem Hintergrund der spezifischen Charakteristik der verwendeten Bewegungsaufgabe erfolgen.

Zusammengenommen konnten den Hypothesen entsprechend für alle untersuchten Action States Aktivierungen in motorischen und motorik-assoziierten Hirnarealen nachgewiesen werden. Dies kann als Hinweis auf Shared Representations, also die gemeinsame Nutzung gleicher Bewegungsrepräsentationen für verschiedene Prozesse angesehen werden (Grèzes & Decety, 2001; Jeannerod, 2004; Kircher et al., 2013). Neben Gemeinsamkeiten konnten

jedoch auch deutliche Unterschiede bezüglich der Aktivierungsmuster verschiedener Action States gezeigt werden (Koehler et al., 2012; Stephan et al., 1995).

7.5.2 Effektorspezifität der Repräsentationen verschiedener Action States

Die Repräsentationen der Bewegungsausführung, -vorstellung und -beobachtung wurden sowohl auf Gruppen-, als auch auf Einzelpersonenebene hinsichtlich ihrer Effektorspezifität untersucht. Die zu diesem Zweck verwendeten Kontraste *Hand > Fuß* und *Fuß > Hand* gehen auf eine Arbeit von Ehrsson et al. (2003) zurück und erlauben Aussagen über effektorabhängige Unterschiede der Aktivierungsmuster der untersuchten Action States. Um zusätzliche Informationen über die Lokalisation und das Ausmaß gemeinsamer Anteile der Repräsentationen von Hand- und Fußbewegungen zu erhalten, wurden jeweils Kontraste mit der Ruhebedingung gerechnet deren Ergebnisse und in Bezug auf Überlappungen untersucht.

Ausführung

Für die Bewegungsausführung konnte eine somatotopische Organisation der hand- und fußspezifischen Repräsentationen innerhalb des BA4, des vPMC und des dPMC der kontralateralen Hemisphäre gezeigt werden. Zudem wurden fußspezifische Aktivierungen im SMA gefunden. Die räumliche Anordnung der Aktivierungsspitzen folgte der des motorischen Homunculus, indem der Fuß jeweils medial und superior in der Nähe der Mantelkante repräsentiert war und die Hand entsprechend weiter lateral und inferior (Penfield & Rasmussen, 1950). Dieser Befund konnte durch die Ergebnisse auf Einzelpersonenebene bekräftigt werden, da die individuellen Peaks beider Effektoren sowohl im BA4, als auch im BA6 dem gleichen medio-lateralen räumlichen Muster entsprachen und zudem getrennt voneinander gruppiert waren. Somit wurden hinsichtlich des BA4 die Befunde von Lotze et al. (2000) bestätigt, die im Rahmen einer fMRT-Studie distinkte Repräsentationen von Bewegungen der Hand und des Sprunggelenks zeigen konnten. Die Abgrenzung der effektorspezifischen Repräsentationen kann in Experiment 1 zusätzlich dadurch belegt werden, dass der ermittelte Anteil überlappender Voxel im kontralateralen BA4 sehr gering war (10 von 137). Allerdings muss berücksichtigt werden, dass Effektoren verschiedener Extremitäten einbezogen wurden. In Studien zu Bewegungen verschiedener Anteile der gleichen Extremität konnten hingegen deutliche Überlappungen im BA4 gezeigt werden (Kapreli et al., 2007; Zeharia et al., 2012).

Bezüglich des BA6 existieren ebenso Hinweise darauf, dass die Bewegungsrepräsentationen verschiedener Effektoren neben abgrenzbaren Bereichen auch deutliche Überlappungen aufweisen (Cunningham et al., 2013; Zeharia et al., 2012). Im Gegensatz zum primär motorischen Kortex konnten für die prämotorischen Areale beide Befunde durch die Ergebnisse von Experiment 1 bestätigt werden. Hinsichtlich der effektorspezifischen Kontraste konnte eine klare Verteilung innerhalb der prämotorischen Areale gezeigt werden, bei der Fußbewegungen im SMA und Handbewegungen im dPMC repräsentiert wurden, wie sie bereits von Ehrsson et al. (2003) unter Verwendung der gleichen Kontraste nachgewiesen wurde. Belege für den häufig beschriebenen rostro-caudalen Verlauf der Repräsentationen verschiedener Anteile des Körpers innerhalb des SMA konnten hingegen nicht gefunden werden (Chainay et al., 2004; Fried et al., 1991; Grafton et al., 1993; Strother et al., 2012; Zeharia et al., 2012). Neben distinkten Repräsentationen wurden auch Überlappungen gezeigt, indem handspezifische Aktivierungen im SMA komplett innerhalb des größeren Aktivierungsgebiets der Fußbewegungen lagen und eine umgekehrte Verteilung im dPMC vorlag. Demnach war die räumliche Trennung der Hand- und Fußrepräsentationen im BA6 vergleichsweise geringer ausgeprägt als im BA4.

Effektorspezifische Repräsentationen im PPC beschränkten sich auf den kontralateralen SPL und folgten dem gleichen medio-lateralen Muster wie in den prä- und primär motorischen Arealen. Die räumliche Trennung der hand- und fußspezifischen Peaks konnte auch auf Einzelpersonenebene gezeigt werden, wenn auch weniger deutlich ausgeprägt als im BA4 und im BA6. Demnach konnten Studienergebnisse bestätigt werden, in denen die Repräsentationen der Hand im SPL jeweils lateral von denen des Fußes lagen (Cunningham et al., 2013; Rijntjes, Dettmers, et al., 1999). In beiden genannten Untersuchungen führten die Versuchsteilnehmer, wie in Experiment 1, alternierende Extensions- und Flexionsbewegungen aus.

Insgesamt bestätigen die vorliegenden Ergebnisse die Hypothese zur Effektorspezifität der Repräsentationen ausgeführter Bewegungen im BA4 und im BA6. Zusätzlich konnten Hinweise auf eine somatotopische Organisation im SPL gefunden werden.

Vorstellung

Die Ergebnisse der Vorstellungsbedingungen zeigten eine somatotopische Organisation effektorspezifischer Aktivierungspeaks innerhalb der prämotorischen Areale, die vergleichbar mit der der Ausführungsbedingungen war. Demnach lagen die Repräsentationen der Bewegungen des Fußes innerhalb des SMA im Bereich der Mantelkante und die der Hand

weiter lateral im dPMC. Diese effektorspezifische Trennung innerhalb des BA6 konnte auch auf Einzelpersonenebene gezeigt werden, jedoch weniger deutlich als für die Ausführung.

Die Verteilung der Hand- und Fußrepräsentationen auf verschiedene prämotorische Areale bestätigte die Ergebnisse von Ehrsson et al. (2003), die handspezifische Aktivierungen im SMA und im dPMC fanden, während Fußbewegungen ausschließlich im SMA repräsentiert waren. Eine stärkere Ausprägung effektorspezifischer Aktivierungen im BA4, wie sie ebenso von Stippich et al. (2002) beschrieben wurde, konnte in Experiment 1 nicht nachgewiesen werden. Zwar konnte fußspezifische Aktivierung im medialen Bereich des BA4 gefunden werden, jedoch keine statistisch signifikante handspezifische Aktivierung. Hinsichtlich des PPC wurde in Zusammenhang mit der Vorstellung der Handbewegung entgegen der Hypothese eine signifikante Aktivierung im rechten IPL gefunden. Die Ergebnisse auf Einzelpersonenebene zeigten zwar, dass die handspezifischen Maxima innerhalb des IPL tendenziell anterior der fußspezifischen Maxima lagen, deren räumliche Trennung war jedoch wenig ausgeprägt.

Zusammengenommen trafen die Hypothesen bezüglich somatotoper Repräsentationen während der Bewegungsvorstellung in den prämotorischen Arealen der kontralateralen Hemisphäre zu. Hinsichtlich des BA4 konnte entgegen der Erwartungen lediglich für die Fußbewegung signifikante Aktivierung gezeigt werden. Im PPC konnten abgesehen von einer handspezifischen Aktivierung im rechten IPL keine Hinweise auf eine systematische somatotope Organisation gefunden, und damit die Voraussage bestätigt werden.

Beobachtung

Für die Beobachtungsbedingungen konnten entgegen der Hypothesen keine signifikanten effektorspezifischen Aktivierungen in den prämotorischen Arealen gefunden werden. Somit konnten die Ergebnisse einer Vielzahl von Studien und Metaanalysen nicht bestätigt werden, die insbesondere im prämotorischen Kortex sowohl für Bewegungen mit als auch für Bewegungen ohne Objektbezug somatotop organisierte Beobachtungsrepräsentationen finden konnten (Aziz-Zadeh et al., 2006; Buccino et al., 2001; Caspers et al., 2010; Grosbras et al., 2012; Jastorff et al., 2010; Sakreida et al., 2005; Wheaton et al., 2004). Mögliche Ursachen für diese Diskrepanz könnten darin liegen, dass die Studienergebnisse überwiegend auf Kontrastierung der Aktivierung während der Bewegungsbeobachtung mit der Beobachtung eines Standbilds des gleichen Effektors beruhten (Buccino et al., 2001; Wheaton et al., 2004). Dementsprechend wurden keine effektorspezifischen, sondern dem

Prozess der Bewegungsbeobachtung zugehörige Anteile des Aktivierungsmusters ermittelt. In Experiment 1 wurde hingegen die Beobachtung der Bewegungsausführung eines Effektors mit der eines anderen Effektors der gleichen Körperseite kontrastiert, so dass die effektorspezifische prozessunabhängige Aktivierung berechnet wurde. Allgemein sind die Ergebnisse der Beobachtungsbedingungen vor dem Hintergrund zu bewerten, dass die Aktivierung der prämotorischen Areale auch im Kontrast mit der Ruhebedingung gering ausgeprägt war, was durch die Charakteristik der beobachteten Bewegung bedingt gewesen sein könnte (siehe Kap. 7.5.1).

Effektorspezifische Aktivierungen konnten in Zusammenhang mit der Bewegungsbeobachtung lediglich in parietalen Kortexarealen gefunden werden. Dabei lag das Handareal im ipsilateralen SPL lateral und dorsal des Fußareals. Dieses Ergebnis konnte durch die Verteilung der individuellen Aktivierungsspeaks, die eine erkennbare Trennung der Effektoren zeigte, bekräftigt werden. Zudem war die in Zusammenhang mit Kontrasten mit der Ruhebedingung ermittelte Überlappung der Hand- und der Fußbewegungen innerhalb des ipsilateralen SPL gering. Zusätzlich konnten fußspezifische Aktivierungen im kontralateralen SPL, sowie handspezifische Aktivierungen im posterioren Anteil des IPL gezeigt werden. Anhand der individuellen Aktivierungsspitzen war jedoch keine Trennung der effektorspezifischen Repräsentationen innerhalb beider Areale erkennbar.

Diese unsystematischen Ergebnisse sind mithilfe der vorliegenden Literatur schwer erklärbar. Buccino et al. (2001) konnten effektorspezifische Aktivierungen im PPC ausschließlich in Verbindung mit objektgerichteten Bewegungen finden. Zudem lag die von ihnen ermittelte fußspezifische Aktivierungsspitze im rechten SPL (24, -60, 68) in dem Bereich, für den in Experiment 1 handspezifische Aktivierung gezeigt wurde (27, -64, 64). Die Ergebnisse einer weiteren Studie zur Beobachtung von Bewegungen, in diesem Fall ohne Objektbezug, beschrieben zwar somatotop organisierte Repräsentationen im PPC, allerdings im IPS und nicht im SPL (Wheaton et al., 2004). Verschiedene Metaanalysen berichten darüber hinaus von handspezifischen Aktivierungen im IPL, entgegen unserer Ergebnisse jedoch kontralateral und im anterioren Anteil (Caspers et al., 2010; Grosbras et al., 2012). Aufgrund der sehr unterschiedlichen Ergebnisse vergleichbarer Studien und der abgesehen vom rechten SPL geringen Differenzierung der Effektoren auf Einzelpersonenebene kann eine übergreifende Somatotopie der Repräsentation beobachteter Bewegungen im PPC bezweifelt werden. Demnach konnten die Ergebnisse von Jastorff et al. (2010) und damit auch die Hypothese bestätigt werden, indem für die parietalen Areale keine systematische somatotopie Organisation gezeigt werden konnte. Allerdings konnten

entgegen der Hypothesen auch keine effektorspezifischen Repräsentationen in den prämotorischen Arealen gezeigt werden.

7.5.3 Vergleich zwischen den verschiedenen Action States

Die Ergebnisse der effektorspezifischen Kontraste wurden zusätzlich dazu verwendet, Informationen bezüglich der Gemeinsamkeiten zwischen den Repräsentationen der Ausführung und der beiden S-States zu gewinnen. Bisher konnten sowohl in prämotorischen, als auch in parietalen Arealen Überlappungen der drei Action States gefunden werden (Filimon, Nelson, Hagler, Sereno, 2007; Szameitat et al., 2012). Hinsichtlich effektorspezifischer Repräsentationen zeigten die Ergebnisse von Experiment 1 vorstellungsinduzierte Aktivierungspeaks innerhalb der Ausführungsrepräsentationen im kontralateralen dPMC (Hand), sowie kontralateral im BA4 und bilateral im SMA (jeweils Fuß). Für die Beobachtungsbedingungen konnten keine signifikanten Peaks innerhalb der Ausführungsrepräsentationen gefunden werden. Demnach konnten Ähnlichkeiten zwischen der Ausführung und den S-States in Zusammenhang mit somatotopen Repräsentationen lediglich für die Vorstellung in den prämotorischen Arealen bestätigt werden (Filimon, Nelson, Hagler, Sereno, 2007; Szameitat et al., 2012). Zudem werden die Ergebnisse weiterer Studien bestätigt, die größere Ähnlichkeiten zwischen den Prozessen der Bewegungsausführung und der -vorstellung, als gegenüber der -beobachtung zeigen konnten (Filimon, Nelson, Hagler, Sereno, 2007; Macuga & Frey, 2012; Szameitat et al., 2012).

Dieses Verhältnis spiegelt sich auch in den Ergebnissen der Signal-Change-Analyse wieder, die in den Bereichen durchgeführt wurde, in denen sich die Aktivierungen aller drei Action States überlappten. In diesem Zusammenhang konnten effektorabhängige Unterschiede innerhalb des BA4 für die Ausführung und, wenn auch weniger ausgeprägt, für die Vorstellung gezeigt werden, jedoch nicht für die Beobachtungsbedingungen. Ebenso konnte für die prämotorischen und parietalen Areale gezeigt werden, dass die Signal-Changes der Ausführungsbedingungen jeweils am größten waren, gefolgt von den Vorstellungsbedingungen. Die Signal-Changes der Beobachtungsbedingungen waren vergleichsweise am kleinsten. Diese Abfolge entsprach den Ergebnissen anderer Studien, die diese drei Action States direkt miteinander verglichen (Filimon, Nelson, Hagler, & Sereno, 2007; Grèzes & Decety, 2001; Macuga & Frey, 2012).

Die beschriebenen Ergebnisse verdeutlichen Unterschiede zwischen den beiden S-States. Entsprechend der Simulation Theory ähneln sie einander darin, dass Bewegungen simuliert werden, ohne dass eine Ausführung erfolgt, jedoch unterscheiden sie sich bezüglich ihrer

Ziele und Intentionen. Während der Bewegungsvorstellung wird internal eine möglichst lebhaftige Wahrnehmung einer ausgeführten Bewegung generiert, die beispielsweise auch kinästhetische Empfindungen beinhaltet. Diese sind nicht nur abhängig von der Kinematik der Bewegung, sondern auch vom ausführenden Effektor. Dementsprechend konnten für die Vorstellung somatotop organisierte Aktivierungsmuster in den kontralateralen prämotorischen Arealen und im primär motorischen Kortex gefunden werden.

Die Bewegungsbeobachtung wird hingegen mit dem Ziel ausgeführt, eine fremde Bewegung zu imitieren, mit einer anderen Person zu interagieren oder die Intention einer Handlung zu erkennen (Iacoboni, 2009; Springer et al., 2012; Zentgraf, Munzert, et al., 2011). Im Gegensatz zur internal generierten Vorstellung werden dabei externe Stimuli verarbeitet, die mit den eigenen Repräsentationen abgeglichen werden (Rizzolatti et al., 2001). Gemäß der Predictive Coding Theorie kann eine Handlung in verschiedene Hierarchieebenen unterteilt werden. Diese setzen sich aus der Kinematik, dem Ziel, der Intention und dem Kontext einer Handlung zusammen (Hamilton & Grafton, 2007). Der Kontext spielt eine wichtige Rolle, um auf die Intention einer Handlung schließen zu können, da die gleiche Bewegung sehr unterschiedliche Ziele verfolgen kann, je nachdem in welchem Zusammenhang sie durchgeführt wird. Ist die Intention bekannt, erlaubt dies die Vorhersage eines Handlungsziels. In diesem Zusammenhang wird deutlich, dass die Kinematik oder der ausführende Effektor einer beobachteten Bewegung weniger relevant sind, um auf dessen Ziel zu schließen, als der Kontext oder die Intention. Dies könnte ein Grund dafür sein, dass der Effektor während der Beobachtung auf neuronaler Ebene nicht, oder zumindest weniger ausgeprägt repräsentiert wird als während der Ausführung und Vorstellung. Sollte bei der Beobachtung eher das Ziel einer Bewegung in den motorischen Arealen repräsentiert werden würde dies erklären, dass die in Experiment 1 verwendeten bedeutungslosen Bewegungen ohne Objekt lediglich zu geringen Aktivierungsveränderungen in den motorischen Arealen führten.

In Bezug auf den Vergleich zwischen der Bewegungsvorstellung und der -beobachtung würde das bedeuten, dass sie zwar basale motorische Simulationsprozesse teilen (Vogt, Di Rienzo, Collet, Collins, & Guillot, 2013) sich jedoch bezüglich der Inhalte ihrer Repräsentationen unterscheiden. Demnach stehen bei der Vorstellung die Kinematik und der ausführende Effektor im Vordergrund, während für die Beobachtung der Kontext und das Ziel einer Handlung von zentraler Bedeutung sind. Um diese Hypothese zu überprüfen müssten beide S-States in Zusammenhang mit Bewegungen untersucht werden, die sich sowohl

bezüglich des ausführenden Effektors, als auch der Charakteristik voneinander unterscheiden. Dieser Aspekt wird in Experiment 2 dieser Arbeit untersucht.

7.5.4 Einzelne vs. simultane Bewegungsausführung beider Effektoren

Einen explorativen Charakter hatte der Vergleich zwischen den neuronalen Aktivierungen simultaner und isolierter Bewegungen von zwei Effektoren. Die in diesem Zusammenhang berechneten Kontraste ($Hand + Fuß > Hand \& Fuß$; $Hand \& Fuß > Hand + Fuß$) zeigten unterschiedliche Ergebnisse für alle Action States.

Die isolierten Bewegungsausführungen gingen mit signifikanten Mehraktivierungen in allen kontralateralen prämotorischen Arealen einher, sowie bilateral im IPL, im SPL und im ipsilateralen BA44. Für den umgekehrten Kontrast konnte in keinem der untersuchten Areale eine Mehraktivierung gefunden werden. Der gefundene supraadditive Effekt bezüglich simultaner Bewegungen steht in Einklang mit den Ergebnissen einer EEG-Studie, die zeigen konnten, dass die während simultaner Bewegungen der Hand und des Fußes gemessenen Potenziale im SMA und im BA4 gegenüber den summierten Potenzialen der isolierten Bewegungen geringer waren (Miller & Gerstner, 2013). Dabei schienen insbesondere die Fußbewegungen modulierenden Einfluss zu haben, was im Rahmen einer TMS-Studie bestätigt werden konnte. Demnach waren die Handrepräsentationen verkleinert, wenn sich die Versuchspersonen zusätzlich zur Ausführung von Handbewegungen zeitgleich Fußbewegungen vorstellen sollten (Marconi, Koch, Pecchioli, Cavallari, & Caltagirone, 2007). Auf behavioraler Ebene ließ sich dieses Phänomen dadurch belegen, dass bei simultaner Ausführung unilateraler Arm- und Beinbewegungen die Maximalkraft jeweils geringer war als bei isolierter Ausführung (Takebayashi et al., 2009).

Mögliche Ursachen für diese Ergebnisse liegen in Inhibitionsprozessen zwischen motorischen und prämotorischen Hirnarealen (Miller & Gerstner, 2013; Takebayashi et al., 2009). So konnte im Rahmen von TMS-Studien gezeigt werden, dass das kontralaterale SMA und der dPMC an der Inhibition von bereits geplanten Bewegungen beteiligt sind, indem sie hemmend auf den primär motorischen Kortex einwirken (Hasan et al., 2013; Koch et al., 2006; Neubert, Mars, Buch, Olivier, & Rushworth, 2010). Bezogen auf Experiment 1 würde das bedeuten, dass in der Phase der Bewegungsplanung, bevor die Instruktion erschien, jeweils beide Effektoren einbezogen wurden. Sollte anschließend nur ein Effektor bewegt werden, musste die Bewegung des jeweils anderen Effektors inhibiert werden, was eine zusätzliche prämotorische Aktivierung erforderte. Dass eine entsprechend dieser Logik zu erwartende Mehraktivierung für simultane Bewegungen im BA4

nicht gezeigt wurde, könnte damit erklärt werden, dass sich die effektorspezifischen Areale innerhalb des BA4 bei simultaner Bewegung gegenseitig hemmen (Baldissera, Borroni, Cavallari, & Cerri, 2002; Borroni, Cerri, & Baldissera, 2004; Marconi, Koch, et al., 2007). Dieser Erklärungsansatz muss jedoch als spekulativ angesehen werden, da auf Basis der in Experiment 1 verwendeten Methodik keine Aussagen über Inhibitionsprozesse möglich sind.

Im Kontrast zu den Ergebnissen von Experiment 1 stehen die Befunde einer fMRT-Untersuchung von Debaere et al. (2001), die für die simultane Ausführung zyklischer Hand- und Fußgelenkbewegungen der gleichen Körperseite vergleichsweise größere Aktivierungen im kontralateralen BA4, SMA, PMC und im Cerebellum als für deren isolierte Ausführung fanden. Die Ursachen für diese bezüglich der prämotorischen Areale komplexeren Ergebnisse zu denen von Experiment 1 könnten in methodischen Unterschieden liegen. Debaere et al. (2001) bezogen in ihre Studie lediglich eine vergleichsweise geringe Anzahl von 6 Versuchspersonen ein, wodurch die Anfälligkeit der Ergebnisse für den Einfluss von Extremwerten erhöht war. Weitere Unterschiede zu Experiment 1 lagen darin, dass die verwendeten Bewegungssequenzen länger, durch einen externen Taktgeber getriggert (vs. internes Zählen in Experiment 1) und mit einer höheren Geschwindigkeit durchgeführt wurden. Auf Basis der vorliegenden Informationen können die Gründe für die Diskrepanzen der Ergebnisse jedoch nicht abschließend geklärt werden.

Ein anderes Bild zeigten die Ergebnisse der Vorstellungsbedingungen. Demnach wurden für die isolierten Bewegungen Mehraktivierungen im ipsilateralen BA4 und im dPMC gefunden. Demgegenüber konnten für die Vorstellung simultaner Bewegungen der Hand und des Fußes signifikante Mehraktivierungen im ipsilateralen SPL und im kontralateralen IPL gezeigt werden. Der für die Bewegungsausführung dokumentierte supraadditive Effekt der simultanen Bewegungen in den kontralateralen prämotorischen und posterioren parietalen Arealen konnte demnach nicht für die Vorstellung gezeigt werden. Geht man davon aus, dass die neuronalen Prozesse der Bewegungsvorstellung große Ähnlichkeiten mit denen der Bewegungsplanung haben (Jeannerod, 2004), sind die entsprechenden Unterschiede auf der Ebene der Realisierung der Bewegung zu erwarten. Während sich bei der Bewegungsausführung die isolierten von den simultanen Bewegungen darin unterschieden, dass bei isolierten Bewegungen jeweils die Mitbewegungen des anderen Effektors gehemmt wurden, mussten bei der Bewegungsvorstellung sowohl die Bewegungen des Effektors, der Gegenstand der Vorstellung war, als auch die des anderen Effektors gehemmt werden. Die vergleichsweise geringeren Unterschiede in den Vorstellungskontrasten könnten demnach

darauf beruhen, dass sie sich nicht bezüglich der notwendigen Inhibition unterschieden. Die Mehraktivierung des ipsilateralen BA4 und des dPMC könnte in Zusammenhang mit deren inhibierender Wirkung auf das kontralaterale BA4 zur Vermeidung ungewollter Bewegungsausführungen begründet sein (Gueugneau, Bove, & Avanzino, 2013). Wie bereits für die Bewegungsausführung beschrieben, können die vorliegenden Daten aber keinen Aufschluss über die Wirkung von Inhibitionsmechanismen geben.

Mögliche Gründe für die vermehrten Aktivierungen im SPL und im IPL in Zusammenhang mit der Vorstellung simultaner Bewegungen liefern Studien die zeigen konnten, dass der PPC insbesondere an der Vorstellung bilateraler Handbewegungen beteiligt ist (Fleming et al., 2010; Nair et al., 2003). Zwar können bilaterale Bewegungen gleicher Effektoren nicht mit unilateralen Bewegungen verschiedener Effektoren gleichgesetzt werden, mögliche Gemeinsamkeiten bestehen jedoch in einem erhöhten Kontrollaufwand der vorgestellten Inhalte. Passend dazu konnte gezeigt werden, dass insbesondere der rechte PPC an der Kontrolle von Vorstellungsinhalten beteiligt ist (Sack et al., 2002). Zudem konnten vorstellungsinduzierte Aktivitätssteigerungen im PPC in Verbindung mit erhöhten Anforderungen an das räumliche Arbeitsgedächtnis gezeigt werden (Stephan et al., 1995; Wager & Smith, 2003; Wolbers et al., 2003). Möglicherweise wird dieses durch die simultane Bewegungsvorstellung mit zwei verschiedenen Effektoren vermehrt beansprucht.

Die für die Beobachtungsbedingungen ermittelten Ergebnisse zeigten für die isolierten Bewegungen Mehraktivierungen im IFG sowie im posterioren IPL, während in Verbindung mit den simultanen Bewegungen beinahe das gesamte AON mehraktiviert war (BA4, BA6, IPS, SPL und IPL). Vergleichbare Ergebnisse konnten in einer Studie von Abdollahi et al. (2013) gezeigt werden, bei der die Versuchspersonen Manipulations-, Gang- und Kletterbewegungen beobachteten. Dabei fanden sie spezifische Aktivierungspeaks in Zusammenhang mit den Kletterbewegungen im SPL (-16, -56, 64 und 22, -58, 64), die räumlich nah bei denen der simultanen Hand- und Fußbewegungen in Experiment 1 lagen (-18, -61, 61 und 15, -58, 70), sowie im dPMC. Die Aktivierungsgebiete der Gangbewegungen lagen innerhalb derer für die Kletterbewegungen und betrafen insbesondere Anteile des IPS. Die Autoren werteten diese Ergebnisse als Hinweise auf Repräsentationen verschiedener Bewegungskategorien und bezweifelten einen Einfluss der beteiligten Effektoren auf die Aktivierung im parietalen Kortex. In Experiment 1 unterschieden sich die verwendeten Bewegungen jedoch nicht bezüglich ihrer Intention oder Kinematik. Gemeinsamkeiten der Ergebnisse beider Studien könnten demnach in Zusammenhang mit der Beobachtung von Effektoren der oberen und unteren Extremitäten stehen. Möglicherweise werden durch

simultane Hand- und Fußbewegungen auch die Repräsentationen der Fortbewegungs- und Kletterbewegungen angesprochen. Auf Basis der vorliegenden Ergebnisse kann ein direkter Zusammenhang jedoch nicht sicher belegt werden.

Die Ergebnisse aller drei Action States bezüglich des Verhältnisses von simultan zu isoliert ausgeführten Bewegungen sind sehr verschieden und folgen somit keinem übergeordneten Prinzip. Dies kann als Beleg für Unterschiede zwischen den Prozessen gesehen werden, die beispielsweise mit spezifischen Hemmungsprozessen und Funktionen begründet werden können. Grundsätzlich ist die aktuelle Studienlage bezüglich der neuronalen Repräsentation simultaner Bewegungen verschiedener Effektoren einer Körperseite sehr limitiert. Für weitere Untersuchungen zu dieser Thematik wäre es sinnvoll Konnektivitätsanalysen durchzuführen, um den Einfluss von intra- und interhemisphärischen Inhibitionsprozessen auf die Aktivierungsmuster zu überprüfen. Zudem sollten verschiedene Bewegungsaufgaben integriert werden, um übergreifende Aussagen treffen zu können.

7.5.5 Limitationen

Bei der Interpretation der ermittelten Ergebnisse muss berücksichtigt werden, dass die verwendete Bewegung sehr spezifisch war. Es handelte sich um eine rhythmische alternierende Extensions- und Flexionsbewegung ohne Objektbezug. Insbesondere in Zusammenhang mit der Beobachtung geben die Ergebnisse von Metaanalysen Hinweise darauf, dass objektgerichtete Bewegungen zu Mehraktivierungen in prämotorischen und parietalen Arealen, sowie im Cerebellum führen (Caspers et al., 2010; Grosbras et al., 2012). Auch wenn dieser Effekt im direkten Vergleich zu Bewegungen ohne Objekt nicht gezeigt werden konnte (Héту et al., 2011), kann ein entsprechender Einfluss nicht ausgeschlossen werden. Zudem konnte für alle Action States nachgewiesen werden, dass auch bewegungsspezifische Parameter auf neuronaler Ebene repräsentiert werden (siehe Kap. 2.2.2, 4.4 und 5.3). Aus diesem Grund müssen die Ergebnisse von Experiment 1 in Zusammenhang mit der spezifischen untersuchten Bewegung betrachtet werden.

Ein weiterer möglicher Kritikpunkt an Experiment 1 besteht darin, dass die Versuchsteilnehmer die Ausführungsgüte der Vorstellungsbedingungen gegenüber den Ausführungs- und Beobachtungsbedingungen signifikant schlechter beurteilten. Eine damit einhergehende größere Schwierigkeit der Vorstellung könnte Einfluss auf die gemessene Hirnaktivierung gehabt haben. Dieser Einfluss kann an dieser Stelle nicht ausgeschlossen werden. Allerdings war ein solches Ergebnis zu erwarten, da die Bewegungsvorstellung internal generiert wird und insbesondere die Vorstellung kinästhetischer Inhalte eine bewusst

durchgeführte und kognitiv anspruchsvolle Aufgabe darstellt. Das für die zentrale Fragestellung des Experiments wichtigere Ergebnis der Ratings lag darin, dass der Effektor der Bewegung keinen signifikanten Einfluss auf die Bewertung hatte. Vor diesem Hintergrund sind die Ergebnisse zur Effektorspezifität innerhalb der Action States nicht auf Unterschiede des Schwierigkeitsgrades bzw. der Anforderungen an die Versuchspersonen zurückzuführen.

7.5.6 Fazit

In Experiment 1 konnten somatotop organisierte Bewegungsrepräsentationen im BA4 und im BA6 der kontralateralen Hemisphäre sowohl für die Ausführung, als auch für die Vorstellung repetitiver Hand- und Fußbewegungen gezeigt werden. Damit konnten die Ergebnisse zahlreicher Studien bestätigt werden, in denen ähnliche Effekte gefunden wurden (Cunningham et al., 2013; Ehrsson et al., 2003; Lotze et al., 2000; Stippich et al., 2002). In Zusammenhang mit der Bewegungsbeobachtung konnten keine entsprechenden Effekte gezeigt werden. Dies könnte dadurch bedingt sein, dass während der Beobachtung das Ziel und die Intention einer beobachteten Handlung gegenüber dem ausführenden Effektor im Vordergrund stehen. Entsprechende Hinweise auf handlungsspezifische und effektorunabhängige Bewegungsrepräsentationen konnten für die prämotorischen Areale und insbesondere den posterioren parietalen Kortex für alle Action States gezeigt werden (Heed et al., 2011; Jastorff et al., 2010; Rijntjes, Dettmers, et al., 1999). Da in Experiment 1 eine bedeutungslose Handlung ohne Objektbezug verwendet wurde, sind auf Basis der Ergebnisse keine Aussagen über den Einfluss der verwendeten Bewegungsaufgabe auf das neuronale Aktivierungsmuster im Allgemeinen, sowie hinsichtlich effektorspezifischer Repräsentationen im Besonderen möglich. Daher sind weitere Untersuchungen nötig, die den direkten Einfluss unterschiedlicher Bewegungen auf diese Ergebnisse überprüfen. Dieser Fragestellung widmet sich das im Folgenden dargestellte zweite Experiment dieser Arbeit.

Die Unterschiedlichkeit der beiden S-States zeigte sich nicht nur darin, dass die Repräsentationen der Vorstellungsbedingungen denen der Ausführung ähnlicher waren, sondern auch in sehr verschiedenen Aktivierungsmustern hinsichtlich simultaner gegenüber isolierter Bewegungen beider Effektoren der gleichen Körperseite. Zu dieser Thematik existieren aktuell nur sehr wenige Forschungsergebnisse, so dass über einen möglichen Einfluss inhibitorischer Mechanismen nur spekuliert werden konnte. Diese Annahme sollte zukünftig beispielsweise mithilfe von Konnektivitätsanalysen untersucht werden.

8 Experiment 2: Effektor- und Bewegungsspezifität der Handlungssimulation⁷

8.1 Fragestellung

In Experiment 1 konnte für die Bewegungsvorstellung eine somatotope Organisation der Aktivierungsmuster im primär motorischen Kortex und den prämotorischen Arealen gezeigt, und damit die Ergebnisse vorheriger Studien bestätigt werden (Ehrsson et al., 2003; Stippich et al., 2002). Für die Bewegungsbeobachtung konnten hingegen keine effektor-spezifischen Repräsentationen in den prämotorischen Arealen gefunden werden. Demnach konnten die Ergebnisse anderer Studien, die diesen Effekt zeigen konnten, nicht repliziert werden (Buccino et al., 2001; Jastorff et al., 2010; Wheaton et al., 2004).

Eine mögliche Erklärung für diese Ergebnisse lag in der untersuchten repetitiven Bewegung, die bedeutungslos und ohne Objektbezug war. Insbesondere in Zusammenhang mit der Bewegungsbeobachtung konnte belegt werden, dass neben den ausführenden Muskeln auch der den Körper umgebende Raum, in dem die Bewegungen durchgeführt werden, sowie komplexe Handlungen des Bewegungsrepertoires durch spezifische Neuronencluster kodiert werden (Graziano & Aflalo, 2007). Hinweise auf handlungsspezifische Repräsentationen während der Beobachtung komplexer Bewegungen liefern Studienergebnisse von Rijntjes et al. (1999), die für einfache Zickzack-Bewegungen mit der Hand oder dem Fuß eine somatotop organisierte Gliederung fanden. Für das Schreiben des eigenen Namens wurden jedoch unabhängig davon, mit welchem der beiden Effektoren die Ausführung erfolgte, Aktivierungen im Handareal des prämotorischen Kortex gefunden. Entsprechende Hinweise auf handlungsspezifische Repräsentationen beobachteter Bewegungen existieren zudem für den posterioren parietalen Kortex (Heed et al., 2011; Jastorff et al., 2010). Gemäß der Simulation Theory kann darüber hinaus auch für die Bewegungsvorstellung davon ausgegangen werden, dass verschiedene Bewegungsaufgaben unterschiedliche neuronale Repräsentationen beanspruchen (Ehrsson et al., 2003). Um das Verhältnis zwischen effektor- und bewegungsspezifischen Repräsentationen zu untersuchen ist nach Fernandino &

⁷ Das im Folgenden vorgestellte Experiment 2 und ein Teil der Ergebnisse wurden bereits an anderer Stelle veröffentlicht (Lorey et al., 2014). Mögliche Abweichungen der Ergebnisse sind auf Unterschiede im Auswertungsprozedere zurückzuführen.

Iacoboni (2010) ein speziell konzipiertes Design nötig, in dem verschiedene Bewegungen mit unterschiedlichen Effektoren einbezogen werden. Demnach müsste die Beobachtung einer bekannten Bewegung mit verschiedenen Effektoren Überlappungen hervorrufen, während Bewegungen mit dem gleichen Effektor zu unterschiedlichen Aktivierungen führen müssten (Fernandino & Iacoboni, 2010).

Experiment 2 hat zum Ziel, den Einfluss der Bewegungsaufgabe und des ausführenden Effektors auf die neuronalen Korrelate der beiden S-States systematisch in einem Design zu überprüfen. Zu diesem Zweck stellen sich die Versuchspersonen drei Bewegungsaufgaben, entweder ausgeführt mit der Hand oder dem Fuß, vor bzw. beobachten deren Ausführung. Die Bewegungen unterscheiden sich bezüglich verschiedener Aspekte, wie den Anforderungen an die Kraft, den Rhythmus und die Präzision, sowie der Interaktion mit einem Objekt. Es soll für beide S-States untersucht werden, ob und in welchem Ausmaß der Effektor und die Aufgabe auf neuronaler Ebene repräsentiert werden. Zudem sollen Erkenntnisse über die Interaktion beider Inhalte gewonnen werden, indem die verschiedenen Bewegungsaufgaben separat hinsichtlich effektorspezifischer Repräsentationen untersucht werden. Gegenüber der ersten Studie wird das Kleinhirn, für das die Beteiligung an beiden S-States nachgewiesen werden konnte (Calvo-Merino et al., 2006; Decety et al., 1994; Lorey et al., 2010), in Experiment 2 in die Auswertung einbezogen.

8.2 Hypothesen

Für die Bewegungsvorstellung und für die Bewegungsbeobachtung konnten in Experiment 1 sowie in vielen weiteren Studien Aktivierungen in motorischen und motorik-assoziierten Hirnarealen gefunden werden (Calvo-Merino et al., 2006; Caspers et al., 2010; Gazzola & Keysers, 2009; Héту et al., 2013; Jeannerod, 2001; Lotze et al., 1999). Dementsprechend können für Experiment 2 in Zusammenhang mit beiden S-States im Kontrast zur Ruhebedingung signifikante Aktivierungen in den Bereichen des primär motorischen, des sekundär motorischen und des posterior parietalen Kortex, sowie im Cerebellum erwartet werden.

In Zusammenhang mit der Vorstellung wurden effektorspezifische Aktivierungsmuster im primär motorischen Kortex und den prämotorischen Arealen für repetitive Extensions- und Flexionsbewegungen nachgewiesen (Ehrsson et al., 2003; Stippich et al., 2002). Zudem konnten Hinweise auf somatotope Repräsentationen bei der Vorstellung komplexer Alltagsbewegungen gefunden werden (Szameitat et al., 2007). Folglich kann für Experiment 2 erwartet werden, dass sowohl bewegungsübergreifend als auch für die jeweiligen Bewe-

gungstypen, signifikante hand- und fußspezifische Aktivierungsspitzen in den genannten Arealen gefunden werden. Da eine der Bewegungsaufgaben bereits in Experiment 1 untersucht wurde, kann insbesondere für die Bewegung *Rhythmus* eine Replikation der Ergebnisse angenommen werden. Hinsichtlich der Bewegungsbeobachtung werden gemäß Jastorff et al. (2010) effektorspezifische Aktivierungsmuster in den prämotorischen Arealen erwartet. Unter Berücksichtigung der Ergebnisse von Experiment 1 sind diese für die rhythmischen Bewegungen allerdings zu bezweifeln, in Bezug auf objektgerichtete Bewegungen können sie jedoch erwartet werden.

Der Einfluss der Bewegungscharakteristik auf die neuronale Aktivierung während der Vorstellung konnte für verschiedene Aspekte gezeigt werden. Es gibt Hinweise auf Repräsentationen des vorgestellten Kraftaufwands im primär motorischen und sekundär motorischen Kortex, sowie im Cerebellum (do Nascimento et al., 2006; Fu et al., 2014; Helm et al., 2015; Olsson & Hedlund, 2012). Ebenso konnten Aktivierungsunterschiede im SPL und im Cerebellum bei steigenden Genauigkeitsanforderungen (Lorey et al., 2010), sowie im primär motorischen Kortex und den prämotorischen, posterior parietalen und cerebellären Arealen in Verbindung mit erhöhter Aufgabenkomplexität gezeigt werden (Kuhtz-Buschbeck et al., 2003; Roosink & Zijdewind, 2010). Da sich die untersuchten Bewegungsaufgaben bezüglich Kraft, Präzision und Komplexität voneinander unterscheiden wird erwartet, dass sich diese bewegungsspezifischen Unterschiede in den ermittelten Aktivierungsmustern widerspiegeln.

Hinsichtlich der Bewegungsbeobachtung konnte in einer TMS-Studie gezeigt werden, dass der primär motorische Kortex mit steigender Kraftanforderung vermehrt erregbar ist (Helm et al., 2015). Zudem wurden insbesondere in Zusammenhang mit objektgerichteten Bewegungen Mehraktivierungen in prämotorischen und posterioren parietalen Arealen gefunden, sowie im Cerebellum (Caspers et al., 2010; Grosbras et al., 2012). Für den vPMC und den IFG konnten Repräsentationen des Ziels bzw. des Effekts einer Handlung gezeigt werden. Dementsprechend kann für die Beobachtungsbedingungen erwartet werden, dass die verschiedenen Charakteristika der Bewegungsaufgaben mit sich unterscheidenden bewegungsspezifischen Aktivierungsmustern in den untersuchten Arealen einhergehen.

8.3 Methode

8.3.1 Versuchspersonen

An der Studie nahmen insgesamt 21 Versuchspersonen teil. Eine Person wurde aufgrund von starken Kopfbewegungen während der fMRT-Messung von der Auswertung ausgeschlossen. Zwei weitere Probanden konnten bei der Auswertung nicht berücksichtigt werden, da deren Bewertungen der Ausführungsgüte einzelner Bedingungen extrem niedrig waren und die Aufgaben somit nicht adäquat erfüllt wurden. In die Auswertung wurden schließlich 18 Teilnehmer (9 männlich) eingeschlossen. Das Durchschnittsalter betrug zum Zeitpunkt der Messungen exakt 26 Jahre (20 - 32 Jahre, $SD = 2.7$). Mithilfe des Edinburgh Inventory of Handedness (Oldfield, 1971) und des Waterloo Footedness Questionnaire-Revised (Elias et al., 1998) wurde sichergestellt, dass alle Teilnehmer Rechtshänder und Rechtsfüßer waren. Die Ergebnisse des Vividness of Movement Imagery Questionnaire (Isaac et al., 1986) lagen zwischen 1.19 und 3.31 ($M = 2.02$, $SD = .55$) und zeigten somit für alle Teilnehmer eine gute bis sehr gute Vorstellungsfähigkeit (für nähere Informationen zu den Fragebögen, siehe Kap. 7.3.3). Bei keinem der Teilnehmer waren neurologische oder psychische Auffälligkeiten bekannt. Zudem verfügten sie über eine uneingeschränkte Sehfähigkeit bzw. konnte diese mithilfe einer für den Scanner geeigneten Brille auf ein normales Niveau korrigiert werden.

Allen Teilnehmern wurde ein Informationsblatt zur Kernspintomographie vorgelegt. Darin bestätigten sie, dass zum Zeitpunkt der Messung keine der fMRT-spezifischen Ausschlusskriterien auf sie zutrafen (siehe Anhang A). Das Experiment wurde zuvor von der lokalen Ethikkommission des Fachbereichs 06 der Justus-Liebig-Universität Gießen genehmigt. Alle Teilnehmer gaben ihr schriftliches Einverständnis bezüglich der anonymisierten Verarbeitung und Speicherung der erhobenen Daten und bestätigten entsprechend der Vereinbarung von Helsinki die Freiwilligkeit ihrer Teilnahme am Experiment (siehe Anhang C).

8.3.2 Aufgaben und Stimulusmaterial

Das Experiment setzte sich aus 12 Experimentalbedingungen und einer Kontrollbedingung zusammen. Die Experimentalbedingungen unterschieden sich bezüglich ihres Action States (Vorstellung, Beobachtung), der jeweils simulierten Bewegungsaufgabe (Kraft, Präzision, Rhythmus) und des verwendeten Effektors (Hand, Fuß). Als Kontrollbedingung diente eine Ruhephase. Insgesamt ergaben sich durch die Kombination der verschiedenen Fak-

toren folgende 13 Bedingungen: (a) *Vorstellung Kraft Hand*, (b) *Vorstellung Kraft Fuß*, (c) *Vorstellung Präzision Hand*, (d) *Vorstellung Präzision Fuß*, (e) *Vorstellung Rhythmus Hand*, (f) *Vorstellung Rhythmus Fuß*, (g) *Beobachtung Kraft Hand*, (h) *Beobachtung Kraft Fuß*, (i) *Beobachtung Präzision Hand*, (j) *Beobachtung Präzision Fuß*, (k) *Beobachtung Rhythmus Hand*, (l) *Beobachtung Rhythmus Fuß* und die (m) *Ruhebedingung*. Vor der fMRT-Messung absolvierten die Teilnehmer ein Training, in dem alle Bedingungen geübt wurden.

Die für diese Studie verwendeten Bewegungsaufgaben wurden in Anlehnung an das HAP-EM Modell (habitual pragmatic body map) so gewählt, dass sie schwerpunktmäßig räumliche, rhythmische oder objektbezogene Anteile enthielten (Schubotz & von Cramon, 2003). Die Bewegungen unterschieden sich bezüglich der Bewegungsdynamik (statisch, alternierend, sequenziell), des Objektbezugs (mit und ohne Objektmanipulation) sowie des Anforderungsgehalts an Kraft und Präzision. Gemäß dieser Charakteristik wurden die Bewegungen benannt. Es wird an dieser Stelle ausdrücklich darauf hingewiesen, dass mit dieser Benennung nicht der Anspruch erhoben wurde, jeweils ausschließlich eine bestimmte Bewegungsform abzubilden. Sie diente lediglich einer erleichterten Zuordnung durch die Probanden und wird im Folgenden beibehalten, um eine bessere Übersichtlichkeit zu gewährleisten.

Die Bewegung *Kraft* bestand darin, einen rechteckigen Blasebalg durch Beugung der Finger bzw. der Zehen innerhalb von 5 Sekunden zu komprimieren, in dieser Position zu halten und schließlich wieder nachzugeben. Im Vordergrund stand bei dieser Bewegung die statische Kraftgenerierung, wobei auch exzentrische und konzentrische Anteile enthalten waren. Zudem handelte es sich dabei um eine Objektmanipulation.

Bei der Bewegung *Rhythmus* handelte es sich um die bereits aus Experiment 1 bekannten repetitiven Extension- und Flexionsbewegung der Finger bzw. der Zehen. Die Geschwindigkeit der Bewegung betrug 1 Hz. Innerhalb einer Sekunde erfolgte demnach ein Bewegungszyklus, bestehend aus dem Öffnen und Schließen der Hand, so dass eine 5-sekündige Sequenz aus 5 Bewegungszyklen bestand.

Als Bewegungsaufgabe *Präzision* wird im Folgenden eine Zeigebewegung mit dem Zeigefinger bzw. dem großen Zeh bezeichnet. Dabei sollten 5 auf einem rechteckigen Blasebalg befindliche Punkte, in der Anordnung vergleichbar mit der 5 auf einem Spielwürfel, in einer bestimmten Reihenfolge (rechts unten – links unten – Mitte – rechts oben – links oben) so präzise wie möglich in einer gleichmäßigen Geschwindigkeit (1 Hz) angetippt

werden. Auch diese Bewegung stellte eine objektbezogene Handlung dar und die Dauer betrug ebenfalls 5 s.

Wie für das erste Experiment beschrieben, bestanden auch in Experiment 2 die Stimuli für die Beobachtungsbedingungen aus Videos im AVI-Format mit gleicher räumlicher Auflösung (720×576), Bildrate (25/s) und Dauer (5 s). Die Videos zeigten die bereits beschriebenen Bewegungen aus der Eigenperspektive jeweils mit der rechten Hand oder dem rechten Fuß ausgeführt (siehe Abb. 14). Die Darstellung unterschied sich von der im Experiment 1 in der Form, dass nicht der Rumpf des Modells zu sehen war, sondern jeweils nur der aktive Effektor und das Objekt. Um Geschlechtereffekte ausschließen zu können wurden zu gleichen Teilen Stimuli mit männlichen und weiblichen Modellen gezeigt. Der Hintergrund war jeweils in grau gehalten und der Unterarm bzw. der Unterschenkel von einem schwarzen Ärmel bedeckt. Um die visuellen Reize über alle Bedingungen hinweg konstant zu halten war der für die Bedingungen *Präzision* und *Kraft* verwendete Blasebalg auch während der Bedingung *Rhythmus* zu sehen, und zwar links des Effektors. Der Blasebalg war dunkelblau, quaderförmig ($11 \times 7.5 \times 20$ cm) und mit den entsprechenden Markierungen für die Präzisionsaufgabe versehen.

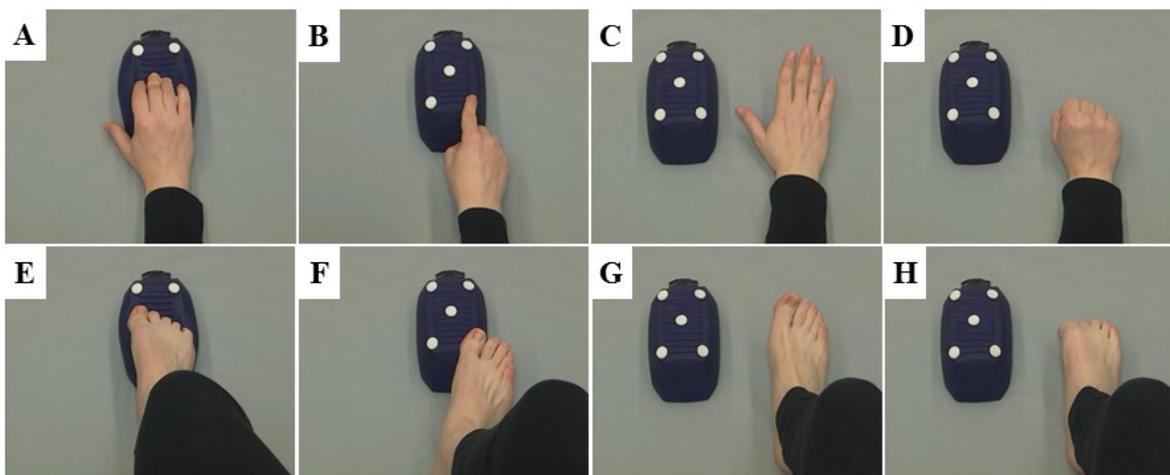


Abb. 14 Beispielhafte Darstellung der Videostimuli für die Bedingungen *Kraft Hand* (A), *Präzision Hand* (B), *Rhythmus Hand* (C-D), *Kraft Fuß* (E), *Präzision Fuß* (F) und *Rhythmus Fuß* (G-H).

Alle Stimuli wurden von einem PC unter der Verwendung der Software Presentation (Neurobehavioral Systems, Albany, USA) über einen LCD-Projektor (Epson EB-G5600) spiegelverkehrt (oben und unten) aus dem Nebenraum auf eine 460×350 mm große Leinwand im Scannerraum projiziert. Diese befand sich am Kopfende des Kernspintomographen und konnte von den Probanden über einen an der Kopfspule befestigten Doppelspiegel mit einem horizontalen Sichtfeld von 188 mm und einem vertikalen Sichtfeld von 168 mm beobachtet werden. Dies entsprach einem Blickwinkel von 18° (horizontal) und 11° (vertikal).

Alle Trials wurden in pseudo-randomisierter Reihenfolge dargeboten. Hierzu wurden die Versuchspersonen auf zwei Routinen mit zufälliger Abfolge der Bedingungen verteilt. Jeder Trial startete mit einer 2.5-sekündigen schriftlichen Instruktion. Diese enthielt den folgenden Action State („Imaginiere“, „Beobachte“), den Effektor („Hand“, „Fuß“) und die Bewegungsaufgabe („Kraft“, „Präzision“, „Rhythmus“). Eine der Instruktionen lautete beispielsweise „Beobachte Fuß Präzision“. Die Instruktion für die Kontrollbedingung lautete „Schließe die Augen und liege ruhig da“. Die Darstellung der Instruktion erfolgte mit weißer Schrift vor schwarzem Hintergrund und entsprach der aus Experiment 1 (siehe Abb. 4).

Nach der Instruktion folgte bei anschließender Beobachtungsbedingung mit einer Verzögerung von (1 s) das jeweilige Video der angekündigten Bedingung (5 s). Während der Bewegungsvorstellung sowie der Ruhebedingung sollten die Augen geschlossen werden. In dieser Zeit verdunkelte sich die Projektion nach der beschriebenen Verzögerung für 6.5 s. Die sich im Vergleich zu den Videos ergebende Differenz von 1.5 s wurde gewählt, um den Probanden ausreichend Zeit zur Verfügung zu stellen, um ihre Augen zu schließen und mit der Vorstellung bzw. der Ruhephase zu beginnen. Sowohl das Ende der Videos als auch der Vorstellungs- und Ruhebedingungen wurde jeweils durch ein über einen Kopfhörer gegebenes akustisches Signal vermittelt. Dieses diente zugleich als Aufforderung, die Augen wieder zu öffnen, um die Instruktion des folgenden Trials zu lesen. Der zeitliche Abstand zwischen den Trials betrug 1 s zuzüglich eines variablen Jitters im Bereich von ± 1.25 s.

Für jede der 13 Bedingungen wurden 20 Trials durchgeführt, so dass die Probanden insgesamt 260 Trials absolvierten. Die gesamte Aufnahme im Scanner umfasste ca. 52 Minuten.

8.3.3 Versuchsablauf

Das Experiment 2 wurde an der Justus-Liebig-Universität Gießen am Bender Institute for Neuroimaging (BION) durchgeführt. Wie in Experiment 1 unterzeichnete jeder Versuchsteilnehmer zu Beginn der Untersuchung eine Einverständniserklärung mit Informationen bezüglich des Untersuchungsablaufs, der Freiwilligkeit der Teilnahme sowie der Speicherung und Verarbeitung der erhobenen Daten. Zudem erhielt er ein allgemeines Informationsblatt zur Kernspintomographie, in dem zusätzlich fMRT-spezifische Ausschlusskriterien abgefragt wurden (siehe Anhang A). Traf keines der Ausschlusskriterien zu, konnte der Proband in die Studie eingeschlossen werden und es folgten weitere Fragebögen sowie eine Trainingsphase mit EMG-Messung.

Fragebögen

Das Ausfüllen der Fragebögen und das Training erfolgten in einem ruhigen Raum des BION. Die verwendeten Fragebögen waren identisch zu Experiment 1. Dementsprechend wurden der Edinburgh Inventory of Handedness (Oldfield, 1971), der Waterloo Footedness Questionnaire-Revised (Elias et al., 1998) und der Vividness of Movement Imagery Questionnaire (Isaac et al., 1986) verwendet (für nähere Informationen siehe Kap. 7.3.3). Das Ausfüllen der Fragebögen beanspruchte ca. 15 Minuten. Im Anschluss an das Experiment wurde eine schriftliche Nachbefragung durchgeführt, bei der nachträglich für alle Bedingungen auf einer 7-Punktskala eingeschätzt werden sollte, wie gut deren Umsetzung im Scanner durchschnittlich gelungen war (siehe Kap. 8.3.4 und Anhang C).

Training mit EMG-Messung

Das Training setzte sich aus einer Einführungsphase und der eigentlichen Trainingsphase zusammen, die der Experimentalbedingung im MRT entsprach, jedoch mit einer geringeren Anzahl von Trials.

In der Einführungsphase wurden den Probanden zunächst die Videostimuli der unterschiedlichen Bewegungen gezeigt. Anschließend wurde die reale Ausführung der Bewegungen mithilfe eines Metronoms geübt. Für die Bedingungen *Kraft* und *Präzision* wurde der gleiche Blasebalg verwendet, der in den Videos zu sehen war. Auf diese Weise konnten die Versuchsteilnehmer eine Repräsentation der Zielbewegungen generieren, um im Anschluss eine möglichst lebendige Vorstellung der Bewegungen entwickeln zu können (Lotze & Halsband, 2006). Sobald die Teilnehmer die Bewegungen gemäß den vorgegebenen Kriterien ausführen konnten, wurden drei Durchgänge für jede Bewegungsaufgabe durchgeführt und das entsprechende EMG-Signal aufgezeichnet. Im Anschluss daran sollten die Probanden üben, sich die zuvor ausgeführten Bewegungen aus der Eigenperspektive vorzustellen, bis sie subjektiv eine lebendige Bewegungsvorstellung entwickelt hatten. An diesem Punkt war die Einführungsphase beendet und die Trainingsphase begann.

Das Training beinhaltete die Durchführung aller Bedingungen des Experiments (siehe Kap. 8.3.2), jedoch mit einer geringeren Anzahl von jeweils sechs Wiederholungen. Insgesamt umfasste das Training somit 78 Trials und dauerte ca. 22 Minuten. Die Sitzposition der Teilnehmer sowie die verwendete Soft- und Hardware zur Präsentation der Stimuli entsprachen denen aus Experiment 1 (siehe Kap. 7.3.3). Zudem bewerteten die Probanden auch im Training des zweiten Experiments nach jedem Trial auf einer 7-Punktskala, wie gut ihnen die Umsetzung der Instruktion gelungen war. Während des gesamten Trainings

wurde die elektrische Muskelaktivität in den Extensoren und Flexoren der rechten Hand und des rechten Fußes gemessen. Auf diese Weise wurde sichergestellt, dass während der Simulationsbedingungen keine begleitenden Muskelkontraktionen durchgeführt wurden. Erhöhte sich der Muskeltonus während des Trainings, gab der Untersucher dem Teilnehmer eine direkte Rückmeldung, indem er die entsprechende Extremität kurz berührte. Zudem wurden die aufgezeichneten Daten statistisch ausgewertet, um mögliche Unterschiede zwischen den verschiedenen Bedingungen zu prüfen (siehe Kap. 8.3.4). Während der Messung im MRT war aus technischen Gründen keine EMG-Messung möglich.

8.3.4 Datenaufzeichnung und statistische Auswertung der behavioralen Daten

Die statistische Auswertung aller behavioralen Daten erfolgte mit der Software SPSS (Version 18, SPSS Inc, eine IBM Co, Chicago, USA).

Elektromyographie

Die Aufnahme und Weiterverarbeitung der EMG-Daten wurde wie für Experiment 1 beschrieben durchgeführt (siehe Kap. 7.3.4). Lediglich die Dauer des ausgewerteten Zeitfensters pro Trial war mit 5 s kürzer als bei Experiment 1. Aus den für jeden Trial berechneten Integralen wurden für jede Versuchsperson Mittelwerte für alle Bedingungen gebildet. Anschließend wurden auf Gruppenebene für jede Muskelgruppe alle Experimentalbedingungen auf Unterschiede zur Kontrollbedingung getestet. Zu diesem Zweck wurden multiple paarweise *t*-Tests gerechnet ($\alpha = .05$).

Rating

Während des Trainings bewerteten die Versuchspersonen nach jedem Trial die subjektive Güte der Ausführung auf einer 7-Punktskala. Dabei stellte der Wert 1 die niedrigste und der Wert 7 die höchste Wertung dar. Für jede Versuchsperson wurden Mittelwerte für die einzelnen Bedingungen bestimmt, die in die Gruppenstatistik gingen. Im Rahmen der Gruppenstatistik wurden wiederum Mittelwerte für alle Bedingungen erstellt. Zudem wurde für die Experimentalbedingungen eine ANOVA mit Messwiederholung mit den Faktoren *Action State* (Vorstellung, Beobachtung), *Bewegungsaufgabe* (Kraft, Präzision, Rhythmus) und *Effektor* (Hand, Fuß) durchgeführt, um deren Einfluss auf die subjektive Ausführungsgüte der Versuchspersonen zu überprüfen. Zusätzlich wurden post-hoc *t*-Tests zwischen den Action States der Experimentalbedingungen berechnet ($\alpha = .05$).

Im Anschluss an die fMRT-Untersuchung erfolgte eine Nachbefragung in Form eines Fragebogens. Auf diesem sollte für alle Bedingungen rückwirkend eingeschätzt werden, wie gut die Aufgabe im Scanner durchschnittlich gelungen war. Hierzu wurde die gleiche 7-Punktskala wie im Training verwendet. Für die statistische Auswertung wurden die gleichen Verfahren verwendet wie für die Ratings der Trainingsphase.

8.3.5 Datenaufzeichnung und statistische Auswertung der fMRT-Daten

Die Messung der anatomischen und hirnhysiologischen Daten erfolgte mit dem gleichen Magnetresonanztomographen wie bei Experiment 1. Ebenso waren die für die Localizer-, die MPRAGE- und die Fieldmap Sequenz verwendeten Parameter identisch (siehe Kap. 7.3.5).

Die für die fMRT-Messung verwendete EPI-Sequenz umfasste 1350 T2*-gewichtete Volumina, bestehend aus jeweils 25 Schichten mit einer Dicke von 5 mm, die das gesamte Gehirn abbildeten. Daraus resultierte eine Voxelgröße von $3 \times 3 \times 5$ mm. Diese wurden in verschachtelter Reihenfolge (interleaved) mit einem Abstand von 1 mm aufgenommen. Die ersten beiden Volumina wurden verworfen, so dass schließlich 1348 Volumina in die Auswertung gingen. Das FoV war 192×192 mm und die Bildmatrix 64×64 groß. Die TA betrug 100 ms, was bei der Anzahl von 25 Schichten zu einer TR von 2.5 s führte. Weitere Sequenzparameter waren eine TE von 55 ms und ein Flip Angle von $\alpha = 90^\circ$. Insgesamt dauerte die EPI-Sequenz somit 56 min und 15 s.

Preprocessing

Das Preprocessing der funktionellen Daten erfolgte mit der Software MATLAB (Version 7.7, Mathworks Inc., Sherborn, USA) und dem Softwarepaket SPM8 (Statistical Parametric Mapping, Version 4010, Wellcome Department of Imaging Neuroscience, London, UK). Für die Umwandlung der Rohdaten in das NIFTI-Format wurde die Software MRIConvert (Version 2.0, Lewis Center for Neuroimaging, Oregon, USA) verwendet.

Die im Scanner gemessenen Kopfbewegungen korrelierten nicht signifikant mit den Bedingungen. Die einzelnen Schritte des Preprocessings entsprachen denen aus Experiment 1 (siehe Kap. 7.3.5) mit dem Unterschied, dass die Koregistrierung und Segmentierung im Rahmen der Normalisierung direkt auf die EPI-Sequenz des Experiments angewendet werden konnten, da keine zusätzliche Sequenz für die Normalisierung nötig war. Zudem wurde als Referenzschicht für die Slice Time-Korrektur in diesem Fall die Schicht 13 gewählt, da die Gesamtzahl der Schichten mit 25 geringer war.

First-Level-Analyse

Für die auf Single-Subject-Ebene durchgeführte First-Level-Analyse wurden die gleichen Verarbeitungsschritte und Filter verwendet wie für Experiment 1 beschrieben (siehe Kap. 7.3.5). Unterschiede bestanden bezüglich der durch das ALM modellierten Regressoren, die sich für Experiment 2 wie folgt zusammensetzten: die Experimentalbedingungen (*Vorstellung Kraft Hand*, *Vorstellung Kraft Fuß*, *Vorstellung Präzision Hand*, *Vorstellung Präzision Fuß*, *Vorstellung Rhythmus Hand*, *Vorstellung Rhythmus Fuß*, *Beobachtung Kraft Hand*, *Beobachtung Kraft Fuß*, *Beobachtung Präzision Hand*, *Beobachtung Präzision Fuß*, *Beobachtung Rhythmus Hand*, *Beobachtung Rhythmus Fuß*), die *Ruhebedingung*, die Instruktionsphase sowie die im Rahmen des Preprocessings erhobenen sechs Bewegungsparameter.

Die Regressoren der Experimentalbedingungen wurden bereits auf Einzelpersonenebene mit der Ruhebedingung kontrastiert, bevor diese im Rahmen der Second-Level-Analyse auf Gruppenebene miteinander verglichen wurden.

Second-Level-Analyse

Für die Second-Level-Analyse auf Gruppenebene wurde in SPM8 ein Flexfact-Design mit allen Vorstellungs- und Beobachtungsbedingungen sowie der Ruhebedingung erstellt. Neben der Berechnung von *t*-Kontrasten ermöglichte dieses Vorgehen auch Conjunction-Analysen, die für die Berechnung der räumlichen Überlappung der Repräsentationen verschiedener Bedingungen notwendig waren.

Repräsentationen der Bewegungsvorstellung und -beobachtung

In einem ersten Schritt wurden die in Zusammenhang mit den beiden Action States aktivierten Areale ermittelt, indem jeweils alle Vorstellungs- und Beobachtungsbedingungen mit der Ruhebedingung kontrastiert wurden (*Vorstellung > Ruhe*, *Beobachtung > Ruhe*). Hierzu wurden auf Basis der Ergebnisse vergleichbarer Untersuchungen apriori ROIs festgelegt, in denen eine small volume correction erfolgte (Buccino et al., 2001; Héту et al., 2013; Jastorff et al., 2010; Munzert et al., 2008; Orr et al., 2008; Wheaton et al., 2004). Diese wurden für alle weiteren ROI-Analysen verwendet und beinhalteten die folgenden Areale beider Hemisphären: BA4a, BA4p, SMA, dPMC, vPMC, BA44, BA45, SPL, IPL und IPS, sowie das gesamte Kleinhirn. Die hierzu verwendeten Karten basierten auf cytoarchitektonischen Daten, deren Voxel mit einer Wahrscheinlichkeit von mindestens 50 % zur entsprechenden Region gehören (Eickhoff et al., 2005). Die zu diesem Zweck verwen-

deten Masken wurden mit der Software FSL erstellt (Smith et al., 2004). Das für alle ROI-Analysen verwendete Signifikanzniveau betrug $p < .05$ (FWE-korrigiert).

Effektorspezifität von Hand- und Fußbewegungen

Mit der folgenden Auswertung sollte überprüft werden, ob die neuronalen Aktivierungsmuster der Vorstellungs- und Beobachtungsbedingungen effektorspezifisch, also abhängig davon waren, ob Hand- oder Fußbewegungen vorgestellt bzw. beobachtet wurden. Dies wurde zunächst unabhängig von der spezifischen Bewegung untersucht. Zu diesem Zweck wurde wie in Experiment 1 das von Ehrsson et al. (2003) beschriebene Vorgehen verwendet, indem jeweils die Handbewegungen mit den Fußbewegungen kontrastiert wurden und umgekehrt (*Vorstellung Hand > Vorstellung Fuß, Vorstellung Fuß > Vorstellung Hand, Beobachtung Hand > Beobachtung Fuß, Beobachtung Fuß > Beobachtung Hand*). In die berechneten Kontraste gingen die drei verwendeten Bewegungsaufgaben (Kraft, Präzision, Rhythmus) gleichermaßen ein. Die Auswertung wurde in den bereits beschriebenen ROIs durchgeführt. Das verwendete Signifikanzniveau betrug $p < .05$ (FWE-korrigiert).

Um Informationen darüber zu erhalten, ob sich die Repräsentationen der verschiedenen Bewegungsaufgaben bezüglich effektorspezifischer Anteile unterschieden, wurden die beschriebenen Kontraste zusätzlich innerhalb der Action States (Vorstellung, Beobachtung) separat für alle Bewegungen (Kraft, Präzision, Rhythmus) berechnet (*Vorstellung Kraft Hand > Vorstellung Kraft Fuß, Vorstellung Kraft Fuß > Vorstellung Kraft Hand, Vorstellung Präzision Hand > Vorstellung Präzision Fuß, Vorstellung Präzision Fuß > Vorstellung Präzision Hand, Vorstellung Rhythmus Hand > Vorstellung Rhythmus Fuß, Vorstellung Rhythmus Fuß > Vorstellung Rhythmus Hand, Beobachtung Kraft Hand > Beobachtung Kraft Fuß, Beobachtung Kraft Fuß > Beobachtung Kraft Hand, Beobachtung Präzision Hand > Beobachtung Präzision Fuß, Beobachtung Präzision Fuß > Beobachtung Präzision Hand, Beobachtung Rhythmus Hand > Beobachtung Rhythmus Fuß, Beobachtung Rhythmus Fuß > Beobachtung Rhythmus Hand*). Die Auswertung in den bereits beschriebenen Regions-of-Interest ($p < .05$, FWE-korrigiert, ROI-Analyse).

Überlappung der Repräsentationen von Hand- und Fußbewegungen

Die bisher im Rahmen der Second-Level-Analyse beschriebenen Kontraste geben lediglich Hinweise darauf, ob und in welchen Arealen sich die neuronalen Repräsentationen der Hand- und Fußbewegungen voneinander unterschieden. Um zusätzlich Aussagen darüber treffen zu können, in welchen Arealen und in welchem Ausmaß sich die Repräsentationen

der Bedingungen mit unterschiedlichen Effektoren überlappten, wurde ein in Anlehnung an Cunningham et al. (2013) entwickeltes Verfahren verwendet. Dabei wurden zunächst ROI-Analysen durchgeführt, bei denen alle Einzelbedingungen mit der Ruhebedingung kontrastiert wurden (*Vorstellung Kraft Hand > Ruhe, Vorstellung Kraft Fuß > Ruhe, Vorstellung Präzision Hand > Ruhe, Vorstellung Präzision Fuß > Ruhe, Vorstellung Rhythmus Hand > Ruhe, Vorstellung Rhythmus Fuß > Ruhe, Beobachtung Kraft Hand > Ruhe, Beobachtung Kraft Fuß > Ruhe, Beobachtung Präzision Hand > Ruhe, Beobachtung Präzision Fuß > Ruhe, Beobachtung Rhythmus Hand > Ruhe, Beobachtung Rhythmus Fuß > Ruhe*). Aus den Ergebnissen wurden für die einbezogenen Areale beider Hemisphären (BA4, SMA, dPMC, vPMC, BA44, BA45, SPL, IPL und Cerebellum) jeweils die Anzahl der Voxel bestimmt, deren *t*-Wert die Schwelle von $t > 2.5$ überschritt. Auf diese Weise konnte das räumliche Ausmaß der Aktivierung für die einzelnen Bedingungen ermittelt werden. Zudem wurden Conjunction-Analysen durchgeführt, um die Anzahl der Voxel in den ROIs zu ermitteln, für die sowohl während der Hand-, als auch während der Fußbewegung überschwellige Aktivierungen gefunden wurden.

Diese Auswertung wurde für alle Bewegungsaufgaben getrennt vorgenommen (*Vorstellung Kraft Hand* \cap *Vorstellung Kraft Fuß*, *Vorstellung Präzision Hand* \cap *Vorstellung Präzision Fuß*, *Vorstellung Rhythmus Hand* \cap *Vorstellung Rhythmus Fuß*, *Beobachtung Kraft Hand* \cap *Beobachtung Kraft Fuß*, *Beobachtung Präzision Hand* \cap *Beobachtung Präzision Fuß*, *Beobachtung Rhythmus Hand* \cap *Beobachtung Rhythmus Fuß*). Die erhobenen Daten ermöglichen eine Aussage über die Größe der räumlichen Überlappung der Repräsentationen der Hand- und Fußbewegungen für alle Bedingungen in den Zielgebieten. Zudem können diese im Verhältnis zu der Anzahl der aktivierten Voxel in den jeweiligen Bedingungen mit einem der Effektoren betrachtet werden.

Bewegungsspezifität der Vorstellung und Beobachtung

Ein weiteres Ziel von Experiment 2 war es zu überprüfen, ob sich die neuronalen Korrelate der Bewegungsvorstellung und -beobachtung in Abhängigkeit von den spezifischen Bewegungen unterschieden. Hierzu wurde für beide S-States (Vorstellung, Beobachtung) jeweils eine der Bewegungsaufgaben mit den beiden anderen kontrastiert. Dabei gingen die Bedingungen mit der Hand und dem Fuß gemeinsam in die Auswertung ein (*Vorstellung Kraft > Vorstellung Präzision + Vorstellung Rhythmus, Vorstellung Präzision > Vorstellung Kraft + Vorstellung Rhythmus, Vorstellung Rhythmus > Vorstellung Kraft + Vorstellung Präzision; Beobachtung Kraft > Beobachtung Präzision + Beobachtung Rhythmus,*

Beobachtung Präzision > Beobachtung Kraft + Beobachtung Rhythmus, Beobachtung Rhythmus > Beobachtung Kraft + Beobachtung Präzision). Die Auswertung wurde in den bereits beschriebenen Regions-of-Interest durchgeführt ($p < .05$, FWE-korrigiert, ROI-Analyse).

Single-Subject-Analyse

Wie bereits für das Experiment 1 beschrieben (siehe Kap. 7.3.5), besteht in Verbindung mit Gruppenanalysen die Gefahr, dass die räumliche Auflösung und damit die Selektivität der Ergebnisse sinkt (Jastorff et al., 2012; Kolster et al., 2010) und diese zudem stark von den Aktivierungspeaks einzelner Versuchspersonen beeinflusst werden (Friston et al., 1999). Aus diesen Gründen wurde auch in Experiment 2 eine Single-Subject-Analyse durchgeführt, bei der die individuellen Aktivierungspeaks aller Versuchspersonen unabhängig von der Größe des t -Werts berechnet wurden. Für die Analyse wurden die Kontraste zur Ermittlung der bewegungsspezifischen Repräsentationen verwendet und bezüglich der Effektoren jeweils getrennt ausgewertet (*Vorstellung Kraft Hand > Vorstellung Präzision Hand + Vorstellung Rhythmus Hand, Vorstellung Kraft Fuß > Vorstellung Präzision Fuß + Vorstellung Rhythmus Fuß, Vorstellung Präzision Hand > Vorstellung Kraft Hand + Vorstellung Rhythmus Hand, Vorstellung Präzision Fuß > Vorstellung Kraft Fuß + Vorstellung Rhythmus Fuß, Vorstellung Rhythmus Hand > Vorstellung Kraft Hand + Vorstellung Präzision Hand, Vorstellung Rhythmus Fuß > Vorstellung Kraft Fuß + Vorstellung Präzision Fuß; Beobachtung Kraft Hand > Beobachtung Präzision Hand + Beobachtung Rhythmus Hand, Beobachtung Kraft Fuß > Beobachtung Präzision Fuß + Beobachtung Rhythmus Fuß, Beobachtung Präzision Hand > Beobachtung Kraft Hand + Beobachtung Rhythmus Hand, Beobachtung Präzision Fuß > Beobachtung Kraft Fuß + Beobachtung Rhythmus Fuß, Beobachtung Rhythmus Hand > Beobachtung Kraft Hand + Beobachtung Präzision Hand, Beobachtung Rhythmus Fuß > Beobachtung Kraft Fuß + Beobachtung Präzision Fuß*).

Als Zielgebiete der Auswertung wurden das BA6 und der PPC beider Hemisphären definiert. Die verwendeten Masken wurden auf der Grundlage probabilistischer Karten (Eickhoff et al., 2005) mithilfe der Software SPM8 erstellt. Die ermittelten individuellen Aktivierungspeaks wurden in Diagrammen dargestellt um Aussagen über deren Verteilung treffen zu können. Zusätzlich wurden über alle Versuchspersonen hinweg Mittelwerte der MNI Koordinaten X, Y und Z für die jeweiligen Bedingungen in den entsprechenden Regionen berechnet. Anhand der p -Werte wurde schließlich jeweils ermittelt, wie groß der

prozentuale Anteil an Versuchspersonen war, für die in den jeweiligen Arealen statistisch signifikante Aktivierungsspitzen gefunden wurden ($p < .05$, unkorrigiert).

Signal-Change-Analyse

Mithilfe der Signal-Change-Analyse können die Signalveränderungen mehrerer Kontraste in einem definierten Zielgebiet miteinander verglichen werden. Auf diese Weise konnten sowohl die Veränderungen in Zusammenhang mit den verschiedenen Bewegungsaufgaben, als auch den jeweils verwendeten Effektoren in Relation zueinander bewertet werden. Die Analyse erfolgte mit SPM8 in Verbindung mit der Toolbox rfxplot, die Balkendiagramme der berechneten Signalveränderungen erstellte (Gläscher, 2009). Ausgewertet wurden die Kontraste aller Vorstellungs- und Beobachtungsbedingungen mit der Ruhebedingung. Als Zielgebiete wurden die Koordinaten der Aktivierungsspeaks der Kontraste *Vorstellung > Ruhe* (siehe Tab. 13) und *Beobachtung > Ruhe* (siehe Tab. 14) in den verwendeten ROIs bestimmt, sowie das jeweils umgebende Gebiet in einem Radius von 9 mm.

8.4 Ergebnisse

8.4.1 Behaviorale Daten

Elektromyographie

Im Rahmen des Trainings der Vorstellungs- und Beobachtungsbedingungen erfolgte eine Messung der elektrischen Muskelaktivierung in den Extensoren und Flexoren der rechten Hand und des rechten Fußes, um unerwünschte Kontraktionen detektieren zu können. Zudem wurde die Messung während der realen Ausführung der verschiedenen Bewegungsaufgaben mit beiden Extremitäten vorgenommen. Die berechneten Mittelwerte und Standardfehler der Integrale für die jeweilige Zielmuskulatur werden in Tab. 9 für alle Experimentalbedingungen und die Ruhebedingung, sowie in Tab. 10 für die reale Ausführung dargestellt. Zudem werden die Ergebnisse der paarweisen t -Tests angegeben, in denen sowohl die Experimentalbedingungen als auch die reale Bewegungsausführung mit der Ruhebedingung verglichen wurden. Für keinen der Vergleiche zwischen den Vorstellungs- und Beobachtungsbedingungen und der Ruhebedingung konnten signifikante Unterschiede gefunden werden. Im Gegensatz dazu unterschieden sich die während der Ausführungsbedingungen gemessenen Aktivierungen in den Zielmuskeln von denen der Ruhebedingung jeweils hochsignifikant ($p < .001$) und lagen damit unter dem mithilfe der Formel $\alpha' = 1 - (1 - \alpha)^{1/m}$ korrigierten α -Niveau von .004 (Bortz & Schuster, 2010, S. 230).

Tab. 9 Ergebnisse der EMG-Messung während der Trainingsphase. Dargestellt werden die aus den Integralen ($\mu\text{V}^*\text{s}$) berechneten Mittelwerte für alle Bedingungen in den an der Bewegung beteiligten Muskelgruppen.

Bedingung	Muskelgruppe	<i>M</i>	<i>SEM</i>	<i>t</i> -Wert*	<i>p</i> -Wert*
Vorstellung Hand Kraft	Hand Extensoren	8.03	1.81	-.351	.730
	Hand Flexoren	7.45	1.95	.615	.547
Vorstellung Hand Rhythmus	Hand Extensoren	8.31	1.96	-.119	.907
	Hand Flexoren	8.00	2.52	.957	.352
Vorstellung Hand Präzision	Hand Extensoren	8.51	1.65	.128	.900
	Hand Flexoren	7.82	2.26	1.214	.241
Vorstellung Fuß Kraft	Fuß Extensoren	7.96	1.80	.327	.747
	Fuß Flexoren	8.19	.87	-.777	.448
Vorstellung Fuß Rhythmus	Fuß Extensoren	8.18	2.09	.484	.634
	Fuß Flexoren	8.39	.96	-.441	.665
Vorstellung Fuß Präzision	Fuß Extensoren	7.86	2.04	.219	.830
	Fuß Flexoren	7.43	.89	-1.418	.174
Beobachtung Hand Kraft	Hand Extensoren	8.09	2.01	-.359	.724
	Hand Flexoren	6.99	1.95	-1.886	.077
Beobachtung Hand Rhythmus	Hand Extensoren	8.59	1.89	.192	.850
	Hand Flexoren	7.80	2.62	.560	.583
Beobachtung Hand Präzision	Hand Extensoren	8.23	1.96	-.184	.856
	Hand Flexoren	7.43	2.38	.115	.910
Beobachtung Fuß Kraft	Fuß Extensoren	7.60	1.82	-.037	.971
	Fuß Flexoren	7.92	.97	-1.062	.303
Beobachtung Fuß Rhythmus	Fuß Extensoren	6.97	1.65	-.797	.436
	Fuß Flexoren	8.28	.94	-.565	.579
Beobachtung Fuß Präzision	Fuß Extensoren	6.92	1.44	-.880	.391
	Fuß Flexoren	8.09	.85	-.750	.464
Ruhe	Hand Extensoren	8.41	1.98	-	-
	Hand Flexoren	7.38	1.94	-	-
	Fuß Extensoren	7.64	1.65	-	-
	Fuß Flexoren	8.81	1.15	-	-

M = Mittelwert, *SEM* = mittlerer Standardfehler, *verglichen mit der gleichen Muskelgruppe in der Ruhebedingung.

Tab. 10 Ergebnisse der EMG-Messung während der Bewegungsausführung der Experimentalbedingungen. Dargestellt werden die aus den Integralen ($\mu\text{V}\cdot\text{s}$) berechneten Mittelwerte für alle Bedingungen in den an der Bewegung beteiligten Muskelgruppen.

Bedingung	Muskelgruppe	<i>M</i>	<i>SEM</i>	<i>t</i> -Wert*	<i>p</i> -Wert*
Ausführung Hand Kraft	Hand Extensoren	126.1	19.3	6.097	< .001
	Hand Flexoren	561.2	51.9	10.560	< .001
Ausführung Hand Rhythmus	Hand Extensoren	370.1	35.8	9.904	< .001
	Hand Flexoren	286.1	35.7	7.996	< .001
Ausführung Hand Präzision	Hand Extensoren	122.6	16.2	6.833	< .001
	Hand Flexoren	124.2	17.3	6.929	< .001
Ausführung Fuß Kraft	Fuß Extensoren	194.8	29.5	6.438	< .001
	Fuß Flexoren	171.2	20.2	8.097	< .001
Ausführung Fuß Rhythmus	Fuß Extensoren	408.3	60.3	6.734	< .001
	Fuß Flexoren	228.9	35.7	6.149	< .001
Ausführung Fuß Präzision	Fuß Extensoren	149.8	24.9	5.978	< .001
	Fuß Flexoren	32.6	5.1	4.492	< .001

M = Mittelwert, *SEM* = mittlerer Standardfehler, *verglichen mit der gleichen Muskelgruppe in der Ruhebedingung.

Rating Training

Während des Trainings gaben die Versuchspersonen nach jedem Trial eine Bewertung der subjektiven Qualität der Durchführung ab. Der Wert 1 stellte dabei die schlechteste, und der Wert 7 die beste Wertung dar. Die Mittelwerte belegen, dass alle Bedingungen subjektiv gut durchgeführt werden konnten [Vorstellung (Hand: $M_{\text{Kraft}} = 6.01$, $SD = 0.47$, $M_{\text{Rhythmus}} = 5.89$, $SD = 0.53$, $M_{\text{Präzision}} = 6.27$, $SD = 0.61$; Fuß: $M_{\text{Kraft}} = 6.04$, $SD = 0.59$, $M_{\text{Rhythmus}} = 5.79$, $SD = 0.76$, $M_{\text{Präzision}} = 6.19$, $SD = 0.59$); Beobachtung: (Hand: $M_{\text{Kraft}} = 6.63$, $SD = 0.45$, $M_{\text{Rhythmus}} = 6.57$, $SD = 0.51$, $M_{\text{Präzision}} = 6.72$, $SD = 0.37$; Fuß: $M_{\text{Kraft}} = 6.64$, $SD = 0.47$, $M_{\text{Rhythmus}} = 6.69$, $SD = 0.37$, $M_{\text{Präzision}} = 6.67$, $SD = 0.4$); Ruhe: $M = 6.65$, $SD = 0.5$].

Die Ergebnisse der Varianzanalyse zeigten signifikante Haupteffekte für die Faktoren *Action State* [$F(1,17) = 34.79$, $p < .001$, $\eta^2 = .672$] und die *Bewegungsaufgabe* [$F(2,34) = 4.24$, $p = .023$, $\eta^2 = .199$], sowie eine signifikante Interaktion zwischen diesen beiden Faktoren [$F(2,34) = 3.77$, $p = .033$, $\eta^2 = .181$]. Der Faktor *Effektor* und weitere Interaktionen wurden nicht signifikant (siehe Tab. 11).

Die post-hoc durchgeführten paarweisen Vergleiche der *Action States* zeigten, dass die Vorstellungsbedingungen jeweils signifikant schlechter bewertet wurden als die entsprechenden Beobachtungsbedingungen ($p < .001$). Eine Ausnahme bildete die Präzisionsauf-

gabe mit der Hand ($p = .013$), deren Wert knapp über dem mit der Formel $\alpha' = 1 - (1 - \alpha)^{1/m}$ korrigierten α -Niveau von .009 lag (Bortz & Schuster, 2010, S. 230). Der Vergleich zwischen den Bewegungsaufgaben innerhalb der Action States zeigte für die Vorstellung, dass die Präzisionsaufgabe mit der Hand ($p = .011$) und dem Fuß ($p = .005$) jeweils signifikant besser bewertet wurde als die entsprechende rhythmische Bewegung. Weitere signifikante Unterschiede zwischen den Bewegungsaufgaben konnten nicht nachgewiesen werden.

Tab. 11 Ergebnisse der ANOVA mit Messwiederholung für die Ratings aus dem Training mit den Faktoren *Action State* (Vorstellung, Beobachtung), *Effektor* (Hand, Fuß) und *Bewegungsaufgabe* (Kraft, Präzision, Rhythmus).

Effekt	<i>df</i>	<i>F</i>	η^2	<i>p</i>
Action State	1	34.79	0.672	< .001
Effektor	1	0.09	0.005	.769
Bewegungsaufgabe	2	4.24	0.199	.023
Action State \times Effektor	1	0.95	0.053	.342
Action State \times Bewegungsaufgabe	2	3.77	0.181	.033
Effektor \times Bewegungsaufgabe	2	0.36	0.021	.698
Action State \times Effektor \times Bewegungsaufgabe	2	0.99	0.055	.379

Rating Nachbefragung

Im Anschluss an die fMRT-Untersuchung bewerteten die Versuchspersonen die durchschnittliche Durchführungsgüte für alle Bedingungen auf der bereits beschriebenen 7-Punktskala. Die gemittelten Werte zeigten, dass während der fMRT-Messung alle Bedingungen subjektiv gut durchgeführt werden konnten [Vorstellung (Hand: $M_{\text{Kraft}} = 5.39$, $SD = 1.09$, $M_{\text{Rhythmus}} = 5.44$, $SD = 1.29$, $M_{\text{Präzision}} = 6.33$, $SD = 0.91$; Fuß: $M_{\text{Kraft}} = 5.44$, $SD = 1.19$, $M_{\text{Rhythmus}} = 5.28$, $SD = 1.13$, $M_{\text{Präzision}} = 6.17$, $SD = 1.09$); Beobachtung: (Hand: $M_{\text{Kraft}} = 6.39$, $SD = 0.85$, $M_{\text{Rhythmus}} = 6.5$, $SD = 0.71$, $M_{\text{Präzision}} = 6.56$, $SD = 0.78$; Fuß: $M_{\text{Kraft}} = 6.5$, $SD = 0.86$, $M_{\text{Rhythmus}} = 6.5$, $SD = 0.71$, $M_{\text{Präzision}} = 6.56$, $SD = 0.85$); Ruhe: $M = 6.61$, $SD = 0.85$].

Die Ergebnisse der Varianzanalyse zeigten einen signifikanten Haupteffekt für den *Action State* [$F(1,17) = 17.12$, $p < .001$, $\eta^2 = .502$] sowie eine signifikante Interaktion zwischen *Action State* und *Bewegungsaufgabe* [$F(2,34) = 4.76$, $p = .015$, $\eta^2 = .219$]. Für die Faktoren *Bewegungsaufgabe* und *Effektor* konnten keine signifikanten Haupteffekte nachgewiesen

werden. Ebenso wurden keine weiteren signifikanten Interaktionen gefunden (siehe Tab. 12).

Die post-hoc durchgeführten paarweisen Vergleiche der Action States zeigten, dass, abgesehen von der Präzisionsbewegung, die Vorstellungsbedingungen jeweils signifikant schlechter bewertet wurden als die entsprechenden Beobachtungsbedingungen [korrigiertes α -Niveau von .009 (Bortz & Schuster, 2010, S. 230)]. Der Vergleich zwischen den Bewegungsaufgaben zeigte, dass die Vorstellung der Präzisionsaufgabe mit der Hand jeweils signifikant besser bewertet wurde als die entsprechenden Bedingungen *Rhythmus* ($p = .035$) und *Kraft* ($p = .017$). Der Unterschied zwischen den Aufgaben *Präzision* und *Rhythmus* konnte für die Vorstellung auch für die Fußbedingung gezeigt werden ($p = .042$).

Tab. 12 Ergebnisse der ANOVA mit Messwiederholung für die Ratings aus der Nachbefragung mit den Faktoren *Action State* (Vorstellung, Beobachtung), *Effektor* (Hand, Fuß) und *Bewegungsaufgabe* (Kraft, Präzision, Rhythmus).

Effekt	<i>df</i>	<i>F</i>	η^2	<i>p</i>
Action State	1	17.12	0.502	< .001
Effektor	1	0.26	0.015	.616
Bewegungsaufgabe	2	3.23	0.160	.052
Action State \times Effektor	1	1.21	0.066	.287
Action State \times Bewegungsaufgabe	2	4.76	0.219	.015
Effektor \times Bewegungsaufgabe	2	0.65	0.037	.526
Action State \times Effektor \times Bewegungsaufgabe	2	0.10	0.006	.905

8.4.2 Hirnphysiologische Daten

Die erhobenen hirnphysiologischen Daten wurden hinsichtlich verschiedener Fragestellungen ausgewertet. In einem ersten Schritt wurden für die Bewegungsvorstellung und die Bewegungsbeobachtung die Hirnareale ermittelt, in denen im Vergleich zur Ruhebedingung signifikant höhere Aktivierungen nachgewiesen werden konnte. Auf diese Weise wurden die an beiden Prozessen beteiligten Areale ermittelt. Die weiteren Auswertungen verfolgten zwei Schwerpunkte. Zum einen wurde untersucht, ob für die Bewegungsvorstellung und -beobachtung effektorspezifische Repräsentationen nachweisbar waren. Diese Auswertung erfolgte sowohl bewegungsübergreifend, als auch separat für die verschiedenen Bewegungen (Kraft, Präzision, Rhythmus). Zum anderen wurde überprüft, ob sich die neuronalen Bewegungsrepräsentationen hinsichtlich der vorgestellten bzw. beobachteten Bewegungsaufgaben, unabhängig vom Effektor, voneinander unterschieden. Entsprechen-

de Auswertungen wurden auf Einzelpersonen- und auf Gruppenebene durchgeführt. Schließlich wurden für alle Vorstellungs- und Beobachtungsbedingungen Signal-Change-Analysen durchgeführt, die einen direkten Vergleich der Bedingungen innerhalb der S-States ermöglichten.

Repräsentationen der Bewegungsvorstellung und -beobachtung

Die erste Auswertung diente dazu, die an den Prozessen der Bewegungsvorstellung und der Bewegungsbeobachtung beteiligten Hirnareale zu ermitteln. Zu diesem Zweck wurden jeweils alle Vorstellungs- und alle Beobachtungsbedingungen im Rahmen von *t*-Kontrasten mit der Ruhebedingung verglichen.

In Zusammenhang mit der Bewegungsvorstellung (*Vorstellung > Ruhe*) waren beinahe alle in der ROI-Analyse berücksichtigten Hirnareale signifikant aktiviert ($p < .05$, FWE-korrigiert). Dementsprechend beinhaltete das aktivierte Netzwerk in beiden Hemisphären die präzentralen Areale BA4, SMA, dPMC, vPMC (lateral und medial) und BA44. Für das BA45 wurde lediglich linkshemisphärisch eine statistisch signifikante Aktivierung festgestellt. Zudem konnten signifikante Ergebnisse für die parietalen Areale SPL, IPL und IPS beider Hemisphären gezeigt werden, ebenso wie für das Cerebellum inklusive des Vermis (siehe Tab. 13).

Für die Bewegungsbeobachtung konnten für den entsprechenden Kontrast (*Beobachtung > Ruhe*) ähnliche Ergebnisse gezeigt werden (siehe Tab. 14). Auch hier konnten für den überwiegenden Teil der in die ROI-Analyse einbezogenen Regionen statistisch signifikante Aktivierungen nachgewiesen werden. Diese Areale umfassten in beiden Hemisphären BA4, SMA, dPMC, vPMC (lat), sowie BA44 und BA45. Im Gegensatz zur Bewegungsvorstellung konnten für die Beobachtung im medialen vPMC keine signifikanten Ergebnisse gefunden werden. Weitere signifikante Aktivierungspeaks konnten jeweils bilateral in den parietalen Arealen SPL, IPL und IPS gezeigt werden, ebenso wie in beiden Kleinhirnhemisphären und im Vermis ($p < .05$, FWE-korrigiert, ROI-Analyse).

Effektorspezifität von Hand- und Fußbewegungen

In der folgenden Auswertung wurden die Vorstellungs- und Beobachtungsbedingungen hinsichtlich effektorspezifischer Unterschiede der neuronalen Aktivierungsmuster überprüft. Hierzu wurden die von Ehrsson et al. (2003) beschriebenen Kontraste *Hand > Fuß* und *Fuß > Hand* für beide Action States berechnet. Die entsprechenden Ergebnisse werden in Tab. 15 dargestellt.

Tab. 13 Ergebnisse des Kontrasts *Vorstellung > Ruhe*. Angegeben werden die Koordinaten und *t*-Werte der signifikanten Aktivierungsspitzen in den für die Analyse verwendeten ROIs.

Name des Areals	L/R	X	Y	Z	<i>t</i> -Wert
<i>Vorstellung > Ruhe</i>					
BA 4a	L	-3	-25	64	5.61
BA 4a	R	57	-7	40	5.69
BA 4p	L	-54	-4	28	7.82
BA 4p	R	51	-4	31	6.02
SMA	L	-6	-1	61	15.77
SMA	R	0	2	58	14.02
dPMC	L	-12	-1	67	13.79
dPMC	R	12	5	64	9.25
vPMC (lat)	L	-48	2	46	11.64
vPMC (lat)	R	57	2	37	8.26
vPMC (med)	L	-9	-1	46	7.29
vPMC (med)	R	6	2	46	7.97
BA44	L	-54	5	16	10.77
BA44	R	60	8	10	9.42
BA45	L	-54	17	22	5.06
IPS (hIP2)	L	-45	-37	40	9.82
IPS (hIP2)	R	42	-43	49	3.87
IPL (PF)	L	-45	-46	55	9.58
IPL (PFt)	R	45	-31	43	5.00
SPL (7A)	L	-21	-64	58	10.75
SPL (7A)	R	18	-61	58	6.23
Cerebellum (Lobulus VI)	L	-24	-64	20	6.35
Cerebellum (Lobulus VI)	R	33	-55	-26	9.51
Cerebellum (Vermis VI)	R	6	-70	-17	5.16

MNI Koordinaten, $p < .05$, FWE-korrigiert, ROI-Analyse.

Tab. 14 Ergebnisse des Kontrasts *Beobachtung > Ruhe*. Angegeben werden die Koordinaten und *t*-Werte der signifikanten Aktivierungsspitzen in den für die Analyse verwendeten ROIs.

Name des Areals	L/R	X	Y	Z	t-Wert
<i>Beobachtung > Ruhe</i>					
BA 4a	L	-6	-40	73	6.29
BA 4a	R	0	-37	67	4.04
BA 4p	L	-54	-7	37	4.39
BA 4p	R	51	-4	31	4.05
SMA	L	-3	11	73	7.02
SMA	R	6	11	73	5.39
dPMC	L	-45	-1	58	11.46
dPMC	R	51	-1	55	8.38
vPMC (lat)	L	-57	5	40	12.59
vPMC (lat)	R	57	5	43	9.23
BA44	L	-51	11	40	8.02
BA44	R	63	17	25	4.59
BA45	L	-54	32	19	9.43
BA45	R	54	38	13	8.28
IPS (hIP2)	L	-48	-43	52	5.12
IPS (hIP3)	R	33	-52	49	9.34
IPL (PFt)	L	-57	-25	40	8.93
IPL (PGp)	R	48	-73	16	7.31
SPL (7P)	L	-33	-49	55	15.93
SPL (7A)	R	30	-55	58	11.32
Cerebellum (Crus I)	L	-27	-79	-23	18.99
Cerebellum (Lobulus VI)	R	33	-64	-20	22.86
Cerebellum (Vermis)	R	0	-58	-38	16.60

MNI Koordinaten, $p < .05$, FWE-korrigiert, ROI-Analyse.

Die Ergebnisse für die Bewegungsvorstellung zeigten signifikante Aktivierungsspitzen für den Kontrast *Vorstellung Hand > Vorstellung Fuß* im BA4, SMA, dPMC, vPMC und im BA44 beider Hemisphären. Dies galt sowohl für den anterioren (-3, -25, 55) als auch für den posterioren Anteil (-33 -19 49) des kontralateralen BA4. Im Bereich des PPC umfassten die signifikant aktivierten Areale den ipsilateralen IPS und den kontralateralen SPL, sowie den IPL in beiden Hemisphären. Auch im Cerebellum wurden bilateral handspezifische Aktivierungsspitzen gefunden. Demgegenüber wurden für den umgekehrten Kontrast (*Vorstellung Fuß > Vorstellung Hand*) keine signifikanten Ergebnisse gefunden. Zusammengefasst konnten für die Bewegungsvorstellung lediglich handspezifische und keine fußspezifischen Repräsentationen gezeigt werden.

Tab. 15 Ergebnisse der effektorspezifischen Kontraste *Hand > Fuß* und *Fuß > Hand* für die Vorstellung- und Beobachtungsbedingungen. Angegeben werden die Koordinaten und *t*-Werte der signifikanten Aktivierungsspitzen in den für die Analyse verwendeten ROIs.

Name des Areals	L/R	X	Y	Z	t-Wert
<i>Vorstellung Hand > Vorstellung Fuß</i>					
BA4a	L	-3	-25	55	3.51
BA4a	R	9	-31	67	4.39
BA4p	L	-33	-19	49	3.79
SMA	L	-3	8	58	3.95
SMA	R	6	-22	61	3.94
dPMC	L	-27	-13	61	3.94
dPMC	R	30	-13	58	3.65
vPMC (lat)	L	-60	-1	28	3.04
vPMC (med)	R	6	2	43	3.19
BA44	L	-45	14	28	3.29
BA44	R	57	14	19	3.76
IPS (hIP2)	L	-45	-37	40	2.72
IPL (PFop)	L	-60	-22	19	3.50
IPL (PFt)	R	42	-28	40	3.56
SPL (5M)	R	6	-43	64	4.08
Cerebellum (Lobulus I-IV)	L	-12	-40	-26	4.00
Cerebellum (Lobulus VIIIA)	R	21	-61	-50	3.27
<i>Vorstellung Fuß > Vorstellung Hand</i>					
Keine überschwelligen Ergebnisse					
<i>Beobachtung Hand > Beobachtung Fuß</i>					
Cerebellum (Lobulus I-IV)	L	0	-49	-17	3.31
<i>Beobachtung Fuß > Beobachtung Hand</i>					
IPL (PFt)	L	-54	-25	40	3.60
Cerebellum (Lobulus X)	L	-27	-37	-44	2.61

MNI Koordinaten, $p < .05$, FWE korrigiert, ROI-Analyse.

In Zusammenhang mit der Bewegungsbeobachtung konnte für den Kontrast *Hand > Fuß* lediglich eine signifikante Aktivierungsspitze im Kleinhirn der kontralateralen Hemisphäre, und zwar in Lobulus I-IV gezeigt werden. Fußspezifische Aktivierungen wurden hingegen im kontralateralen IPL und in der linken Hemisphäre des Cerebellums gefunden, in diesem Fall im Lobulus X.

Insgesamt wurden weder für die Bewegungsvorstellung, noch für die Bewegungsbeobachtung systematisch effektorspezifische Aktivierungen gefunden. Zwar konnten für die Vorstellung in den primär- und prämotorischen Hirnarealen handspezifische Repräsentationen gezeigt werden, fußspezifische Repräsentationen konnten jedoch in keiner der untersuchten

Regionen nachgewiesen werden. Im Rahmen der Bewegungsbeobachtung konnten lediglich im Cerebellum hand- und fußspezifische Repräsentationen gefunden werden. Eine somatotope Organisation in den präzentralen motorischen Arealen konnte nicht bestätigt werden. Die beschriebenen Ergebnisse beinhalteten für beide S-States alle Bewegungsaufgaben. Somit lieferten sie keine Informationen darüber, ob sich die Bewegungsaufgaben hinsichtlich der Effektorspezifität ihrer Repräsentationen voneinander unterschieden. Um diese Möglichkeit zu überprüfen, wurden alle effektorspezifischen Kontraste (*Hand* > *Fuß*, *Fuß* > *Hand*) zusätzlich separat für alle Bewegungen ausgewertet (siehe Tab. 16 – Tab. 18 und Abb. 15).

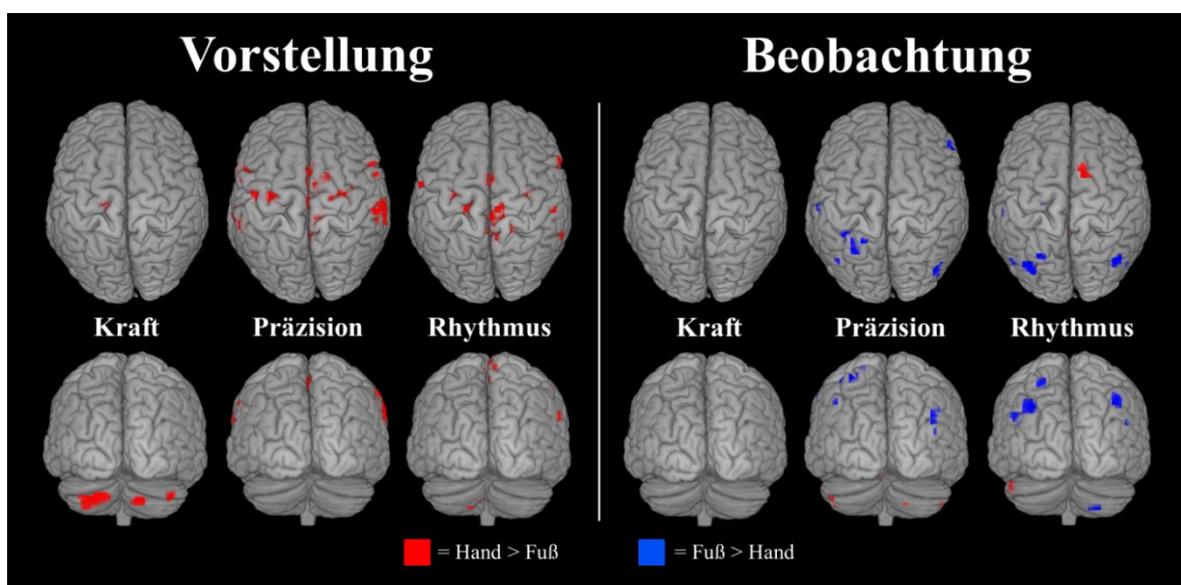


Abb. 15 Ergebnisse der Kontraste *Hand* > *Fuß* und *Fuß* > *Hand* für alle Bewegungen (Kraft, Präzision, Rhythmus) und Action States (Vorstellung, Beobachtung). Die Darstellung der Aktivierung beinhaltet die Areale BA4, BA6, BA44/45, SPL, IPL beider Hemisphären und das Cerebellum ($t > 2.5$).

Für die Vorstellung der Kraftbedingung mit der Hand konnte lediglich eine signifikante Aktivierungsspitze in BA4p (-33, -19, 49) gefunden werden, jedoch keine signifikanten Ergebnisse für die Fußbewegung. Für die Bedingungen Präzision und Rhythmus konnten ebenso nur handspezifische und keine fußspezifischen Aktivierungen gezeigt werden. Dementsprechend konnten für die Vorstellung der Präzisionsaufgabe handspezifische Repräsentationen im SMA, dPMC und im vPMC beider Hemisphären, sowie im kontralateralen BA44 gezeigt werden. Zudem wurden signifikante Aktivierungspeaks bilateral in den parietalen Arealen IPS und IPL, sowie im linken Cerebellum gefunden (siehe Tab. 16) ($p < .05$, FWE-korrigiert, ROI-Analyse).

Tab. 16 Ergebnisse der effektorspezifischen Kontraste *Hand > Fuß* und *Fuß > Hand* für die Vorstellung der Bewegungen *Kraft* und *Präzision*. Angegeben werden die Koordinaten und *t*-Werte der signifikanten Aktivierungsspitzen in den für die Analyse verwendeten ROIs.

Name des Areals	L/R	X	Y	Z	t-Wert
<i>Vorstellung Kraft Fuß > Vorstellung Kraft Hand</i>					
-	-	-	-	-	-
<i>Vorstellung Kraft Hand > Vorstellung Kraft Fuß</i>					
BA4p	L	-33	-19	49	2.97
Cerebellum (Crus II)	L	-15	-91	-38	3.42*
<i>Vorstellung Präzision Fuß > Vorstellung Präzision Hand</i>					
-	-	-	-	-	-
<i>Vorstellung Hand Präzision > Vorstellung Fuß Präzision</i>					
BA4a	R	6	-31	67	3.28*
SMA	L	-3	5	52	4.04
SMA	R	0	5	52	3.99
dPMC	L	-30	-13	64	3.43*
dPMC	R	30	-13	55	3.93
vPMC (lat)	L	-45	-7	46	3.19
vPMC (lat)	R	36	-7	46	2.99
vPMC (med)	L	-3	-13	46	2.85
vPMC (med)	R	6	2	46	3.47
BA44	L	-48	8	28	3.97
IPS (hIP1)	L	-33	-46	40	3.28
IPS (hIP2)	R	42	-43	49	2.57
IPL (PFcm)	L	-51	-37	28	3.62
IPL (PFcm)	R	45	-31	25	3.59
Cerebellum (Lobulus I-IV)	L	-15	-40	-23	3.49

MNI Koordinaten, $p < .05$, FWE korrigiert, ROI-Analyse, * $p < .001$ unkorrigiert.

In Zusammenhang mit der Vorstellung der Bewegung *Rhythmus* konnten signifikante handspezifische Aktivierungsspeaks im ipsilateralen BA4a, sowie im kontralateralen SMA und im vPMC (lat) gezeigt werden. Im PPC wurden sowohl im IPL (bilateral), als auch im SPL (ipsilateral) signifikante Aktivierungen gefunden. Zudem wurden die Ergebnisse der ROI-Analyse in beiden Hemisphären des Cerebellums signifikant (siehe Tab. 17) ($p < .05$, FWE korrigiert).

Die Ergebnisse der Vorstellungsbedingungen *Kraft*, *Präzision* und *Rhythmus* bestätigten die Befunde der übergreifenden Auswertung. Für alle Bewegungsaufgaben konnten zwar signifikante handspezifische, jedoch keine fußspezifischen Repräsentationen gefunden werden. Unterschiede zwischen den Bewegungen bestanden darin, dass für die Kraftbedin-

gung im Gegensatz zu den beiden anderen Bewegungen keine signifikanten Aktivierungsspitzen in prämotorischen und parietalen Arealen gezeigt werden konnten.

Tab. 17 Ergebnisse der effektorspezifischen Kontraste *Hand* > *Fuß* und *Fuß* > *Hand* für die Vorstellung der Bewegung *Rhythmus*. Angegeben werden die Koordinaten und *t*-Werte der signifikanten Aktivierungsspitzen in den für die Analyse verwendeten ROIs.

Name des Areals	L/R	X	Y	Z	t-Wert
<i>Vorstellung Fuß Rhythmus</i> > <i>Vorstellung Hand Rhythmus</i>					
-	-	-	-	-	-
<i>Vorstellung Hand Rhythmus</i> > <i>Vorstellung Fuß Rhythmus</i>					
BA4a	R	9	-34	64	3.66
SMA	L	-3	5	64	3.35
SMA	R	9	-19	64	3.31*
dPMC	L	-18	-19	58	3.47*
dPMC	R	12	-22	61	3.17*
vPMC (lat)	L	-60	-1	28	3.13
IPL (PFt)	L	-51	-19	34	3.13
IPL (PFt)	R	42	-25	40	3.47
SPL (5M)	R	6	-43	61	4.34
Cerebellum (Lobulus V)	L	0	-61	-2	3.22
Cerebellum (Lobulus VIIIa)	R	21	-61	-50	3.95

MNI Koordinaten, $p < .05$, FWE korrigiert, ROI-Analyse, * $p < .001$ unkorrigiert.

Die Ergebnisse der effektorspezifischen Kontraste für die Beobachtungsbedingungen unterschieden sich deutlich von denen der Vorstellungsbedingungen (siehe Tab. 18). Dabei wurden für den handspezifischen Kontrast *Beobachtung Hand* > *Beobachtung Fuß* für keine der Bewegungen signifikante Aktivierungsspitzen gefunden. In Zusammenhang mit der Bewegung *Kraft* konnten zudem auch keine fußspezifischen Aktivierungen in den untersuchten Regionen gezeigt werden, so dass für diese Beobachtungsbedingung insgesamt kein effektorspezifischer Kontrast signifikante Ergebnisse lieferte. Sowohl während der Beobachtung der Rhythmus- als auch der Kraftbewegung konnten für den fußspezifischen Kontrast *Beobachtung Fuß* > *Beobachtung Hand* signifikante Aktivierungen im IPL der kontralateralen Hemisphäre gefunden werden. Dabei lagen die Aktivierungsspitzen der Präzisionsbewegung (-51, -25, 37) und der Rhythmusbewegung (-54, -28, 40) sehr nah beieinander ($p < .05$, FWE-korrigiert, ROI-Analyse).

Die Ergebnisse der separaten Überprüfung der beobachteten Bewegungsaufgaben auf effektorspezifische Repräsentationen bestätigten die Ergebnisse der übergreifenden Auswertung (siehe Tab. 15). Demnach wurden für zwei der drei Bewegungen fußspezifische Repräsentationen im kontralateralen IPL gefunden. In der bewegungsübergreifenden Auswer-

tung waren zusätzlich jeweils hand- und fußspezifische Repräsentationen im Cerebellum zu finden, was bezüglich der einzelnen Bewegungsaufgaben nur für den fußspezifischen Kontrast der Bewegung *Rhythmus* gezeigt werden konnte, allerdings auf einem geringeren Signifikanzniveau ($p < .001$, unkorrigiert, ROI-Analyse).

Tab. 18 Ergebnisse der effektorspezifischen Kontraste *Hand > Fuß* und *Fuß > Hand* für die Beobachtung der Bewegungen *Kraft*, *Präzision* und *Rhythmus*. Angegeben werden die Koordinaten und *t*-Werte der signifikanten Aktivierungsspitzen in den für die Analyse verwendeten ROIs.

Name des Areals	L/R	X	Y	Z	t-Wert
Beobachtung Fuß Kraft > Beobachtung Hand Kraft					
-	-	-	-	-	-
Beobachtung Hand Kraft > Beobachtung Fuß Kraft					
-	-	-	-	-	-
Beobachtung Fuß Präzision > Beobachtung Hand Präzision					
IPL (PFt)	L	-51	-25	37	3.76
SPL (7A)	L	-27	-58	64	3.15*
Cerebellum (Lobulus VI)	R	33	-46	-23	3.29*
Beobachtung Hand Präzision > Beobachtung Fuß Präzision					
-	-	-	-	-	-
Beobachtung Fuß Rhythmus > Beobachtung Hand Rhythmus					
IPL (PFt)	L	-54	-28	40	3.00
IPL (PGp)	R	42	-73	49	3.14*
Beobachtung Hand Rhythmus > Beobachtung Fuß Rhythmus					
-	-	-	-	-	-

MNI Koordinaten, $p < .05$, FWE korrigiert, ROI-Analyse, * $p < .001$ unkorrigiert

Überlappung der Repräsentationen von Hand- und Fußbewegungen

Die dargestellten Ergebnisse der effektorspezifischen Kontraste *Hand > Fuß* und *Fuß > Hand* dienen dazu, die entsprechenden Repräsentationen hinsichtlich ihrer Unterschiede zu untersuchen. Im Folgenden soll der umgekehrte Weg gegangen werden, um die Frage nach der Ähnlichkeit der neuronalen Aktivierungsmuster der Bedingungen mit unterschiedlichen Effektoren beantworten zu können. Hierzu wurden zunächst alle Vorstellungs- und Beobachtungsbedingungen einzeln mit der Ruhebedingung kontrastiert und in definierten ROIs jeweils die Anzahl der aktivierten Voxel ermittelt ($t > 2.5$). Zudem wurden Conjunctions aus den einzelnen Bedingungen mit der Hand und mit dem Fuß berechnet und somit die Anzahl der aktivierten Voxel ermittelt, die in den Zielgebieten während der Hand- und der Fußbewegung überschwellig aktiviert waren. Dies ermöglicht es, Aussagen über die räumliche Überlappung beider Bedingungen und das Verhältnis zum Akti-

vierungsumfang der Einzelbedingungen treffen zu können. Die Ergebnisse dieser Auswertung werden getrennt für die beiden Action States in den Tabellen Tab. 19 und Tab. 20 angegeben, sowie in Abb. 16 grafisch dargestellt.

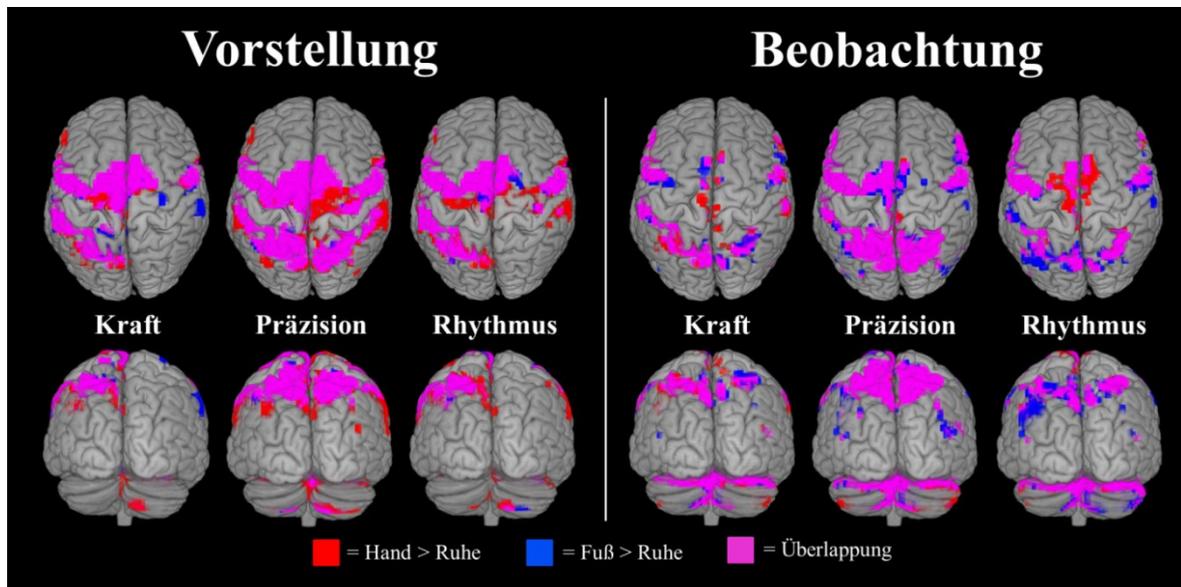


Abb. 16 Ergebnisse der Kontraste *Hand > Ruhe* und *Fuß > Ruhe* für alle Bewegungen (Kraft, Präzision, Rhythmus) und Action States (Vorstellung, Beobachtung). Die Darstellung der Aktivierung beinhaltet die Areale BA4, BA6, BA44/45, SPL, IPL beider Hemisphären und das Cerebellum ($t > 2.5$).

Die Ergebnisse der Vorstellungsbedingungen zeigten für die präzentralen motorischen Areale großflächige Aktivierungsgebiete, insbesondere in der linken Hemisphäre. Die Darstellung in Abb. 16 verdeutlicht, dass es sich dabei überwiegend um räumlich überlappende Aktivierungen beider Effektoren handelte. Dieser Eindruck wurde durch die in Tab. 19 präsentierten Daten bestätigt. Beispielsweise entsprach im BA4 für alle Bewegungsaufgaben die Anzahl der Voxel für die Kontraste *Fuß > Ruhe* auch der Anzahl der Voxel für die Conjunction $Hand \cap Fuß$ (Kraft: 54, Präzision: 119, Rhythmus: 29). In diesen Regionen lagen demnach die Repräsentationen der Fußbewegungen vollständig in denen der entsprechenden Handbewegungen.

Ähnliche Ergebnisse konnten auch für die prämotorischen Areale gezeigt werden. Insbesondere in der kontralateralen Hemisphäre lagen die Repräsentationen der verschiedenen, mit dem Fuß vorgestellten Bewegungen im SMA, im dPMC und im vPMC beinahe vollständig innerhalb der entsprechenden Handrepräsentationen. Das gleiche galt für BA44. Darüber hinaus war die Anzahl der ausschließlich während der Handbewegung aktivierten Voxel ($Hand > Ruhe - Hand \cap Fuß$) insbesondere im kontralateralen dPMC während der Bewegung *Kraft* (83) und der Bewegung *Rhythmus* (108) vergleichsweise hoch.

Tab. 19 Übersicht über die Anzahl der aktivierten Voxel ($t > 2.5$) der Kontraste *Hand > Ruhe* (H>R) und *Fuß > Ruhe* (F>R) sowie der Conjunction aus *Hand > Ruhe* \cap *Fuß > Ruhe* (H \cap F) für die Vorstellung der Bewegungen Kraft, Präzision und Rhythmus innerhalb der verwendeten ROIs.

Name des Areals	L/R	Kraft			Präzision			Rhythmus		
		H>R	F>R	H \cap F	H>R	F>R	H \cap F	H>R	F>R	H \cap F
BA4	L	102	54	54	145	119	119	97	29	29
BA4	R	34	49	10	242	114	114	130	11	11
SMA	L	311	313	309	316	309	309	293	286	265
SMA	R	335	312	305	398	342	342	348	276	274
dPMC	L	406	327	323	443	435	434	389	289	281
dPMC	R	114	150	105	417	208	205	229	112	81
vPMC	L	52	54	52	56	51	51	53	51	51
vPMC	R	43	47	43	47	47	47	47	47	47
BA44	L	115	111	110	120	83	83	116	106	106
BA44	R	48	29	28	106	78	78	71	26	26
BA45	L	98	42	38	94	-	-	61	22	21
BA45	R	5	2	2	12	-	-	-	-	-
IPL	L	333	300	284	401	222	216	418	346	345
IPL	R	-	45	-	264	74	74	123	3	3
SPL	L	205	239	190	405	375	372	226	149	149
SPL	R	2	-	-	355	299	298	12	-	-
Cerebellum	L	92	182	46	742	343	327	384	111	103
Cerebellum	R	703	669	541	1071	808	799	880	473	447
Cerebellum (Vermis)		91	18	11	123	53	46	45	3	3

Innerhalb der Areale des PPC waren die Ergebnisse für die verschiedenen Bewegungen teilweise sehr unterschiedlich. Im kontralateralen IPL konnten für alle Bewegungen in den prämotorischen Arealen ähnliche Verteilungen mit großflächigen Überlappungen und kleineren Fußrepräsentationen innerhalb der Handrepräsentationen gezeigt werden. Demgegenüber waren im ipsilateralen IPL für die Vorstellung der Kraftbewegung mit der Hand keine Voxel überschwellig aktiviert, jedoch für die Fußbewegung (45). Die Repräsentationen für die Bewegungen *Präzision* und *Rhythmus* waren für die Handbewegungen jedoch deutlich größer als für die Fußbewegungen, die sich vollständig innerhalb der Handregion befanden. Im SPL der linken Hemisphäre lagen die aktivierten Voxel für die Präzisions- und Rhythmusbewegung ebenso fast ausschließlich innerhalb der Handrepräsentationen,

während bei der Kraftbewegung neben den Überlappungen mehr Voxel während der Fuß-, als während der Handbewegung aktiviert waren. Im ipsilateralen SPL war die Anzahl der aktivierten Voxel während der Kraft- (2) und Rhythmusbewegung (12) sehr gering und nur während der Vorstellung mit der Hand zu finden war. Demgegenüber waren für die Präzisionsbewegung 298 Voxel während der Vorstellung mit beiden Effektoren aktiviert, was bis auf einen Voxel der Anzahl der während der Handbewegung aktivierten Voxel (299) entsprach. Ausschließlich während der Fußbewegung waren dementsprechend 57 (ergibt sich aus der Formel: $H > R - H \cap F$) Voxel überschwellig aktiviert.

Auch im Cerebellum ähnelten sich die effektorbezogenen Aktivierungsmuster der Präzisions- und Rhythmusbewegung sowohl in den Hemisphären, als auch im Vermis. Dort waren die räumlichen Repräsentationen der Fußbewegungen deutlich kleiner und die Überlappung mit den Handarealen groß. Die Überlappungen in den genannten Arealen während der Kraftbedingung waren vergleichsweise gering. Zudem war in der linken Hemisphäre das Fußareal größer, während in der rechten Hemisphäre und im Vermis das Handareal mehr Voxel umfasste.

In Zusammenhang mit der Bewegungsbeobachtung waren die Aktivierungscluster in den prä- und primär motorischen Arealen im Vergleich zur Bewegungsvorstellung kleiner. Während im BA4 die Fußrepräsentationen für alle Bewegungen beinahe vollständig in den Regionen der vergleichsweise größeren Handrepräsentationen lagen, unterschied sich diese Verteilung in den prämotorischen Arealen. Im SMA und im dPMC war die Differenz der Anzahl der aktivierten Voxel des Kontrasts *Hand* > *Ruhe* und der Conjunction beider Effektoren ($Hand \cap Fuß$) für die Präzisionsbewegung in beiden Hemisphären nie größer als 3, während diese für die Fußrepräsentation deutlich größer war (21 - 45 Voxel). Demgegenüber überlappten die Fußrepräsentationen der Rhythmusbewegung im SMA (bilateral) und im dPMC (links) beinahe vollständig mit den entsprechenden Handrepräsentationen, die wiederum größer waren als die Überlappungsgebiete (23 - 62 Voxel). Die Ergebnisse im BA6 für die Kraftbedingungen sind heterogen. Im kontralateralen SMA betrug die Überlappung zwischen der Handregion (22 Voxel) und der Fußregion (23 Voxel) 10 Voxel. Im dPMC und im kontralateralen vPMC lagen die Handrepräsentationen beinahe vollständig innerhalb der vergleichsweise größeren Fußrepräsentationen.

Tab. 20 Übersicht über die Anzahl der aktivierten Voxel ($t > 2.5$) der Kontraste *Hand > Ruhe* (H>R) und *Fuß > Ruhe* (F>R) sowie der Conjunction aus *Hand > Ruhe* \cap *Fuß > Ruhe* (H \cap F) für die Beobachtung der Bewegungen Kraft, Präzision und Rhythmus innerhalb der verwendeten ROIs.

Name des Areals	L/R	Kraft			Präzision			Rhythmus		
		H>R	F>R	H \cap F	H>R	F>R	H \cap F	H>R	F>R	H \cap F
BA4	L	17	3	3	45	36	36	21	11	7
BA4	R	4	1	-	16	4	4	1	4	-
SMA	L	22	23	10	137	181	137	89	60	60
SMA	R	7	4	2	15	66	12	77	15	15
dPMC	L	15	37	13	207	249	205	92	69	64
dPMC	R	9	13	9	32	53	32	31	37	19
vPMC	L	27	34	27	50	50	50	47	48	47
vPMC	R	25	15	13	38	44	38	34	42	34
BA44	L	15	10	10	18	47	18	10	22	10
BA44	R	-	8	-	13	23	11	-	1	-
BA45	L	68	28	28	90	127	86	76	87	70
BA45	R	22	11	6	82	104	71	12	10	9
IPL	L	143	130	114	184	269	182	57	229	53
IPL	R	74	39	38	29	51	23	2	25	2
SPL	L	192	166	158	390	400	389	117	179	116
SPL	R	89	118	70	344	353	338	114	135	107
Cerebellum	L	740	755	649	1173	1000	917	761	776	667
Cerebellum	R	896	934	789	1298	1135	1087	1031	1136	969
Cerebellum (Vermis)		210	231	210	231	235	231	229	236	229

Weitere Auffälligkeiten betrafen den PPC. Hier überlappten die Handrepräsentationen während der Beobachtung der Präzisions- und Rhythmusbewegung jeweils fast vollständig mit den Fußrepräsentationen, die darüber hinaus, insbesondere im kontralateralen IPL, über eine große Anzahl exklusiver Voxel verfügten (Präzision: 87, Rhythmus: 176). In Verbindung mit der Kraftbedingung wurden im IPL und im kontralateralen SPL jeweils mehr exklusive Voxel für die Handbedingung gefunden. Im Cerebellum war der Anteil überlappender Voxel ebenfalls hoch, jedoch kein Muster zu erkennen, das auf bestimmte Effektorpräferenzen schließen lässt.

Bewegungsspezifität der Bewegungsvorstellung und -beobachtung

Die im Folgenden dargestellten Ergebnisse dienen dazu, die neuronalen Repräsentationen der verschiedenen Experimentalbedingungen auf bewegungsspezifische Unterschiede zu überprüfen. Zu diesem Zweck wurden für beide Simulation States jeweils eine Bewegungsaufgabe mit den beiden anderen Bewegungen kontrastiert ($p < .05$, FWE-korrigiert, ROI-Analyse).

In Abb. 17 werden die Ergebnisse für die Bewegungsvorstellung und -beobachtung grafisch dargestellt. In Zusammenhang mit der Vorstellung der Kraftbedingung wurden spezifische Aktivierungen im IPL der linken (-45, -79, 28) und der rechten Hemisphäre (57, -64, 28) gefunden. Zudem konnten bilaterale kraftspezifische Repräsentationen im Kleinhirn gezeigt werden (siehe Tab. 21). Während der Vorstellung der Präzisionsbewegung wurden signifikante Aktivierungsspitzen im kontralateralen BA45 (51, 23, 31) berechnet. Im Bereich des PPC waren signifikante Aktivierungen im IPL (36, -73, 49) und IPS (42, -43, 49) der rechten, sowie im SPL beider Hemisphären nachweisbar. Im Kleinhirn beschränkten sich signifikante Aktivierungsspitzen auf die linke Hemisphäre (-15, -79, -32). In Zusammenhang mit der Vorstellung der Rhythmusbedingung wurde lediglich eine signifikante Aktivierungsspitze in Crus II der linken Hemisphäre des Cerebellums (-18, -79, -38) gefunden ($p < .05$, FWE-korrigiert, ROI-Analyse).

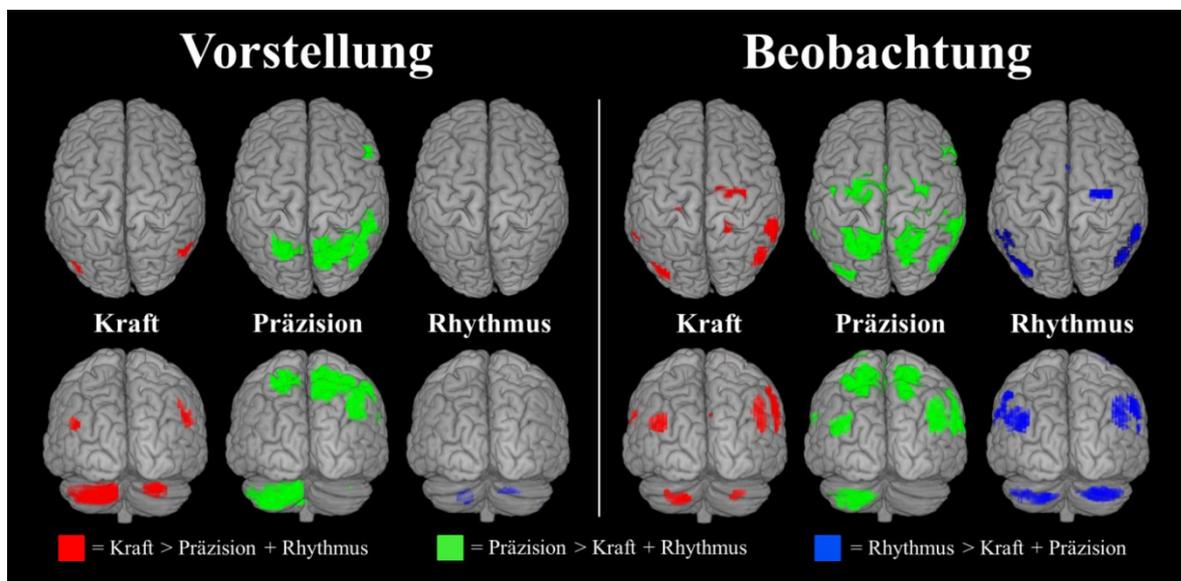


Abb. 17 Ergebnisse der Kontraste *Kraft > Präzision + Rhythmus*, *Präzision > Kraft + Rhythmus* und *Rhythmus > Kraft + Präzision* für alle Action States (Vorstellung, Beobachtung). Die Darstellung der Aktivierung beinhaltet die Areale BA4, BA6, BA44/45, SPL, IPL beider Hemisphären und das Cerebellum ($t > 2.5$).

Tab. 21 Ergebnisse der bewegungsspezifischen Kontraste *Vorstellung Kraft* > *Vorstellung Präzision* + *Vorstellung Rhythmus*, *Vorstellung Präzision* > *Vorstellung Kraft* + *Vorstellung Rhythmus*, *Vorstellung Rhythmus* > *Vorstellung Kraft* + *Vorstellung Präzision*.

Name des Areals	L/R	X	Y	Z	t-Wert
<i>Vorstellung Kraft</i> > <i>Vorstellung Präzision</i> + <i>Vorstellung Rhythmus</i>					
IPL (PGp)	L	-45	-79	28	3.35
IPL (PGp)	R	57	-64	28	3.36
Cerebellum (Crus II)	L	-18	-82	-35	6.23
Cerebellum (Crus I)	R	27	-79	-32	3.56
<i>Vorstellung Präzision</i> > <i>Vorstellung Kraft</i> + <i>Vorstellung Rhythmus</i>					
BA45	R	51	23	31	3.79
IPS (hIP2)	R	42	-43	49	3.41
IPL (PGp)	R	36	-73	49	4.52
SPL (7A)	L	-21	-61	64	4.97
SPL (7PC)	R	12	-67	58	6.95
Cerebellum (Crus I)	L	-15	-79	-32	4.74
<i>Vorstellung Rhythmus</i> > <i>Vorstellung Kraft</i> + <i>Vorstellung Präzision</i>					
Cerebellum (Crus II)	L	-18	-79	-38	3.60

MNI Koordinaten, $p < .05$, FWE-korrigiert, ROI Analyse.

Tab. 22 Ergebnisse der bewegungsspezifischen Kontraste *Beobachtung Kraft* > *Beobachtung Präzision* + *Beobachtung Rhythmus*, *Beobachtung Rhythmus* > *Beobachtung Kraft* + *Beobachtung Präzision*.

Name des Areals	L/R	X	Y	Z	t-Wert
<i>Beobachtung Kraft</i> > <i>Beobachtung Präzision</i> + <i>Beobachtung Rhythmus</i>					
BA4p	L	-36	-22	46	3.32
dPMC	R	18	-13	67	4.38
IPL (PGp)	L	-39	-85	31	6.83
IPL (PGp)	R	51	-73	31	5.11
SPL (5L)	R	21	-43	67	3.94
<i>Beobachtung Rhythmus</i> > <i>Beobachtung Kraft</i> + <i>Beobachtung Präzision</i>					
BA4p	L	-36	-22	46	2.97
BA4p	R	33	-25	49	3.27
dPMC	R	33	-13	64	3.77
IPL (PGp)	L	-39	-85	31	6.06
IPL (PFm)	R	63	-49	34	5.01
Cerebellum (Crus II)	L	-24	-88	-41	3.45
Cerebellum (Crus I)	R	30	-88	-32	4.80

MNI Koordinaten, $p < .05$, FWE-korrigiert, ROI Analyse.

Die Ergebnisse der Beobachtungsbedingungen werden zusätzlich zu Abb. 17 in Tab. 22 und Tab. 23 dargestellt. Die Beobachtung der Bedingung *Kraft* ging einher mit spezifi-

schen Aktivierungen im BA4p der linken (-36, -22, 46), sowie im dPMC der rechten Hemisphäre (18, -13, 67). Im Parietallappen umfassten die signifikant aktivierten Areale den IPL beider Hemisphären, sowie den rechten SPL (21, -43, 67). Während der Beobachtung der Bewegung *Rhythmus* wurden statistisch signifikante Aktivierungsspitzen im linken und rechten BA4p, sowie im dPMC der rechten Hemisphäre (33, -13, 64) gefunden. Ebenso konnten bilateral signifikante Ergebnisse im IPL und im Cerebellum gezeigt werden. Die größte Anzahl an untersuchten Hirnarealen mit signifikanter Aktivierung konnte für die Präzisionsaufgabe gezeigt werden. Diese beinhalteten das BA4a, BA4p, SMA, dPMC, vPMC und das BA44 beider Hemisphären, sowie das rechte BA45. Zusätzlich wurden jeweils beidseitig signifikante Aktivierungen im IPS, im IPL und im SPL, ebenso wie im Cerebellum gefunden (siehe Tab. 23) ($p < .05$, FWE-korrigiert, ROI-Analyse).

Tab. 23 Ergebnisse des bewegungsspezifischen Kontrasts *Beobachtung Präzision > Beobachtung Kraft + Beobachtung Rhythmus*.

Name des Areals	L/R	X	Y	Z	t-Wert
<i>Beobachtung Präzision > Beobachtung Kraft + Beobachtung Rhythmus</i>					
BA4a	L	-3	-22	49	3.22
BA4a	R	39	-13	52	3.44
BA4p	L	-39	-19	49	4.42
BA4p	R	36	-22	46	3.45
SMA	L	-9	-4	61	4.45
SMA	R	6	-16	49	3.58
dPMC	L	-24	-13	58	9.07
dPMC	R	30	-13	58	6.22
vPMC (lat)	L	-42	-7	46	4.31
vPMC (lat)	R	36	-7	46	3.40
vPMC (med)	L	-6	-16	46	3.93
BA44	L	-54	8	10	3.98
BA44	R	48	14	13	4.33
BA45	R	48	23	19	4.44
IPS (hIP2)	L	-42	-34	34	3.37
IPS (hIP2)	R	42	-43	49	2.53
IPL (PGp)	L	-39	-85	28	5.63
IPL (Pga)	R	63	-49	19	5.06
SPL (7A)	L	-24	-55	64	11.67
SPL (7A)	R	18	-55	58	7.08
Cerebellum (Lobulus VI)	L	-30	-52	-32	4.05
Cerebellum (Lobulus VIIIb)	R	18	-58	-50	3.33

MNI Koordinaten, $p < .05$, FWE-korrigiert, ROI Analyse.

Single-Subject-Ergebnisse

Neben der Auswertung auf Gruppenebene wurden für die Vorstellung und Beobachtung der Bewegungsaufgaben Analysen auf Einzelpersonenebene durchgeführt. Mithilfe dieser ergänzenden Auswertung sollte ein Überblick über die Verteilung der individuellen Aktivierungsspitzen ermöglicht werden, da die räumliche Auflösung von Gruppenergebnissen vergleichsweise geringer ist (Kolster et al., 2010). Dabei wurden die individuellen Aktivierungsspitzen anhand der maximalen t -Werte der bewegungsspezifischen Kontraste, bei denen jeweils eine Bewegungsaufgabe mit den beiden anderen kontrastiert wurde, bestimmt. Um zusätzliche Informationen über die räumliche Verteilung der verwendeten Effektoren zu erhalten, wurden die Hand- und Fußbedingungen jeweils getrennt voneinander ausgewertet. Als Zielgebiete für die Auswertung wurden das BA6 und der PPC beider Hemisphären verwendet. Da Extremwerte weniger Personen zu signifikanten Gruppenergebnissen führen können (Friston et al., 1999), wurde für alle Bedingungen jeweils der prozentuale Anteil der Versuchspersonen berechnet, für die in den entsprechenden Arealen statistisch signifikante Aktivierungsspitzen gefunden wurden ($p < .05$, unkorrigiert).

Die Single-Subject-Ergebnisse zeigten, dass im BA6 mindestens 10 von 18, und im PPC mindestens 16 von 18 Versuchspersonen signifikante Aktivierungspeaks aufwiesen. Im Detail bedeutete das, dass im BA6 der Anteil an Probanden mit signifikanten Ergebnissen bei 56 - 94 % lag und im PPC bei 89 - 100 %.

Die räumliche Verteilung der individuellen Aktivierungspeaks für die Vorstellungsbedingungen werden in Abb. 18 dargestellt. Bei der Betrachtung des BA6 im Koronarschnitt wird deutlich, dass die individuellen Peaks in beiden Hemisphären in Abhängigkeit von der Bewegung angeordnet waren. Dabei lag das Cluster der Präzisionsbewegung lateral und inferior der Bewegung *Rhythmus*, die wiederum überwiegend inferior der Kraftbewegung abgebildet war. Der entsprechende Sagittalschnitt zeigt, dass sich die gemittelten Peaks der Präzisionsbedingung am weitesten anterior befanden, gefolgt von der Rhythmusbedingung und der Kraftbedingung am weitesten posterior. Die Darstellung zeigt zudem eine deutliche räumliche Trennung der bewegungsspezifischen Cluster in der rechten Hemisphäre. Im Gegensatz zur linken Hirnhälfte lagen in diesem Bereich die Peaks der Präzisionsbedingung überwiegend medial der Kraftbedingung. Die Peaks der rhythmischen Bewegung befanden sich am weitesten lateral. Bezüglich der für die Bewegungsvorstellung verwendeten Effektoren zeigte sich für alle Bedingungen, dass Hand und Fuß jeweils sehr nah beieinander lagen. Folglich deuten die individuellen Peaks nicht auf effektorspezifische Repräsentationen im BA6 hin.

Im PPC war die räumliche Trennung der Bewegungsaufgaben weniger ausgeprägt. Zwar lagen die individuellen Aktivierungsspitzen der Präzisionsbewegung überwiegend medial und superior der Repräsentationen der Kraft- und Rhythmusbewegung, diese waren jedoch räumlich weiter verstreut und kaum voneinander abgrenzbar. Diese Verteilung wird im Koronar- und im Sagittalschnitt deutlich. Bezüglich der Verteilung der Effektoren ist keine systematische somatotopische Organisation erkennbar. Lediglich im Sagittalschnitt lagen die gemittelten Koordinaten der Handrepräsentationen der Kraft- und Rhythmusbewegung anterior der Fußrepräsentationen, während die der Präzisionsbewegungen sich überlagerten.

Vorstellung

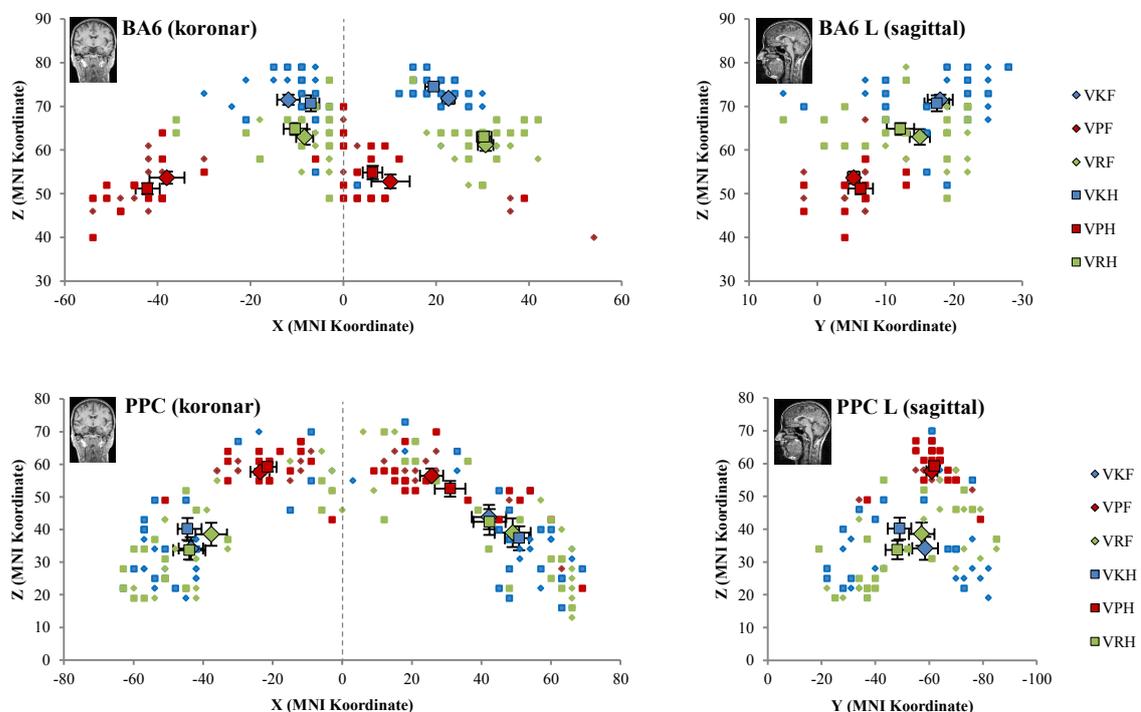


Abb. 18 Single-Subject-Ergebnisse der Kontraste *Vorstellung Kraft Hand* > *Vorstellung Präzision Hand* + *Vorstellung Rhythmus Hand* (VKH), *Vorstellung Kraft Fuß* > *Vorstellung Präzision Fuß* + *Vorstellung Rhythmus Fuß* (VKF), *Vorstellung Präzision Hand* > *Vorstellung Kraft Hand* + *Vorstellung Rhythmus Hand* (VPH), *Vorstellung Präzision Fuß* > *Vorstellung Kraft Fuß* + *Vorstellung Rhythmus Fuß* (VPF), *Vorstellung Rhythmus Hand* > *Vorstellung Kraft Hand* + *Vorstellung Präzision Hand* (VRH), *Vorstellung Rhythmus Fuß* > *Vorstellung Kraft Fuß* + *Vorstellung Präzision Fuß* (VRF) im BA6 und PPC. Die kleineren Markierungen bilden die individuellen Aktivierungsspitzen aller Versuchspersonen in den angegebenen Gebieten ab. Die größeren Markierungen entsprechen den Mittelwerten der individuellen Peaks mit den entsprechenden Standardfehlern (Darstellung nach Strother et al., 2012).

Die Single-Subject-Ergebnisse für die Beobachtungsbedingungen werden in Abb. 19 dargestellt und zeigen im BA6 die gleiche Verteilung wie in den Vorstellungsbedingungen. Auch hier lagen die Peaks der Präzisionsbewegung in der linken Hemisphäre am weitesten lateral, inferior und anterior, während die Aktivierungsspitzen der Kraftbedingung superior

und posterior der Rhythmusbewegung lagen. Effektorspezifische Unterschiede innerhalb der verschiedenen Bewegungsaufgaben waren im BA6 auch für die Beobachtungsbedingungen nicht erkennbar.

Die Verteilung der individuellen bewegungsspezifischen Aktivierungsspitzen im PPC wies eine starke Ähnlichkeit zu den Ergebnissen der Vorstellungsbedingungen auf. Dabei wurde eine räumliche Trennung der Präzisionsbewegung gegenüber der Kraft- und Rhythmusbewegung deutlich. Die entsprechenden Peaks lagen in beiden Hemisphären superior und medial der anderen Bewegungen. Die individuellen Aktivierungsspitzen der Bedingungen *Rhythmus* und *Kraft* wiesen hingegen eine starke räumliche Streuung auf und deren gemittelte Werte lagen nah beieinander. Eine Ausnahme stellte die Bedingung *Beobachtung Kraft Hand* dar, dessen über alle Versuchspersonen gemittelte Koordinaten in der linken Hemisphäre medial und superior der weiteren Kraft- und Rhythmusbedingungen lagen. Abgesehen davon konnten für keine der Bedingungen effektorspezifische Unterschiede der räumlichen Anordnung der gemittelten Aktivierungskordinaten gezeigt werden.

Beobachtung

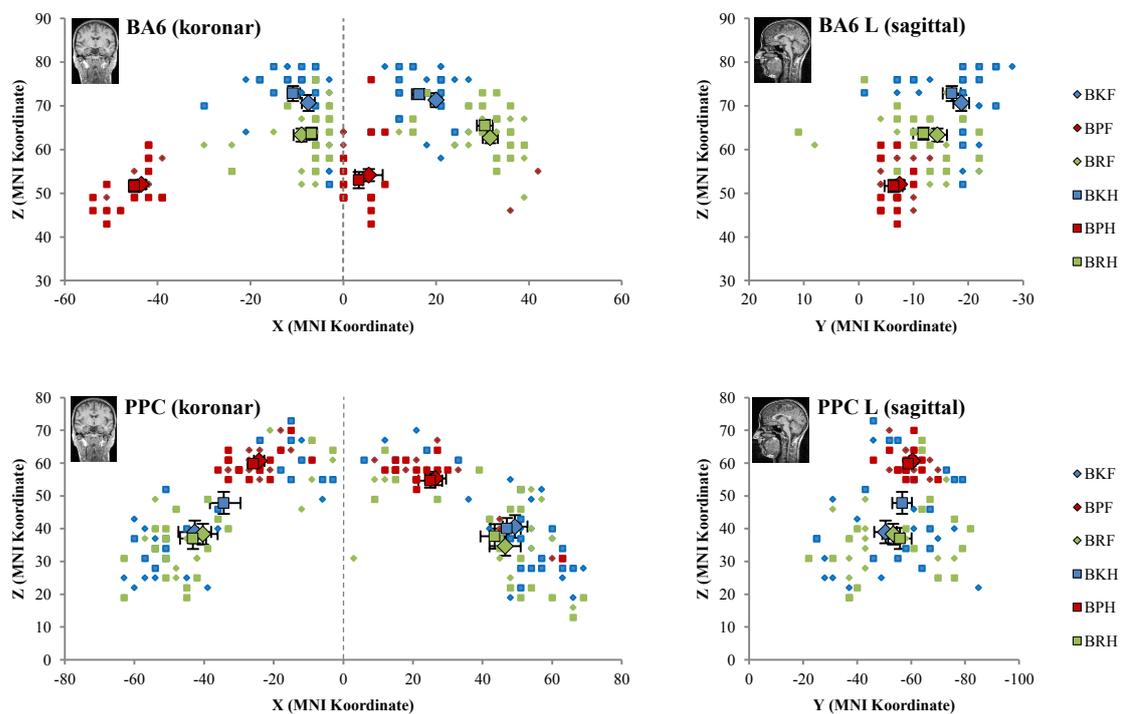


Abb. 19 Single-Subject Ergebnisse der Kontraste *Beobachtung Kraft Hand* > *Beobachtung Präzision Hand* + *Beobachtung Rhythmus Hand* (BKH), *Beobachtung Kraft Fuß* > *Beobachtung Präzision Fuß* + *Beobachtung Rhythmus Fuß* (BKF), *Beobachtung Präzision Hand* > *Beobachtung Kraft Hand* + *Beobachtung Rhythmus Hand* (BPH), *Beobachtung Präzision Fuß* > *Beobachtung Kraft Fuß* + *Beobachtung Rhythmus Fuß* (BPF), *Beobachtung Rhythmus Hand* > *Beobachtung Kraft Hand* + *Beobachtung Präzision Hand* (BRH), *Beobachtung Rhythmus Fuß* > *Beobachtung Kraft Fuß* + *Beobachtung Präzision Fuß* (BRF) im BA6 und im PPC. Die kleineren Markierungen bilden die individuellen Aktivierungsspitzen aller Versuchspersonen in den angegebenen Gebieten ab. Die größeren Markierungen entsprechen den Mittelwerten der individuellen Peaks mit den entsprechenden Standardfehlern (Darstellung nach Strother et al., 2012).

Signal-Change-Ergebnisse

Die Signal-Change-Analyse erlaubte einen Vergleich mehrerer Kontraste in definierten Bereichen. Unter Verwendung der Toolbox rfxplot (Gläscher, 2009) wurden in SPM8 die prozentualen Signalveränderungen für alle Experimentalbedingungen im Kontrast zur Ruhebedingung berechnet und in Diagrammen dargestellt. Als Zielbereiche wurden die MNI Koordinaten der in den Kontrasten *Vorstellung > Ruhe* und *Beobachtung > Ruhe* signifikanten Aktivierungspeaks (Radius = 9 mm) mit den höchsten *t*-Werten innerhalb der entsprechenden Zielgebiete der linken Hemisphäre verwendet.

Die Ergebnisse der Vorstellungsbedingungen werden in Abb. 20 dargestellt. Dabei werden jeweils die Bewegungsaufgaben mit den entsprechenden Bedingungen mit der Hand oder dem Fuß nebeneinander abgebildet. Für alle Zielgebiete geht aus den Balkendiagrammen hervor, dass die Präzisionsbedingungen jeweils mit der größten Signalveränderung einhergingen, gefolgt von den Rhythmusbedingungen und den Kraftbedingungen, für die jeweils die geringsten Werte berechnet wurden. Einzige Ausnahme bildete dabei der SPL (-21, -64, 58), in dem die Veränderung für die Vorstellung der Kraftbedingung mit dem Fuß etwas größer war als für die Vorstellung der Aufgabe Rhythmus mit dem gleichen Effektor. In diesem Areal waren zudem die Unterschiede zwischen der Präzisionsaufgabe und den beiden anderen Bedingungen am größten. Zwar etwas geringer, jedoch auch deutlich waren die entsprechenden Unterschiede im IPL (-45, -46, 55).

Das Verhältnis der Signal-Changes beider Effektoren innerhalb der Bewegungsaufgaben lieferte zudem Informationen über effektorspezifische Unterschiede. Diesbezüglich waren die Ergebnisse in den verschiedenen Hirnregionen sehr ähnlich. Es zeigten sich Unterschiede im Vergleich zwischen den Bewegungsaufgaben. Demnach war die Signalveränderung für die Bewegungen *Präzision* und *Rhythmus* in den Bedingungen mit der Hand jeweils größer als in denen mit dem Fuß. Dieses konsistente Verhältnis konnte jedoch nicht für die Kraftbewegung gezeigt werden. Diesbezüglich wurden im SMA, dPMC, BA44 und im SPL keine nennenswerten Unterschiede zwischen den Ergebnissen beider Effektoren gefunden. Im vPMC und im IPL waren diese ebenfalls vergleichsweise gering.

Die Ergebnisse der Signal-Change-Analyse der Beobachtungsbedingungen werden in Abb. 21 dargestellt. Wie bereits für die Vorstellungsbedingungen beschrieben, waren die Signalveränderungen im Rahmen der Präzisionsbewegung vergleichsweise größer als die der anderen Bewegungsaufgaben. Dieser Effekt wird insbesondere im SPL, aber auch im dPMC, vPMC und im IPL der rechten Hemisphäre deutlich.

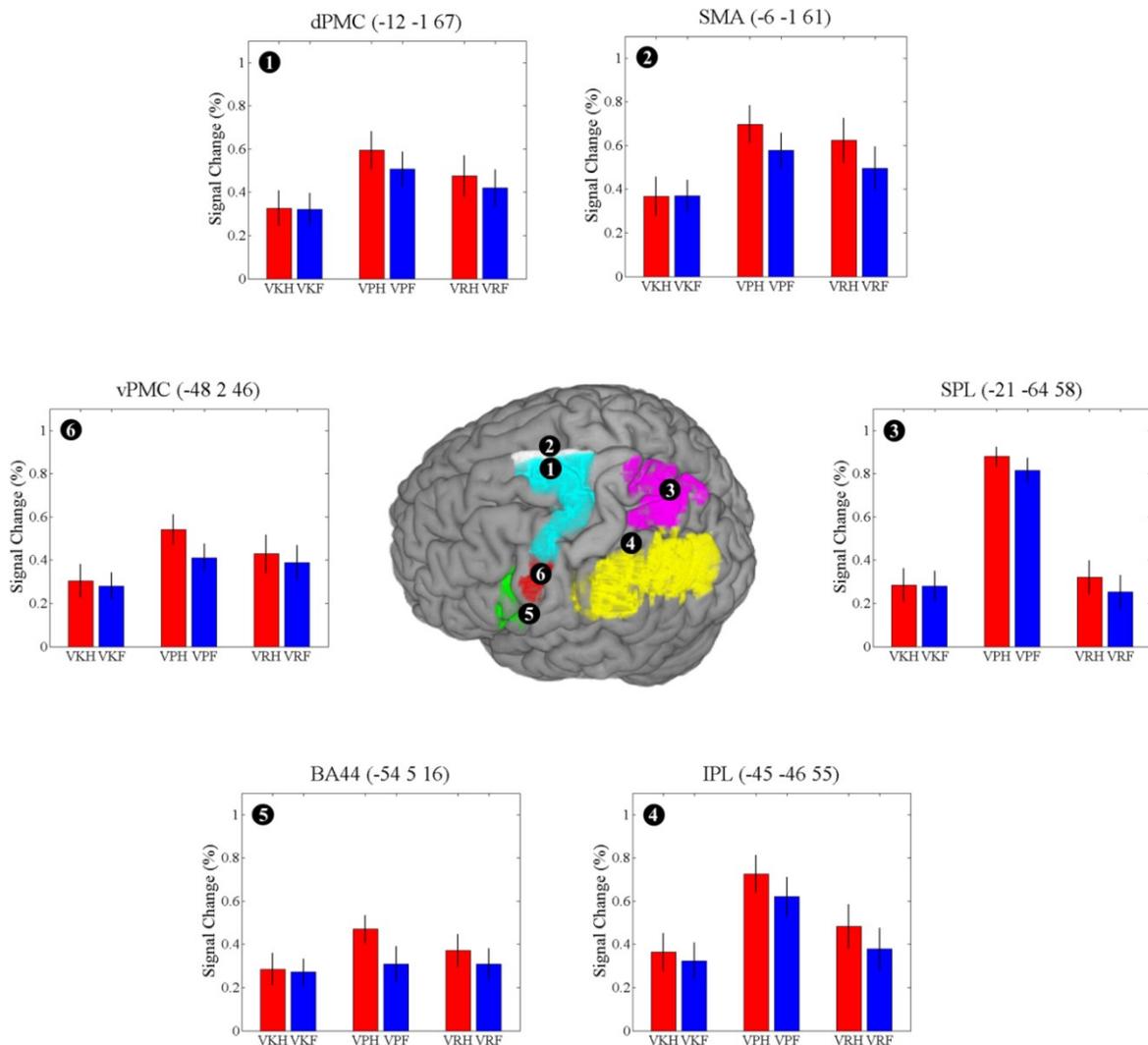


Abb. 20 Mittlere prozentuale Signalveränderungen (Signal Change %) und Standardfehler für die Vorstellungsbedingungen in der Abfolge von links nach rechts: *Vorstellung Kraft Hand* (VKH), *Vorstellung Kraft Fuß* (VKF), *Vorstellung Präzision Hand* (VPH), *Vorstellung Präzision Fuß* (VPF), *Vorstellung Rhythmus Hand* (VRH) und *Vorstellung Rhythmus Fuß* (VRF). Die angegebenen Areale beziehen sich auf die linke Hemisphäre (MNI-Koordinaten).

Vergleicht man die gemessenen Veränderungen der Hand- und Fußbewegungen innerhalb der Bedingungen fällt auf, dass im prämotorischen Kortex sowie im Parietallappen die Fußbewegungen mit einer vergleichsweise höheren Signalveränderung einhergingen als die entsprechenden Handbewegungen. Dieser Effekt zeigt sich am stärksten in Zusammenhang mit der Präzisionsbewegung, aber auch tendenziell für die Rhythmus- und Kraftbewegung. Für die Zielgebiete im BA45 und im Cerebellum konnten keine systematischen effektorspezifischen Unterschiede gezeigt werden. Allgemein ist zudem auffällig, dass die im Cerebellum gemessenen Werte für alle Bedingungen deutlich über denen der weiteren Zielgebiete lagen.

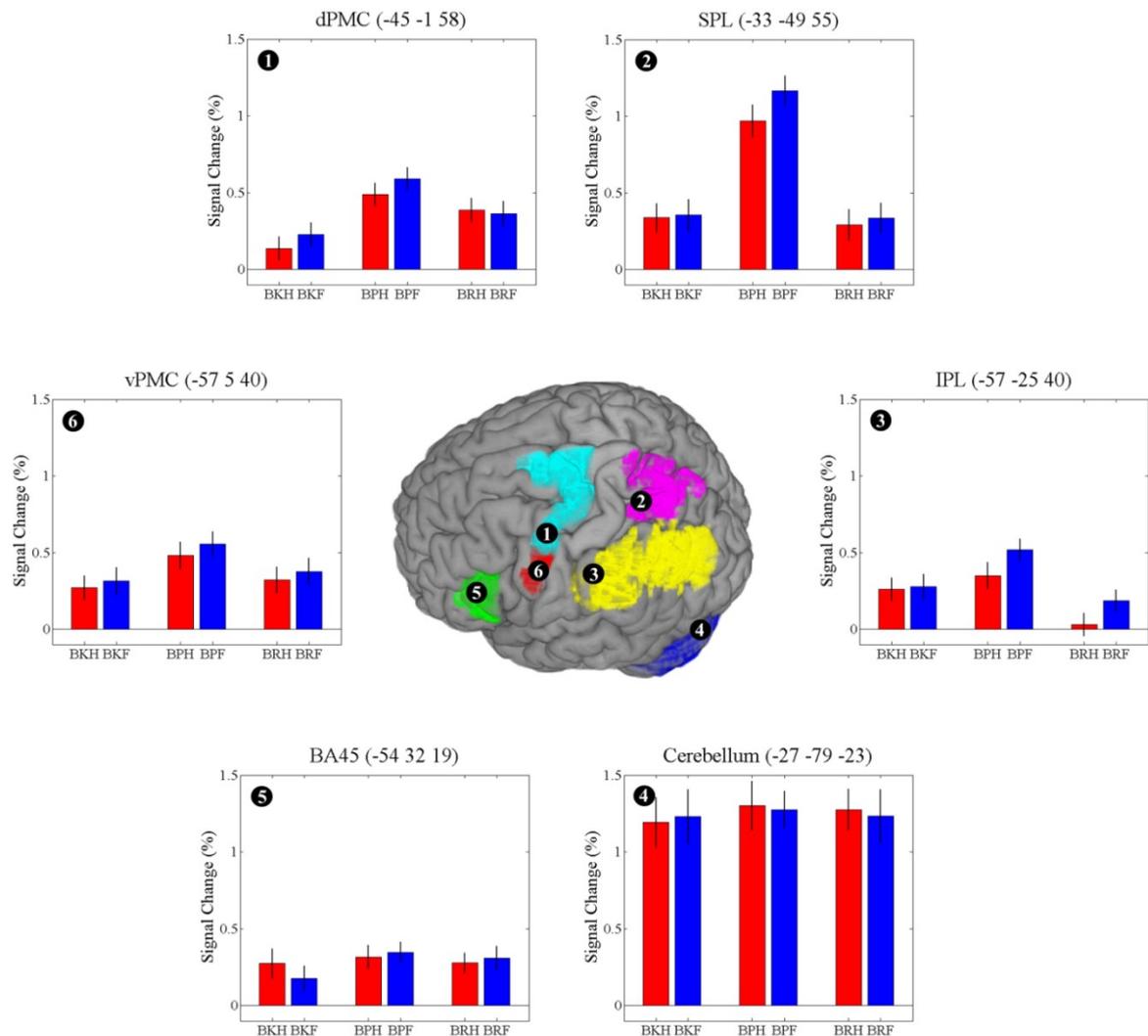


Abb. 21 Mittlere prozentuale Signalveränderungen (Signal Change %) und Standardfehler für die Beobachtungsbedingungen in der Abfolge von links nach rechts: *Beobachtung Kraft Hand* (VKH), *Beobachtung Kraft Fuß* (VKF), *Beobachtung Präzision Hand* (VPH), *Beobachtung Präzision Fuß* (VPF), *Beobachtung Rhythmus Hand* (VRH) und *Beobachtung Rhythmus Fuß* (VRF). Die angegebenen Areale beziehen sich auf die linke Hemisphäre (MNI Koordinaten).

8.5 Diskussion

Das Experiment 2 wurde mit dem Ziel durchgeführt, die neuronalen Aktivierungsmuster der Bewegungsvorstellung und -beobachtung innerhalb eines Designs hinsichtlich effektorspezifischer und bewegungsspezifischer Repräsentationen zu untersuchen und miteinander zu vergleichen. Zudem sollten für beide S-States Erkenntnisse darüber gewonnen werden, ob die Art der Bewegungsaufgabe Einfluss auf die Nutzung effektorspezifischer Repräsentationen hat. Zu diesem Zweck stellten sich die Versuchspersonen drei verschiedene Bewegungsaufgaben, ausgeführt mit der Hand oder dem Fuß, vor oder beobachteten sie.

Auf behavioraler Ebene konnte zunächst für alle Experimentalbedingungen gezeigt werden, dass die Aktivierung in der jeweiligen Zielmuskulatur gegenüber der Ruhebedingung nicht signifikant erhöht war. Dementsprechend kann angenommen werden, dass die fMRT-Ergebnisse beider S-States nicht durch ungewollte Kontraktionen der Zielmuskulatur beeinflusst wurden. Die fMRT-Ergebnisse zeigten für die Vorstellungsbedingungen eine Dominanz der Handbewegungen, sowohl bewegungsübergreifend, als auch für die einzelnen Bewegungsaufgaben. Während der Beobachtung konnten für die gemeinsame und getrennte Auswertung der Bewegungsaufgaben stärkere Aktivierungen in Zusammenhang mit den Fußbewegungen gefunden werden. Insgesamt konnte für keinen der beiden S-States eine systematische somatotope Organisation in einem der untersuchten Areale gefunden werden. Demgegenüber konnten für beide Simulationsformen bewegungsspezifische Aktivierungsmuster in den prämotorischen und parietalen Arealen, sowie im Kleinhirn gefunden werden. Dabei erwiesen sich die neuronalen Repräsentationen der Aufgabe *Präzision* im BA6 und im PPC gegenüber den beiden anderen Aufgaben auf Single-Subject-Ebene als räumlich abgrenzbar. Zudem ging die Präzisionsaufgabe mit den größten Signal-Changes in den untersuchten Arealen einher. Im Folgenden werden diese Befunde zunächst bezüglich effektorspezifischer und bewegungsspezifischer Repräsentationen für beide Simulationsformen diskutiert. Im Anschluss daran werden anhand des Vergleichs beider S-States Rückschlüsse auf Prinzipien der Organisation von Bewegungsrepräsentationen gezogen. Schließlich werden Limitationen der vorliegenden Studie dargestellt, die bei der Interpretation der Ergebnisse zu berücksichtigen sind.

8.5.1 Repräsentationen der Bewegungsvorstellung und -beobachtung

In Zusammenhang mit der Bewegungsvorstellung konnten gegenüber der Ruhebedingung signifikante Aktivierungen in allen untersuchten Hirnarealen gefunden werden (BA4, BA6, IFG, PPC und Cerebellum) mit der Ausnahme des ipsilateralen BA45. Somit konnten die Ergebnisse von Experiment 1 bestätigt und um Anteile des Cerebellums (Vermis, Lobulus VI) erweitert werden, die dem von Héту et al. (2013) ermittelten Vorstellungsnetzwerk angehören. Zudem konnte die Beteiligung des BA4 an der Bewegungsvorstellung gezeigt werden, was nur in 18% der in die Metaanalyse von Héту et al. (2013) einbezogenen Studien gelang. Die Replikation dieses Befundes aus Experiment 1 bekräftigt die Annahme, dass das BA4 insbesondere in Zusammenhang mit der Vorstellung kinästhetischer Inhalte aktiviert wird (Lotze et al., 1999; Wolbers et al., 2003; vgl. Kap. 7.5.1). Diese wurden in beiden Experimenten dieser Arbeit instruiert, jedoch im Rahmen der Metaanalyse nicht

kontrolliert. Zudem wurden dort ausschließlich Ergebnisse von Whole-head-Analysen in die Auswertung einbezogen, während in dieser Arbeit vergleichsweise sensitivere ROI-Analysen verwendet wurden. Beide Erklärungsansätze können jedoch auf Basis der vorliegenden Daten nicht eindeutig belegt werden.

Für die Bewegungsbeobachtung konnten in Experiment 2 ebenso signifikante Aktivierungen in allen in die Analyse einbezogenen Hirnarealen gefunden werden, bis auf den medialen Anteil des vPMC. Somit konnte die Aktivierung des AON belegt werden (Caspers et al., 2010; Molenberghs et al., 2012). Zudem konnte wie bereits in Experiment 1 die Beteiligung des BA4 und darüber hinaus des Cerebellums an der Bewegungsbeobachtung bestätigt werden (Calvo-Merino et al., 2006; Clark et al., 2004; Fadiga & Fogassi, 1995; Montagna et al., 2005). Entgegen der Ergebnisse von Experiment 1 wurden in Experiment 2 sowohl im kontralateralen PMC, als auch bilateral im SMA signifikante Aktivierungen gefunden. Eine mögliche Erklärung für diese Unterschiede liegt in der Charakteristik der in die Untersuchung einbezogenen Bewegungsaufgaben. In Experiment 1 wurde lediglich die Bewegungsaufgabe *Rhythmus* untersucht, die weder objektbezogen, noch mit Anforderungen an die Bewegungspräzision verbunden war. Die in Experiment 2 zusätzlich untersuchten Bewegungsaufgaben *Kraft* und *Präzision* zeichneten sich beide durch die Einbeziehung eines Objekts aus. Mit der Beobachtung objektgerichteter Bewegungen wird insbesondere der PMC in Verbindung gebracht (Grosbras et al., 2012). Zudem konnte eine Mehraktivierung des SMA in Zusammenhang mit gesteigerten Präzisionsanforderungen gezeigt werden (Eskenazi et al., 2012). Dementsprechend liefern die Ergebnisse der Kontraste zur Ruhebedingung Hinweise darauf, dass die Beteiligung prämotorischer Areale an der Bewegungsbeobachtung in Zusammenhang mit der Bewegungscharakteristik steht. Eine ausführliche Diskussion bewegungsspezifischer Repräsentationen erfolgt in Kap. 8.5.3.

Zusammengenommen konnten hypothesenkonform für beide S-States Aktivierungen in motorischen und motorik-assozierten Arealen gezeigt werden, was mit der Nutzung gemeinsamer Bewegungsrepräsentationen begründet werden kann (Grèzes & Decety, 2001; Jeannerod, 2004; Kircher et al., 2013).

8.5.2 Effektorspezifität der Repräsentationen beider Simulation States

Die Effektorspezifität der Bewegungsrepräsentationen wurde für beide S-States mithilfe der von (Ehrsson et al., 2003) verwendeten Kontraste *Hand* > *Fuß* und *Fuß* > *Hand* überprüft.

Vorstellung

Hinsichtlich der Vorstellungsbedingungen konnten bewegungsübergreifend handspezifische Aktivierungen im BA4, im BA6 und im BA44, sowie in den Anteilen des PPC und im Cerebellum gezeigt werden. Demgegenüber wurden in keinem der untersuchten Areale signifikante fußspezifische Aktivierungsspitzen gefunden. Somit konnten die Ergebnisse von Experiment 1 und weiteren Studien, die für die Vorstellung repetitiver Extensions- und Flexionsbewegungen ohne Objektbezug somatotop organisierte Aktivierungsmuster in BA4 und BA6 zeigen konnten, nicht bestätigt werden (Ehrsson et al., 2003; Stippich et al., 2002). Eine Erklärung für diese Dominanz der Handbewegungen könnte darin liegen, dass es sich insbesondere bei der Aufgabe *Präzision* um eine komplexe Bewegung handelte, die zudem üblicherweise mit der Hand durchgeführt wird. Dementsprechend könnte für die Vorstellung der Hand- und Fußbewegung die gleiche Repräsentation genutzt worden sein, wie es beispielsweise in Verbindung mit dem Schreiben des eigenen Namens gezeigt werden konnte (Rijntjes, Dettmers, et al., 1999). Um den möglichen Einfluss einzelner Bewegungsaufgaben auf das Gesamtergebnis zur Effektorspezifität der Vorstellungsrepräsentationen zu überprüfen, wurden diese zusätzlich separat ausgewertet. Die Ergebnisse bestätigten den Befund der bewegungsübergreifenden Auswertung. Zwar unterschieden sich die verschiedenen Bewegungsaufgaben bezüglich der Anzahl und Verteilung signifikant aktivierter Areale, sie glichen sich jedoch darin, dass ausschließlich handspezifische und dementsprechend keine fußspezifischen signifikanten Aktivierungen gezeigt werden konnten. In diesem Zusammenhang verdeutlichen die ermittelten Überlappungen der aktivierten Voxel der jeweiligen Hand- und Fußbedingungen im Kontrast zur Ruhebedingung, dass die während der Bewegungsvorstellung mit dem Fuß aktivierten Voxel meist zu einem großen Anteil, in manchen Arealen sogar vollständig, innerhalb der Handareale lagen.

Eine ausgeprägte räumliche Nähe der Aktivierungsspitzen beider Effektoren wurde auch auf Single-Subject-Ebene deutlich. Demnach ist die Dominanz der Handbedingungen bei der Vorstellung mit einer im Vergleich zu den Fußbedingungen stärkeren Aktivierung erklärbar, was durch die Ergebnisse der Signal-Change-Analyse bestätigt werden konnte. Zusammengefasst konnten in Experiment 2 für die Vorstellungsbedingungen sowohl aufgabenübergreifend, als auch ausgabenspezifisch zwar handspezifische Aktivierungen gezeigt werden, jedoch keine systematische Somatotopie der Bewegungsrepräsentationen. Diese Befunde sind insbesondere hinsichtlich der Bewegungsaufgabe *Rhythmus* bemerkenswert, da diese exakt der in Experiment 1 verwendeten Aufgabe entsprach, die in ähnlicher Form in weiteren Studien verwendet wurde, in denen ebenfalls somatotop Aktivier-

rungsmuster im BA4 und im BA6 gezeigt werden konnten (Ehrsson et al., 2003; Stippich et al., 2002). Eine mögliche Erklärung für dieses unerwartete Ergebnis könnte in methodischen Unterschieden zwischen Experiment 2 und den genannten Studien liegen. Beispielsweise unterschieden sie sich hinsichtlich der Vorstellungsdauer pro Trial. Diese betrug 6.5 s in Experiment 2 und 20-30 s in den weiteren Studien und in Experiment 1. Möglicherweise war eine längere Dauer pro Trial nötig, um eine differenzierte Vorstellung des Effektors generieren zu können. Auf einen Zusammenhang zwischen der Dauer einer Vorstellung und deren Genauigkeit sowie die neuronale Aktivierung existieren vage Hinweise bezüglich der visuellen Vorstellung von Objekten (Dehghani, Najafi, & Kharazi, 2004). Eine weitere auf methodischen Unterschieden basierende Begründung der Ergebnisse bezieht sich auf die in den vergleichbaren Studien jeweils zusätzlich untersuchten Action States. Bei den Untersuchungen, die wie in Experiment 1 vorstellungsinduzierte somatotopische Repräsentationen zeigen konnten, führten die Versuchsteilnehmer die entsprechenden Bewegungen im Rahmen des Experiments auch real durch (Ehrsson et al., 2003; Stippich et al., 2002). Es konnte gezeigt werden, dass Bewegungen lebhafter vorgestellt werden konnten, wenn sie im Anschluss an deren reale Ausführung erfolgten (Williams, Cumming, & Edwards, 2011). In Abhängigkeit von der Lebendigkeit einer Bewegungsvorstellung konnte wiederum eine erhöhte Aktivierung im parieto-prämotorischen Netzwerk belegt werden (Lorey et al., 2011). Möglicherweise hatte die wiederholte Bewegungsausführung im Rahmen des Experiments detailliertere Vorstellungsinhalte und -repräsentationen zur Folge. Zwar beinhaltete die Trainingsphase von Experiment 2 die reale Ausführung aller Bewegungsaufgaben mit beiden Effektoren, der zeitliche Abstand zur Bewegungsvorstellung war jedoch vergleichsweise größer. Gegen beide Erklärungsansätze spricht, dass in Experiment 2 bezüglich der subjektiven Beurteilung der Vorstellungsgüte weder für das Training, noch für die Nachbefragung signifikante Effekte des vorgestellten Effektors auf das Rating gezeigt werden konnten. Dementsprechend erscheinen beide Erklärungen unwahrscheinlich, da sich eine zu kurze Vorstellungsdauer sowie das Fehlen einer exakten Bewegungsrepräsentation jeweils negativ auf die subjektive Vorstellungsgüte der Fuß- im Vergleich zur Handbewegung hätten auswirken müssen. Die unerwarteten Ergebnisse können somit nicht schlüssig mit methodischen Besonderheiten begründet werden. Einen alternativen Erklärungsansatz bietet das Modell einer hierarchischen Organisation verschiedener Aspekte motorischer Handlungen (Hamilton & Grafton, 2007) und wird in Kap. 8.5.4 diskutiert.

Beobachtung

Für die Beobachtungsbedingungen konnten aufgabenübergreifend weder im primär motorischen Kortex, noch in den prämotorischen Arealen effektorspezifische Aktivierungen gezeigt werden. Ebenso konnte für den PPC keine somatotopische Organisation belegt werden, da lediglich fußspezifische Aktivierungen im kontralateralen IPL gefunden wurden. Die Ergebnisse liefern ausschließlich Hinweise auf effektorspezifische Repräsentationen im Cerebellum, indem handspezifische Aktivierungsspitzen im Lobulus I-IV, sowie fußspezifische Aktivierungsspitzen im Lobulus X der kontralateralen Hemisphäre nachgewiesen werden konnten.

Die Ergebnisse verschiedener Experimente, die für die Beobachtung von objekt- und nicht objektbezogenen Bewegungen somatotop organisierte Aktivierungsmuster im BA6 fanden, konnten somit nicht bestätigt werden (Buccino et al., 2001; Grosbras et al., 2012; Jastorff et al., 2010; Wheaton et al., 2004). Ein Erklärungsansatz für den gleichen Befund in Experiment 1 lag in der allgemein gering ausgeprägten Aktivierung der prämotorischen Areale während der Beobachtungsbedingungen (siehe Kap. 7.5.1). Für Experiment 2 kann dies aufgrund der signifikanten Aktivierung aller prämotorischen Areale in Zusammenhang mit der Bewegungsbeobachtung ausgeschlossen werden.

Um den möglichen Einfluss der verschiedenen Bewegungen auf das Gesamtergebnis zu überprüfen, wurden auch für die Beobachtungsbedingungen alle Bewegungsaufgaben isoliert hinsichtlich somatotoper Repräsentationen untersucht. Die Ergebnisse bestätigten die bewegungsübergreifenden Befunde, indem im BA6 und im BA4 für keine Aufgabe hand- oder fußspezifische Aktivierungen gezeigt werden konnten. Die ermittelten Überlappungen der jeweiligen Hand- und Fußbewegungen im Kontrast zur Ruhebedingung zeigten, dass diese Ergebnisse insbesondere für die Bewegungsaufgaben *Präzision* und *Rhythmus* nicht mit einer allgemein gering ausgeprägten Aktivierung zusammenhängen. Vielmehr überlagerten sich die Repräsentationen der Hand- und Fußbewegungen räumlich, im kontralateralen vPMC waren die aktivierten Voxel sogar beinahe identisch. Diese räumlichen Ähnlichkeiten der Hand- und Fußrepräsentationen konnten ebenso für alle Bewegungsaufgaben anhand der individuellen Aktivierungsspitzen auf Single-Subject-Ebene gezeigt werden. Dementsprechend kann ebenso ausgeschlossen werden, dass eine bestimmte Bewegungsaufgabe das Gesamtergebnis negativ beeinflusst hat. Die Replikation der Ergebnisse von Experiment 1 bekräftigt somit das Argument, dass die von vergleichbaren Studien abweichenden Befunde methodisch bedingt waren. In den entsprechenden Untersuchungen wurden überwiegend Standbilder des gleichen Effektors als Kontrollbedingung verwendet oder

die Bewegungen der verschiedenen Effektoren unterschieden sich bezüglich ihrer Charakteristik (Aziz-Zadeh et al., 2006; Buccino et al., 2001; Wheaton et al., 2004). Demgegenüber basieren die Ergebnisse zur Effektorspezifität dieser Arbeit auf Kontrasten zur Beobachtung der gleichen Bewegung mit dem jeweils anderen Effektor (Ehrsson et al., 2003). Dieser Ansatz ist besser geeignet, da er es ermöglicht, effektorspezifische Anteile der Beobachtungsrepräsentation zu extrahieren, indem beide Bedingungen bezüglich der beobachteten Inhalte mit Ausnahme des bewegten Effektors identisch sind. Vor diesem Hintergrund kann auf Basis der Ergebnisse beider im Rahmen dieser Arbeit durchgeführten Experimente darauf geschlossen werden, dass der ausführende Effektor für die Beobachtungsrepräsentationen in den prämotorischen Arealen von geringer Bedeutung ist.

Bezüglich des PPC konnten die bewegungsübergreifenden Ergebnisse ebenso für die einzelnen Aufgaben bestätigt werden, indem sowohl für die Aufgabe *Präzision*, als auch für die Aufgabe *Rhythmus* fußspezifische, jedoch keine handspezifischen Aktivierungen im IPL gezeigt werden konnten. Gemäß der ermittelten Überlappung der jeweiligen Hand- und Fußbewegung im Kontrast zur Ruhebedingung lagen dabei für beide Bewegungsaufgaben die Handareale im IPL überwiegend innerhalb der Fußareale. Schließlich zeigten die Signal-Change-Ergebnisse für beide Bewegungsaufgaben stärkere Veränderungen in Zusammenhang mit den Fußbewegungen. Ähnliche Ergebnisse wurden von Jastorff et al. (2010) beschrieben, die ebenso kein somatotop organisiertes Aktivierungsmuster im PPC fanden, jedoch eine erhöhte Aktivierung in Zusammenhang mit Bewegungen des Fußes gegenüber denen der Hand und des Mundes. Eine mögliche Erklärung für diese Fußpräferenz könnte darin liegen, dass die Beobachtung von Bewegungen mit dem Fuß, die üblicherweise mit der Hand ausgeführt werden, eine größere Aufmerksamkeit erfordert, um auf deren Intention schließen zu können. Dieser Effekt konnte in Zusammenhang mit bedeutungslosen und unbekanntem Bewegungen gezeigt werden, die zu einer Mehraktivierung im IPL führten (Hétu et al., 2011).

Hinsichtlich des Cerebellums lagen bisher keine Hinweise auf somatotop organisierte Aktivierungsmuster in Zusammenhang mit der Bewegungsbeobachtung vor. Vergleicht man die in Experiment 2 ermittelten Lokalisationen hand- und fußspezifischer Repräsentationen mit der von Manni & Petrosini (2004) in Zusammenhang mit der Bewegungsausführung postulierten Topographie des Cerebellums (siehe Abb. 1) fällt auf, dass sie nicht in den gleichen, jedoch in jeweils benachbarten Anteilen des Cerebellums lagen. Um diesen Hinweis auf ähnliche effektorspezifische Repräsentationen beider Action States im Cerebellum gezielt zu untersuchen, wäre eine speziell auf das Kleinhirn ausgerichtete Normalisie-

rung und anschließende Auswertung notwendig gewesen, um die räumliche Präzision der Ergebnisse zu erhöhen (Diedrichsen, Balsters, Flavell, Cussans, & Ramnani, 2009; Diedrichsen, 2006). Da das Cerebellum nicht im Fokus dieser Arbeit lag, wurde auf diese Auswertung verzichtet. Die vorliegenden Ergebnisse können jedoch als Hinweise auf effektorspezifische Repräsentationen im Cerebellum gewertet werden, das in entsprechenden Untersuchungen zur Beobachtung bisher wenig berücksichtigt wurde. In zukünftigen Studien zu der vorliegenden Thematik sollte das Cerebellum demnach stärker berücksichtigt und innerhalb eines Designs mit der Bewegungsausführung untersucht werden.

Zusammenfassend konnten in Experiment 2 weder für die Bewegungsvorstellung, noch für die Bewegungsbeobachtung systematische effektorspezifische Repräsentationen nachgewiesen werden. Hinsichtlich der Vorstellung wurde eine deutliche Dominanz der Handbedingungen in fast allen untersuchten Arealen festgestellt. Für die Beobachtungsbedingungen konnten lediglich Hinweise auf eine Fußdominanz im IPL, sowie auf eine Somatotopie im Cerebellum gezeigt werden. Diese mithilfe vergleichsweise strenger Kontraste ermittelten Ergebnisse stellen effektorspezifische Beobachtungsrepräsentationen im primär motorischen Kortex und den prämotorischen Arealen in Frage.

8.5.3 Bewegungsspezifität der Repräsentationen beider Simulation States

Neben der neuronalen Repräsentation des Effektors während der Vorstellung und Beobachtung von Bewegungen lag der Fokus von Experiment 2 auf der Untersuchung bewegungsspezifischer Aktivierungsmuster beider S-States. Diese wurden ermittelt, indem jeweils eine Bewegungsaufgabe mit den beiden anderen Bewegungen kontrastiert wurde (bspw. *Vorstellung Kraft* > *Vorstellung Präzision* + *Vorstellung Rhythmus*).

Vorstellung

Die Ergebnisse der bewegungsspezifischen Kontraste für die Vorstellungsbedingungen zeigten für alle drei untersuchten Aufgaben individuelle Aktivierungsmuster. Hinsichtlich der Aufgabe *Kraft* waren die Aktivierungsgebiete jeweils bilateral im IPL und im Cerebellum lokalisiert. Die Vorstellung der Präzisionsbewegung ging mit Mehraktivierungen im ipsilateralen BA45, IPS und im IPL einher, während ebenso der SPL bilateral sowie das Cerebellum der kontralateralen Hemisphäre mehraktiviert waren. Für die Bewegung *Rhythmus* wurde lediglich im kontralateralen Cerebellum eine Mehraktivierung gefunden. Keine der Bewegungsaufgaben ging mit signifikanter Aktivierung im BA4 oder im BA6 einher. Da die räumliche Auflösung und Selektivität von Gruppenanalysen als geringer

eingestuft werden kann (Jastorff et al., 2012; Kolster et al., 2010), wurde zusätzlich eine Single-Subject-Analyse mit den gleichen Kontrasten durchgeführt. Entgegen der Gruppenergebnisse zeigten diese eine deutliche räumliche Trennung der untersuchten Bewegungsaufgaben in den prämotorischen Arealen beider Hemisphären. Insbesondere die individuellen Aktivierungsspitzen der Präzisionsaufgabe bildeten dabei räumlich abgrenzbare Cluster. Diesbezüglich waren die Ergebnisse für den PPC ähnlich, allerdings überlagerten sich die Bewegungen *Rhythmus* und *Kraft* hier vermehrt.

Bezüglich der Aufgabe *Kraft* konnten die Ergebnisse mehrerer Studien bestätigt werden, die die Beteiligung prämotorischer Areale und des Cerebellums in Zusammenhang mit der Vorstellung kraftspezifischer Inhalte zeigen konnten (do Nascimento et al., 2006; Olsson & Hedlund, 2012; Romero et al., 2000). Diesen Arealen wird ebenso eine wichtige Bedeutung bei der Kraftregulation im Rahmen der Bewegungsausführung zugesprochen (Dettmers et al., 1995; Spraker et al., 2012; van Duinen et al., 2008; Ward et al., 2008). Demnach können die Ergebnisse so interpretiert werden, dass die instruierte kinästhetische Vorstellung der generierten Kraft auf neuronaler Ebene repräsentiert wurde. In diesem Zusammenhang konnte für den PPC bisher keine wichtige Funktion nachgewiesen werden (van Duinen et al., 2008). Daher ist die Mehraktivierung des IPL während der Kraftaufgabe möglicherweise damit erklärbar, dass sie eine Objektinteraktion beinhaltet und einer simplen Greifbewegung ähnelt, für dessen Vorstellung die Beteiligung des IPL gezeigt werden konnte (Hétu et al., 2013).

Die Anzahl der spezifisch aktivierten Hirnareale war für die Vorstellung der Präzisionsaufgabe am größten. Zudem konnten im SPL und im IPL gegenüber den anderen Aufgaben deutlich größere Signal-Changes gefunden werden. Die Beteiligung des SPL und des Cerebellums spiegelte dabei möglicherweise die erhöhten Genauigkeitsanforderungen in Verbindung mit der Zeigaufgabe wieder, wie sie bereits von Lorey et al. (2010) gezeigt werden konnte. Zudem kann die Mehraktivierung im IPS und im Cerebellum damit begründet werden, dass die Komplexität gegenüber den beiden anderen Bewegungen am größten war (Kuhtz-Buschbeck et al., 2003). In der entsprechenden Studie, in der Fingertappingaufgaben mit simplen Extensions- und Flexionsbewegungen verglichen wurden, konnte ebenso die Beteiligung des dPMC an der Vorstellung komplexer Aufgaben gezeigt werden, für die es in Experiment 2 ebenfalls Hinweise auf Single-Subject-Ebene gab. Hinsichtlich der Bewegungsausführung spielen der IPS und der SPL für Reich- und Greifbewegungen, insbesondere bezüglich räumlicher Aspekte des Ziels, eine wichtige Rolle (Castiello, 2005; Connolly et al., 2003; Culham et al., 2003; Fabbri et al., 2010; Konen et al., 2013). Die

vorliegenden Ergebnisse zeigen, dass diese ebenso während der Vorstellung entsprechender Inhalte aktiviert sind, womit Ähnlichkeiten der Vorstellung zur Bewegungsausführung deutlich werden.

Spezifische Aktivierung für die Vorstellung der Bewegungsaufgabe *Rhythmus* konnte nur für das kontralaterale Cerebellum gezeigt werden. Eine Besonderheit dieser Aufgabe im Vergleich zu den beiden anderen lag darin, dass sie die Einzige war, die keine Interaktion mit einem Objekt beinhaltete. Héту et al. (2013) kontrastierten im Rahmen einer Metaanalyse die Aktivierungsmuster während der Vorstellung objektbezogener Bewegungen mit solchen, die kein Objekt beinhalteten. Ebenso wie in Experiment 2 konnten ausschließlich signifikante Ergebnisse für das Cerebellum gezeigt werden.

Zusammengenommen geben die Ergebnisse aus Experiment 2 deutliche Hinweise darauf, dass die Vorstellung verschiedener Bewegungsaufgaben zu spezifischen Aktivierungsmustern führte. Dabei spiegelte sich die Charakteristik der vorgestellten Bewegung in den Funktionen der aktivierten Hirnareale wider. Da sich die untersuchten Bewegungsaufgaben hinsichtlich mehrerer Aspekte voneinander unterschieden, kann diese Zuordnung jedoch nicht eindeutig mit den vorliegenden Daten begründet werden (siehe Kap. 8.5.5).

Beobachtung

Die Ergebnisse der bewegungsspezifischen Kontraste der Beobachtungsbedingungen zeigten ebenso individuelle Aktivierungsmuster für alle untersuchten Bewegungsaufgaben. Dabei konnten für die Aufgabe *Kraft* signifikante Aktivierungen im primär und prämotorischen Kortex (BA4p, dPMC) sowie im PPC (SPL, IPL) gefunden werden. Ebenso konnten für die Bewegung *Rhythmus* signifikante Aktivierungsspitzen im BA4, im dPMC und im IPL, sowie im Cerebellum gezeigt werden. Wie bereits für die Vorstellungsbedingungen beschrieben, ging auch die Beobachtung der Präzisionsbedingung mit einer, gegenüber beiden anderen Bewegungen, deutlich größeren Anzahl aktivierter Areale einher. In diesem Fall konnten in annähernd allen untersuchten Hirnarealen signifikante Aktivierungen gezeigt werden. Des Weiteren demonstrierten die Single-Subject-Ergebnisse eine deutliche räumliche Trennung der drei Bewegungsaufgaben im BA6, sowie spezifische Cluster für die Präzisionsaufgabe im PPC, während die Kraft- und Rhythmusaufgabe mit einer breiten Streuung in sich überlagernden Bereichen des PPC einhergingen.

Die signifikante Aktivierung des primär motorischen Kortex während der Kraftaufgabe kann als Bestätigung verschiedener Studien gewertet werden, in denen die Beteiligung des BA4 an der Beobachtung von Bewegungen mit gesteigerter Kraftproduktion nachgewiesen

wurde (Alaerts et al., 2012; Helm et al., 2015). Dabei ist zu berücksichtigen, dass in diesem Areal auch signifikante Aktivierungen für die weiteren Aufgaben gezeigt werden konnten, womit das Ergebnis nicht exklusiv auf diesen Aspekt der Bewegung zurückgeführt werden kann. Beispielsweise existieren Hinweise darauf, dass dort auch räumliche Inhalte der beobachteten Bewegung abgebildet werden (Alaerts, Swinnen, et al., 2009), was wiederum der Charakteristik der Präzisionsaufgabe entsprechen würde. Möglicherweise ist dieser Befund demnach dadurch bedingt, dass im BA4 verschiedene Aspekte der beobachteten Bewegung abgebildet werden.

Im Vergleich zwischen der Kraft- und Präzisionsaufgabe fällt auf, dass obwohl beide Aufgaben Ähnlichkeiten zu Reich- und Greifbewegungen aufweisen, die Kraftbedingung mit Aktivierung im dPMC und im SPL einherging, während die Beobachtung der Präzisionsaufgabe zusätzliche Aktivierung im vPMC und im IPS hervorrief. Eine mögliche Begründung dafür liefert eine Untersuchung zu visuell geleiteten Greifbewegungen, die eine gesteigerte Konnektivität zwischen dem dPMC und dem SPL in Verbindung mit dem Greifen größerer Objekte fand, während in Zusammenhang mit kleineren Zielobjekten eine gesteigerte Interaktion zwischen dem vPMC und dem IPS gezeigt wurde (Grol et al., 2007). Insbesondere dem IPS werden Repräsentationen der räumlichen Orientierung beobachteter Bewegungen zugeschrieben (Jastorff et al., 2010). Demnach können die Ergebnisse als Hinweis auf räumliche Zielrepräsentationen und damit verbundene Genauigkeitsanforderungen interpretiert werden. Neben dem vPMC und dem IPS war auch das SMA exklusiv während der Präzisionsbedingung signifikant mehraktiviert. Dessen Aktivierung konnte ebenso in Zusammenhang mit der Beobachtung von Zeigeaufgaben mit erhöhten Genauigkeitsanforderungen gezeigt werden (Eskenazi et al., 2012). Demnach konnte die Funktion des SMA bezüglich räumlicher Aspekte der Bewegungsausführung auch für die Beobachtung gezeigt werden (Cowper-Smith et al., 2010).

Zusammenfassend konnten für beide Simulation States bewegungsspezifische Aktivierungsmuster gezeigt werden. Dabei zeigte sich auf Gruppenebene, dass diese insbesondere im PPC sehr ausgeprägt waren, wodurch die Annahme einer eher funktionellen als effektorabhängigen Organisation des PPC bestätigt werden konnte (Heed et al., 2011; Jastorff et al., 2010). Darüber hinaus können die Single-Subject-Ergebnisse als Hinweis darauf interpretiert werden, dass die verschiedenen Bewegungstypen auch im BA6 zu Aktivierungen in spezifischen Neuronenclustern führten. Auf Gruppenebene konnte dieser Befund lediglich für die Bewegungsbeobachtung gezeigt werden.

8.5.4 Effektor- oder bewegungsspezifische Repräsentationen während der Handlungssimulation?

Die Ergebnisse von Experiment 2 zeigten handspezifische Aktivierungsgebiete in Zusammenhang mit der Vorstellung sowie fußspezifische Aktivierung während der Beobachtung und somit jeweils keine systematische Somatotopie. Diese konnte jedoch im Rahmen von Experiment 1 für die Vorstellung repetitiver Extensions- und Flexionsbewegungen der Hand und des Fußes im BA4 und im BA6 nachgewiesen werden. Hinsichtlich der verschiedenen Bewegungsaufgaben konnten für beide S-States spezifische Aktivierungsmuster gefunden werden. Zudem ähnelten sich die Ergebnisse beider S-States bezüglich der räumlichen Verteilung der individuellen bewegungsspezifischen Aktivierungspeaks im BA6 und PPC.

Die beschriebenen Befunde deuten darauf hin, dass während der Bewegungssimulation sowohl der Effektor, als auch die Bewegungsaufgabe und dessen Ziel verarbeitet und kodiert werden (Senna et al., 2014). Dementsprechend kann insbesondere für die prämotorischen Areale von einer Mischung aus effektorspezifischen und funktionell überlappenden Bewegungsrepräsentationen ausgegangen werden (Schubotz, Anwander, Knösche, von Cramon, & Tittgemeyer, 2010). Zwar existieren ebenso Hinweise auf effektorspezifische Repräsentationen im PPC (Buccino et al., 2001; Cunningham et al., 2013), gemäß der aktuellen Studienlage und der Ergebnisse beider Experimente dieser Arbeit werden in den entsprechenden Arealen aber vordergründig das Handlungsziel sowie räumliche Aspekte der Bewegung kodiert (Heed et al., 2011; Jastorff et al., 2010; Senna et al., 2014).

Vor diesem Hintergrund stellt sich die Frage, nach welchen Prinzipien die verschiedenen Repräsentationen im Rahmen der Simulationsprozesse genutzt werden. Nach Hamilton & Grafton (2007) können die verschiedenen Aspekte motorischer Handlungen in Hierarchieebenen eingeteilt werden. In aufsteigender Reihenfolge umfassen diese neben der Kinematik und dem Ziel auch die Intention sowie den Kontext einer Handlung. Dabei werden dem Kontext und der Intention in Zusammenhang mit der Beobachtung eine größere Bedeutung beigemessen, um auf das Ziel einer Handlung schließen zu können als der Kinematik, da verschiedene Bewegungen den gleichen Effekt erzielen können. Hinweise auf diese hierarchische Organisationsform liefern Studien, die zeigen konnten, dass Kinder bei der Imitation von beobachteten Bewegungen bevorzugt das Ziel der Handlung replizieren und nicht den Effektor, mit dem es erreicht wurde (Bekkering, Wohlschläger, & Gattis, 2000). Auf neuronaler Ebene konnte zudem gezeigt werden, dass bei der Beobachtung einer Handlung, bei der ein bestimmtes Ziel mit einem dafür gebräuchlichen Effektor erreicht wird

(bspw. Greifen mit der Hand), die Repräsentation des Handlungsziels genutzt wird. Passen jedoch das Ziel und der verwendete Effektor nicht zusammen (z.B. Greifen mit dem Fuß), werden sowohl die Repräsentation des Ziels, als auch die des Effektors genutzt (Senna et al., 2014). In ähnlicher Weise können die Ergebnisse von Rijntjes et al. (1999) interpretiert werden, die zeigen konnten, dass für die Ausführung von bedeutungsvollen und komplexen Schreibbewegungen, entsprechende Repräsentationen im Handareal des prämotorischen Kortex genutzt wurden, unabhängig vom verwendeten Effektor. Für bedeutungslose Zickzack-Bewegungen konnten hingegen effektorspezifische Aktivierungsmuster gezeigt werden. In allen genannten Beispielen wurden vorrangig Repräsentationen des Handlungsziels verwendet, die funktionell in der Region des Effektors lagen, der üblicherweise in diesem Zusammenhang verwendet wird. Lag keine spezifische Repräsentation des Ziels vor oder der verwendete Effektor und das Ziel waren inkongruent, wurde zusätzlich auf die Repräsentation des Effektors zurückgegriffen.

Die beschriebenen Studien zeigten vergleichbare Befunde für ausgeführte und beobachtete Bewegungen, ermöglichen jedoch keine Aussagen über den Einfluss des Action States auf die Nutzung bestimmter Repräsentationen. Diesbezüglich weisen die Ergebnisse einer Untersuchung von Bewegungen mit Objektgebrauch darauf hin, dass bei der Vorstellung vornehmlich die Handbewegung zur Verwendung eines Werkzeugs repräsentiert wird, während bei der Beobachtung vornehmlich das motorische Ziel repräsentiert wird, unabhängig von den notwendigen Bewegungen und deren Reihenfolge, um es zu erreichen (Cattaneo et al., 2009). Somit erscheint es in Zusammenhang mit der Beobachtung als funktioneller, die Handlung unabhängig vom Effektor zu kodieren (Senna et al., 2014). Während der Vorstellung ist der Effektor hingegen von größerer Bedeutung, da sich die generierten kinästhetischen Empfindungen explizit auf den ausführenden Effektor beziehen. Demnach werden zur Bewegungsvorstellung gegenüber der Beobachtung vermehrt effektorspezifische Repräsentationen genutzt, was auch im Rahmen von Experiment 1 gezeigt werden konnte. Die Ergebnisse von Experiment 2 können in die gleiche Richtung gedeutet werden, indem effektorspezifische Aktivierungen in vielen untersuchten Arealen gefunden werden konnten, wenn auch nur für die Handbewegungen. Demnach beeinflusst die Form der Handlungssimulation, welche Repräsentationen jeweils genutzt werden.

Der Einfluss des Kontextes einer Handlungssimulation könnte ebenso eine Erklärung dafür sein, dass die in Experiment 1 gezeigte somatotopische Anordnung der Vorstellungsrepräsentationen nicht in gleicher Ausprägung in Experiment 2 repliziert werden konnte. Während in der ersten Untersuchung für alle Bedingungen die gleiche Bewegung verwendet wurde,

beinhaltete das zweite Experiment verschiedene Bewegungsaufgaben, die jeweils unterschiedliche Handlungsziele implizierten. Entsprechend der Hierarchie wurde diesen im Kontext verschiedener Aufgaben möglicherweise eine höhere Bedeutung zugesprochen als den ausführenden Effektoren, und somit die höhergeordneten Zielrepräsentationen zur Simulation genutzt. Die einander ähnelnden Single-Subject Ergebnisse beider S-States deuten darauf hin, dass in diesem Fall die gleichen Repräsentationen verwendet wurden. In Experiment 1 unterschieden sich die Bewegungen jedoch nicht hinsichtlich ihres Handlungsziels. Dementsprechend wurden für die Bewegungsvorstellung effektorspezifische Repräsentationen genutzt, die in der Hierarchie auf der untersten Stufe angesiedelt sind. Dass diese Effekte nicht für die Beobachtung gezeigt werden konnten, ist wiederum mit den übergeordneten funktionellen Unterschieden zwischen beiden S-States begründbar, indem für die Beobachtung das Ziel der Handlung allgemein von größerer Bedeutung ist. Auf Basis der vorliegenden Daten kann der Einfluss des Kontextes nicht zweifelsfrei geklärt werden. Eine Möglichkeit, diesen zu überprüfen wäre es, das Experiment 2 inhaltlich zu wiederholen, jedoch die verschiedenen Bewegungsaufgaben isoliert an unterschiedlichen Tagen zu untersuchen. Auf diese Weise wäre sichergestellt, dass die gemessenen Aktivierungsmuster nicht direkt von den weiteren zu simulierenden Bewegungsaufgaben beeinflusst werden.

Insgesamt kann die Frage nach effektor- und bewegungsspezifischen Repräsentationen der Handlungssimulation nicht mit einem Entweder-oder beantwortet werden. Vielmehr deutet die Datenlage darauf hin, dass beide Aspekte auf neuronaler Ebene repräsentiert werden. Demnach sind Bewegungen in den prämotorischen Arealen in Abhängigkeit von ihren funktionellen Anforderungen repräsentiert, so dass einzelne Neuronenpopulationen nicht lediglich einen Effektor oder eine spezifische Bewegungsaufgabe kodieren (Schubotz et al., 2010). Eine solche variable Organisation würde erklären, dass sich Aktivierungsmuster zwischen den verschiedenen Action-States voneinander unterscheiden, da sie mit unterschiedlichen Anforderungen verbunden sind und somit möglicherweise auf unterschiedliche Repräsentationen zurückgreifen (Lorey et al., 2014). Weitere Einflussfaktoren könnten der Kontext und die Intention sein, die einer Simulation zugrunde liegen (Fernandino & Iacoboni, 2010; Hamilton & Grafton, 2007; Schubotz & von Cramon, 2003). Welche Repräsentation schließlich genutzt wird, kann neben der Form der Simulation auch davon abhängen, welche verschiedenen Variationen innerhalb eines Experiments untersucht werden, da sich diese wiederum gegenseitig beeinflussen könnten. Entsprechende Einflussfaktoren und Interaktionen sollten Gegenstand zukünftiger Untersuchungen sein, um spezifi-

schere Aussagen über die neuronale Organisation von Handlungsrepräsentationen zu ermöglichen.

8.5.5 Limitationen

Bei der Interpretation der vorliegenden Ergebnisse zur Bewegungsspezifität vorgestellter und beobachteter Bewegungen ist zu berücksichtigen, dass mit den Benennungen der Bewegungsaufgaben als *Rhythmus*, *Präzision* und *Kraft* nicht der Anspruch erhoben wurde, diesen Aspekt der Bewegung isoliert herauszustellen. Die verwendeten Aufgaben beinhalten weitere Unterschiede, wie beispielsweise ob einer Interaktion mit einem Objekt vorlag, es sich um eine repetitive Bewegung handelte oder eine bestimmte räumliche Sequenz wiedergegeben werden sollte. Zudem waren alle Bewegungsaufgaben mit verschiedenen Handlungszielen verbunden, wie beispielsweise der Komprimierung des Objekts, oder dem Zeigen auf ein definiertes Zielgebiet. Um beispielsweise Attribute wie Kraft und Präzision isoliert abzubilden wäre es nötig gewesen, diese jeweils mit gleichen Bewegungen, aber in unterschiedlichen Ausprägungen zu untersuchen (Alaerts et al., 2012; Lorey et al., 2010). Demnach war mit den gewählten Bewegungsaufgaben der Versuch verbunden, dass diese sich in mehrfacher Hinsicht voneinander unterschieden, um eine grundsätzliche Differenzierung der Repräsentationen verschiedener Bewegungen zu ermöglichen. Für diesen Zweck waren die Aufgaben geeignet. Allerdings waren die gewählten Aufgaben nicht dazu geeignet, die Bewegungscharakteristik und das jeweilige Handlungsziel getrennt voneinander zu betrachten. Im Fokus zukünftiger Untersuchungen sollte nun stehen, die Abbildung spezifischer Bewegungscharakteristiken und Handlungsziele isoliert, jedoch für beide S-States in einem Design zu überprüfen.

Eine weitere Limitation von Experiment 2 lag darin, dass Bewegungsausführungen zwar im Rahmen des Trainings, jedoch nicht der fMRT-Messung enthalten waren. Diese wären insbesondere zur Interpretation der Ergebnisse zur Effektorspezifität von Vorteil gewesen. Demnach hätten die Aktivierungsmuster während der Ausführung als Referenz verwendet werden können, ob die Stimulation hinsichtlich der Bewegungsaufgaben und methodischer Aspekte erfolgreich war. In diesem Zusammenhang sollte die Möglichkeit erwähnt werden, dass die Verwendung vergleichsweise kurzer Trials für die Vorstellungsbedingungen ungeeignet gewesen sein und eine Differenzierung der Vorstellungsinhalte erschwert haben könnte. Allerdings liefern die Ergebnisse der Ratings im Rahmen der Trainingsphase und Nachbefragung keine Anhaltspunkte für diese Vermutung.

Eine weitere Einschränkung bei der Bewertung der Ergebnisse aus Experiment 2 bezieht sich auf das Cerebellum. Da diese Hirnregion nicht im Fokus der vorliegenden Arbeit stand, wurde kein kleinhirnspezifisches Auswertungsverfahren angewendet. Jedoch wird zur exakten Lokalisation von Kleinhirnaktivierung die Verwendung von speziellen Templates empfohlen (Diedrichsen et al., 2009; Diedrichsen, 2006). Demnach muss eine Interpretation der exakten Lokalisation von Aktivierungsspitzen im Cerebellum unter diesem Vorbehalt erfolgen.

8.5.6 Fazit

Die Ergebnisse von Experiment 2 sollten Aufschluss darüber geben, ob die neuronalen Repräsentationen der Bewegungsvorstellung und -beobachtung effektorspezifisch oder bewegungsspezifisch organisiert sind bzw. ob sich beide S-States diesbezüglich voneinander unterscheiden. Aufgrund der Befunde von Experiment 1 und der aktuellen Studienlage wurde prognostiziert, dass beide S-States mit effektorspezifischen und bewegungsspezifischen Repräsentationen einhergehen würden. Jedoch konnten auch Unterschiede zwischen den S-States erwartet werden, da der Effektor für eine lebhaftere Vorstellung von größerer Bedeutung ist als für das Erkennen des Ziels einer Handlung im Rahmen der Beobachtung (siehe Kap. 7.5.3). Dies sollte sich in einer deutlicheren Somatotopie der Vorstellungsrepräsentationen widerspiegeln.

Die Ergebnisse der entsprechenden Kontraste konnten diese Prognose nicht zweifelsfrei bestätigen, da sie lediglich signifikante Ergebnisse für die Vorstellung von Handbewegungen zeigten, wenn auch im überwiegenden Teil der untersuchten Areale. Abgesehen vom Cerebellum konnte hingegen für die Beobachtung lediglich fußspezifische Aktivierung im IPL gezeigt werden, womit die Ergebnisse zumindest Hinweise auf eine stärker ausgeprägte Somatotopie der Vorstellungsrepräsentationen lieferten. Während sich die Ergebnisse beider S-States in dieser Hinsicht deutlich voneinander unterschieden, ähnelten sie sich bezüglich bewegungsspezifischer Repräsentationen, beispielsweise durch die Dominanz der Präzisionsaufgabe. Insbesondere die Darstellung der Single-Subject-Ergebnisse zeigte für beide S-States vergleichbare räumliche Anordnungen der bewegungsspezifischen Cluster individueller Aktivierungsspitzen. Demnach wurden Bewegungen mit gleicher Charakteristik und Zielsetzung während beider Simulationstypen in ähnlichen Neuronenpopulationen kodiert. Dies spricht dafür, dass für beide S-States die gleichen bewegungsspezifischen Repräsentationen genutzt wurden. Zusammengefasst deuten die Ergebnisse darauf hin, dass die motorischen Repräsentationen beider Simulationstypen vermehrt bewe-

gungsspezifische Anteile enthielten, wobei sie sich graduell voneinander unterschieden. Einen möglichen Erklärungsansatz für diese Ergebnisse bietet die Einteilung verschiedener Aspekte einer motorischen Handlung in Hierarchieebenen, bei der das Ziel und die Intention gegenüber der Kinematik und dem Effektor höhergeordnet sind (Hamilton & Grafton, 2007). Während diese für die Beobachtung mit deren Funktion zur Interpretation einer fremden Handlung erklärt werden kann, könnte bei der Vorstellung auch der situative Kontext, in dem eine Bewegung vorgestellt wird Einfluss auf die Repräsentation nehmen.

9 Fazit und Ausblick

Das Ziel der vorliegenden Arbeit war es zu untersuchen, welche Aspekte einer Bewegung im Rahmen der Handlungssimulation auf neuronaler Ebene repräsentiert werden und ob sich verschiedene Simulationstypen diesbezüglich voneinander unterscheiden. Im Fokus standen dabei der Effektor, mit dem eine Bewegung ausgeführt wird, sowie die entsprechende Charakteristik der Bewegungsaufgabe. Zu diesem Zweck wurden zwei Experimente durchgeführt, in denen sich die Versuchspersonen während einer fMRT-Messung verschiedene Bewegungsvariationen entweder vorstellen oder diese beobachten sollten. Dabei sollte zunächst überprüft werden, ob während der Bewegungsvorstellung und -beobachtung somatotop organisierte Repräsentationen gefunden werden können und welche Areale diese jeweils betreffen. Zudem sollten diese Ergebnisse mit denen einer realen Bewegungsausführung verglichen werden. Dementsprechend führten die Versuchspersonen in Experiment 1 einfache Extensions- und Flexionsbewegungen mit der Hand oder dem Fuß aus oder stellten sich deren Ausführung vor bzw. beobachteten diese. Zusätzlich wurden simultane Bewegungen beider Effektoren für alle Action States untersucht, um Informationen über das Verhältnis der entsprechenden Repräsentationen gegenüber den isolierten Bewegungen gewinnen zu können.

In Experiment 2 wurde neben der Effektorspezifität auch der Einfluss der Bewegungsaufgabe auf die neuronalen Repräsentationen während beider Simulationstypen untersucht. Dabei wurden drei verschiedene Bewegungsaufgaben in die Studie einbezogen, die sich hinsichtlich ihrer Charakteristik voneinander unterschieden. Die Unterschiede umfassten unter anderem die Genauigkeitsanforderungen, den Kräfteinsatz und den Objektbezug. Alle Bewegungsaufgaben sollten entweder ausgeführt mit der Hand oder dem Fuß vorgestellt bzw. beobachtet werden. Dieses Vorgehen ermöglichte es zu untersuchen, ob Bewegungen während beider S-States in Abhängigkeit vom ausführenden Effektor oder der Bewegungsaufgabe repräsentiert wurden. Zudem konnte auf diese Weise überprüft werden, ob Wechselwirkungen zwischen beiden Aspekten bestanden, beispielsweise indem effektorspezifische Repräsentationen nur in Verbindung mit bestimmten Bewegungsaufgaben gefunden wurden.

Die Ergebnisse beider Experimente unterschieden sich hinsichtlich der Effektorspezifität der Repräsentationen beider S-States. In Experiment 1 konnten für die Bewegungsvorstellung somatotop organisierte neuronale Repräsentationen im BA4 und im BA6 gefunden

werden, die sich mit denen der Bewegungsausführung überlagerten. Damit konnten die Befunde vergleichbarer Studien, in denen ebenso somatotope Aktivierungsmuster in Zusammenhang mit bedeutungslosen Extensions- und Flexionsbewegungen gezeigt werden konnten, repliziert werden (Ehrsson et al., 2003; Stippich et al., 2002). Hinsichtlich der Vorstellung verschiedener Bewegungsaufgaben im Rahmen des zweiten Experiments konnte dieses Ergebnis nicht repliziert werden. Hier wurden sowohl für die einzelnen Bewegungsaufgaben, als auch bewegungsübergreifend lediglich handspezifische Aktivierungen gefunden. Eine mögliche Erklärung für diese unterschiedlichen Befunde liegt darin, dass verschiedene Aspekte motorischer Handlungen einer Hierarchie unterliegen, bei der dem Ziel und der Intention einer Bewegung eine größere Bedeutung beigemessen wird als der Kinematik und dem ausführenden Effektor (Hamilton & Grafton, 2007). Dementsprechend könnten vor dem Hintergrund verschiedener Bewegungsaufgaben die jeweiligen Zielrepräsentationen bevorzugt zur Vorstellung genutzt worden sein. Unterschieden sich die Bedingungen nicht bezüglich des Ziels wie in Experiment 1, wurden demnach die niedriger geordneten Repräsentationen der Effektoren genutzt.

Demgegenüber wurden für die Bewegungsbeobachtung in keinem der Experimente systematisch organisierte effektorspezifische Repräsentationen gefunden. Damit konnten die Ergebnisse verschiedener Studien widerlegt werden, in denen somatotope Beobachtungsrepräsentationen gezeigt wurden (Buccino et al., 2001; Wheaton et al., 2004). Die Diskrepanz zwischen den Befunden kann auf methodische Unterschiede zurückgeführt werden. In den vorherigen Studien wurden die Aktivierungen während der Bewegungsbeobachtung eines Effektors und während der Betrachtung eines Standbildes des gleichen Effektors miteinander kontrastiert (Buccino et al., 2001; Wheaton et al., 2004). Zudem unterschieden sich die Bewegungen der verschiedenen Effektoren teilweise bezüglich ihrer Charakteristik. In beiden Experimenten dieser Arbeit waren die dargestellten Bewegungen bis auf den ausführenden Effektor identisch, wodurch die ermittelten Effekte alleine auf diesen Aspekt zurückgeführt werden können.

Die vorliegenden Ergebnisse deuten demnach darauf hin, dass der ausführende Effektor in Zusammenhang mit der Beobachtung von nachrangiger Bedeutung ist und vielmehr die Repräsentationen des Ziels oder der Intention einer beobachteten Bewegung genutzt werden (Hamilton & Grafton, 2007). Dementsprechend unterscheiden sich beide S-States hinsichtlich der verwendeten Repräsentationen voneinander. Diese Unterschiede zeigten sich auch bezüglich des Vergleichs zwischen den Aktivierungsmustern simultaner und isolierter Bewegungen einzelner Effektoren.

Neben den beschriebenen Unterschieden konnten in Zusammenhang mit bewegungsspezifischen Repräsentationen auch deutliche Gemeinsamkeiten beider S-States festgestellt werden. Demnach konnten für beide S-States spezifische Aktivierungsmuster für die verschiedenen Bewegungsaufgaben gefunden werden. Darüber hinaus ähnelten sie sich bezüglich der Dominanz der Präzisionsaufgabe, die jeweils mit signifikanten Aktivierungen in der größten Anzahl der untersuchten Areale einherging. Zudem lieferten insbesondere die Single-Subject-Ergebnisse Hinweise darauf, dass im BA6, aber auch im PPC in Verbindung mit den spezifischen Bewegungen während beider S-States ähnliche Neuronenpopulationen aktiviert waren. Dies deutet darauf hin, dass jeweils vergleichbare Bewegungsrepräsentationen genutzt wurden.

Die Unterschiede zwischen den beiden S-States können mit deren jeweiliger Funktion begründet werden. Während bei der Vorstellung internal eine möglichst lebhafteste Bewegungsempfindung generiert werden soll, dient die Bewegungsbeobachtung unter anderem der Imitation, aber auch dem Erkennen der Intention und des Ziels einer beobachteten Handlung. Demnach sind für die Bewegungsvorstellung kinematische Parameter ebenso von großer Bedeutung wie der Effektor um eine kinästhetische Empfindung simulieren zu können. Für Beobachtung spielt der Effektor hingegen nur eine untergeordnete Rolle, da mithilfe des Kontextes, in dem eine Bewegung ausgeführt wird, auf die Intention bzw. das Ziel der Bewegung geschlossen werden soll.

Neben den beschriebenen Erkenntnissen, die aus den Ergebnissen beider Experimente gewonnen werden konnten, wurden auch neue Fragen aufgeworfen, denen sich zukünftige Forschungsarbeiten widmen sollten. Beispielsweise konnten hinsichtlich des Vergleichs zwischen den Repräsentationen isolierter und simultaner Bewegungen verschiedener Effektoren, für alle untersuchten Action States unterschiedliche Ergebnisse gefunden werden. Die Ursache konnte auf Basis der vorliegenden Daten nicht zweifelsfrei geklärt werden. Um die Möglichkeit des Einflusses verschiedener Hemmungsprozesse zu untersuchen, sollten im Rahmen zukünftiger Studien zu dieser Thematik beispielsweise Konnektivitätsanalysen durchgeführt werden.

Des Weiteren können die unterschiedlichen Befunde beider Experimente zur Somatotopie der Vorstellungrepräsentationen als Hinweise darauf angesehen werden, dass der Kontext, in dem eine Bewegung vorgestellt wird, Auswirkungen auf die verwendeten Repräsentationen haben könnte. Aus testtheoretischer Sicht ist es von großer Bedeutung zu wissen, in welcher Form die zusätzliche Untersuchung weiterer Bewegungsaufgaben oder Action States die Ergebnisse beeinflussen kann. Um eine mögliche Interaktion zu untersuchen,

könnten beispielsweise verschiedene Bewegungsaufgaben an unterschiedlichen Tagen untersucht und die Ergebnisse mit einer Messung aller Bewegungen am gleichen Tag verglichen werden. Mithilfe der gleichen Strategie könnten auch die Wechselwirkungen zwischen den verschiedenen Action States untersucht werden.

Die Ergebnisse des zweiten Experiments liefern zudem Hinweise darauf, dass das Cerebellum im Rahmen der Simulationsprozesse sowohl effektorspezifische, als auch bewegungsspezifische Informationen kodiert. Um differenzierte Aussagen über die Funktionen bestimmter Anteile des Cerebellums bei der Handlungssimulation treffen und in Relation zu denen im Rahmen der Bewegungsausführung setzen zu können, sollten in weiteren Studien zu dieser Thematik entsprechende spezielle Auswertungsmethoden integriert werden.

Abschließend kann festgehalten werden, dass sowohl die Bewegungsbeobachtung als auch die Vorstellung von Bewegungen, neben Gemeinsamkeiten hinsichtlich der involvierten Areale, auch große Unterschiede bezüglich der Aktivierungsmuster aufweisen. Die Repräsentation des Effektors spielt für die Beobachtung eine untergeordnete Rolle, während im Rahmen der Vorstellung sowohl der Effektor als auch die Bewegungsaufgabe repräsentiert werden. Übertragen auf den Einsatz beider S-States in der Rehabilitation von Patienten mit neurologischen Erkrankungen wäre es sinnvoll zu überprüfen, ob sich die gezielte Auswahl von Vorstellungs- und Beobachtungsinhalten anhand dieser Prinzipien positiv auf den Rehabilitationserfolg auswirkt. In diesem Fall könnten die Therapieinhalte individuell an Patienten und deren Schädigung angepasst, und auf diese Weise der Einsatz der beiden S-States optimiert werden.

10 Literaturverzeichnis

- Abdollahi, R., Jastorff, J., & Orban, G. (2013). Common and segregated processing of observed actions in human SPL. *Cerebral Cortex*, *23*(11), 2734–2753.
- Alaerts, K., de Beukelaar, T. T., Swinnen, S. P., & Wenderoth, N. (2012). Observing how others lift light or heavy objects: time-dependent encoding of grip force in the primary motor cortex. *Psychological Research*, *76*(4), 503–513.
- Alaerts, K., Heremans, E., Swinnen, S. P., & Wenderoth, N. (2009). How are observed actions mapped to the observer's motor system? Influence of posture and perspective. *Neuropsychologia*, *47*(2), 415–422.
- Alaerts, K., Swinnen, S. P., & Wenderoth, N. (2009). Is the human primary motor cortex activated by muscular or direction-dependent features of observed movements? *Cortex*, *45*(10), 1148–1155.
- Andersen, R. A., & Buneo, C. A. (2002). Intentional maps in posterior parietal cortex. *Annual Review of Neuroscience*, *25*, 189–220.
- Annett, J. (1995). Motor imagery: Perception or action? *Neuropsychologia*, *33*(11), 1395–1417.
- Arimura, N., Nakayama, Y., Yamagata, T., Tanji, J., & Hoshi, E. (2011). A comparison of neuronal activity of globus pallidus and premotor cortex in retrieving a virtual action plan instructed by a visual object and in developing a physical motor plan. *Neuroscience Research*, *71*, e346.
- Avenanti, A., Bolognini, N., Maravita, A., & Aglioti, S. (2007). Somatic and motor components of action simulation. *Current Biology*, *17*, 2129–2135.
- Aziz-Zadeh, L., Wilson, S. M., Rizzolatti, G., & Iacoboni, M. (2006). Congruent embodied representations for visually presented actions and linguistic phrases describing actions. *Current Biology*, *16*(18), 1818–1823.
- Baldissera, F., Borroni, P., Cavallari, P., & Cerri, G. (2002). Excitability changes in human corticospinal projections to forearm muscles during voluntary movement of ipsilateral foot. *The Journal of Physiology*, *539*, 903–911.
- Ball, T., Schulze-Bonhage, A., Aertsen, A., & Mehring, C. (2009). Differential representation of arm movement direction in relation to cortical anatomy and function. *Journal of Neural Engineering*, *6*(1), 016006.
- Balser, N., Lorey, B., Pilgramm, S., Naumann, T., Kindermann, S., Stark, R., Zentgraf, K., Williams, A. M., & Munzert, J. (2014). The influence of expertise on brain activation of the action observation network during anticipation of tennis and volleyball serves. *Frontiers in Human Neuroscience*, *8*, 568.
- Balser, N., Lorey, B., Pilgramm, S., Stark, R., Bischoff, M., Zentgraf, K., Williams, A. M., & Munzert, J. (2014). Prediction of human actions: Expertise and task-related effects on neural activation of the action observation network. *Human Brain Mapping*, *35*(8), 4016–4034.
- Battaglia, F., Quartarone, A., Ghilardi, M. F., Dattola, R., Bagnato, S., Rizzo, V., Morgante, L., & Girlanda, P. (2006). Unilateral cerebellar stroke disrupts movement preparation and motor imagery. *Clinical Neurophysiology*, *117*(5), 1009–1016.

- Baumann, M. A., Fluet, M.-C., & Scherberger, H. (2009). Context-specific grasp movement representation in the macaque anterior intraparietal area. *The Journal of Neuroscience*, *29*(20), 6436–6448.
- Beisteiner, R., Windischberger, C., Lanzenberger, R., Edward, V., Cunnington, R., Erdler, M., Garts, A., Streibl, B., Moser, E., & Deecke, L. (2001). Finger somatotopy in human motor cortex. *NeuroImage*, *13*(6), 1016–1026.
- Bekkering, H., de Bruijn, E. R. A., Cuijpers, R. H., Newman-Norlund, R., Van Schie, H. T., & Meulenbroek, R. (2009). Joint action: neurocognitive mechanisms supporting human interaction. *Topics in Cognitive Science*, *1*(2), 340–352.
- Bekkering, H., Wohlschläger, A., & Gattis, M. (2000). Imitation of gestures in children is goal-directed. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *(53)*, 153–165.
- Belopolsky, A. V., Olivers, C. N. L., & Theeuwes, J. (2008). To point a finger: attentional and motor consequences of observing pointing movements. *Acta Psychologica*, *128*(1), 56–62.
- Beurze, S. M., de Lange, F. P., Toni, I., & Medendorp, W. P. (2009). Spatial and effector processing in the human parietofrontal network for reaches and saccades. *Journal of Neurophysiology*, *101*(6), 3053–3062.
- Binkofski, F., Amunts, K., Stephan, K. M., Posse, S., Schormann, T., Freund, H.-J., Zilles, K., & Seitz, R. J. (2000). Broca's region subserves imagery of motion: a combined cytoarchitectonic and fMRI study. *Human Brain Mapping*, *11*, 273–285.
- Blakemore, S. J., Frith, C. D., & Wolpert, D. M. (2001). The cerebellum is involved in predicting the sensory consequences of action. *Neuroreport*, *12*(9), 1879–1884.
- Borroni, P., Cerri, G., & Baldissera, F. (2004). Excitability changes in resting forearm muscles during voluntary foot movements depend on hand position: A neural substrate for hand-foot isodirectional coupling. *Brain Research*, *1022*, 117–125.
- Bortz, J., & Schuster, C. (2010). *Statistik für Human- und Sozialwissenschaftler* (7th ed.). Berlin Heidelberg: Springer-Verlag.
- Boulton, H., & Mitra, S. (2013). Body posture modulates imagined arm movements and responds to them. *Journal of Neurophysiology*, *110*(11), 2617–2626.
- Bourguignon, M., De Tiège, X., de Beeck, M. O., Van Bogaert, P., Goldman, S., Jousmäki, V., & Hari, R. (2012). Primary motor cortex and cerebellum are coupled with the kinematics of observed hand movements. *NeuroImage*, *66*, 500–507.
- Buccino, G., Binkofski, F., Fink, G. R., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., Seitz, R.J., Zilles, K., Rizzolatti, G., & Freund, H.-J. (2001). Action observation activates premotor and parietal areas in a somatotopic manner: an fMRI study. *European Journal of Neuroscience*, *13*(2), 400–404.
- Buccino, G., Gatti, R., Giusti, M., Negrotti, A., Rossi, A., Calzetti, S., & Cappa, S. (2011). Action Observation Treatment Improves Autonomy in Daily Activities in Parkinson's Disease Patients: Results from a Pilot Study. *Movement Disorders*, *26*(10), 1963–1964.
- Buneo, C. A., & Andersen, R. A. (2006). The posterior parietal cortex: sensorimotor interface for the planning and online control of visually guided movements. *Neuropsychologia*, *44*(13), 2594–2606.
- Burianová, H., Marstaller, L., & Sowman, P. (2013). Multimodal functional imaging of motor imagery using a novel paradigm. *NeuroImage*, *71*, 50–58.

- Calvo-Merino, B., Glaser, D. E., Grèzes, J., Passingham, R. E., & Haggard, P. (2005). Action observation and acquired motor skills: an fMRI study with expert dancers. *Cerebral Cortex*, *15*(8), 1243–1249.
- Calvo-Merino, B., Grèzes, J., Glaser, D. E., Passingham, R. E., & Haggard, P. (2006). Seeing or doing? Influence of visual and motor familiarity in action observation. *Current Biology*, *16*(19), 1905–1910.
- Caminiti, R., Johnson, P., & Urbano, A. (1990). Making arm movements within different parts of space: dynamic aspects in the primate motor cortex. *The Journal of Neuroscience*, *10*(7), 2039–2058.
- Campione, G. C., & Gentilucci, M. (2011). Is the observation of the human kinematics sufficient to activate automatic imitation of transitive actions? *Behavioural Brain Research*, *225*(1), 201–208.
- Casile, A., Caggiano, V., & Ferrari, P. F. (2011). The mirror neuron system: a fresh view. *The Neuroscientist*, *17*(5), 524–538.
- Caspers, S., Zilles, K., Laird, A. R., & Eickhoff, S. B. (2010). ALE meta-analysis of action observation and imitation in the human brain. *NeuroImage*, *50*(3), 1148–1167.
- Castiello, U. (2005). The neuroscience of grasping. *Nature Reviews Neuroscience*, *6*(9), 726–736.
- Cattaneo, L. (2010). Tuning of ventral premotor cortex neurons to distinct observed grasp types: a TMS-priming study. *Experimental Brain Research*, *207*(3-4), 165–172.
- Cattaneo, L., Caruana, F., Jezzini, A., & Rizzolatti, G. (2009). Representation of goal and movements without overt motor behavior in the human motor cortex: a transcranial magnetic stimulation study. *The Journal of Neuroscience*, *29*(36), 11134–11138.
- Cauda, F., Giuliano, G., Federico, D., Sergio, D., & Katiuscia, S. (2011). Discovering the somatotopic organization of the motor areas of the medial wall using low-frequency BOLD fluctuations. *Human Brain Mapping*, *32*(10), 1566–1579.
- Cavallo, A., Bucchioni, G., Castiello, U., & Becchio, C. (2013). Goal or movement? Action representation within the primary motor cortex. *The European Journal of Neuroscience*, *38*(10), 3507–3512.
- Cerritelli, B., Maruff, P., Wilson, P., & Currie, J. (2000). The effect of an external load on the force and timing components of mentally represented actions. *Behavioural Brain Research*, *108*(1), 91–96.
- Chainay, H., Krainik, A., Tanguy, M., Gerardin, E., Le Bihan, D., & Lehericy, S. (2004). Foot, face and hand representation in the human supplementary motor area. *Neuroreport*, *15*(5), 765–769.
- Chang, S. W. C., Dickinson, A. R., & Snyder, L. H. (2008). Limb-specific representation for reaching in the posterior parietal cortex. *The Journal of Neuroscience*, *28*(24), 6128–6140.
- Chouinard, P. A., Leonard, G., & Paus, T. (2005). Role of the primary motor and dorsal premotor cortices in the anticipation of forces during object lifting. *The Journal of Neuroscience*, *25*(9), 2277–2284.
- Clark, S., Tremblay, F., & Ste-Marie, D. (2004). Differential modulation of corticospinal excitability during observation, mental imagery and imitation of hand actions. *Neuropsychologia*, *42*(1), 105–112.

- Connolly, J. D., Andersen, R. A., & Goodale, M. A. (2003). FMRI evidence for a “parietal reach region” in the human brain. *Experimental Brain Research*, *153*(2), 140–145.
- Courtine, G., Papaxanthis, C., Gentili, R., & Pozzo, T. (2004). Gait-dependent motor memory facilitation in covert movement execution. *Cognitive Brain Research*, *22*(1), 67–75.
- Cowper-Smith, C. D., Lau, E. Y. Y., Helmick, C. A., Eskes, G. A., & Westwood, D. A. (2010). Neural coding of movement direction in the healthy human brain. *PLoS One*, *5*(10), e13330.
- Cross, E. S., Kraemer, D. J. M., Hamilton, A. F. D. C., Kelley, W. M., & Grafton, S. T. (2009). Sensitivity of the action observation network to physical and observational learning. *Cerebral Cortex*, *19*(2), 315–326.
- Culham, J. C., Danckert, S. L., DeSouza, J. F. X., Gati, J. S., Menon, R. S., & Goodale, M. A. (2003). Visually guided grasping produces fMRI activation in dorsal but not ventral stream brain areas. *Experimental Brain Research*, *153*(2), 180–189.
- Culham, J. C., & Valyear, K. F. (2006). Human parietal cortex in action. *Current Opinion in Neurobiology*, *16*(2), 205–212.
- Cunningham, D. A., Machado, A., Yue, G. H., Carey, J. R., & Plow, E. B. (2013). Functional somatotopy revealed across multiple cortical regions using a model of complex motor task. *Brain Research*, *1531*, 25–36.
- Debaere, F., Swinnen, S. P., Béatse, E., Snaert, S., Van Hecke, P., & Duysens, J. (2001). Brain areas involved in interlimb coordination: a distributed network. *NeuroImage*, *14*(5), 947–958.
- Decety, J., Jeannerod, M., Durozard, D., & Bavarel, G. (1993). Central activation of autonomic effectors during mental simulation of motor actions in man. *The Journal of Physiology*, *461*, 549–563.
- Decety, J., Jeannerod, M., Germain, M., & Pastene, J. (1991). Vegetative response during imagined movement is proportional to mental effort. *Behavioural Brain Research*, *42*(1), 1–5.
- Decety, J., Jeannerod, M., & Prablanc, C. (1989). The timing of mentally represented actions. *Behavioural Brain Research*, *34*(1-2), 35–42.
- Decety, J., Perani, D., Jeannerod, M., Bettinardi, V., Tadary, B., Woods, R., Mazziotta, J. C., & Fazio, F. (1994). Mapping motor representations with positron emission tomography. *Nature*, *371*, 600–602.
- Decety, J., Ryding, E., Stenberg, G., & Ingvar, D. (1990). The cerebellum participates in mental activity: tomographic measurements of regional cerebral blood flow. *Brain Research*, *535*, 313–317.
- Dechent, P., & Frahm, J. (2003). Functional somatotopy of finger representations in human primary motor cortex. *Human Brain Mapping*, *18*(4), 272–283.
- Dechent, P., Merboldt, K.-D., & Frahm, J. (2004). Is the human primary motor cortex involved in motor imagery? *Cognitive Brain Research*, *19*(2), 138–144.
- Dehghani, N., Najafi, A. H., & Kharazi, H. H. (2004). Effect of mental imagery duration on functional brain mapping: An fMRI study. *Brain and Cognition*, *54*(2), 166–168.
- Demougeot, L., & Papaxanthis, C. (2011). Muscle fatigue affects mental simulation of action. *The Journal of Neuroscience*, *31*(29), 10712–10720.

- Dettmers, C., Fink, G., & Lemon, R. (1995). Relation between cerebral activity and force in the motor areas of the human brain. *Journal of Neurophysiology*, 74(2), 802–815.
- Di Dio, C., Di Cesare, G., Higuchi, S., Roberts, N., Vogt, S., & Rizzolatti, G. (2013). The neural correlates of velocity processing during the observation of a biological effector in the parietal and premotor cortex. *NeuroImage*, 64, 425–436.
- Diedrichsen, J. (2006). A spatially unbiased atlas template of the human cerebellum. *NeuroImage*, 33(1), 127–138.
- Diedrichsen, J., Balsters, J. H., Flavell, J., Cussans, E., & Ramnani, N. (2009). A probabilistic MR atlas of the human cerebellum. *NeuroImage*, 46(1), 39–46.
- Dinstein, I., Gardner, J. L., Jazayeri, M., & Heeger, D. J. (2008). Executed and observed movements have different distributed representations in human aIPS. *The Journal of Neuroscience*, 28(44), 11231–11239.
- Dinstein, I., Hasson, U., Rubin, N., & Heeger, D. J. (2007). Brain areas selective for both observed and executed movements. *Journal of Neurophysiology*, 98(3), 1415–1427.
- Do Nascimento, O. F., Nielsen, K. D., & Voigt, M. (2006). Movement-related parameters modulate cortical activity during imaginary isometric plantar-flexions. *Experimental Brain Research*, 171(1), 78–90.
- Duerden, E. G., Finnis, K. W., Peters, T. M., & Sadikot, A. F. (2011). Three-dimensional somatotopic organization and probabilistic mapping of motor responses from the human internal capsule. *Journal of Neurosurgery*, 114(6), 1706–1714.
- Dum, R., & Strick, P. (1991). The origin of corticospinal projections from the premotor areas in the frontal lobe. *The Journal of Neuroscience*, 11(3), 667–689.
- Dunsky, A., Dickstein, R., Marcovitz, E., Levy, S., Deutsch, J. E., & Deutsch, J. (2008). Home-based motor imagery training for gait rehabilitation of people with chronic poststroke hemiparesis. *Archives of Physical Medicine and Rehabilitation*, 89(8), 1580–1588.
- Dushanova, J., & Donoghue, J. (2010). Neurons in primary motor cortex engaged during action observation. *The European Journal of Neuroscience*, 31(2), 386–398.
- Ebner, T. J. (1998). A role for the cerebellum in the control of limb movement velocity. *Current Opinion in Neurobiology*, 8(6), 762–769.
- Ehrsson, H. H., Geyer, S., & Naito, E. (2003). Imagery of voluntary movement of fingers, toes, and tongue activates corresponding body-part-specific motor representations. *Journal of Neurophysiology*, 90(5), 3304–3316.
- Eickhoff, S. B., Stephan, K. E., Mohlberg, H., Grefkes, C., Fink, G. R., Amunts, K., & Zilles, K. (2005). A new SPM toolbox for combining probabilistic cytoarchitectonic maps and functional imaging data. *NeuroImage*, 25(4), 1325–1335.
- Eisenberg, M., Shmuelof, L., Vaadia, E., & Zohary, E. (2010). Functional organization of human motor cortex: directional selectivity for movement. *The Journal of Neuroscience*, 30(26), 8897–8905.
- Elias, L. J., Bryden, M. P., & Bulman-Fleming, M. B. (1998). Footedness is a better predictor than is handedness of emotional lateralization. *Neuropsychologia*, 36(1), 37–43.

- Ertelt, D., Small, S., Solodkin, A., Dettmers, C., McNamara, A., Binkofski, F., & Buccino, G. (2007). Action observation has a positive impact on rehabilitation of motor deficits after stroke. *NeuroImage*, *36 Suppl 2*, T164–173.
- Eskenazi, T., Rotshtein, P., Grosjean, M., & Knoblich, G. (2012). The neural correlates of Fitts's law in action observation : An fMRI study. *Social Neuroscience*, *7*(1), 30–41.
- Fabbri, S., Caramazza, A., & Lingnau, A. (2010). Tuning curves for movement direction in the human visuomotor system. *The Journal of Neuroscience*, *30*(40), 13488–13498.
- Fadiga, L., & Fogassi, L. (1995). Motor facilitation during action observation: a magnetic stimulation study. *Journal of Neurophysiology*, *73*, 2608–2611.
- Farah, M. (1984). The neurological basis of mental imagery: A componential analysis. *Cognition*, *18*, 245–272.
- Fernandino, L., & Iacoboni, M. (2010). Are cortical motor maps based on body parts or coordinated actions? Implications for embodied semantics. *Brain and Language*, *112*(1), 44–53.
- Fiehler, K., Bannert, M. M., Bischoff, M., Blecker, C., Stark, R., Vaitl, D., Franz, V. H., & Rösler, F. (2011). Working memory maintenance of grasp-target information in the human posterior parietal cortex. *NeuroImage*, *54*(3), 2401–2411.
- Filimon, F. (2010). Human cortical control of hand movements: parietofrontal networks for reaching, grasping, and pointing. *The Neuroscientist*, *16*(4), 388–407.
- Filimon, F., Nelson, J. D., Hagler, D. J., & Sereno, M. I. (2007). Human cortical representations for reaching: Mirror neurons for execution, observation, and imagery. *NeuroImage*, *37*(4), 1315–1328.
- Fleming, M. K., Stinear, C. M., & Byblow, W. D. (2010). Bilateral parietal cortex function during motor imagery. *Experimental Brain Research*, *201*(3), 499–508.
- Fogassi, L., Ferrari, P. F., Gesierich, B., Rozzi, S., Chersi, F., & Rizzolatti, G. (2005). Parietal lobe: from action organization to intention understanding. *Science*, *308*(5722), 662–667.
- Freiwald, J., Baumgart, C., & Konrad, P. (2007). *Einführung in die Elektromyographie*. Balingen: Spitta Verlag.
- Fried, I., Katz, A., McCarthy, G., Sass, K., Williamson, W., Spencer, S., & Spencer, D. (1991). Functional organization of human supplementary motor cortex studied by electrical stimulation. *The Journal of Neuroscience*, *11*(11), 3656–3666.
- Friston, K. J., Holmes, A. P., & Worsley, K. J. (1999). How many subjects constitute a study? *NeuroImage*, *10*(1), 1–5.
- Fu, Y., Xu, B., Li, Y., Wang, Y., Yu, Z., & Li, H. (2014). Single-trial decoding of imagined grip force parameters involving the right or left hand based on movement-related cortical potentials. *Chinese Science Bulletin*, *59*(16), 1907–1916.
- Gallese, V., Fadiga, L., Fogassi, L., & Rizzolatti, G. (1996). Action recognition in the premotor cortex. *Brain*, *119*, 593–609.
- Gallese, V., & Sinigaglia, C. (2011). What is so special about embodied simulation? *Trends in Cognitive Sciences*, 1–8.

- Gallivan, J. P., McLean, D. A., Flanagan, J. R., & Culham, J. C. (2013). Where one hand meets the other: limb-specific and action-dependent movement plans decoded from preparatory signals in single human frontoparietal brain areas. *The Journal of Neuroscience*, *33*(5), 1991–2008.
- Gallivan, J. P., McLean, D. A., Smith, F. W., & Culham, J. C. (2011). Decoding effector-dependent and effector-independent movement intentions from human parieto-frontal brain activity. *The Journal of Neuroscience*, *31*(47), 17149–17168.
- Gao, Q., Duan, X., & Chen, H. (2011). Evaluation of effective connectivity of motor areas during motor imagery and execution using conditional Granger causality. *NeuroImage*, *54*(2), 1280–1288.
- Gatti, R., Tettamanti, A., Gough, P. M., Riboldi, E., Marinoni, L., & Buccino, G. (2013). Action observation versus motor imagery in learning a complex motor task: a short review of literature and a kinematics study. *Neuroscience Letters*, *540*, 37–42.
- Gazzola, V., & Keysers, C. (2009). The observation and execution of actions share motor and somatosensory voxels in all tested subjects: single-subject analyses of unsmoothed fMRI data. *Cerebral Cortex*, *19*(6), 1239–1255.
- Gemba, H., Matsuura-Nakao, K., & Matsuzaki, R. (2004). Preparative activities in posterior parietal cortex for self-paced movement in monkeys. *Neuroscience Letters*, *357*(1), 68–72.
- Gentili, R., Cahouet, V., Ballay, Y., & Papaxanthis, C. (2004). Inertial properties of the arm are accurately predicted during motor imagery. *Behavioural Brain Research*, *155*(2), 231–239.
- Georgopoulos, A. P., Kalaska, J. F., Caminiti, R., & Massey, J. T. (1982). On the relations between the direction of two-dimensional arm movements and cell discharge in primate motor cortex. *The Journal of Neuroscience*, *2*(11), 1527–1537.
- Gerardin, E., Sirigu, A., Lehericy, S., Poline, J. B., Gaymard, B., Marsault, C., Agid, Y., & Le Bihan, D. (2000). Partially overlapping neural networks for real and imagined hand movements. *Cerebral Cortex*, *10*(11), 1093–1104.
- Geyer, S., Ledberg, A., Schleicher, A., Kinomura, S., Schormann, T., Bürgel, U., Klingberg, T., Larsson, J., Zilles, K., & Roland, P. E. (1996). Two different areas within the primary motor cortex of man. *Nature*, *382*, 805–807.
- Gläscher, J. (2009). Visualization of group inference data in functional neuroimaging. *Neuroinformatics*, *7*(1), 73–82.
- Glover, S., Wall, M. B., & Smith, A. T. (2012). Distinct cortical networks support the planning and online control of reaching-to-grasp in humans. *The European Journal of Neuroscience*, *35*(6), 909–915.
- Gomez, J. E., Fu, Q., Flament, D., & Ebner, T. J. (2000). Representation of accuracy in the dorsal premotor cortex. *The European Journal of Neuroscience*, *12*(10), 3748–3760.
- González, B., Rodríguez, M., Ramirez, C., & Sabaté, M. (2005). Disturbance of motor imagery after cerebellar stroke. *Behavioral Neuroscience*, *119*(2), 622–626.
- Grafton, S., Arbib, M., Fadiga, L., & Rizzolatti, G. (1996). Localization of grasp representations in humans by positron emission tomography. 2 Observation compared with imagination. *Experimental Brain Research*, *112*, 103–111.

- Grafton, S. T., Fagg, A. H., & Arbib, M. A. (1998). Dorsal premotor cortex and conditional movement selection: A PET functional mapping study. *Journal of Neurophysiology*, *79*(2), 1092–1097.
- Grafton, S. T., Hazeltine, E., & Ivry, R. B. (1998). Abstract and Effector-Specific Representations of Motor Sequences Identified with PET. *The Journal of Neuroscience*, *18*(22), 9420–9428.
- Grafton, S. T., Woods, R. P., Mazziotta, J. C., & Phelps, M. E. (1991). Somatotopic mapping of the primary motor cortex in humans: activation studies with cerebral blood flow and positron emission tomography. *Journal of Neurophysiology*, *66*(3), 735–743.
- Grafton, S. T., Woods, R., & Mazziotta, J. (1993). Within-arm somatotopy in human motor areas determined by positron emission tomography imaging of cerebral blood flow. *Experimental Brain Research*, *95*, 172–176.
- Graziano, M. S. A., & Aflalo, T. N. (2007). Mapping behavioral repertoire onto the cortex. *Neuron*, *56*(2), 239–251.
- Graziano, M. S. A. (2008). *The Intelligent Movement Machine* (1st ed.). Oxford University Press.
- Graziano, M. S. A., Hu, X. T., & Gross, C. G. (1997). Visuospatial properties of ventral premotor cortex. *Journal of Neurophysiology*, *77*(5), 2268–2292.
- Graziano, M. S. A., Taylor, C., & Moore, T. (2002). Complex movements evoked by microstimulation of precentral cortex. *Neuron*, *34*, 841–851.
- Grèzes, J., & Decety, J. (2001). Functional anatomy of execution, mental simulation, observation, and verb generation of actions: a meta-analysis. *Human Brain Mapping*, *12*(1), 1–19.
- Grodd, W., Hülsmann, E., Lotze, M., Wildgruber, D., & Erb, M. (2001). Sensorimotor mapping of the human cerebellum: fMRI evidence of somatotopic organization. *Human Brain Mapping*, *13*(2), 55–73.
- Grol, M. J., Majdandzić, J., Stephan, K. E., Verhagen, L., Dijkerman, H. C., Bekkering, H., Verstraten, F. A., & Toni, I. (2007). Parieto-frontal connectivity during visually guided grasping. *The Journal of Neuroscience*, *27*(44), 11877–11887.
- Grosbras, M.-H., Beaton, S., & Eickhoff, S. B. (2012). Brain regions involved in human movement perception: a quantitative voxel-based meta-analysis. *Human Brain Mapping*, *33*(2), 431–454.
- Gu, Y., do Nascimento, O. F., Lucas, M.-F., & Farina, D. (2009). Identification of task parameters from movement-related cortical potentials. *Medical & Biological Engineering & Computing*, *47*(12), 1257–1264.
- Gu, Y., Dremstrup, K., & Farina, D. (2009). Single-trial discrimination of type and speed of wrist movements from EEG recordings. *Clinical Neurophysiology*, *120*(8), 1596–1600.
- Gueugneau, N., Bove, M., & Avanzino, L. (2013). Interhemispheric Inhibition during Mental Actions of Different Complexity. *PloS One*, *8*(2), 1–8.
- Guillot, A., Collet, C., Nguyen, V. A., Malouin, F., Richards, C., & Doyon, J. (2008). Functional neuroanatomical networks associated with expertise in motor imagery. *NeuroImage*, *41*(4), 1471–1483.

- Guillot, A., Collet, C., Nguyen, V. A., Malouin, F., Richards, C., & Doyon, J. (2009). Brain activity during visual versus kinesthetic imagery: an fMRI study. *Human Brain Mapping, 30*(7), 2157–2172.
- Guillot, A., Di Rienzo, F., Macintyre, T., Moran, A., & Collet, C. (2012). Imagining is Not Doing but Involves Specific Motor Commands: A Review of Experimental Data Related to Motor Inhibition. *Frontiers in Human Neuroscience, 6*, 247.
- Guillot, A., Tolleran, C., & Collet, C. (2010). Does motor imagery enhance stretching and flexibility? *Journal of Sports Science, 3*, 291–298.
- Hall, C., & Martin, K. (1997). Measuring movement imagery abilities: A revision of the movement imagery questionnaire. *Journal of Mental Imagery, 21*, 143–154.
- Hamilton, A., & Grafton, S. (2007). The motor hierarchy: from kinematics to goals and intentions. In Y. Rosetti, M. Kawato, & P. Haggard (Eds.), *Attention and performance XXII*. Oxford University Press.
- Hanakawa, T., Dimyan, M. A., & Hallett, M. (2008). Motor planning, imagery, and execution in the distributed motor network: a time-course study with functional MRI. *Cerebral Cortex, 18*(12), 2775–2788.
- Hanakawa, T., Immisch, I., Toma, K., Dimyan, M. A., Van Gelderen, P., & Hallett, M. (2003). Functional properties of brain areas associated with motor execution and imagery. *Journal of Neurophysiology, 89*(2), 989–1002.
- Hardwick, R. M., Rottschy, C., Miall, R. C., & Eickhoff, S. B. (2013). A quantitative meta-analysis and review of motor learning in the human brain. *NeuroImage, 67*, 283–297.
- Hardy, L., & Callow, N. (1999). Efficacy of external and internal visual imagery perspectives for the enhancement of performance on tasks in which form is important. *Journal of Sport & Exercise Psychology, 21*, 95–112.
- Hartwigsen, G., Bestmann, S., Ward, N. S., Woerbel, S., Mastroeni, C., Granert, O., & Siebner, H. R. (2012). Left dorsal premotor cortex and supramarginal gyrus complement each other during rapid action reprogramming. *The Journal of Neuroscience, 32*(46), 16162–16171.
- Hasan, A., Galea, J. M., Casula, E. P., Falkai, P., Bestmann, S., & Rothwell, J. C. (2013). Muscle and timing-specific functional connectivity between the dorsolateral prefrontal cortex and the primary motor cortex. *Journal of Cognitive Neuroscience, 25*, 558–570.
- Hashimoto, M., Takahara, D., Hirata, Y., Inoue, K., Miyachi, S., Nambu, A., Tanji, J., Takada, M., & Hoshi, E. (2010). Motor and non-motor projections from the cerebellum to rostrocaudally distinct sectors of the dorsal premotor cortex in macaques. *The European Journal of Neuroscience, 31*(8), 1402–1413.
- Heed, T., Beurze, S. M., Toni, I., Röder, B., & Medendorp, W. P. (2011). Functional rather than effector-specific organization of human posterior parietal cortex. *The Journal of Neuroscience, 31*(8), 3066–3076.
- Helm, F., Marinovic, W., Krüger, B., Munzert, J., & Riek, S. (2015). Corticospinal excitability during imagined and observed dynamic force production tasks: Effortfulness matters. *Neuroscience, 290*, 398–405.
- Hesselmann, V., Sorger, B., Lasek, K., Guntinas-Lichius, O., Krug, B., Sturm, V., Goebel, R., & Lackner, K. (2004). Discriminating the cortical representation sites of tongue and up movement by functional MRI. *Brain Topography, 16*(3), 159–167.

- Héту, S., Gagné, M., Jackson, P. L., & Mercier, C. (2010). Variability in the effector-specific pattern of motor facilitation during the observation of everyday actions: implications for the clinical use of action observation. *Neuroscience*, *170*(2), 589–598.
- Héту, S., Grégoire, M., Saimpont, A., Coll, M.-P., Eugène, F., Michon, P.-E., & Jackson, P. L. (2013). The neural network of motor imagery: An ALE meta-analysis. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *37*(5), 930–949.
- Héту, S., Mercier, C., Eugène, F., Michon, P.-E., & Jackson, P. L. (2011). Modulation of brain activity during action observation: influence of perspective, transitivity and meaningfulness. *PloS One*, *6*(9), e24728.
- Higuchi, S., Imamizu, H., & Kawato, M. (2007). Cerebellar activity evoked by common tool-use execution and imagery tasks: an fMRI study. *Cortex*, *43*, 350–358.
- Hlustík, P., Solodkin, A., Gullapalli, R. P., Noll, D. C., & Small, S. L. (2001). Somatotopy in human primary motor and somatosensory hand representations revisited. *Cerebral Cortex*, *11*(4), 312–321.
- Hodges, N. J., & Williams, A. M. (2007). Current status of observational learning research and the role of demonstrations in sport. *Journal of Sports Sciences*, *25*(5), 495–496.
- Holdefer, R. N., & Miller, L. E. (2002). Primary motor cortical neurons encode functional muscle synergies. *Experimental Brain Research*, *146*(2), 233–243.
- Horne, M., & Tracey, D. (1979). The afferents and projections of the ventroposterolateral thalamus in the monkey. *Experimental Brain Research*, *36*, 129–141.
- Hoshi, E., & Tanji, J. (2000). Integration of target and body-part information in the premotor cortex when planning action. *Nature*, *408*(6811), 466–470.
- Hotermans, C., Peigneux, P., de Noordhout, A. M., Moonen, G., & Maquet, P. (2008). Repetitive transcranial magnetic stimulation over the primary motor cortex disrupts early boost but not delayed gains in performance in motor sequence learning. *The European Journal of Neuroscience*, *28*(6), 1216–1221.
- Hutton, S. B., & Weekes, B. S. (2007). Low frequency rTMS over posterior parietal cortex impairs smooth pursuit eye tracking. *Experimental Brain Research*, *183*(2), 195–200.
- Iacoboni, M. (2009). Imitation, empathy, and mirror neurons. *Annual Review of Psychology*, *60*, 653–670.
- Iacoboni, M., Molnar-Szakacs, I., & Gallese, V. (2005). Grasping the intentions of others with one's own mirror neuron system. *PLoS Biology*, *3*(3), 529–535.
- Indovina, I., & Sanes, J. N. (2001). On somatotopic representation centers for finger movements in human primary motor cortex and supplementary motor area. *NeuroImage*, *13*(6), 1027–1034.
- Ioffe, M. E., Chernikova, L. A., & Ustinova, K. I. (2007). Role of cerebellum in learning postural tasks. *Cerebellum*, *6*(1), 87–94.
- Isaac, A., Marks, D., & Russell, D. (1986). An instrument for assessing imagery of movement. The vividness of movement imagery questionnaire. *Journal of Mental Imagery*, *10*, 23–30.
- Iseki, K., Hanakawa, T., Shinozaki, J., Nankaku, M., & Fukuyama, H. (2008). Neural mechanisms involved in mental imagery and observation of gait. *NeuroImage*, *41*(3), 1021–1031.

- Ivry, R., Spencer, R., Zelaznik, H., & Diedrichsen, J. (2002). The cerebellum and event timing. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 978, 302–317.
- Jackson, P. L., Meltzoff, A. N., & Decety, J. (2006). Neural circuits involved in imitation and perspective-taking. *NeuroImage*, 31(1), 429–439.
- Jahn, K., Deutschländer, A., Stephan, T., Strupp, M., Wiesmann, M., & Brandt, T. (2004). Brain activation patterns during imagined stance and locomotion in functional magnetic resonance imaging. *NeuroImage*, 22(4), 1722–1731.
- Jastorff, J., Abdollahi, R. O., & Orban, G. A. (2012). Acting Alters Visual Processing: Flexible Recruitment of Visual Areas by One's Own Actions. *Cerebral Cortex*, 22(12), 2930–2942.
- Jastorff, J., Begliomini, C., Fabbri-Destro, M., Rizzolatti, G., & Orban, G. A. (2010). Coding observed motor acts: different organizational principles in the parietal and premotor cortex of humans. *Journal of Neurophysiology*, 104(1), 128–140.
- Jeannerod, M. (2001). Neural simulation of action: a unifying mechanism for motor cognition. *NeuroImage*, 14(1), S103–109.
- Jeannerod, M. (2004). Actions from Within. *International Journal of Sports and Exercise Psychology*, 2(4), 376–402.
- Johnson, S. (2002). Selective Activation of a Parietofrontal Circuit during Implicitly Imagined Prehension. *NeuroImage*, 17(4), 1693–1704.
- Johnson-Frey, S. H., Maloof, F. R., Newman-Norlund, R., Farrer, C., Inati, S., & Grafton, S. T. (2003). Actions or hand-object interactions? Human inferior frontal cortex and action observation. *Neuron*, 39(6), 1053–1058.
- Takei, S. (1999). Muscle and Movement Representations in the Primary Motor Cortex. *Science*, 285(5436), 2136–2139.
- Takei, S., Hoffman, D. S., & Strick, P. L. (2001). Direction of action is represented in the ventral premotor cortex. *Nature Neuroscience*, 4(10), 1020–1025.
- Kalaska, J. F., & Rizzolatti, G. (2012). Voluntary Movement: The Primary Motor Cortex. In E. R. Kandel, J. H. Schwartz, T. M. Jessell, S. A. Siegelbaum, & A. J. Hudspeth (Eds.), *Principles of Neural Science* (5th ed., pp. 837–864). McGraw-Hill Professional.
- Kamali, A., Kramer, L. A., Frye, R. E., Butler, I. J., & Hasan, K. M. (2010). Diffusion tensor tractography of the human brain cortico-ponto-cerebellar pathways: a quantitative preliminary study. *Journal of Magnetic Resonance Imaging*, 32(4), 809–817.
- Kantak, S. S., Stinear, J. W., Buch, E. R., & Cohen, L. G. (2012). Rewiring the brain: potential role of the premotor cortex in motor control, learning, and recovery of function following brain injury. *Neurorehabilitation and Neural Repair*, 26(3), 282–292.
- Kapreli, E., Athanasopoulos, S., Papathanasiou, M., Van Hecke, P., Kelekis, D., Peeters, R., Strimpakos, N., & Sunaert, S. (2007). Lower limb sensorimotor network: issues of somatotopy and overlap. *Cortex*, 43, 219–232.
- Karabanov, A., Jin, S.-H., Joutsen, A., Poston, B., Aizen, J., Ellenstein, A., & Hallett, M. (2012). Timing-dependent modulation of the posterior parietal cortex-primary motor cortex pathway by sensorimotor training. *Journal of Neurophysiology*, 107(11), 3190–3199.

- Karni, A., Meyer, G., Jezzard, P., Adams, M., Turner, R., & Ungerleider, L. (1995). Functional MRI evidence for adult motor cortex plasticity during motor skill learning. *Nature*, *377*, 155–158.
- Kasess, C. H., Windischberger, C., Cunnington, R., Lanzenberger, R., Pezawas, L., & Moser, E. (2008). The suppressive influence of SMA on M1 in motor imagery revealed by fMRI and dynamic causal modeling. *NeuroImage*, *40*(2), 828–837.
- Kheradmand, A., & Zee, D. S. (2011). Cerebellum and ocular motor control. *Frontiers in Neurology*, *2*, 53.
- Kilner, J. M., & Lemon, R. N. (2013). What we know currently about mirror neurons. *Current Biology*, *23*(23), R1057–1062.
- Kircher, T., Pohl, A., Krach, S., Thimm, M., Schulte-Rüther, M., Anders, S., & Mathiak, K. (2013). Affect-specific activation of shared networks for perception and execution of facial expressions. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, *8*(4), 370–377.
- Kleinschmidt, A., Nitschke, M. F., & Frahm, J. (1997). Somatotopy in the human motor cortex hand area. A high-resolution functional MRI study. *The European Journal of Neuroscience*, *9*(10), 2178–2186.
- Koch, G., Franca, M., Del Olmo, M. F., Cheeran, B., Milton, R., Alvarez Saucó, M., & Rothwell, J. C. (2006). Time course of functional connectivity between dorsal premotor and contralateral motor cortex during movement selection. *The Journal of Neuroscience*, *26*(28), 7452–7459.
- Koch, G., Versace, V., Bonni, S., Lupo, F., Lo Gerfo, E., Oliveri, M., & Caltagirone, C. (2010). Resonance of cortico-cortical connections of the motor system with the observation of goal directed grasping movements. *Neuropsychologia*, *48*(12), 3513–3520.
- Koehler, S., Egetemeir, J., Stenneken, P., Koch, S. P., Pauli, P., Fallgatter, A. J., & Herrmann, M. J. (2012). The human execution/observation matching system investigated with a complex everyday task: a functional near-infrared spectroscopy (fNIRS) study. *Neuroscience Letters*, *508*(2), 73–77.
- Kolster, H., Peeters, R., & Orban, G. A. (2010). The retinotopic organization of the human middle temporal area MT/V5 and its cortical neighbors. *The Journal of Neuroscience*, *30*(29), 9801–9820.
- Konen, C. S., Mruczek, R. E. B., Montoya, J. L., & Kastner, S. (2013). Functional organization of human posterior parietal cortex: grasping- and reaching-related activations relative to topographically organized cortex. *Journal of Neurophysiology*, *109*(12), 2897–908.
- Kosslyn, S., Behrmann, M., & Jeannerod, M. (1995). The cognitive neuroscience of mental imagery. *Neuropsychologia*, *33*(11), 1335–1344.
- Krause, V., Bashir, S., Pollok, B., Caipa, A., Schnitzler, A., & Pascual-Leone, A. (2012). 1 Hz rTMS of the left posterior parietal cortex (PPC) modifies sensorimotor timing. *Neuropsychologia*, *50*(14), 3729–3735.
- Krüger, B., Bischoff, M., Blecker, C., Langhanns, C., Kindermann, S., Sauerbier, I., Reiser, M., Stark, R., Munzert, J., & Pilgramm, S. (2014). Parietal and premotor cortices: Activation reflects imitation accuracy during observation, delayed imitation and concurrent imitation. *NeuroImage*, *100*, 39–50.

- Kuhtz-Buschbeck, J., Mahnkopf, C., Holzknacht, C., Ulmer, S., & Jansen, O. (2003). Effector-independent representations of simple and complex imagined finger movements: a combined fMRI and TMS study. *European Journal of Neuroscience*, *18*, 3375–3387.
- Küper, M., Thürling, M., Stefanescu, R., Maderwald, S., Roths, J., Elles, H. G., Ladd, M.E., Diedrichsen, J., & Timmann, D. (2012). Evidence for a motor somatotopy in the cerebellar dentate nucleus--an FMRI study in humans. *Human Brain Mapping*, *33*(11), 2741–2749.
- Lacourse, M. G., Orr, E. L. R., Cramer, S. C., & Cohen, M. J. (2005). Brain activation during execution and motor imagery of novel and skilled sequential hand movements. *NeuroImage*, *27*, 505–519.
- Lacourse, M. G., Turner, J. A., Randolph-Orr, E., Schandler, S. L., & Cohen, M. J. (2004). Cerebral and cerebellar sensorimotor plasticity following motor imagery-based mental practice of a sequential movement. *Journal of Rehabilitation Research and Development*, *41*(4), 505–524.
- Lago, A., & Fernandez-del-Olmo, M. (2011). Movement observation specifies motor programs activated by the action observed objective. *Neuroscience Letters*, *493*(3), 102–106.
- Laurens, J., Meng, H., & Angelaki, D. E. (2013). Neural representation of orientation relative to gravity in the macaque cerebellum. *Neuron*, *80*(6), 1508–1518.
- Lee, J., Kagamihara, Y., Tomatsu, S., & Kakei, S. (2012). The functional role of the cerebellum in visually guided tracking movement. *Cerebellum*, *11*(2), 426–433.
- Lee, K. M., Chang, K. H., & Roh, J. K. (1999). Subregions within the supplementary motor area activated at different stages of movement preparation and execution. *NeuroImage*, *9*(1), 117–123.
- Leh, S. E., Ptito, A., Chakravarty, M. M., & Strafella, A. P. (2007). Fronto-striatal connections in the human brain: a probabilistic diffusion tractography study. *Neuroscience Letters*, *419*(2), 113–118.
- Lingnau, A., Gesierich, B., & Caramazza, A. (2009). Asymmetric fMRI adaptation reveals no evidence for mirror neurons in humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *106*, 9925–9930.
- Lisberger, S. G., & Thach, W. T. (2012). The Cerebellum. In E. R. Kandel, J. H. Schwartz, T. M. Jessell, S. A. Siegelbaum, & A. J. Hudspeth (Eds.), *Principles of Neural Science* (5th ed., pp. 960–981). McGraw-Hill Professional.
- Lorey, B., Bischoff, M., Pilgramm, S., Stark, R., Munzert, J., & Zentgraf, K. (2009). The embodied nature of motor imagery: the influence of posture and perspective. *Experimental Brain Research*, *194*(2), 233–243.
- Lorey, B., Naumann, T., Pilgramm, S., Petermann, C., Bischoff, M., Zentgraf, K., Stark, R., Vaitl, D., & Munzert, J. (2013). How equivalent are the action execution, imagery, and observation of intransitive movements? Revisiting the concept of somatotopy during action simulation. *Brain and Cognition*, *81*(1), 139–50.
- Lorey, B., Naumann, T., Pilgramm, S., Petermann, C., Bischoff, M., Zentgraf, K., Stark, R., Vaitl, D., & Munzert, J. (2014). Neural simulation of actions: Effector- versus action-specific motor maps within the human premotor and posterior parietal area? *Human Brain Mapping*, *35*(4), 1212–1225.

- Lorey, B., Pilgramm, S., Bischoff, M., Stark, R., Vaitl, D., Kindermann, S., Munzert, J. & Zentgraf, K. (2011). Activation of the parieto-premotor network is associated with vivid motor imagery -a parametric fMRI study. *PloS One*, 6(5), e20368.
- Lorey, B., Pilgramm, S., Walter, B., Stark, R., Munzert, J., & Zentgraf, K. (2010). Your mind's hand: motor imagery of pointing movements with different accuracy. *NeuroImage*, 49(4), 3239–3247.
- Lotze, M., Erb, M., Flor, H., Huelsmann, E., Godde, B., & Grodd, W. (2000). fMRI evaluation of somatotopic representation in human primary motor cortex. *NeuroImage*, 11(5), 473–481.
- Lotze, M., & Halsband, U. (2006). Motor imagery. *Journal of Physiology*, 99(4-6), 386–395.
- Lotze, M., Montoya, P., Erb, M., Hülsmann, E., Flor, H., Klose, U., Birnbauer, N., & Grodd, W. (1999). Activation of cortical and cerebellar motor areas during executed and imagined hand movements: an fMRI study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 11(5), 491–501.
- Luft, A. R., Manto, M.-U., & Taib, N. O. B. (2005). Modulation of motor cortex excitability by sustained peripheral stimulation: The interaction between the motor cortex and the cerebellum. *The Cerebellum*, 4(2), 90–96.
- Lui, F., Buccino, G., Duzzi, D., Benuzzi, F., Crisi, G., Baraldi, P., Nichelli, P., Porro, C.A., & Rizzolatti, G. (2008). Neural substrates for observing and imagining non-object-directed actions. *Social Neuroscience*, 3(3-4), 261–275.
- Macuga, K. L., & Frey, S. H. (2012). Neural representations involved in observed, imagined, and imitated actions are dissociable and hierarchically organized. *NeuroImage*, 59(3), 2798–2807.
- Manni, E., & Petrosini, L. (2004). A century of cerebellar somatotopy: a debated representation. *Nature Reviews Neuroscience*, 5, 1–9.
- Marconi, B., Koch, G., Pecchioli, C., Cavallari, P., & Caltagirone, C. (2007). Breakdown of inhibitory effects induced by foot motor imagery on hand motor area in lower-limb amputees. *Clinical Neurophysiology*, 118, 2468–2478.
- Marconi, B., Pecchioli, C., Koch, G., & Caltagirone, C. (2007). Functional overlap between hand and forearm motor cortical representations during motor cognitive tasks. *Clinical Neurophysiology*, 118(8), 1767–1775.
- Mars, R. B., Jbabdi, S., Sallet, J., O'Reilly, J. X., Croxson, P. L., Olivier, E., Noonan, M. A., Bergmann, C., Mitchel, A. S., Baxter, M. G., Behrens, T. E., Johansen-Berg, H., Tomassini, V., Miller, K. L., & Rushworth, M. F. S. (2011). Diffusion-weighted imaging tractography-based parcellation of the human parietal cortex and comparison with human and macaque resting-state functional connectivity. *The Journal of Neuroscience*, 31(11), 4087–4100.
- Meier, J. D., Aflalo, T. N., Kastner, S., & Graziano, M. S. A. (2008). Complex organization of human primary motor cortex: a high-resolution fMRI study. *Journal of Neurophysiology*, 100(4), 1800–1812.
- Messier, J., & Kalaska, J. F. (2000). Covariation of primate dorsal premotor cell activity with direction and amplitude during a memorized-delay reaching task. *Journal of Neurophysiology*, 84(1), 152–165.

- Miller, J., & Gerstner, N. (2013). Cortical processing of simultaneous hand and foot movements: Evidence from event-related potentials. *Psychophysiology*, *50*, 983–995.
- Mink, J. W. (1996). The basal ganglia: focused selection and inhibition of competing motor programs. *Progress in Neurobiology*, *50*(4), 381–425.
- Molenberghs, P., Cunnington, R., & Mattingley, J. B. (2012). Brain regions with mirror properties: a meta-analysis of 125 human fMRI studies. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *36*(1), 341–349.
- Monchi, O., Petrides, M., Strafella, A. P., Worsley, K. J., & Doyon, J. (2006). Functional role of the basal ganglia in the planning and execution of actions. *Annals of Neurology*, *59*(2), 257–264.
- Montagna, M., Cerri, G., Borroni, P., & Baldissera, F. (2005). Excitability changes in human corticospinal projections to muscles moving hand and fingers while viewing a reaching and grasping action. *The European Journal of Neuroscience*, *22*(6), 1513–1520.
- Mukamel, R., Ekstrom, A. D., Kaplan, J., Iacoboni, M., & Fried, I. (2010). Single-Neuron Responses in Humans during Execution and Observation of Actions. *Current Biology*, *20*(8), 750–756.
- Mulliken, G. H., Musallam, S., & Andersen, R. A. (2008). Forward estimation of movement state in posterior parietal cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *105*(24), 8170–8177.
- Munzert, J. (2002). Temporal accuracy of mentally simulated transport movements. *Perceptual and Motor Skills*, *94*, 307–318.
- Munzert, J. (2008). Does level of expertise influence imagined durations in open skills? Played versus imagined durations of badminton sequences. *International Journal of Sport and Exercise Psychology*, *6*(1), 24–38.
- Munzert, J., Lorey, B., & Zentgraf, K. (2009). Cognitive motor processes: the role of motor imagery in the study of motor representations. *Brain Research Reviews*, *60*(2), 306–326.
- Munzert, J., & Reiser, M. (2003). Vorstellung und mentales Training. In H. Mechling & J. Munzert (Eds.), *Handbuch Bewegungswissenschaft - Bewegungslehre* (pp. 219–242). Schorndorf: Verlag Hofmann.
- Munzert, J., Reiser, M., & Zentgraf, K. (2014). Bewegungsvorstellungstraining im Sport. In K. Zentgraf & J. Munzert (Eds.), *Kognitives Training im Sport* (pp. 10–36). Göttingen: Hogrefe.
- Munzert, J., Zentgraf, K., Stark, R., & Vaitl, D. (2008). Neural activation in cognitive motor processes: comparing motor imagery and observation of gymnastic movements. *Experimental Brain Research*, *188*, 437–444.
- Nachev, P., Kennard, C., & Husain, M. (2008). Functional role of the supplementary and pre-supplementary motor areas. *Nature Reviews Neuroscience*, *9*(11), 856–869.
- Nair, D. G., Purcott, K. L., Fuchs, A., Steinberg, F., & Kelso, J. A. S. (2003). Cortical and cerebellar activity of the human brain during imagined and executed unimanual and bimanual action sequences: a functional MRI study. *Cognitive Brain Research*, *15*(3), 250–260.

- Naito, E., Kochiyama, T., Kitada, R., Nakamura, S., Matsumura, M., Yonekura, Y., & Sadato, N. (2002). Internally simulated movement sensations during motor imagery activate cortical motor areas and the cerebellum. *The Journal of Neuroscience*, *22*(9), 3683–3691.
- Nakayama, Y., Yamagata, T., Tanji, J., & Hoshi, E. (2008). Transformation of a virtual action plan into a motor plan in the premotor cortex. *The Journal of Neuroscience*, *28*(41), 10287–10297.
- Neubert, F.-X., Mars, R. B., Buch, E. R., Olivier, E., & Rushworth, M. F. S. (2010). Cortical and subcortical interactions during action reprogramming and their related white matter pathways. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *107*, 13240–13245.
- Newton, J. M., Dong, Y., Hidler, J., Plummer-D'Amato, P., Marehbian, J., Albistegui-Dubois, R. M., Woods, R.P., & Dobkin, B. H. (2008). Reliable assessment of lower limb motor representations with fMRI: use of a novel MR compatible device for real-time monitoring of ankle, knee and hip torques. *NeuroImage*, *43*(1), 136–146.
- Oldfield, R. C. (1971). The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. *Neuropsychologia*, *9*(1), 97–113.
- Olman, C. A., Pickett, K. A., Schallmo, M.-P., & Kimberley, T. J. (2012). Selective BOLD responses to individual finger movement measured with fMRI at 3T. *Human Brain Mapping*, *33*(7), 1594–1606.
- Olsson, C., & Hedlund, M. (2012). Increased prefrontal activity and reduced motor cortex activity during imagined eccentric compared to concentric muscle actions. *Frontiers in Human Neuroscience*, *6*, 1–8.
- Orr, E. L. R., Lacourse, M. G., Cohen, M. J., & Cramer, S. C. (2008). Cortical activation during executed, imagined, and observed foot movements. *Neuroreport*, *19*(6), 625–630.
- Page, S. J., Levine, P., & Leonard, A. (2007). Mental practice in chronic stroke: results of a randomized, placebo-controlled trial. *Stroke*, *38*(4), 1293–1297.
- Paninski, L., Fellows, M. R., Hatsopoulos, N. G., & Donoghue, J. P. (2004). Spatiotemporal tuning of motor cortical neurons for hand position and velocity. *Journal of Neurophysiology*, *91*(1), 515–532.
- Papaxanthis, C., Pozzo, T., Skoura, X., & Schieppati, M. (2002). Does order and timing in performance of imagined and actual movements affect the motor imagery process? The duration of walking and writing task. *Behavioural Brain Research*, *134*(1-2), 209–215.
- Papaxanthis, C., Schieppati, M., Gentili, R., & Pozzo, T. (2002). Imagined and actual arm movements have similar durations when performed under different conditions of direction and mass. *Experimental Brain Research*, *143*(4), 447–452.
- Pasalar, S., Ro, T., & Beauchamp, M. S. (2010). TMS of posterior parietal cortex disrupts visual tactile multisensory integration. *The European Journal of Neuroscience*, *31*(10), 1783–1790.
- Pascual-Leone, A., Grafman, J., & Hallett, M. (1994). Modulation of cortical motor output maps during development of implicit and explicit knowledge. *Science*, *263*(5151), 1287–1289.

- Pastor-Bernier, A., Tremblay, E., & Cisek, P. (2012). Dorsal premotor cortex is involved in switching motor plans. *Frontiers in Neuroengineering*, *5*, 5.
- Pelgrims, B., Michaux, N., Olivier, E., & Andres, M. (2011). Contribution of the primary motor cortex to motor imagery: a subthreshold TMS study. *Human Brain Mapping*, *32*(9), 1471–1482.
- Penfield, W., & Boldery, E. (1937). Somatic motor and sensory representation in the cerebral cortex of man as studied by electrical stimulation. *Brain*, *60*, 389–443.
- Penfield, W., & Rasmussen, T. (1950). *The cerebral cortex of man: A clinical study of localization of function*. New York: Macmillan.
- Perez, M. A., & Cohen, L. G. (2009). Scaling of motor cortical excitability during unimanual force generation. *Cortex*, *45*(9), 1065–1071.
- Pesaran, B., Nelson, M. J., & Andersen, R. A. (2006). Dorsal premotor neurons encode the relative position of the hand, eye, and goal during reach planning. *Neuron*, *51*(1), 125–134.
- Piefke, M., Kramer, K., Korte, M., Schulte-Rüther, M., Korte, J. M., Wohlschläger, A. M., Weber, J., Shah, N. J., Huber, W., & Fink, G. R. (2009). Neurofunctional modulation of brain regions by distinct forms of motor cognition and movement features. *Human Brain Mapping*, *30*(2), 432–451.
- Pilgramm, S., Lorey, B., Stark, R., Munzert, J., Vaitl, D., & Zentgraf, K. (2010). Differential activation of the lateral premotor cortex during action observation. *BMC Neuroscience*, *11*, 89.
- Pilgramm, S., Lorey, B., Stark, R., Munzert, J., & Zentgraf, K. (2009). The role of own-body representations in action observation: a functional MRI study. *NeuroReport*, *20*(11), 997–1001.
- Pons, T. P., & Kaas, J. H. (1986). Corticocortical connections of area 2 of somatosensory cortex in macaque monkeys: a correlative anatomical and electrophysiological study. *The Journal of Comparative Neurology*, *248*(3), 313–335.
- Porro, C. A., Francescato, M. P., Cettolo, V., Diamond, M. E., Baraldi, P., Zuiani, C., Bazzocchi, M., & di Prampero, P. E. (1996). Primary motor and sensory cortex activation during motor performance and motor imagery: a functional magnetic resonance imaging study. *The Journal of Neuroscience*, *16*(23), 7688–7698.
- Postle, N., McMahon, K. L., Ashton, R., Meredith, M., & de Zubicaray, G. I. (2008). Action word meaning representations in cytoarchitectonically defined primary and premotor cortices. *NeuroImage*, *43*(3), 634–644.
- Prevosto, V., Graf, W., & Ugolini, G. (2011). Proprioceptive pathways to posterior parietal areas MIP and LIPv from the dorsal column nuclei and the postcentral somatosensory cortex. *The European Journal of Neuroscience*, *33*(3), 444–460.
- Ram, N., Riggs, S. M., Skaling, S., Landers, D. M., & McCullagh, P. (2007). A comparison of modelling and imagery in the acquisition and retention of motor skills. *Journal of Sports Sciences*, *25*(5), 587–597.
- Rao, S. M., Binder, J. R., Hammeke, T. A., Bandettini, P. A., Bobholz, J. A., Frost, J. A., Myklebust, B. M., Jacobson, R. D., & Hyde, J. S. (1995). Somatotopic mapping of the human primary motor cortex with functional magnetic resonance imaging. *Neurology*, *45*(5), 919–924.

- Redgrave, P., Rodriguez, M., Smith, Y., Rodriguez-Oroz, M. C., Lehericy, S., Bergman, H., Agid, Y., DeLong, M. R., & Obeso, J. A. (2010). Goal-directed and habitual control in the basal ganglia: implications for Parkinson's disease. *Nature Reviews Neuroscience*, *11*(11), 760–772.
- Reed, C. L. (2002). Chronometric comparisons of imagery to action: visualizing versus physically performing springboard dives. *Memory & Cognition*, *30*(8), 1169–1178.
- Reiser, M. (2005). Kraftgewinne durch Vorstellung maximaler Muskelkontraktionen. *Zeitschrift Für Sportpsychologie*, *12*, 11–21.
- Rickert, J., Riehle, A., Aertsen, A., Rotter, S., & Nawrot, M. P. (2009). Dynamic encoding of movement direction in motor cortical neurons. *The Journal of Neuroscience*, *29*(44), 13870–13882.
- Rijntjes, M., Buechel, C., Kiebel, S., & Weiller, C. (1999). Multiple somatotopic representations in the human cerebellum. *Neuroreport*, *10*(17), 3653–3658.
- Rijntjes, M., Dettmers, C., Büchel, C., Kiebel, S., Frackowiak, R. S., & Weiller, C. (1999). A blueprint for movement: functional and anatomical representations in the human motor system. *The Journal of Neuroscience*, *19*(18), 8043–8048.
- Rizzolatti, G. (2005). The mirror neuron system and its function in humans. *Anatomy and Embryology*, *210*(5-6), 419–421.
- Rizzolatti, G., & Craighero, L. (2004). The mirror-neuron system. *Annual Review of Neuroscience*, *27*, 169–192.
- Rizzolatti, G., Fadiga, L., Gallese, V., & Fogassi, L. (1996). Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Cognitive Brain Research*, *3*(2), 131–141.
- Rizzolatti, G., Fogassi, L., & Gallese, V. (2001). Neurophysiological mechanisms underlying the understanding and imitation of action. *Nature Reviews Neuroscience*, *2*, 661–670.
- Rizzolatti, G., & Kalaska, J. F. (2012). Voluntary Movement: The Parietal and Premotor Cortex. In E. R. Kandel, J. H. Schwartz, T. M. Jessell, S. A. Siegelbaum, & A. J. Hudspeth (Eds.), *Principles of Neural Science* (5th ed., pp. 865–893). Mcgraw-Hill Professional.
- Rizzolatti, G., Luppino, G., & Matelli, M. (1998). The organization of the cortical motor system: new concepts. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *106*(4), 283–296.
- Rizzolatti, G., & Strick, P. (2012). Cognitive Functions of the Premotor Systems. In E. R. Kandel, J. H. Schwartz, T. M. Jessell, S. A. Siegelbaum, & A. J. Hudspeth (Eds.), *Principles of Neural Science* (5th ed., pp. 412–425). Mcgraw-Hill Professional.
- Romero, D. H., Lacourse, M. G., Lawrence, K. E., Schandler, S., & Cohen, M. J. (2000). Event-related potentials as a function of movement parameter variations during motor imagery and isometric action. *Behavioural Brain Research*, *117*(1-2), 83–96.
- Roosink, M., & Zijdwind, I. (2010). Corticospinal excitability during observation and imagery of simple and complex hand tasks: implications for motor rehabilitation. *Behavioural Brain Research*, *213*(1), 35–41.
- Ross, J., & Tkach, J. (2003). The mind's eye: functional MR imaging evaluation of golf motor imagery. *American Journal of Neuroradiology*, *(24)*, 1036–1044.

- Roth, M., Decety, J., Raybaudi, M., Massarelli, R., Delon-Martin, C., Segebarth, C., Morand, S., Gemignani, A., Décorps, M., & Jeannerod, M. (1996). Possible involvement of primary motor cortex in mentally simulated movement: a functional magnetic resonance imaging study. *Neuroreport*, *7*, 1280–1284.
- Rushworth, M. F. S., Johansen-Berg, H., Göbel, S. M., & Devlin, J. T. (2003). The left parietal and premotor cortices: motor attention and selection. *NeuroImage*, *20*, 89–100.
- Ryding, E., Decety, J., Sjöholm, H., Stenberg, G., & Ingvar, D. H. (1993). Motor imagery activates the cerebellum regionally. A SPECT rCBF study with ^{99m}Tc-HMPAO. *Cognitive Brain Research*, *1*(2), 94–99.
- Sack, A. T., Sperling, J. M., Prvulovic, D., Formisano, E., Goebel, R., Di Salle, F., Dierks, T., & Linden, D. E. J. (2002). Tracking the mind's image in the brain II: Transcranial magnetic stimulation reveals parietal asymmetry in visuospatial imagery. *Neuron*, *35*, 195–204.
- Sakreida, K., Schubotz, R. I., Wolfensteller, U., & von Cramon, D. Y. (2005). Motion class dependency in observers' motor areas revealed by functional magnetic resonance imaging. *The Journal of Neuroscience*, *25*(6), 1335–1342.
- Sale, P., & Franceschini, M. (2012). Action observation and mirror neuron network: a tool for motor stroke rehabilitation. *European Journal of Physical and Rehabilitation and Medicine*, *48*(2), 313–318.
- Sauvage, C., Jissendi, P., Seignan, S., Manto, M., & Habas, C. (2013). Brain areas involved in the control of speed during a motor sequence of the foot: real movement versus mental imagery. *Journal of Neuroradiology*, *40*(4), 267–280.
- Schieber, M. (2001). Constraints on somatotopic organization in the primary motor cortex. *Journal of Neurophysiology*, *86*, 2125–2143.
- Schlerf, J. E., Verstynen, T. D., Ivry, R. B., & Spencer, R. M. C. (2010). Evidence of a novel somatotopic map in the human neocerebellum during complex actions. *Journal of Neurophysiology*, *103*(6), 3330–3336.
- Schott, N., & Munzert, J. (2007). Temporal accuracy of motor imagery in older women. *International Journal of Sport Psychology*, *38*, 304–320.
- Schubotz, R. I., Anwander, A., Knösche, T. R., von Cramon, D. Y., & Tittgemeyer, M. (2010). Anatomical and functional parcellation of the human lateral premotor cortex. *NeuroImage*, *50*(2), 396–408.
- Schubotz, R. I., & von Cramon, D. Y. (2003). Functional–anatomical concepts of human premotor cortex: evidence from fMRI and PET studies. *NeuroImage*, *20*, 120–131.
- Schwartz, A. B., & Moran, D. W. (2000). Arm trajectory and representation of movement processing in motor cortical activity. *The European Journal of Neuroscience*, *12*(6), 1851–1856.
- Scott, S. H. (2004). Optimal feedback control and the neural basis of volitional motor control. *Nature Reviews Neuroscience*, *5*(7), 532–546.
- Scott, S., & Kalaska, J. (1997). Reaching movements with similar hand paths but different arm orientations. I. Activity of individual cells in motor cortex. *Journal of Neurophysiology*, *77*, 826–852.
- Seitz, R. J. (2010). How imaging will guide rehabilitation. *Current Opinion in Neurology*, *23*(1), 79–86.

- Senna, I., Bolognini, N., & Maravita, A. (2014). Grasping with the foot: Goal and motor expertise in action observation. *Human Brain Mapping, 35*(4), 1750–1760.
- Sharma, N., Jones, P. S., Carpenter, T. A., & Baron, J.-C. (2008). Mapping the involvement of BA 4a and 4p during Motor Imagery. *NeuroImage, 41*(1), 92–99.
- Shen, L., & Alexander, G. (1997). Preferential representation of instructed target location versus limb trajectory in dorsal premotor area. *Journal of Neurophysiology, 77*, 1195–1212.
- Shmuelof, L., & Zohary, E. (2008). Mirror-image representation of action in the anterior parietal cortex. *Nature Neuroscience, 11*(11), 1267–1269.
- Smith, S. M., Jenkinson, M., Woolrich, M. W., Beckmann, C. F., Behrens, T. E. J., Johansen-Berg, H., Bannister, P. R., De Luca, M., Drobnjak, I., Flitney, D. E., Niazy, R. K., Saunders, J., Vickers, J., Zhang, Y., De Stefano, N., Brady, J. M., & Matthews, P. M. (2004). Advances in functional and structural MR image analysis and implementation as FSL. *NeuroImage, 23*, 208–219.
- Solodkin, A., Hlustik, P., Chen, E. E., & Small, S. L. (2004). Fine modulation in network activation during motor execution and motor imagery. *Cerebral Cortex, 14*(11), 1246–1255.
- Spaulding, S. (2012). Mirror neurons are not evidence for the Simulation Theory. *Synthese, 189*(3), 515–534.
- Spraker, M. B., Corcos, D. M., Kurani, A. S., Prodoehl, J., Swinnen, S. P., & Vaillancourt, D. E. (2012). Specific cerebellar regions are related to force amplitude and rate of force development. *NeuroImage, 59*(2), 1647–56.
- Springer, A., Hamilton, A. F. de C., & Cross, E. (2012). Simulating and predicting others' actions. *Psychological Research, 76*, 383–387.
- Ste-Marie, D. M., Vertes, K., Rymal, A. M., & Martini, R. (2011). Feedforward self-modeling enhances skill acquisition in children learning trampoline skills. *Frontiers in Psychology, 2*, 155.
- Stephan, K. M., Fink, G. R., Passingham, R. E., Silbersweig, D., Ceballos-Baumann, A. O., Frith, C. D., & Frackowiak, R. S. (1995). Functional anatomy of the mental representation of upper extremity movements in healthy subjects. *Journal of Neurophysiology, 73*(1), 373–386.
- Stinear, C., Fleming, M., & Byblow, W. (2006). Lateralization of unimanual and bimanual motor imagery. *Brain Research, 1095*, 139–147.
- Stippich, C., Ochmann, H., & Sartor, K. (2002). Somatotopic mapping of the human primary sensorimotor cortex during motor imagery and motor execution by functional magnetic resonance imaging. *Neuroscience Letters, 331*(1), 50–54.
- Strafella, A. P., & Paus, T. (2000). Modulation of cortical excitability during action observation: a transcranial magnetic stimulation study. *Neuroreport, 11*(10), 2289–2292.
- Strother, L., Medendorp, W. P., Coros, A. M., & Vilis, T. (2012). Double representation of the wrist and elbow in human motor cortex. *The European Journal of Neuroscience, 36*(9), 3291–3298.
- Suchan, B., Melde, C., Herzog, H., Hömberg, V., & Seitz, R. J. (2008). Activation differences in observation of hand movements for imitation or velocity judgement. *Behavioural Brain Research, 188*(1), 78–83.

- Sultan, F., Augath, M., Salah, H., Yusuke, M., Oeltermann, A., Rauch, A., & Thier, P. (2012). Unravelling cerebellar pathways with high temporal precision targeting motor and extensive sensory and parietal networks. *Nature Communications*, 3, 924.
- Szameitat, A. J., Shen, S., Conforto, A., & Sterr, A. (2012). Cortical activation during executed, imagined, observed, and passive wrist movements in healthy volunteers and stroke patients. *NeuroImage*, 62(1), 266–280.
- Szameitat, A. J., Shen, S., & Sterr, A. (2007). Motor imagery of complex everyday movements. An fMRI study. *NeuroImage*, 34(2), 702–713.
- Takai, O., Brown, S., & Liotti, M. (2010). Representation of the speech effectors in the human motor cortex: somatotopy or overlap? *Brain and Language*, 113(1), 39–44.
- Takebayashi, H., Yagi, F., Miyamoto, K., Morioka, S., Miyamoto, S., Takuma, Y., Inoue, J., Okabe, T., & Takimoto, K. (2009). Interaction interference between arm and leg: Division of attention through muscle force regulation. *Human Movement Science*, 28(6), 752–759.
- Tamir, R., Dickstein, R., & Huberman, M. (2008). Integration of motor imagery and physical practice in group treatment applied to subjects with Parkinson's disease. *Neurorehabilitation and Neural Repair*, 21(1), 68–75.
- Tankus, A., Yeshurun, Y., Flash, T., & Fried, I. (2009). Encoding of speed and direction of movement in the human supplementary motor area. *Journal of Neurosurgery*, 110(6), 1304–1316.
- Tarantino, V., De Sanctis, T., Straulino, E., Begliomini, C., & Castiello, U. (2014). Object size modulates fronto-parietal activity during reaching movements. *The European Journal of Neuroscience*, 39(9), 1528–1537.
- Todorov, E. (2000). Direct cortical control of muscle activation in voluntary arm movements: a model. *Nature Neuroscience*, 3(4), 391–398.
- Torres, E. B., Quian Quiroga, R., Cui, H., & Buneo, C. A. (2013). Neural correlates of learning and trajectory planning in the posterior parietal cortex. *Frontiers in Integrative Neuroscience*, 7, 39.
- Toxopeus, C. M., de Jong, B. M., Valsan, G., Conway, B. A., Leenders, K. L., & Maurits, N. M. (2011). Direction of movement is encoded in the human primary motor cortex. *PloS One*, 6(11), e27838.
- Trepel, M. (2004). *Neuroanatomie* (3rd ed.). München: Urban & Fischer Verlag.
- Truccolo, W., Friehs, G. M., Donoghue, J. P., & Hochberg, L. R. (2008). Primary motor cortex tuning to intended movement kinematics in humans with tetraplegia. *The Journal of Neuroscience*, 28(5), 1163–1178.
- Tseng, Y., Diedrichsen, J., Krakauer, J., Shadmehr, R., & Bastian, A. (2007). Sensory prediction errors drive cerebellum-dependent adaptation of reaching. *Journal of Neurophysiology*, 98, 54–62.
- Turner, R. S., Desmurget, M., Grethe, J., Crutcher, M. D., & Grafton, S. T. (2003). Motor subcircuits mediating the control of movement extent and speed. *Journal of Neurophysiology*, 90(6), 3958–3966.
- Turner, R. S., Grafton, S. T., Votaw, J. R., DeLong, M. R., & Hoffman, J. M. (1998). Motor subcircuits mediating the control of movement velocity: a PET study. *Journal of Neurophysiology*, 80, 2162–2176.

- Ungerleider, L., & Mishkin, M. (1982). Two cortical visual systems. In D. Ingle, M. Goodale, & R. Mansfield (Eds.), *Analysis of visual behavior* (pp. 549–586). Cambridge, Massachusetts: The MIT Press.
- Van Duinen, H., Renken, R., Maurits, N. M., & Zijdwind, I. (2008). Relation between muscle and brain activity during isometric contractions of the first dorsal interosseus muscle. *Human Brain Mapping, 29*(3), 281–299.
- Vargas, C. D., Olivier, E., Craighero, L., Fadiga, L., Duhamel, J. R., & Sirigu, A. (2004). The influence of hand posture on corticospinal excitability during motor imagery: a transcranial magnetic stimulation study. *Cerebral Cortex, 14*(11), 1200–1206.
- Verstynen, T., Jarbo, K., Pathak, S., & Schneider, W. (2011). In vivo mapping of microstructural somatotopies in the human corticospinal pathways. *Journal of Neurophysiology, 105*, 336–346.
- Vesia, M., Bolton, D. A., Mochizuki, G., & Staines, W. R. (2013). Human parietal and primary motor cortical interactions are selectively modulated during the transport and grip formation of goal-directed hand actions. *Neuropsychologia, 51*(3), 410–417.
- Vesia, M., & Crawford, J. D. (2012). Specialization of reach function in human posterior parietal cortex. *Experimental Brain Research, 221*(1), 1–18.
- Vicario, C. M., Martino, D., & Koch, G. (2013). Temporal accuracy and variability in the left and right posterior parietal cortex. *Neuroscience, 245*, 121–128.
- Vingerhoets, G., Acke, F., Vandemaele, P., & Achten, E. (2009). Tool responsive regions in the posterior parietal cortex: effect of differences in motor goal and target object during imagined transitive movements. *NeuroImage, 47*(4), 1832–1843.
- Vingerhoets, G., Nys, J., Honoré, P., Vandekerckhove, E., & Vandemaele, P. (2013). Human left ventral premotor cortex mediates matching of hand posture to object use. *PloS One, 8*(7), e70480.
- Vogt, S., Di Rienzo, F., Collet, C., Collins, A., & Guillot, A. (2013). Multiple roles of motor imagery during action observation. *Frontiers in Human Neuroscience, 7*, 807.
- Wager, T. D., & Smith, E. E. (2003). Neuroimaging studies of working memory: A meta-analysis. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience, 3*(4), 255–274.
- Wahl, M., Lauterbach-Soon, B., Hattingen, E., Jung, P., Singer, O., Volz, S., Klein, J.C., Steinmetz, H., & Ziemann, U. (2007). Human motor corpus callosum: topography, somatotopy, and link between microstructure and function. *The Journal of Neuroscience, 27*(45), 12132–12138.
- Ward, N. S., Swayne, O. B. C., & Newton, J. M. (2008). Age-dependent changes in the neural correlates of force modulation: an fMRI study. *Neurobiology of Aging, 29*(9), 1434–1446.
- Wheaton, K. J., Thompson, J. C., Syngeniotis, A., Abbott, D. F., & Puce, A. (2004). Viewing the motion of human body parts activates different regions of premotor, temporal, and parietal cortex. *NeuroImage, 22*(1), 277–288.
- Williams, S. E., Cumming, J., & Edwards, M. G. (2011). The functional equivalence between movement imagery, observation, and execution influences imagery ability. *Research Quarterly for Exercise and Sport, 82*(3), 555–564.
- Winstein, C. (1997). Motor task difficulty and brain activity: investigation of goal-directed reciprocal aiming using positron emission tomography. *Journal of Neurophysiology, 77*, 1581–1594.

- Wolbers, T., Weiller, C., & Büchel, C. (2003). Contralateral coding of imagined body parts in the superior parietal lobe. *Cerebral Cortex*, *13*(4), 392–399.
- Wolpert, D. M., Ghahramani, Z., & Jordan, M. I. (1995). An internal model for sensorimotor integration. *Science*, *269*(5232), 1880–1882.
- Wolpert, D. M., & Miall, R. C. (1996). Forward Models for Physiological Motor Control. *Neural Networks*, *9*(8), 1265–1279.
- Wolpert, D. M., Miall, R. C., & Kawato, M. (1998). Internal models in the cerebellum. *Trends in Cognitive Sciences*, *2*(9), 338–347.
- Wolpert, D. M., Pearson, K. G., & Ghez, C. P. J. (2012). The Organization and Planning of Movement. In E. R. Kandel, J. H. Schwartz, T. M. Jessell, S. A. Siegelbaum, & A. J. Hudspeth (Eds.), *Principles of Neural Science* (5th ed., pp. 743–767). McGraw-Hill Professional.
- Yanai, Y., Adami, N., Israel, Z., Harel, R., & Prut, Y. (2008). Coordinate transformation is first completed downstream of primary motor cortex. *The Journal of Neuroscience*, *28*(7), 1728–1732.
- Yazawa, S., Ikeda, A., Kunieda, T., Ohara, S., Mima, T., Nagamine, T., Taki, W., Kimura, J., Hori, T., & Shibasaki, H. (2000). Human presupplementary motor area is active before voluntary movement: subdural recording of Bereitschaftspotential from medial frontal cortex. *Experimental Brain Research*, *131*(2), 165–177.
- Zapparoli, L., Invernizzi, P., & Gandola, M. (2013). Mental images across the adult lifespan: a behavioural and fMRI investigation of motor execution and motor imagery. *Experimental Brain Research*, *224*, 519–540.
- Zeharia, N., Hertz, U., Flash, T., & Amedi, A. (2012). Negative blood oxygenation level dependent homunculus and somatotopic information in primary motor cortex and supplementary motor area. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *109*(45), 18565–18570.
- Zentgraf, K., Lorey, B., Reiser, M., & Munzert, J. (2009). Bewegungsvorstellungstraining in der motorischen Rehabilitation. *Neurologie & Rehabilitation*, *15*(4), 229 – 235.
- Zentgraf, K., Munzert, J., Bischoff, M., & Newman-Norlund, R. D. (2011). Simulation during observation of human actions – theories, empirical studies, applications. *Vision Research*, *51*(8), 827–835.
- Zentgraf, K., Naumann, T., & Lorey, B. (2011). Bewegungsvorstellungstraining in Sport und Rehabilitation: Grundlagen und Anwendung. In C. Dettmers & K. M. Stephan (Eds.), *Motorische Therapie nach Schlaganfall* (pp. 157–177). Bad Honnef: Hippocampus Verlag.
- Zentgraf, K., Stark, R., Reiser, M., Künzell, S., Schienle, A., Kirsch, P., Walter, B., Vaitl, D., & Munzert, J. (2005). Differential activation of pre-SMA and SMA proper during action observation: effects of instructions. *NeuroImage*, *26*(3), 662–672.

11 Anhang

- Anhang A** **Experiment 1 und Experiment 2**
Informationsblatt und Einverständniserklärung zur fMRT-Untersuchung
Edinburgh Inventory of Handedness (Oldfield, 1971)
Waterloo Footedness Questionnaire-Revised (Elias et al., 1997)
Vividness of Movement Imagery Questionnaire (Hall & Martin, 1997)
- Anhang B** **Experiment 1**
Studienablauf, Datenschutzinformation und Einverständniserklärung
Nachbefragung
- Anhang C** **Experiment 2**
Studienablauf, Datenschutzinformation und Einverständniserklärung
Nachbefragung



Bevor Sie das Formular ausfüllen:

Lesen Sie bitte zuerst **ohne anzukreuzen** alle Fragen des Formulars durch. Sollten Sie bei einer Frage mit Ja antworten müssen, können Sie leider nicht an der Untersuchung teilnehmen. Geben Sie dann bitte das nicht ausgefüllte Formular dem Versuchsleiter zurück. Sie werden nicht nach Gründen gefragt und es entstehen Ihnen keine Nachteile. Sollten Sie alle Fragen mit Nein beantworten können, füllen Sie bitte das Formular aus.

Bitte kreuzen Sie Zutreffendes an!

- Nein Ja Sind Sie an Herz, Lunge oder Gehirn operiert worden?
 Nein Ja Leiden Sie unter Epilepsie?
 Nein Ja Besteht eine Schwangerschaft?

		Haben Sie ein/eine(n) ...
<input type="checkbox"/> Nein	<input type="checkbox"/> Ja	Gefäßclip
<input type="checkbox"/> Nein	<input type="checkbox"/> Ja	Herzschrittmacher
<input type="checkbox"/> Nein	<input type="checkbox"/> Ja	Nervenstimulator
<input type="checkbox"/> Nein	<input type="checkbox"/> Ja	Rückenmarkstimulator
<input type="checkbox"/> Nein	<input type="checkbox"/> Ja	implantierten Defibrillator
<input type="checkbox"/> Nein	<input type="checkbox"/> Ja	elektronisches Implantat
<input type="checkbox"/> Nein	<input type="checkbox"/> Ja	künstliches Gelenk
<input type="checkbox"/> Nein	<input type="checkbox"/> Ja	von außen einstellbares Implantat
<input type="checkbox"/> Nein	<input type="checkbox"/> Ja	hydraulisches Schwellkörperimplantat
<input type="checkbox"/> Nein	<input type="checkbox"/> Ja	Prothese oder Implantat (z.B. Glasauge)
<input type="checkbox"/> Nein	<input type="checkbox"/> Ja	Cochlear Implantat oder implantiertes Hörgerät
<input type="checkbox"/> Nein	<input type="checkbox"/> Ja	anderes Implantat (z. B. künstlichen Darmausgang, künstliche Herzklappen)

		Haben Sie ein/eine(n) ...
<input type="checkbox"/> Nein	<input type="checkbox"/> Ja	Osteosyntheseplatte
<input type="checkbox"/> Nein	<input type="checkbox"/> Ja	Intrauterinpeessar
<input type="checkbox"/> Nein	<input type="checkbox"/> Ja	Insulin- oder Infusionspumpe
<input type="checkbox"/> Nein	<input type="checkbox"/> Ja	Implantierte Infusionspumpe
<input type="checkbox"/> Nein	<input type="checkbox"/> Ja	Metallsplitter oder metallische Fremdkörper
<input type="checkbox"/> Nein	<input type="checkbox"/> Ja	inneren oder äußeren metallische Gegenstand
<input type="checkbox"/> Nein	<input type="checkbox"/> Ja	kosmetische Augenlidmanipulation, Permanent Make-up
<input type="checkbox"/> Nein	<input type="checkbox"/> Ja	Tätowierung am Kopf- oder Halsbereich
<input type="checkbox"/> Nein	<input type="checkbox"/> Ja	Nikotin- oder Medikamentenpflaster
<input type="checkbox"/> Nein	<input type="checkbox"/> Ja	Zahnsperre (-draht)
<input type="checkbox"/> Nein	<input type="checkbox"/> Ja	magnetisch befestigtes Zahnimplantat
<input type="checkbox"/> Nein	<input type="checkbox"/> Ja	Spirale

Vor der Messung und dem Betreten des Untersuchungsraums

Entfernen Sie alle metallischen und nicht MRT-geeigneten Gegenstände bevor Sie den Untersuchungsraum betreten: **herausnehmbare Zahnprothesen, Kontaktlinsen, Hörgeräte, Prothesen**, Handys, Brillen, Haarnadeln, Schmuck (auch Piercings), Uhren, Sicherheitsnadeln, Geldbeutel, Bank- und Kreditkarten, magnetisch kodierte Karten, Münzen, Kugelschreiber, Taschenmesser, metallische Formbügel in Büstenhaltern, Schuhe mit Stahlkappen und Werkzeuge.

Für Schäden, die durch Nichtbeachtung dieser Sicherheitshinweise auftreten, wird keine Haftung übernommen!

Wichtig

Ich bin darauf aufmerksam gemacht worden, dass keine medizinische Diagnostik durchgeführt wird und die Hirnbilder auch nicht für medizinische Diagnostik benutzt werden können. Sollten trotzdem Auffälligkeiten in den Bildern erkannt werden, bin ich damit einverstanden, dass diese mir mitgeteilt werden.

Ich bestätige, dass die obigen Angaben richtig sind. Ich habe den Inhalt dieses Informationsblattes gelesen und verstanden und hatte die Möglichkeit Fragen dazu zu stellen. **Ich habe das Recht die Teilnahme an der Untersuchung zu jeder Zeit und ohne Angabe von Gründen abzubrechen. Es entstehen mir dadurch keine Nachteile.**

Persönliche Daten:

Name, Vorname	
Geburtsdatum	
Gewicht	

Gießen, den _____
Ort, Datum

Unterschrift Proband(in)

Unterschrift Versuchsleiter(in)

Probandencode: _____ - _____ - _____

Edinburgh Inventory of Handedness

Bitte dokumentieren Sie Ihre Handpräferenz für die unten aufgelisteten Handlungen oder Objekte durch ein „+“ in dem dafür vorgesehenen Kästchen.

Sind Sie sich bei einer Antwort unentschieden, dann fügen Sie in beiden Kästchen ein „+“ ein. Somit müssen in jeder Zeile immer insgesamt zwei „+“ stehen.

Für die Ausführung mancher Tätigkeiten oder die Benutzung einiger Objekte sind zwei Hände notwendig. In diesem Fall ist in Klammern angegeben, welcher Teil der Handlung genau gemeint ist.

Bitte beantworten Sie alle Fragen und lassen Sie nur dann eine Lücke, wenn Sie mit der Tätigkeit/dem Objekt überhaupt keine Erfahrung haben.

		links	rechts
1	Schreiben		
2	Zeichnen		
3	Werfen		
4	Schere		
5	Zahnbürste		
6	Messer (ohne Gabel)		
7	Löffel		
8	Besen (obere Hand)		
9	Ein Streichholz anzünden		
10	Eine Kiste öffnen (Deckel)		

Datum: _____

Probandencode: _____

Waterloo Footedness Questionnaire – Revised

Instruktionen: Beantworte jede der folgenden Fragen so gut du kannst. Wenn du *immer* den gleichen Fuß benutzt, um die beschriebene Tätigkeit auszuführen, umkreise bitte **Ri** oder **Li** (für **rechts immer** und **links immer**). Wenn du **überwiegend** einen Fuß verwendest, kreise bitte entsprechend **Rü** und **Lü** ein. Solltest du beide Füße **gleichermaßen häufig** gebrauchen umkreise bitte **Gl**.

Bitte umkreise nicht nur eine Antwort für alle Fragen, sondern stelle dir bei jeder Tätigkeit einzeln vor, wie du sie durchführst und markiere dann die entsprechende Antwort. Falls nötig, unterbrich bitte kurz und führe die Tätigkeit pantomimisch durch.

1. Welchen Fuß würdest du benutzen, um einen ruhig liegenden Ball auf ein direkt vor dir liegendes Ziel zu schießen?

Li	Lü	Gl	Rü	Ri
-----------	-----------	-----------	-----------	-----------
2. Wenn du auf einem Fuß stehen müsstest, welcher Fuß wäre es?

Li	Lü	Gl	Rü	Ri
-----------	-----------	-----------	-----------	-----------
3. Welchen Fuß würdest du benutzen, um Sand an einem Strand glattzustreichen?

Li	Lü	Gl	Rü	Ri
-----------	-----------	-----------	-----------	-----------
4. Wenn du auf einen Stuhl steigen müsstest, mit welchem Fuß würdest du als erstes auf den Stuhl steigen?

Li	Lü	Gl	Rü	Ri
-----------	-----------	-----------	-----------	-----------
5. Welchen Fuß würdest du benutzen um auf einen sich schnell bewegenden Käfer zu treten?

Li	Lü	Gl	Rü	Ri
-----------	-----------	-----------	-----------	-----------
6. Wenn du auf einem Bein auf einem Bahngleis balancieren würdest, welchen Fuß würdest du benutzen?

Li	Lü	Gl	Rü	Ri
-----------	-----------	-----------	-----------	-----------
7. Wenn du eine Murmel mit deinen Zehen aufheben wolltest, welchen Fuß würdest du benutzen?

Li	Lü	Gl	Rü	Ri
-----------	-----------	-----------	-----------	-----------
8. Wenn du auf einem Bein hüpfen müsstest, welchen Fuß würdest du verwenden?

Li	Lü	Gl	Rü	Ri
-----------	-----------	-----------	-----------	-----------
9. Welchen Fuß würdest du benutzen, um eine Schaufel in den Boden zu stechen?

Li	Lü	Gl	Rü	Ri
-----------	-----------	-----------	-----------	-----------
10. Während des entspannten Standes verlagern Menschen anfangs den Großteil ihres Gewichts auf einen Fuß und haben das andere Bein leicht gebeugt. Auf welchen Fuß würdest du dein Gewicht zuerst verlagern?

Li	Lü	Gl	Rü	Ri
-----------	-----------	-----------	-----------	-----------
11. Gibt es irgendeinen Grund (z.B. eine Verletzung), wegen dem du deinen normalerweise bevorzugten Fuß für eine der oben genannten Aktivitäten geändert hast?

Ja	Nein
-----------	-------------
12. Wurdest du jemals speziell trainiert oder gefördert, einen bestimmten Fuß für eine gewisse Tätigkeit zu benutzen?

Ja	Nein
-----------	-------------
13. Falls du auf eine der Fragen 11 oder 12 mit ja geantwortet hast, erläutere dies bitte kurz:

Fragebogen zur Erfassung der Lebendigkeit von Bewegungsvorstellungen

Ziel dieses Fragebogens ist es, die Lebendigkeit Ihrer Bewegungsvorstellungen zu erfassen. Die Bewegungsbegriffe auf den folgenden Seiten sollen bestimmte Bilder in Ihren Vorstellungen hervorrufen. Sie sollen die Lebendigkeit jeder Bewegungsvorstellung anhand einer Fünf-Punkte-Skala einschätzen. Schreiben Sie nach jeder Vorstellung den Wert in die vorgegebene Spalte. Die erste Spalte ist für die Einschätzung der Vorstellung, eine andere Person bei der Tätigkeit zu beobachten. In die zweite Spalte tragen Sie den Wert für die Einschätzung der Vorstellung ein, wenn Sie sich selber bei der Tätigkeit vorstellen. Versuchen Sie, alle Aufgaben unabhängig voneinander zu bearbeiten. Führen Sie zuerst die Aufgabe durch, sich eine andere Person vorzustellen (linke Spalte) und erst danach wieder von vorne beginnend, sich selber vorzustellen (rechte Spalte). Die beiden Beurteilungen für eine Vorstellungsaufgabe müssen dementsprechend nicht übereinstimmen.

Bitte **SCHLIESSEN** Sie für die Vorstellung jeder Tätigkeit die Augen!

Daten der Person:

Alter: _____

Geschlecht: _____

Rechtshänder / Linkshänder

Probandencode: _ _ _ _ _ - _ _ _ _ _ - _ _ _ _ _

Rating Skala für Ihre Beurteilung

Bei den Vorstellungsaufgaben kann die Vorstellung folgendermaßen sein:

Vollkommen scharf und lebendig	1
Ziemlich scharf und lebendig	2
Einigermaßen scharf und lebendig	3
Undeutlich und verschwommen	4
Kein Bild vorhanden, Du weißt lediglich, dass Du an die Tätigkeit denkst	5

Stellen Sie sich jede der folgenden Tätigkeiten vor, beurteilen Sie die Lebendigkeit der Vorstellung entsprechend der Skala.

Aufgabe	jemanden anderes sich vorstellen	sich selber vorstellen
1. Stehen		
2. Gehen		
3. Laufen		
4. Springen		
5. Etwas auf den Zehenspitzen erreichen		
6. Einen Kreis auf Papier zeichnen		
7. Einen Stein wegstossen		
8. Sich bücken, um eine Münze aufzuheben		
9. Nach vorne fallen		
10. Treppen hochlaufen		
11. Seitwärts springen		
12. Ausrutschen und rückwärts fallen		

Rating Skala für Ihre Beurteilung

Bei den Vorstellungsaufgaben kann die Vorstellung folgendermaßen sein:

Vollkommen scharf und lebendig	1
Ziemlich scharf und lebendig	2
Einigermaßen scharf und lebendig	3
Undeutlich und verschwommen	4
Kein Bild vorhanden, Du weißt lediglich, dass Du an die Tätigkeit denkst	5

Stellen Sie sich jede der folgenden Tätigkeiten vor, beurteilen Sie die Lebendigkeit der Vorstellung entsprechend der Skala.

Aufgabe	jemanden anderes sich vorstellen	sich selber vorstellen
13. Einen Ball mit zwei Händen fangen		
14. Einen Stein ins Wasser werfen		
15. Einen Ball in die Luft schießen		
16. Einen Ball über den Boden rollen		
17. Bergab laufen		
18. Über eine hohe Mauer klettern		
19. Über Eis rutschen		
20. Radfahren		
21. Ins Wasser springen		
22. An einem Seil schwingen		
23. Auf einem Bein balancieren		
24. Von einer hohen Mauer herabspringen		

Ausführung und Simulation von Hand- und Fußbewegungen – Informationsblatt und Einverständniserklärung

Liebe/r Proband/in,

die Abteilung Sportpsychologie und Bewegungswissenschaft (Prof. Dr. Jörn Munzert) führt ein neurophysiologisches Forschungsprojekt zur Beobachtung, Vorstellung und Durchführung von Hand- und Fußbewegungen durch.

Die Untersuchung besteht aus zwei Teilen. Im ersten Teil erfolgt eine Trainingsphase, in der sie lernen, einfache Hand- und Fußbewegungen mit einer bestimmten Geschwindigkeit sowohl real durchzuführen, als auch sie sich möglichst lebhaft vorzustellen. Diese Phase wird ca. 60 Minuten in Anspruch nehmen. Daran anschließend erfolgt im zweiten Teil eine fMRT-Untersuchung. Hierbei werden Bilder Ihres Gehirns sowohl während der realen Durchführung, als auch während der Beobachtung und der Vorstellung der zuvor geübten Bewegungen angefertigt. Mittels dieser Technik gelingt es, die neuronalen Strukturen zu identifizieren, die während der unterschiedlichen Ausführungsformen aktiv sind. Besonders aktive Strukturen benötigen viel Blut, um die Nervenzellen ausreichend mit Energie und Sauerstoff zu versorgen. Aufgrund seines Eisengehaltes hat das Blut magnetische Eigenschaften. Der Scanner erzeugt ein starkes Magnetfeld, wodurch der Blutfluss während einer Aufgabe gemessen werden kann.

Aufgrund dieses starken Magnetfeldes (1.5 Tesla) ergeben sich Ausschlusskriterien. Beispielsweise dürfen Sie keine Metallteile im oder am Körper tragen, die Sie nicht ablegen können, Sie dürfen nicht am Herz oder Gehirn operiert worden sein, auch Tätowierungen im Kopf- und Halsbereich schließen eine Teilnahme an der Studie aus. Während der Messung findet die Kommunikation zwischen Versuchsleiter und Proband/in über Mikrofon und Lautsprecher statt. Diese Daten werden nicht aufgezeichnet. Um sicher zu gehen, dass Sie wach bleiben und während der Vorstellungsphase die Augen schließen, werden ihre Augen während der Untersuchung aufgenommen. Diese Daten werden aufgezeichnet.

Die Teilnahme an dieser Untersuchung ist freiwillig und kann jederzeit von Ihnen abgebrochen werden, ohne Angabe von Gründen und ohne, dass daraus für Sie negative Konsequenzen entstehen. In diesem Falle werden Ihre Daten komplett

vernichtet. Auch nach vollständig abgeschlossener Datenerhebung können auf Ihr Verlangen hin alle von Ihnen aufgezeichneten Daten vernichtet werden.

Mit Ihrer Einverständniserklärung bestätigen Sie,

1. dass Sie über die bevorstehende Untersuchung informiert wurden
2. dass Sie auf die Freiwilligkeit der Teilnahme hingewiesen wurden
3. dass Sie den Weisungen der Versuchsleiter Folge leisten
4. dass Sie zu allen vereinbarten Terminen pünktlich erscheinen werden

Im Rahmen der wissenschaftlichen Untersuchung werden Ihre Daten aus den Fragebögen sowie Ihre Hirnaktivität aufgezeichnet. Alle von Ihnen erhobenen Daten werden anonymisiert gespeichert und verarbeitet, d.h. eine Zuordnung zwischen Daten und Person ist nicht möglich.

Die Daten werden als Gruppenergebnis ausgewertet. Auch hier gilt, dass nicht erkennbar ist und auch nicht rückgeschlossen werden kann, wer an der Studie teilgenommen hat. Alle gesetzlichen Bestimmungen und ethischen Richtlinien, die für wissenschaftliche Untersuchungen verbindlich sind, werden eingehalten.

(Vor- und Nachname in Druckbuchstaben)

Gießen,

Datum, Unterschrift

Nachbefragung

Probandencode: _____ - _____ - _____

1. Welche der Experimentalbedingungen haben Sie als am schwierigsten empfunden?

1.1 Wie gut gelang Ihnen die Ausführung der Bewegungen (Schulnote 1-6)?

Note: _

1.2 Wie gut gelang Ihnen die Beobachtung der Bewegungen (Schulnote 1-6)?

Note: _

1.3 Wie gut gelang Ihnen die Vorstellung der Bewegungen (Schulnote 1-6)?

Note: _

1.4 Wie gut gelang es Ihnen, während der Ruhephase an nichts zu denken

(Schulnote 1-6)?

Note: _____

2. Wie gut ist dir das Zählen während der unterschiedlichen Bedingungen gelungen

(Schulnote 1-6)?

Note: _____

3. Wie gut ist es dir gelungen, in der vorgegebenen Zeit deine Bewertung abzugeben

(Schulnote 1-6)?

Note: _____

4. Gab es Durchgänge, in denen dir die Durchführung der Aufgabe gar nicht gelungen ist?

Wenn ja, bitte notiere, um welche es sich dabei handelte.

5. Sonstige Bemerkungen / Besondere Vorkommnisse /Probleme während der Messung

Ausführung und Simulation von Hand- und Fußbewegungen – Informationsblatt und Einverständniserklärung

Liebe/r Proband/in,

die Abteilung Sportpsychologie und Bewegungswissenschaft (Prof. Dr. Jörn Munzert) führt ein neurophysiologisches Forschungsprojekt zur Beobachtung und Vorstellung von Hand- und Fußbewegungen durch.

Die Untersuchung besteht aus zwei Phasen. In der ersten Phase erfolgt ein Training, in dem Sie lernen, sich einfache Hand- und Fußbewegungen mit einer bestimmten Geschwindigkeit möglichst lebhaft vorzustellen. Diese Phase wird ca. 75 Minuten in Anspruch nehmen. Daran anschließend erfolgen in der zweiten Phase zwei an unterschiedlichen Tagen durchgeführte fMRT-Untersuchungen, die jeweils 45 Minuten dauern. Die erste Messung wird direkt im Anschluss an das Training durchgeführt, während die zweite Messung innerhalb der Folgewoche stattfindet. Hierbei werden Bilder Ihres Gehirns sowohl während der Beobachtung und der Vorstellung der zuvor geübten Bewegungen angefertigt. Mittels dieser Technik gelingt es, die neuronalen Strukturen zu identifizieren, die während der unterschiedlichen Ausführungsformen aktiv sind. Besonders aktive Strukturen benötigen viel Blut, um die Nervenzellen ausreichend mit Energie und Sauerstoff zu versorgen. Aufgrund seines Eisengehaltes hat das Blut magnetische Eigenschaften. Der Scanner erzeugt ein starkes Magnetfeld, wodurch der Blutfluss während einer Aufgabe gemessen werden kann.

Aufgrund dieses starken Magnetfeldes (1.5 Tesla) ergeben sich Ausschlusskriterien. Beispielsweise dürfen Sie keine Metallteile im oder am Körper tragen, die Sie nicht ablegen können, Sie dürfen nicht am Herz oder Gehirn operiert worden sein, auch Tätowierungen im Kopf- und Halsbereich schließen eine Teilnahme an der Studie aus. Während der Messung findet die Kommunikation zwischen Versuchsleiter und Proband/in über Mikrofon und Lautsprecher statt. Diese Daten werden nicht aufgezeichnet. Um sicher zu gehen, dass Sie wach bleiben und während der Vorstellungsphase die Augen schließen, werden Ihre Augen während der Untersuchung aufgenommen. Diese Daten werden aufgezeichnet.

Die Teilnahme an dieser Untersuchung ist freiwillig und kann jederzeit von Ihnen abgebrochen werden, ohne Angabe von Gründen und ohne, dass daraus für Sie negative Konsequenzen entstehen. In diesem Falle werden Ihre Daten komplett vernichtet. Auch nach vollständig abgeschlossener Datenerhebung können auf Ihr Verlangen hin alle von Ihnen aufgezeichneten Daten vernichtet werden. Durch die Teilnahme an der Untersuchung entstehen Ihnen, abgesehen von der Chance auf eine finanzielle Kompensation, keine weiteren Vorteile.

Mit Ihrer Einverständniserklärung bestätigen Sie,

1. dass Sie über die bevorstehende Untersuchung informiert wurden
2. dass Sie auf die Freiwilligkeit der Teilnahme hingewiesen wurden
3. dass Sie den Weisungen der Versuchsleiter Folge leisten
4. dass Sie zu allen vereinbarten Terminen pünktlich erscheinen werden
5. dass Sie eine Kopie des Informationsblattes bzw. der Einverständniserklärung erhalten haben

Im Rahmen der wissenschaftlichen Untersuchung werden Ihre Daten aus den Fragebögen sowie Ihre Hirnaktivität aufgezeichnet. **Alle von Ihnen erhobenen Daten werden anonymisiert gespeichert und verarbeitet. Die Speicherung und Auswertung der studienbezogenen Daten erfolgt nach gesetzlichen Bestimmungen gemäß §40 Bundesdatenschutzgesetz in anonymisierter oder pseudonymisierter Form.**

Die Daten werden als Gruppenergebnis ausgewertet. Auch hier gilt, dass nicht erkennbar ist und auch nicht rückgeschlossen werden kann, wer an der Studie teilgenommen hat. Alle gesetzlichen Bestimmungen und ethischen Richtlinien, die für wissenschaftliche Untersuchungen verbindlich sind, werden eingehalten.

(Vor- und Nachname in Druckbuchstaben)

Datum, Unterschrift des Probanden

Datum, Unterschrift des Untersuchenden

3. Gab es Durchgänge, in denen Ihnen die Durchführung der Aufgabe gar nicht gelungen ist? Wenn ja, bitte notieren Sie, um welche es sich dabei handelte.

4. Sonstige Bemerkungen / Besondere Vorkommnisse /Probleme während der Messung

Erklärung

Ich erkläre: Ich habe die vorgelegte Dissertation selbständig und nur mit den Hilfen angefertigt, die ich in der Dissertation angegeben habe. Alle Textstellen, die wörtlich oder sinngemäß aus veröffentlichten oder nicht veröffentlichten Schriften entnommen sind, und alle Angaben, die auf mündlichen Auskünften beruhen, sind als solche kenntlich gemacht.

(Tim Naumann)

