Aus der Abteilung Psychiatrie und Psychotherapie (Prof. Dr. med. P. Falkei)

Schwerpunktprofessur Forensische Psychiatrie und Psychotherapie (Prof. Dr. med. J. L. Müller)

> im Zentrum Psychosoziale Medizin der Medizinischen Fakultät der Universität Göttingen

## Die multimodale Untersuchung kognitiver Prozesse der Mentalen Rotation

INAUGURAL-DISSERTATION zur Erlangung des Doktorgrades der Medizinischen Fakultät der Georg-August-Universität zu Göttingen

> vorgelegt von Kerstin Paschke aus Cottbus

Göttingen 2011

Dekan:

Prof. Dr. med. C. Frömmel

I. Berichterstatter: II. Berichterstatterin: III. Berichterstatter: Prof. Dr. med. J. L. Müller Prof. Dr. rer. nat. M. Wilke Prof. Dr. med., Dr. rer. nat. Crozier

Tag der mündlichen Prüfung: 11.01.2012

## Inhaltsverzeichnis

A	Abbildungsverzeichnis v			
Та	belle	enverzeichnis	vi	
Al	bkürz	zungsverzeichnis	vii	
1	Einl	leitung	1	
	1.1	Theoretische Einordung der Mentalen Rotation	2	
	1.2	Forschungsansätze der Mentalen Rotation	3	
		1.2.1 Die Operationalisierung des Paradigmas	3	
		1.2.2 Die Erfassung von Leistungsparametern	4	
		1.2.3 Die Erfassung von Blickbewegungsparametern	6	
		1.2.4 Die Erfassung von neuronalen Aktivierungsparametern	14	
		1.2.5 Der multimodale Forschungsansatz	19	
	1.3	Fragestellungen und Hypothesen	21	
2	Mat	terial und Methoden	23	
	2.1	1 Die Stichprobe		
	2.2	Die Aufgabe	23	
		2.2.1 Das Stimulusmaterial	23	
		2.2.2 Die Stimuluspäsentation	27	
	2.3	Die Messung der Blickbewegungen	29	
	2.4	Die Messung der neuronalen Aktivierungen	31	
	2.5	Versuchsablauf		
	2.6	Datenanalyse	34	
		2.6.1 Leistungs- und Blickbewegungsparameter	34	
		2.6.2 Neuronale Aktivierungsparameter	39	
3	Erge	ebnisse	44	
	3.1	Die Leistungsparameter	44	
		3.1.1 Antwortgenauigkeit	44	
		3.1.2 Reaktionszeit	44	
	3.2	Leistungs- und Blickbewegungsparameter	46	
		3.2.1 Korrelationsmatrix	46	
		3.2.2 Faktorenanalyse	46	
	3.3	Die Blickbewegungsparameter	46	

#### Inhaltsverzeichnis

3.3.2 Fixationsanzahl	
3.3.3 Sakkadenamplitude	
3.3.4 Sakkadenmuster	
3.4 Die neuronalen Aktivierungsparameter	
3.4.1 Das Mentale-Rotations-Netzwerk	
3.4.2 2x5-ANCOVA	
4 Diskussion	54
4.1 Ergebnisinterpretation	
4.1.1 Der multimodale Forschungsansatz	
4.1.2 Leistungs- und Blickbewegungsparameter	
4.1.3 Neuronale Aktivierungsparameter	
4.2 Schlussfolgerungen	
4.2.1 Auf welcher Prozessstufe unterscheidet sich	n die Bearbeitung gleicher und
gespiegelter Stimuli?	
4.2.2 Besteht ein Einfluss der Winkeldifferenz auf	allen Prozessebenen? 62
4.2.3 Welche Rolle spielt die Dauer des kognitiver	n Gesamtprozesses? 63
4.2.4 Können unter der Beantwortung der aufges	tellten Fragen neue Ideen zum
Prozessmodell der Mentalen Rotation gewon	nnen werden? $\ldots$ 63
4.2.5 Zusammenführung	
4.3 Studienlimitationen und Ausblick	
4.3.1 Uberprüfung von Geschlechtseffekten	
4.3.2 Bestimmung des winkelabhängigen Umsch	agspunktes der Parameterver-
läufe	
4.3.3 Testung des funktionellen Sichtfeldes	
4.3.4 Entwicklung einer Kontrollaufgabe zur Erfa	ssung okulomotorischer fMRT-
Aktivierungen	
4.3.5 Testung des erweiterten Prozessmodells der	Mentalen Rotation 68
5 Zusammenfassung	70
Anhang	71

# Abbildungsverzeichnis

1.1	Stimulusmaterial aus Shepard RN und Metzler J (1971)	3
1.2	Visuelles Feld	7
1.3	Sakkadenassoziierte Aktivierungen	11
1.4	Kortikale Sakkadenkontrolle und die Bildung räumlicher Gedächtnisinhalte	12
1.5	Neuronale Aktivierungsmuster bei der Mentalen Rotation	18
2.1	Die Mentale-Rotations-Aufgabe	24
2.2	Berechnung der mittleren Stimulusexzentrizität	26
2.3	VisuaStim Digital Glasses	27
2.4	Bestimmung der Lokalisation des Blinden Fleckes	28
2.5	Schema des <i>Eye-Tracking-</i> Systems	30
2.6	Experimentaldesign	33
2.7	Korrekturerfolg der Messpunkte	36
2.8	Darstellung von Fixationen und Scanpfad	37
2.9	HRF	41
3.1	Leistungsparameter	45
3.2	Blickbewegungsparameter	48
3.3	Sakkadenmuster	49
3.4	Mentale-Rotations-Netzwerk	51
3.5	Neuronale Aktivierungen - Haupteffekt Winkeldifferenz	52
3.6	Neuronale Aktivierungen - Haupteffekt Aufgabentyp	53
4.1	Prozessschritte der Mentalen Rotation	66
4.2	Kontrollbedingung funktionelles Sichtfeld	67
4.3	Kontrollaufgabe zur Erfassung der Okulomotorik	69
A.1	Stimuluserstellung	76
A.2	Komponenten des magnetischen Momentes und der Gesamtmagnetisierung	78
A.3	Längs- und Quermagnetisierung	79
A.4	Freier Induktionsabfall	80
A.5	Relaxation	81
A.6	Gewebespezifität und Wichtung	82
A.7	MP-RAGE- und EPI-Pulsschemata	83
A.8	BOLD-Signal	85

## Tabellenverzeichnis

2.1	Beschreibung der Stichprobe	23
2.2	Beschreibung des <i>Eye-Tracking-</i> Systems	29
2.3	Messparameter der anatomischen und funktionellen Aufnahmen	32
2.4	Anzahl der auswertbaren Trials für jede Versuchsperson (Vp)	38
3.1	Korrelationsmatrix der Leistungs- und Blickbewegungsparameter	47
3.2	Faktorladungsmatrix der sieben Blickbewegungsparameter	47
A.1	Das Mentale Rotationsnetzwerk: Ergebnisse des post-hoc-t-Tests für neuronale Ak-	
	tivierungenszunahmen in der Stimulations- gegenüber der <i>baseline</i> -Bedingung	72
A.2	Neuronale Aktivierungsänderungen: Rotationsbedingung > Kontrollbedingung .	73
A.3	Neuronale Aktivierungsänderungen: Haupteffekt Winkeldifferenz	74
A.4	Neuronale Aktivierungsänderungen: Haupteffekt Aufgabentyp	75
A.5	Neuronale Aktivierungsänderungen: Haupteffekt Aufgabentyp - korrigiert für Re-	
	aktionszeit	75

# Abkürzungsverzeichnis

Abkz.	Abkürzung
AC	anterior commissure; Commissura anterior
AFC	alternative forced choice; forcierte Wahl zwischen Alternativen
AG	angular gyrus; Gyrus angularis
ALM	Allgemeines Lineares Modell
AM	arithmetisches Mittel/Mittelwert
BA	Brodmann-Areal
BOLD	blood oxygen level dependent effect; blutoxygenierungslevel-abhängiger Effekt
CEF	cingulate eye field; zinguläres Augenfeld
CMRGlc	cerebral metabolism rate of glucose; neuronaler Glukoseverbrauch
CS	<i>central sulcus;</i> Sulcus centralis
CSF	cerebrospinal fluid; zerebrospinale Flüssigkeit
DLPFC	dorsolateral prefrontal cortex; dorsolateraler präfrontaler Kortex
eng.	englisch
EOG	Elektrookulographie
EPI	echo planar imaging; Echoplanare Bildgebung
FDR	false discovery rate; Korrektur für multiple Vergleiche
FEF	frontal eye field; frontales Augenfeld
FID	free induction decay; freier Induktionsabfall
fixdur	fixation duration; Fixationsdauer
FLASH	fast low angle shot; schnelle Kleinwinkelanregung
FOV	<i>field of view;</i> Sichtfeld
FWH	full width of half maximum; Halbwertsbreite (einer Funktion)
GM	grey matter; graue Substanz
GRE	Gradientenecho
$HbO_2$	oxygeniertes Hämoglobin
HbR	desoxygeniertes (reduziertes) Hämoglobin
HF	hippocampal formation; Hippokampus-Formation
HF	Hochfrequenz
hMT	humanes medio-temporales (Kortex-)Areal; entspricht V5
ifixdur	index of fixation duration; Fixationsdauerindex (Fixationsdauer pro Zeiteinheit)
infix	index of number of fixations; Fixationsanzahlindex (Fixationsanzahl pro Zeiteinheit)
ips	intraparietal sulcus; Sulcus intraparietalis
IR	Infrarot
ISI	Interstimulusintervall

#### Abkürzungsverzeichnis

isp	index of scan path; Scanpfadlängenindex (Scanpfadlänge pro Zeiteinheit)
IT	inferior-temporaler Kortex
ls	lateral sulcus; Sulcus lateralis
LED	Leuchtdiode
M1	primärer motorischer Kortex (Gyrus praecentralis)
mfixdur	mean fixation duration; mittlere Fixationsdauer
mist	mistakes; relative Fehlerhäufigkeit
MNI	Montreal Neurological Institute; normierte Raumkoordinaten
mp	Messperiorde
MP-RAGE	magnitization prepared rapid acquired gradient echo;
	magnetisierungsvorbereitetes schnell akquiriertes Gradientenecho
MR	Magnetresonanz
MRT	Magnetresonanztomograph(ie)
Ν	number; Anzahl der gemessenen Schichten im MRT
nfix	number of fixations; Fixationsanzahl
NMR	Nukleare Magnetresonanz
n.s.	nicht signifikant
0.g.	oben genannt
pcs	precentral sulcus; Sulcus praecentralis
PD	proton density; protonendichtegewichtet
PEF	parietal eye field; parietales Augenfeld, entspricht dem posterioren Augenfeld
Pixel	<i>picture element;</i> Bildpunkt
PMd	dorsal premotor cortex; dorsaler prämotorischer Kortex
PPC	posterior parietal cortex; posterior-parietaler Kortex
rCBF	regional cerebral blood flow; regionalen zerebraler Blutfluss
rCBV	regional cerebral blood volume; regionales zerebrales Blutvolumen
$rCMRO_2$	regional cerebral metabolism rate of oxygen; regionaler Sauerstoffumsatz
ReML	restricted maximum likelihood;
	Modell zur Parameterschätzung bei beschränkter Information
RF	reticular formations; Formationes reticulares
ROI	region of interest; Schwerpunktregion
RT	repetition time; Wiederholungszeit
rt	reaction time; Reaktionszeit (Bearbeitungsdauer)
sa	Sakkadenamplitude (Sprungweite)
SC	superior colliculus; Colliculus superior
sd	standard deviation; Standardabweichung
SE	<i>spin echo;</i> Spinecho
SEF	supplementary eye field; supplementär-motorisches Augenfeld
sfs	superior frontal sulcus; Sulcus frontalis superior
SMA	supplementärmotorisches Areal
SMG	supramarginal gyrus; Gyrus supramarginalis
SNR	signal to noise ratio; Signal-Rausch-Verhältnis
S.O.	siehe oben

### Abkürzungsverzeichnis

sog.	sogenannte(r/s)
sp	scan path; Scanpfadlänge
SPL	superior parietal lobule; Lobulus parietalis superior
SPM	statistical parametric map; statistisch-parametrische Karte
SSI	steady state incoherent; inkohärenter Gleichgewichtszustand
sts	superior temporal sulcus; Sulcus temporalis superior
syn.	synonym
ТА	acquisition time; Dauer der Datenakquisition
TE	echo time; Echozeit
TFL	Turbo-FLASH; turbo fast low angle shot;
	schnelle Kleinwinkelanregung mit vorgeschaltetem 180°-Inversionspuls
TFT	thin film transistor; Dünnschichttransistor
TIM	total imaging matrix;
	totale Matrixtechnologie für Bildgebung (Empfangsspulenkonzept)
V1	primärer visueller Kortex
Voxel	<i>volume element</i> ; Volumenelement
WM	<i>white matter;</i> weiße Substanz
v.a.	vor allem
Vp	Versuchsperson

Das Konzept der Mentalen Rotation hat eine lange Forschungstradition. 1971 läuteten Shepard RN und Metzler J das Ende des reinen Behaviorismus' und den Beginn der Kognitiven Verhaltensforschung ein. Die Autoren entwickelten dreidimensionale abstrakte Würfelfiguren mit verschiedenen Raumorientierungen. Die Figuren wurden den Probanden paarweise präsentiert, hatten eine spezifsche Winkeldifferenz zueinander und waren entweder deckungsgleich oder gespiegelt. Die Probanden mussten die Deckungsgleichheit unter Nutzung räumlicher Fähigkeiten beurteilen. Diese Aufgabe ist eine Laboradaption alltäglicher Anforderungen zur Wahrnehmung und Verarbeitung von Objekten in einer dreidimensionalen Umwelt. Mit Hilfe dieses Paradigmas ist es möglich, kognitive Prozesse der Raumwahrnehmung modellhaft besser zu verstehen. Zu Beginn der Erforschung stand die Untersuchung von Leistungsparametern (Reaktionszeit und Fehlerzahl). In den 70er und 80er Jahren erlangte die Messung von Blickbewegungen größere Bedeutung, da mit ihrer Hilfe nicht mehr nur die Ergebnisse kognitiver Prozesse erfasst werden können, sondern der Prozess selbst indirekt zugänglich wird. Im Bereich der Mentalen-Rotations-Forschung wurde diese Methodik erstmals 1976 von Just und Carpenter PA genutzt. Auf der Grundlage ihrer Ergebnisse definierten die Autoren Prozessschritte der Mentalen Rotation. Doch war die Überprüfung dieser Schritte und ihre weitere Differenzierung aufgrund der methodischen Limitationen nur eingeschränkt möglich. Die 90er Jahre brachten eine neue große Errungenschaft in der Untersuchung kognitiver Prozesse: Die neuronale Bildgebung mit Hilfe der funktionellen Magnetresonanztomographie (fMRT) wurde entwickelt und bildet bis heute einen wesentlichen Pfeiler der sog. Kognitiven Neurowissenschaften. Eine der ersten Anwendungen auf die Mentale Rotation erfolgte durch Cohen MS et al. (1996). Hiermit wurde es nun möglich, den kognitiven Prozessen neuroanatomische Korrelate zuzuordnen. Bis heute konnten mit der Mentalen Rotation assoziierte Hirnareale im Rahmen eines Netzwerkes genauer spezifiziert werden. Dabei kamen zu Beginn des letzten Jahrzehnts v.a. Blockdesigns zur Anwendung. Im Blockdesign können die neuronalen Aktivierungen nicht für einzelne Stimulationen in Anhängigkeit unterschiedlicher Experimentalbedingungen ausgewertet werden. Sensitivität und Spezifität der Datenerfassung sind somit verringert. Im event-related-Design kann dieser Einschränkung begegnet werden (siehe de Lange et al. 2005; Ecker et al. 2006; Keehner et al. 2006; Lamm et al. 2007; Mourao-Miranda et al. 2009). Unterschiedliches Stimulusmaterial erschwert zudem die Vergleichbarkeit der Ergebnisse (einzelne oder paarweise Präsentation von Buchstaben, Zahlen und Bildern von z.B. Werkzeugen, Präsentation von Würfelfigurenpaaren). Auch fand die Untersuchung deckungsgleicher versus gespiegelter Stimuli bislang sehr wenig Beachtung (siehe Corballis und McMaster 1996; Hamm et al. 2004; Alivisatos und Petrides 1997). So existieren trotz der langen Forschungstradition weiterhin offene Fragen zum Lösungsprozess und zu dessen neuronalen Korrelaten.

### 1.1 Theoretische Einordung der Mentalen Rotation

Die Mentale Rotation beschreibt die Fähigkeit, zwei- oder dreidimensionale Figuren gedanklich schnell und akkurat zu drehen (Linn und Petersen 1985). Hierfür ist es zunächst notwendig, ein gedankliches Abbild der Figuren und eine Vorstellung der räumlichen Relationen der figuralen Elemente zu entwickeln. Damit ist die Mentale Rotation ein Bestandteil der räumlichen Fähigkeiten. Räumliche Fähigkeiten ermöglichen dem Menschen, visuell-räumliche, nichtsprachliche Informationen im Gedächtnis zu speichern, zu transformieren bzw. zu manipulieren und abzurufen (Dünser et al. 2006). Sie bilden die Voraussetzung für die Bewältigung vielfältigster Alltagssituationen in einer dreidimensionalen Umwelt.

McGee (1979) unterteilt die räumlichen Fähigkeiten in die Bereiche Visualisierung und Orientierung. Visualisierung (syn. Mentale Vorstellung, eng. *mental imagery*) beschreibt die Fähigkeit, Objekte und Bilder mental abzubilden und räumlich zu manipulieren. Die Fähigkeit der Orientierung ermöglicht es, die Anordnung von Elementen in einem visuellen Reizmuster zu verstehen. Änderungen in der räumlichen Konfiguration sind so nachvollziehbar. Lohman und Kyllonen (1983) unterscheiden im Bereich der Orientierung zwischen räumlicher Relation und räumlicher Ausrichtung. Räumliche Relationen beschreiben die Lagebeziehungen von Objekten und Subjekten. Räumliche Ausrichtungen beinhalten die Positionen der Gegenstände und Individuen im Raum relativ zu anderen (Sjölinder 1998). Über das Wissen der eigenen Orientierung ist ein Wechsel von Perspektiven möglich. So können sich Menschen, in verschiedenen Umgebungen zurecht finden (Glück et al. 2005).

Räumliche Fähigkeiten können als Bestandteil der fluiden Intelligenz (z.B. Cattell 1963; Horn und Cattell 1966) oder aber als eigenständige Intelligenzfaktoren (z.B. Thurstone 1934) verstanden werden. Die fluide Intelligenz  $g_f$  bildet neben der kristallinen Intelligenz  $g_c$  einen Faktor der allgemeinen Intelligenz (g-Faktor, Spearman 1904). Ihre Entwicklung ist durch biologische Einflüsse bestimmt und weitgehend unabhängig von kulturellen und edukativen Lernerfahrungen.

Thurstone (1950) beschreibt in diesem Zusammenhang drei Raumfaktoren (eng. *space factors,*  $S_1$  bis  $S_3$ ):

- S<sub>1</sub> repräsentiert die Fähigkeit, ein Objekt trotz verschiedener Raumansichten zu erkennen. Außerdem ermöglicht er die Visualisierung unterschiedlicher Positionen rigider Objektkonfigurationen.
- S<sub>2</sub> steht für die Fähigkeit, sich Bewegungen von Teilen eines Objektes in einer Gesamtkonfiguration vorstellen zu können. Er ist damit ebenfalls kennzeichnend für die Fähigkeit zur Visualisierung.
- 3. *S*<sup>3</sup> kennzeichnet das Verständnis für die Raumorientierungen des eigenen Körpers und seine Relationen zu anderen Objekten. Dies ist ein Aspekt der von McGee (1979) sowie Lohman und Kyllonen (1983) beschriebenen Orientierung.

Neuere Konzepte verstehen räumliche Fähigkeiten als Bestandteil zweier Intelligenzfaktoren. So sind sie im Mehr-Ebenen-Modell der Intelligenz von Johnson W und Bouchard (2005) in den Faktoren Wahrnehmung und Bildrotation erfasst. Dieses Modell enthält außerdem den Faktor Sprache und einen übergeordneten g-Faktor (eng. *verbal-perceptual-visualization model*). Die von McGee (1979) beschriebene Visualisierung entspricht, den Autoren zufolge, dem Faktor Bildrotation. Die Fähigkeit der Orientierung ist ein Bestandteil der räumlichen Komponente des Faktors Wahrnehmung.

Linn und Petersen (1985) klassifizieren Tests zur Erfassung räumlicher Fähigkeiten folgendermaßen:

- Tests zur räumlichen Wahrnehmung (eng. spatial perception)
- Tests zur Visualisierung (eng. spatial visualization)
- Tests zur Mentalen Rotation (eng. *mental rotation*).

Diese Einteilung verdeutlicht eine gesonderte Stellung der Mentalen Rotation. Sie enthält sowohl Komponenten der von McGee (1979) beschriebenen Fähigkeiten der Visualisierung als auch der Orientierung (Kolb und Whishaw 1990).

Der Prozess der Mentalen Rotation umfasst komplexe Handlungsfolgen. Neben der gedanklichen Abbildung und Transformation müssen die präsentierten Objekte bewertet werden. Karádi et al. (2001) fanden, dass interindividuelle Leistungsunterschiede bei der Mentalen Rotation mit verschiedenen Ausprägungen der Fähigkeiten einher gehen, Entscheidungen auf der Grundlage von Wahrnehmungen zu treffen (eng. *perceptual decision*), deduktiv zu denken sowie die Aufmerksamkeit zu fokussieren. Auch Vingerhoets et al. (2001) betonen die Bedeutung von der Fähigkeit des räumlichen Schlussfolgerns und Problemlösekompetenzen.

### 1.2 Forschungsansätze der Mentalen Rotation

#### 1.2.1 Die Operationalisierung des Paradigmas

Die wohl bekannteste Operationalisierung des psychologischen Konstruktes der Mentalen Rotation stammt von Shepard RN und Metzler J (1971). Sie zeigten ihren Probanden Paare dreidimensionaler gleicher oder gespiegelter neutraler, kultur- und erfahrungsfreier Würfelfiguren (Abbildung 1.1). Die Figuren waren spezifisch im Raum orientiert und zwischen 0° und 180° gegeneinander rotiert (Experimentalbedingung Winkeldifferenz). Die Versuchspersonen mussten entscheiden, ob sie sich deckungsgleich oder gespiegelt zueinander verhielten (Experimentalbedingung Aufgabentyp).



**Abbildung 1.1:** Stimulusmaterial aus Shepard RN und Metzler J (1971, , S. 702). (a) und (b) zeigen Beispiele gleicher, gegeneinander rotierter Stimuli eines Paares. In (c) hingegen ist ein Paar gespiegelter, gegeneinander rotierter Stimuli abgebildet.

In nachfolgenden Experimenten zur Mentalen Rotation wurden, neben den Würfelfiguren nach Shepard RN und Metzler J (1971), vorrangig alphanumerische Reize (Buchstaben und Zahlen) oder Bilder von Gegenständen bzw. Händen in unterschiedlichen Ausrichtungen paarweise oder einzeln präsentiert (Ark 2002). Bei alphanumerischen Stimuli (Buchstaben und Zahlen) ist ein Rückgriff auf automatisierte Lernerfahrungen notwendig. Präsentierte Stimuli müssen hier in der Regel mit einem internen Abbild verglichen werden. Sie sind zweidimensional und müssen daher nicht, wie die Würfelfiguren, in einem der realen Umwelt ähnlichen Raum bearbeitet werden. Zur Untersuchung des Paradigmas der Mentalen Rotation stehen unterschiedliche Methoden zur Verfügung. Jede Methode besitzt verschiedene Stärken und Schwächen. Sie kann einen spezifischen Beitrag zur Aufklärung zugrunde liegender Prozesse der Mentalen Rotation leisten. Die am häufigsten verwendeten Methoden sollen im Folgenden näher beschrieben werden.

#### 1.2.2 Die Erfassung von Leistungsparametern

Die älteste Methode zur Untersuchung von kognitiven Prozessen ist die der Erfassung von Leistungsparametern. Leistungsparameter beinhalten die Bearbeitungsdauer (operationalisierbar über die Reaktionszeit) und die Korrektheit der Lösung (operationalisierbar über Antwortgenauigkeit). Während die Reaktionszeit ein Maß für die Aufgabenanforderung ist, erlaubt die Antwortgenauigkeit einen Rückschluss auf die Aufgabenschwierigkeit (Lehmann et al. 2006).

#### Leistungsparameter bei der Mentalen Rotation

**Experimentalbedingung Winkeldifferenz** Shepard RN und Metzler J (1971) fanden einen linearen Zusammenhang zwischen der Winkeldifferenz der Stimuli eines Paares und der Bearbeitungsdauer. Dieses Ergebnis ist seitdem mit unterschiedlichem Stimulusmaterial in zahlreichen Studien repliziert worden (siehe u.a. Bethell-Fox und Shepard RN 1988; Shepard S und Metzler D 1988; Dror et al. 1997; Kosslyn et al. 1998; Jordan et al. 2001). Auf der Grundlage des erfassten Leistungsparameters schlossen Shepard RN und Metzler J (1971), dass mit den präsentierten Reizen analog einer physikalischen realen Rotation operiert wird. Diese Interpretation ist bis heute ein wesentlicher Bestandteil der Kognitionsforschung (für einen umfassenden Überblick siehe Shepard RN und Cooper 1982). Dabei ist sie vielfach kritisiert worden. So vertritt Zenon Pylyshyn z.B. die Ansicht, dass der Prozess der Mentalen Rotation auf rein abstrakten Denk- und Vergleichsprozessen beruht (siehe u.a. Pylyshyn 1973, 2003). Cooper und Shepard RN (1973 a) fanden eine kurvilineare Zunahme der Reaktionszeiten bei der Bearbeitung alphanumerischer Einzelstimuli bis 180° Rotation und eine symmetrische kurvilineare Abnahme zwischen 180° und 360° Rotation. Eine Mentale Rotation im Uhrzeigersinn erfolge, ihrer Interpretation nach, genau so schnell wie eine Mentale Rotation entgegen dem Uhrzeigersinn. Probanden würden jeden Stimulus rotieren und anschließend feststellen, ob der dargebotene Stimulus mit dem gespeicherten, internen Abbild dieses Stimulus übereinstimmt oder gespiegelt zu diesem vorliegt.

Seurinck et al. (2004) berichten von einem positiven Zusammenhang zwischen der Winkeldifferenz der Stimuli und der Fehlerzahl bei der Aufgabenlösung. Die Schwierigkeit der Aufgaben steigt demnach mit der Winkeldifferenz.

**Experimentalbedingung Aufgabentyp** Gespiegelte zeigen gegenüber gleichen/normalen Stimuli längere Reaktionszeiten. Hierbei kamen dreidimensionale paarweise Stimuli (Shepard RN und Metzler J 1971; Just und Carpenter PA 1976), einzelne zweidimensionale zufällige Formen (Cooper 1975) sowie einzelne alphanumerische Stimuli zur Anwendung (Cooper und Shepard RN 1973 b; Corballis und McMaster 1996; Hamm et al. 2004; Kung und Hamm 2010). Shepard

RN und Metzler J (1971) fanden eine im Mittel knapp 1s längere Reaktionszeit bei der Bearbeitung gespiegelter gegenüber der Bearbeitung gleicher Stimuluspaare. Mit der Begründung, dass bei gespiegelten Stimuluspaaren keine Rotation bis zur Kongruenz erfolgen kann, wendeten sie kein lineares Regressionsmodell zur Beschreibung der Reaktionszeiten in Abhängigkeit von der Winkeldifferenz für gespiegelte Stimuluspaare an.

Cooper (1975) fand ebenfalls eine längere Reaktionszeit für gespiegelte Stimuli. Zu Beginn der Aufgabe erfolge eine auf gleiche Stimuli ausgerichtete Handlungsplanung. Bei gespiegelten Stimuli weiche demnach die notwendige von der geplanten Handlung ab.

Shepard RN und Cooper (1982) fanden eine lineare Zunahme der Reaktionszeit in Abhängigkeit von der Winkeldifferenz für gleiche Shepard-Metzler-Figuren, die in der Bildtiefe und in der Bildebene rotiert waren, sowie für gespiegelte Stimuli, die in der Bildebene rotiert waren. Jedoch beobachteten sie für gespiegelte Figuren, die in der Bildtiefe rotiert vorlagen, eine Zunahme der Reaktionszeit zwischen 0° und 135° und eine Abnahme der Reaktionszeit von 135° bis 180° Winkeldifferenz. Die Autoren schlussfolgerten, dass im zweiten Winkeldifferenzintervall ein Stimulusvergleich allein gegenüber einer Stimulusrotation ausreichend ist, um den Aufgabentyp zu bestimmen. Passend zu diesem Befund beschreiben Kung und Hamm (2010) eine Reaktionszeitinteraktion zwischen Winkeldifferenz und Aufgabentyp von Buchstaben. Da die Reaktionszeitdifferenz zwischen normalen und gespiegelten Buchstaben mit der individuellen Rotationsrate der Probanden zusammenhing, erklärten die Autoren ihre Befunde über ein Kippen des gespiegelten Stimulus aus der Bildebene, um ihn nach erfolgter mentaler Drehung mit der internen Repräsentation in Übereinstimmung zu bringen.

Auch den Überlegungen von Johnson AM (1990) zufolge manifestiert sich der Unterschied in der Bearbeitung gleicher und gespiegelter Stimuli im Anschluss an die eigentliche Mentale Rotation um eine bestimmte Winkeldifferenz. Probanden, die logisch schlussfolgerten, dass nicht gleiche Stimuli gespiegelt sind, zeigten insgesamt kürzere Reaktionszeiten. Für die Bearbeitung gespiegelter Stimuli benötigten sie ca. 1 s mehr Zeit pro Aufgabe.

Im Gegensatz zu den genannten Befunden zeigen andere Studien ähnliche Reaktionszeitverläufe für gleiche und gespiegelte alphanumerische Stimuli (Cooper und Shepard RN 1973 b; Corballis und McMaster 1996; Hamm et al. 2004). Corballis und McMaster (1996) replizierten den von Cooper und Shepard RN (1973 a) beschriebenen symmetrischen Reaktionszeitverlauf in Abhängigkeit von der Winkeldifferenz zwischen 0° und 360° getrennt für gleiche und gespiegelte alphanumerische Einzelstimuli ohne signifikante Unterscheidung der Funktionsanstiege. Sie fanden eine im Mittel um 587 ms längere Reaktionszeit bei der Bearbeitung gespiegelter gegenüber normalen Buchstaben. Corballis und McMaster (1996) erklärten sie durch zusätzlich benötigte Zeit im Rahmen logischen Schlussfolgerns oder einer nach der Mentalen Roation stattfindenden Korrektur zweidimensionaler, gespiegelter Stimuli durch eine Rotation in der Bildtiefe ("Entspiegelung").

Des Weiteren berichten Corballis und McMaster (1996) von einer geringeren Antwortgenauigkeit bei gespiegelten gegenüber normalen Buchstaben, wohingegen Hamm et al. (2004) und Kung und Hamm (2010) keine Unterschiede finden konnten. Alle Autoren nutzten vergleichbares Stimulusmaterial. Daher sind Gründe für die differierenden Ergebnisse unklar. Unterschiede in den berichteten Reaktionszeitfunktionen könnten auf Stimuluscharakteristika und die genutzten Raumdimensionen zurückgeführt werden. Im Gegensatz zu alphanumerischen Stimuli existieren

zu Shepard-Metzler-Figuren in der Regel keine Vorerfahrungen bei den Probanden. Zudem induzieren Buchstaben und Zahlen hochautomatisierte (Lese-)Prozesse. Daher ist eine Überführung von gespiegelten Buchstaben und Zahlen in ihr vertrautes Abbild wahrscheinlich. Bei Shepard-Metzler-Figuren existiert hingegen keine mögliche Rotation, um eine Deckungsgleichheit herzustellen. Jedoch kann bei dreidimensionalen Figuren die Bildtiefe zusätzliche Informationen liefern, die die Erkennung der Deckungsgleichheit erleichtern.

**Zusammenfassung** Seit 40 Jahren werden Leistungsparameter bei Aufgaben zur Mentalen Rotation untersucht. Hierbei konnte eine Steigerung der Anforderung und der Schwierigkeit mit höherer Winkeldifferenz bzw. Rotation gezeigt werden. Die Bearbeitung von gleichen (identischen) und gespiegelten Stimuli unterscheidet sich. Doch existieren hier z.T. unterschiedliche Befunde, die nicht allein durch das Stimulusmaterial erklärbar sind. Leistungsparameter eignen sich gut, die Dauer und das Ergebnis eines kognitiven Prozesses zu beschreiben. Um Aussagen über den Prozess selbst treffen zu können, müssen zusätzliche Methoden genutzt werden. So betonen Knoblich et al. (2001) z.B. den Vorteil der Messung von Blickbewegungen gegenüber der reinen Erfassung von Leistungsparametern.

#### 1.2.3 Die Erfassung von Blickbewegungsparametern

Die Augen gelten als "Fenster zum Gehirn" (Grant und Spivey 2003; Pomplun et al. 1998). Blickbewegungen können als motorisches Korrelat perzeptiver und kognitiver Prozesse verstanden werden und besitzen daher einen hohen kognitionswissenschaftlichen Nutzen (Pomplun et al. 1998).

#### Grundlagen der Blickbewegungsforschung

Blickbewegungen sind willkürliche Bewegungen des Auges, die objektbezogen ausgeführt werden können. Sie dienen der Aufnahme und der Interpretation von visuellen Informationen (Joos et al. 2003). Ermöglicht werden die Bewegungen über drei (äußere) Augenmuskelpaare (Musculus rectus superior und inferior, Musculus rectus lateralis und medialis, Musculus obliquus superior und inferior).

**Funktion von Blickbewegungen** Werden die Augen auf einen Punkt ausgerichtet, können visuelle Informationen in einem Raumanteil um diesen Punkt mit einem Durchmesser von ca. 180° wahrgenommen werden. Dieser Raumanteil wird als visuelles Feld bezeichnet (Murata 2004). In seinem Zentrum liegt die Fovealregion (Rosenzweig et al. 2002, Abbildung 1.2). Der in der Fovea des Auges erfasste Teil der visuellen Information kann mit maximaler Auflösung verarbeitet werden. Die Fovealregion umschreibt einen Kegel mit einem Durchmesser von 2 Sehwinkelgraden um ein fokussiertes Objekt (Murata 2004). Der Sehwinkelgrad ist die Einheit zur Beschreibung der scheinbaren Größe eines Objektes (syn. scheinbarer Durchmesser, Sehwinkel  $\alpha$ ), unter der es vom Beobachter wahrgenommen wird. Es wird in Relation zum Beobachter bestimmt und ist sowohl von der wahren Objektgröße als auch der Entfernung zwischen Objekt und Beobachter abhängig.



Abbildung 1.2: Darstellung des visuellen Feldes (modifiziert nach Rosenzweig et al. 2002, , Begleit-CD). Das visuelle Feld beschreibt den Raumanteil, in dem visuelle Informationen wahrgenommen werden können. Im Zentrum, der Fovealregion, ist das schärfste Sehen möglich.

Ein Teilgebiet des visuellen Feldes bildet das funktionelle Sichtfeld. Über foveales und peripheres Sehen können hier um einen Fixationspunkt herum im Rahmen einer visuellen Aufgabe aktiv Informationen extrahiert werden (Mackworth 1965). In Abhängigkeit von der Stimuluskomplexität, dem Grad der Aufmerksamkeit, der Vertrautheit mit dem Stimulus, der Stimulus-Umgebung sowie umweltbedingtem Stress variiert der Durchmesser des funktionellen Sichtfeldes von ca. 2 bis 4° (Williams 1989; Murata 2004). Mit steigender Aufgabenkomplexität verkleinert es sich zum Schutz vor einer Überladung des Verarbeitungssystems (Tunnelblick; siehe Mackworth 1965; Williams 1989; Edwards und Goolkasian 1974) und nimmt eine unregelmäßigere Form an (Rantanen und Goldberg 1999).

Mit Hilfe von Bewegungen des Auges kann das funktionelle Sichtfeld auf andere Raumausschnitte verlagert werden, um auch periphere Reize foveal abzubilden. So ist es möglich, eine Vielzahl von Informationen der visuellen Umwelt in unterschiedlicher Auflösung bedarfsgerecht zu erfassen und zu integrieren.

**Die Verarbeitung visueller Informationen** Die aufgenommenen visuellen Informationen werden von der Retina über den Sehnerven, den Tractus opticus und die Radiatio optica zur primären Sehrinde (syn. striärer Kortex, primärer visueller Kortex, V1, Brodmann-Areal BA 17) weitergeleitet. Die primäre Sehrinde macht etwa 15% der gesamten Großhirnrinde aus und umfasst die Wand des Sulcus calcarinus, die mediale Fläche des Okzipitallappens sowie den Okzipitalpol. Ca. 50% der Neurone in V1 verarbeiten ankommende Informationen aus der Fovealregion. Von V1 werden die visuellen Informationen in die extrastriären Schichten des visuellen Kortex (V2 bis V8) weitergeleitet. Die Gebiete der extrastriären Sehrinde sind entlang der Verarbeitungsebenen mit zunehmend spezifischeren Aufgaben betraut (Gesichter-, Situations-, Ortserkennung usw.). Es lassen sich zwei Hauptpfade der visuellen Informationsweiterleitung unterscheiden (Mishkin et al. 1983; Goodale und Milner 1992; Goodale und Westwood 2004):

- Der ventrale Pfad (Was-Pfad) dient dem Erkennen von Farben, Formen, Mustern und Objekten. Er erhält Informationen aus spezialisierten Ganglienzellen der Netzhaut und des Thalamus (P-Zellen). Von den P-Zellen des Thalamus werden sie über V1, V2 und V4 in den inferior-temporalen Kortex (IT) weitergeleitet.
- Über den dorsalen parietalen Pfad (Wo-Pfad) können Bewegungen sowie räumliche Positionen und Konfigurationen von Objekten analysiert und visuell gesteuerte Handlungen

durchgeführt werden. Er bezieht Projektionen aus ebenfalls spezialisierten Ganglienzellen der Netzhaut und des Thalamus (M-Zellen). Die M-Zellen des Thalamus leiten die Signale über V1 v.a. in das medio-temporale Areal (humaner MT bzw. V5). Das hMT ist in die Verarbeitung von sich real und vorgestellt bewegenden Reizen involviert (Tootell et al. 1995; Kourtzi und Kanwisher 2000). Von hier erreichen die Fasern den posterioren parietalen Kortex (eng. *posterior parietal cortex, PPC*).

Die visuelle Wahrnehmung wird zusätzlich von psychologischen Faktoren, wie Aufmerksamkeit und Gedächtnis, beeinflusst.

**Die Einteilung von Blickbewegungen** Blickbewegungen setzen sich aus Fixationen und Sakkaden zusammen. Während einer Fixation wird die Position der Augen relativ konstant gehalten. So können Reizmerkmale enkodiert und höheren kortikalen Strukturen zugeleitet werden (Joos et al. 2003). Die Dauer einer Fixation wird mit Werten zwischen 90 und 600 ms angegeben (Ellis und Smith 1985; Sibert und Jacob 2000) und ist von der Art der stimulusassoziierten Aufgabe abhängig (Karsh und Breitenbach 1983). Just und Carpenter PA (1976) gehen davon aus, dass Fixationen die mentalen Operationen des zentralen Prozessors reflektieren (Arbeitsgedächtnis, siehe z.B. Baddeley 2003). Dabei entspräche

- der Ort einer Fixation dem Objektteil, das augenblicklich verarbeitet wird,
- die Dauer einer Fixation der Verarbeitungsdauer und
- die Fixationssequenz der Verarbeitungssequenz.

Diese Annahme zur Verbindung von Auge und Verstand (eng. *eye-mind assumption,* Thibadeau et al. 1982) gilt jedoch nicht im absoluten Sinne. Blickbewegungen und kognitive Prozesse sind nicht vollständig synchronisiert (Rayner 1998). Der Fixationslokus muss nicht immer mit dem Aufmerksamkeitslokus übereinstimmen (Remington 1980). Die Einhaltung folgender Richtlinien zur Aufgabengestaltung sollte eine Übereinstimmung jedoch unterstützen (Just und Carpenter PA 1976):

- Die Aufgabenreize sollten so konstruiert sein, dass ihre detaillierte Enkodierung die Voraussetzung für das Lösen der konkreten Aufgabe ist.
- Die Lösungsziele sollten eindeutig formuliert sein.
- Eine Aufgabe sollte schnellstmöglich gelöst werden müssen.

Trotzdem können kognitive Prozesse sowohl schneller als auch langsamer sein als beobachtbare Bewegungen des Auges (Radach und Kennedy 2004). Die Verarbeitungsdauer setzt sich aus der Zeit der Enkodierung und den durchgeführten Operationen zusammen. Unmittelbar vor und nach einer Sakkade können keine Informationen enkodiert werden (sakkadische Suppression). Dadurch verlängert sich die Fixationsdauer gegenüber der Verarbeitungsdauer. Zusätzlich wird während einer Fixation neben der kognitiven Reizverarbeitung die nächste Fixation geplant. Unklar ist, ob diese Prozesse nacheinander, in Überschneidung oder parallel ablaufen.

Zwischen der Dauer einer Fixation und der Schwierigkeit einer Aufgabe gibt es einen positiven Zusammenhang (Rayner 1998). So wurden längere Fixationsdauern bei Aufgaben mit zunehmend schwierigeren Satzkonstruktionen gemessen (Rayner 1978, 1984). Kürzere Fixationszeiten fanden Stager und Angus (1978) bei bekannten Aufgaben.

Durch Sakkaden werden die Augen auf bestimmte Punkte ausgerichtet, um diese optimal auf der Netzhaut abzubilden (Joos et al. 2003). Die Initiierung von Sakkaden erfolgt willentlich bewusst oder unbewusst reizinduziert. Nach ihrer Initiierung sind Sakkaden ballistisch und somit nicht mehr beeinflussbar.

Geschwindigkeit ( $v_{Sakkade}$  in  $\frac{\circ}{ms}$ ) und Dauer ( $\Delta t_{Sakkade}$  in ms) einer Sakkade sind von der Sakkadenamplitude (Sprungweite, sa in °) abhängig (Carpenter RHS 1977).

$$v_{Sakkade} = \frac{A_{Sakkade}}{\Delta t_{Sakkade}} \tag{1.1}$$

Die Sakkadengeschwindigkeit kann bis zu  $1000\frac{\circ}{s}$  betragen. Die Größe der Sakkadenamplitude umfasst Werte von 1 bis 40° (Sibert und Jacob 2000) und wird durch das funktionelle Sichtfeld bestimmt. Eine Verkleinerung des funtionellen Sichtfeldes bei größerer Stimuluskomplexität geht mit einer Verringerung der Sakkadenamplitude einher (May et al. 1990). Die Sprungweite ist den Autoren zufolgen ein valides Maß zur Messung mentaler Anstrengung.

Fixationen werden durch Sakkaden miteinander verbunden. Die zeitliche und örtliche Abfolge von Fixationen bei der Betrachtung einer Szenerie wird als Scanpfad (Blickpfad) bezeichnet und beschreibt das Fixationsmuster (siehe z.B. Just und Carpenter PA 1976; Shiina et al. 1994, 1997). Der Scanpfad soll Rückschlüsse auf die Sequenz und den Umfang der Extraktion aufgabenrelevanter Informationen sowie die zugrunde liegenden kognitiven Modelle ermöglichen (Stark und Ellis 1981). Sein Verlauf und seine Länge werden vom Stimulus, dem Grad der Aufgabenanforderung und dem Lösungsansatz beeinflusst (Joos et al. 2003). Eine kürzere Scanpfadlänge gibt Hinweise auf eine effizientere Lösung der Aufgabe. Längere Distanzen entstehen z.B. durch wiederholte Fixationen gleicher Bildausschnitte (Refixationen).

**Die Kontrolle von Blickbewegungen** Im Rahmen der Leseforschung unterscheidet Rayner (1998) zwei Modelle, die die Kontrolle von Augenbewegungen beschreiben.

- 1. Prozessmodelle sprechen kognitiven Verarbeitungsprozessen die entscheidene Rolle bei der Kontrolle von Blickbewegungen zu.
- 2. Okulomotorische Modelle gehen von der Bewegungssteuerung durch primär okulomotorische Faktoren aus. Diese seien nur indirekt mit Verarbeitungsprozessen verbunden.

Die Forschungsergebnisse zu diesen Modellen sind widersprüchlich, scheinen jedoch eher den ersten Modelltyp zu unterstützen (Rayner 1998).

Die Generierung von Blickbewegungen erfolgt in kortikalen Blickzentren (Trepel 2004). Sie befinden sich im frontalen, parietalen und zingulären Kortex (siehe Abbildungen 1.3 und 1.4):

• frontales Augenfeld

Das frontale Augenfeld (BA 8, eng. *frontal eye field*, FEF) befindet sich am posterioren Ende des Gyrus frontalis medius direkt anterior des Sulcus praecentralis (Paus 1996; Blanke et al. 2000). Es ist an der Vorbereitung und Initiierung aller willkürlichen Sakkaden beteiligt (siehe auch Lobel et al. 2001). Die Sakkaden können auf sichtbare Objekte, antizipierte Objekte und erinnerte Objekte gerichtet bzw. Objekten entgegengesetzt sein (Antisakkaden). Cohen MS et al. (1996) beschreiben es als Kontrollinstanz okulomotorischer Funktionen beim Scannen visueller Stimuli. Des Weiteren ermöglicht es über Verbindungen mit posterioren parieto-temporalen Arealen die Blickverfolgung von Objekten (Pierrot-Deseilligny et al. 2004).

• supplementärmotorisches Augenfeld

Das supplementärmotorische Augenfeld (eng. *supplementary eye field*, SEF) befindet sich auf der medialen Oberfläche des Gyrus frontalis medialis medial des frontalen Augenfeldes (Lobel et al. 2001; Grosbras et al. 1999). Es ist an der Planung und zeitlichen Kontrolle von Sakkaden und Sakkadensequenzen beteiligt (Pierrot-Deseilligny et al. 2004).

- Augenfeld im dorsolateralen präfrontalen Kortex Der dorsolaterale präfrontale Kortex (BA 46, eng. *dorsolateral prefrontal cortex*, DLPFC) befindet sich anterior des frontalen Augenfeldes. Das hier befindliche Augenfeld ist in die Hemmung unwillkürlicher Sakkaden, in die Kontrolle antizipierter Sakkaden sowie in räumliche Gedächtnis- und Entscheidungsprozesse involviert. Von hier können Sakkaden aus einer Gedächtnisspanne von 300 ms bis 25 s initiiert und kontrolliert werden (Pierrot-Deseilligny et al. 2004).
- parietales Augenfeld (syn. posteriores Augenfeld)

Das parietale Augenfeld (eng. *parietal eye field*, PEF) befindet sich in der posterioren Hälfte des Sulcus intraparietalis (eng. *intraparietal sulcus*, IPS), lateral angrenzend an den anterioren Teil des Gyrus angularis (BA 39) sowie medial angrenzend an den posterioren Teil des Lobulus parietalis superior (BA 7, Müri et al. 1996; Pierrot-Deseilligny et al. 2004) und hier hauptsächlich an der medialen Wand des IPS (Sereno et al. 2001; Medendorp et al. 2003). Petit und Haxby (1999) beschreiben bilaterale Aktivierungen bei der Durchführung sakkadischer Augenbewegungen im Sulcus intraparietalis, die sich bis auf die Oberflächen der Gyri der Lobuli parietales inferior und superior ausbreiten. Das parietale Augenfeld dient Pierrot-Deseilligny et al. (2004) zufolge der Verlagerung visueller Aufmerksamkeit bzw. der Auslösung aufmerksamkeitskorrespondierender Sakkaden. Ebenfalls kann ihm eine Rolle an visuell-räumlichen Integrationsprozessen zugeschrieben werden. Über Projektionen in das frontale Augenfeld ist das parietale Augenfeld indirekt an der Kontrolle von Fixationen beteiligt.

• zinguläres Augenfeld

Das zinguläre Augenfeld (eng. *cingulate eye field*, CEF) befindet sich im dorsalen Teil des anterioren zingulären Kortex. Es ist an der Vorbereitung frontaler okulomotorischer Areale für willkürliche Sakkaden beteiligt und kontrolliert den dorsolateralen präfrontalen Kortex (Pierrot-Deseilligny et al. 2004). Neben Aktivierungen im anterioren Zingulum fanden Berman et al. (1999) bei der Untersuchung der kortikalen Blickzentren ebenfalls Aktivierungen im posterioren Zingulum.

Petit und Haxby (1999) sowie Berman et al. (1999) fanden bei der Untersuchung kortikaler Blickzentren zusätzlich Aktivierungen im Präkuneus. Die in der Studie von Berman et al. (1999) beschriebenen Areale sind in Abbildung 1.3 gezeigt. Auch scheinen mediotemporale Kortexareale (MT) mit der Ausführung von Sakkaden assoziiert zu sein (Petit und Haxby 1999). Die Aktivierungen im MT befanden sich im lateralen okzipitotemporalen Kortex sowie am Übergang vom inferior-temporalen Kortex zum lateralen Sulcus occipitalis.



**Abbildung 1.3:** Abbildung nach Berman et al. (1999, , S.213): Sakkadenassoziierte Aktivierungen fanden Berman et al. (1999) im supplementärmotorischen Augenfeld (SEF), im Präkuneus, im frontalen Augenfeld (FEF), im Sulcus intraparietalis (IPS) sowie im anterioren und posterioren Zingulum.

**Sakkadenkontrolle und räumliche Gedächtnisinhalte** Pierrot-Deseilligny et al. (2004) integrierten die Forschungsergebnisse zur kortikalen Kontrolle von Sakkaden mit Hypothesen zur Entwicklung räumlicher Gedächtnisinhalte. Abbildung 1.4 enthält die o.g. Blickzentren und gibt das von ihnen entwickelte Modell graphisch wieder. Visuell-räumliche Informationen werden nach ihrer Integration im posterioren parietalen Kortex (PPC) dem dorsolateralen präfrontalen Kortex (DLPFC) zugeleitet. Hier werden die Informationen im Kurzzeitgedächtnis präsent gehalten. Vom DLPFC werden sie in den Parahippokampalen Kortex (eng. *parahippocampal cortex*, PHC) und die Hippokampusformation (HF) weitergeleitet, um im Mittel- und Langzeitspeicher als räumliche Gedächtnisinhalte konsolidiert zu werden.

#### Blickbewegungen bei der Mentalen Rotation

Die von Shepard RN und Metzler J (1971) konstruierte Aufgabe zur Mentalen Rotation erfüllt die von Just und Carpenter PA (1976) formulierten Richtlinien zur Gestaltung von Stimuli im Rahmen von Blickbewegungsstudien (siehe oben). So können Fixations- und Aufmerksamkeitslokus als weitgehend übereinstimmend angenommen werden. Just und Carpenter PA (1976) waren die Ersten, die Blickbewegungen bei Aufgaben zur Mentalen Rotation maßen.

Weitere Studien folgten. Insgesamt existieren jedoch wenige Ergebnisse zu den Experimentalbedingungen Winkeldifferenz und Aufgabentyp.

**Experimentalbedingung Winkeldifferenz** Mit steigender Winkeldifferenz zwischen dreidimensionalen Würfelfiguren fanden Just und Carpenter PA (1976) eine größere Anzahl von Fixationen, längere mittlere Fixationsdauern und eine Zunahme der Blickwechsel zwischen korrspondierenden Figurenelementen (eng. *switches*). Takahira et al. (2006) fanden signifikant mehr Fixationen und einen längeren Scanpfad bei rotierten gegenüber nicht rotierten Figuren. Shiina et al. (1994, 1997) beobachteten eine intensivere Mustersuche mit höherer Winkeldifferenz und damit zunehmender Schwierigkeit sowie Anforderung der Aufgaben mit dreidimensionalen Würfelfiguren.

**Experimentalbedingung Aufgabentyp** Die Probanden von Just und Carpenter PA (1976) benötigten durchschnittlich vier Sekunden mehr für die Bearbeitung von Aufgaben mit gespie-



**Abbildung 1.4:** Kortikale Sakkadenkontrolle und die Bildung räumlicher Gedächtnisinhalte (modifiziert nach Pierrot-Deseilligny et al. 2004, , S. 19). Dargestellt sind die Augenfelder (rot), ihre Verknüpfung untereinander und zu weiteren Arealen, die an der Bildung räumlicher Gedächtnisinhalte mitbeteiligt sind. Die Funktionen der einzelnen Regionen sind aufgeführt.

Abkz.: SEF... supplementäres Augenfeld (eng. *supplementary eye field*); sfs... Sulcus frontalis superior (eng. *superior frontal sulcus*); CEF... zinguläres Augenfeld (eng. *cingulate eye field*); cs... Sulcus centralis (eng. *central sulcus*); DLPFC... dorsolateraler präfrontaler Kortex (eng. *dorsolateral prefrontal cortex*); pcs... Sulcus praecentralis (eng. *precentral sulcus*); FEF... frontales Augenfeld (eng. *frontal eye field*); ips... Sulcus intraparietalis (eng. *intraparietal sulcus*); ifs... Sulcus frontalis inferior (eng. *inferior frontal sulcus*); SMG... Gyrus supra-marginalis (eng. *superior parietal lobule*); IPA... intraparietale Areale (eng. *intraparietal areas*); ls... Sulcus lateralis (eng. *lateral sulcus*); AG... Gyrus angularis (eng. *angular gyrus*); PEF... parietales Augenfeld (eng. *parieto-occipital sulcus*); PHC... parahippokampaler Kortex (eng. *superior colliculus*); RF... Formationes reticulares (eng. *reticular formation*); SC... Colliculus superior (eng. *superior colliculus*); RF... Formationes reticulares (eng. *reticular formation*);

gelten gegenüber gleichen Würfelfiguren. Die Autoren führen dies auf eine Verlängerung aller notwendigen Verarbeitungsschritte zurück, v.a. jedoch auf eine Verlängerung der abschließenden Bewertung der zuvor transformierten Stimuli (zu den Prozessschritten siehe unten). Weitere Blickbewegungsuntersuchungen zur Bedingung Aufgabentyp sind uns nicht bekannt.

**Prozessschritte** Just und Carpenter PA (1976) werteten die Blickbewegungsmuster dreier Versuchspersonen manuell deskriptiv aus. Aus Lokalisation und Folge der Fixationen auf den Stimuli hypothetisierten die Autoren drei Verarbeitungsstufen:

1. initialer Suchprozess bzw. Suche nach Korrespondenz

Zu einzelnen Elementen der einen Figur werden zunächst heuristisch die entsprechenden (korrespondierenden) Bereiche der Vergleichsfigur lokalisiert. Bei höherer Schwierigkeit werden zunehmend aktive Suchstrategien eingesetzt. Die Zeit der Suche nimmt daher mit höherer Winkeldifferenz zwischen den Stimuli zu.

2. Transformation und Vergleich

Einen Blickwechsel von einem Bereich der einen Figur zu dessen korrespondierendem Bereich der anderen Figur und zurück bezeichnen die Autoren als *switch*. Dieser soll die Mentale Rotation und den Vergleich widerspiegeln. Die Vergleichsfigur wird in 50 Grad-Schritten rotiert, bis sie sich um weniger als  $\pm 25^{\circ}$  von der Referenzfigur unterscheidet. Zusätzlich wird stufenweise das im ersten Schritt identifizierte korrespondierende Element verglichen.

3. Bestätigung

Für eine abschließende Lösung der Aufgabe müssen die durchgeführten Transformationsprozesse bewertet werden. Hierfür sehen die Autoren mindestens zwei Wege:

- Der gleiche Transformationsprozess wird für einen zusätzlichen korrespondierenden Bereich der Figuren durchgeführt. Sind die Figuren durch diese zweite Rotation ineinander überführbar, handelt es sich um die gleiche Figur.
- Die Relation zwischen dem mittleren Figurenbereich und einem angrenzenden Bereich wird für jede der zwei Figuren enkodiert und auf Gleichheit geprüft.

Eine Kombination dieser Herangehensweisen könnte, Just und Carpenter PA (1976) zufolge, eine Erklärung für die zeitliche Verlängerung dieses Prozessabschnittes bei steigender Winkeldifferenz sein.

Die von Just und Carpenter PA (1976) beschriebenen Prozessschritte der Mentalen Rotation beinhalten die Entwicklung eines räumlichen Abbildes der Stimuli. Nur damit könne eine mentale Transformation der Stimuli erfolgen.

**Strategien** Glück et al. (2005) unterscheiden zwischen der Strategie der von Shepard RN und Metzler J (1971) angenommenen analogen Strategie der Mentalen Rotation (holistische Strategie) und der von Pylyshyn (1973) vertretenen abstrakten Strategie (analytische Strategie). Beide Strategien bilden, den Autoren zufolge, die Extrema eines Kontinuums. Die Anwendung bestimmter Strategien ist interindividuell verschieden sowie von der Aufgabe und ihrer Anforderung bzw. Schwierigkeit abhängig (Glück et al. 2005; Shiina et al. 1994). Die Charakteristika der Würfelstimuli induzieren dabei weitgehend die Strategie der Mentalen Rotation um vorgegebene Achsen

eines dreidimensionalen Koordinatensystems (Just und Carpenter PA 1976). Shiina et al. (1997) zufolge, weisen Fixationswechsel zwischen den beiden Figuren eines Stimulus auf eine analoge ganzheitliche mentale Rotation hin, während Fixationsfolgen auf einer Figur auf einzelheitliche Vergleichsprozesse hindeuten. Sie untersuchten das Blickbewegungsverhalten von zwölf Versuchspersonen mit je 20 Durchgängen manuell deskriptiv.

**Zusammenfassung** Mittels Blickbewegungsmessungen können Hinweise für zugrunde liegende kognitive Prozesse gewonnen werden. Just und Carpenter PA (1976) fanden eine Zunahme der Anzahl und Dauer von Fixationen mit steigender Winkeldifferenz. Dieses Ergebnis passt zur allgemeinen Annahme von einem veränderten Blickverhalten mit unterschiedlicher Aufgabenanforderung (Rayner 1998). Uns sind keine Studien bekannt, die den Einfluss des Aufgabentyps auf Blickbewegungen untersuchten.

Die Blickbewegungsstudien von Just und Carpenter PA (1976) und Shiina et al. (1997) nutzten eine manuell-deskriptive Auswertung der Fixationsmuster, die sie im Hinblick auf Prozessschritte und Strategien interpretierten. Mittels Blickbewegungserfassungen kann der kognitive Prozess indirekt auf der Grundlage von Informationen aus dem zweidimensionalen Raum über die Zeit erfasst werden. Durch die Hinzunahme weiterer Informationsebenen werden interpretatorische Ergänzungen möglich. So geben bildgebende Studien Hinweise auf Hirnareale, deren Aktivierungen mit der Aufgabenlösung im Zusammenhang stehen.

#### 1.2.4 Die Erfassung von neuronalen Aktivierungsparametern

Mit Hilfe von bildgebenden Studien können Informationen über neuronale Korrelate experimenteller Anforderungen gewonnen werden. Untersuchungen mittels funktioneller Magnetresonanztomographie liefern hierbei Informationen über die relative Veränderung neuronaler Aktivierungen in Abhängigkeit der betrachteten Aufgabenbedingungen.

#### Neuronale Aktivierungsänderungen bei der Mentalen Rotation

**Das Mentale-Rotations-Netzwerk** Bildgebende Studien geben Hinweise auf die Hirnregionen, die mit der Verarbeitung Mentaler-Rotations-Aufgaben assoziiert sind. Hierbei werden die Aktivierungszunahmen während der Lösung von Aufgaben der Mentalen Rotation im Vergleich zu einer Basisbedingung (eng. *baseline*, wie z.B. die Betrachtung eines Fixationskreuzes) oder in Relation zu einer Kontrollaufgabe untersucht, welche bis auf den zu extrahierenden Parameter identisch mit der experimentellen Aufgabe ist. Folgende Hirnregionen werden im Sinne eines Mentalen-Rotations-Netzwerkes beschrieben (siehe z.B. Jaencke und Jordan 2007; Milivojevic et al. 2009; Zacks 2008):

• frontaler Kortex

Cohen MS et al. (1996) und Carpenter PA et al. (1999) zufolge stehen die von ihnen gefundenen bilateralen Aktivierungen im dorsolateralen präfrontalen Kortex (eng. *dorsolateral prefrontal cortex*, DLPFC, BA 46) mit seiner Funktion als räumlichem Arbeitsgedächtnis im Zusammenhang. Mit seiner Hilfe werden Reize nach ihrer Präsentation aktiv im Gedächtnis gehalten (eng. *maintanance*, Cohen MS 1997). Zusätzlich verfügt der DLPFC über exekutive Kontrollfunktionen. So gilt er als an der bewussten Bewegungsinitiierung und Bewegungsauswahl beteiligt (Frith et al. 1991).

Motorische und prämotorische Areale zeigen sich an der mentalen Vorstellung und motorischen Simulation von Bewegungen beteiligt (Alivisatos und Petrides 1997; Bonda et al. 1995; de Lange et al. 2005; Michelon et al. 2006; Podzebenko et al. 2002; Zacks 2008). So konnten auch bei Aufgaben der Mentalen Rotation Aktivierungen bilateral im prämotorischen Kortex (BA 6) und medial im supplementärmotorischen Areal (SMA, Richter et al. 1997) erfasst werden. Aktivitäten in medial superioren Anteilen des Sulcus praecentralis, v.a. im SMA, stünden spezifisch mit den Transformationen des mentalen Abbildes in Zusammenhang (Zacks 2008). Lamm et al. (2007) schreiben dorsolateralen prämotorischen Arealen eine Beteiligung an visuell-räumlichen Aufmerksamkeitsprozessen und der Antizipation von Bewegungen zu. Kosslyn et al. (1998) fanden Aktivierungen im linken prämotorischen Kortexareal und im linken Gyrus praecentralis (M1), wenn sie ihren Probanden Zeichnungen von Händen zeigten, die rotiert werden mussten. Die Autoren führen dieses Ergebnis darauf zurück, dass sich Probanden zur Lösung der Aufgabe die Bewegung ihrer Hand vorstellten. Auch Michelon et al. (2006) sehen M1 als Ort motorischer Simulationen. Georgopoulos et al. (1993) berichtet von Aktivierungen in M1 im Rahmen von vorgestellten Bewegungsrichtungen. Zacks (2008) erklärt die Aktivierungen in M1 durch die Nutzung eines effektorzentrieren Referenzrahmens zur mentalen Vorstellung und Bewegungsrepräsentation. Hingegen würden Aktivierungen in lateral inferioren präzentralen Regionen, in denen der primäre Motorkortex und der laterale Prämotorkortex überlappen, sehr wahrscheinlich durch aufgabenunabhängige Phänomene wie die Vorbereitung der motorischen Antwort hervorgerufen werden (Zacks 2008).

Aktivierungen im frontalen Augenfeld (eng. *frontal eye field*, FEF) werden, neben der Kontrolle von Augenbewegungen, mit einem Wechsel der Aufmerksamkeit auch ohne Augenbewegungen v.a. im Rahmen von *top-down*-Prozessen assoziiert (Cohen JY et al. 2009; Corbetta und Shulman 2002; Kincade et al. 2005; Peelen et al. 2004; Pessoa et al. 2003). Sie stehen außerdem mit dem Abruf von Informationen aus dem räumlichen Kurzzeitgedächtnis sowie mit vorgestellten Objektbewegungen in Verbindung (Wraga et al. 2005). Gaymard et al. (1999) beschreiben einen Einfluss von Läsionen im FEF auf das räumliche Kurzzeitgedächtnis, nicht aber auf die Hemmung von Sakkaden. Postle et al. (2006) fanden eine selektive räumliche Gedächtnisstörung durch willkürliche Augenbewegungen. Bei allozentrischen Aufgabenstellungen wurden Aktivierungszunahmen im FEF durch einen Wechsel der Referenzrahmen eines intern repräsentierten Raumes beobachtet (Wallentin et al. 2008).

• parietaler Kortex

Bei der Nutzung dreidimensionaler Würfelfiguren zeigen sich über Studien hinweg relativ konsistent bilaterale Aktivierungen im posterior parietalen Kortex (eng. *posterior parietal cortex*, PPC). Der PPC umfasst die Lobuli parietales superior et inferior inklusive Praecuneus und Sulcus intraparietalis (Somatosensorischer Assoziationskortex/BA 7, Sulcus supramarginalis/BA 40, siehe z.B. Cohen MS et al. 1996; Tagaris et al. 1996, 1997; Richter et al. 1997; Kosslyn et al. 1998; Jordan et al. 2001).

Aktivierungen im PPC stehen mit der Wahrnehmung, Repräsentation, Integration und Weiterverarbeitung räumlicher Informationen inklusive räumlicher Transformationen in Zu-

sammenhang (Bülthoff et al. 1995; Carpenter PA et al. 1999; Cohen MS et al. 1996; Kosslyn et al. 1998; Richter et al. 1997; Tagaris et al. 1996; Wallentin et al. 2006; Zacks 2008). Der PPC dient auch dem Aufbau und der Aktualisierung einer Repräsentation der Position vom eigenen Körper sowie von Körperteilen bzw. von Objekten in Körpernähe (Keehner et al. 2006). Diese Repräsentation ist egozentrisch referenziert. Gleichzeitig ist mit Hilfe des PPC der Wechsel von Referenzrahmen (objekt- bzw. umweltzentriert) im Sinne einer Perspektivübernahme möglich (Zacks 2008). Zusätzlich ist der PPC an der Fokussierung bzw. Kontrolle von visuoräumlicher Aufmerksamkeit und am Aufbau sensomotorischer Assoziationen beteiligt (Stein 1989). Tagaris et al. (1997) sehen den Lobulus parietalis superior v.a. mit der Leistung bei der Lösung von Aufgaben zur Mentalen Rotation verknüpft. In seiner Metastudie stellt Zacks (2008) den Lobulus parietalis superior als Ort der Entwicklung räumlicher Karten heraus. Der Lobulus parietalis inferior ist das Projektionsziel des dorsalen parietalen Pfades im Rahmen der visuellen Wahrnehmung (Wo-Pfad, Mishkin et al. 1983, siehe Abschnitt 1.2.3). Lobulus parietalis superior und Lobulus parietalis inferior werden durch den Sulcus intraparietalis (intraparietal sulcus, IPS) getrennt. Der IPS gilt als Ort visuell-räumlicher Verarbeitungs- bzw. Transformationsprozesse (Harris et al. 2000; Parsons 2003). Der anteriore Teil des IPS ist v.a. an der Koordination von Auge und Hand bzw. mit der Verarbeitung sensomotorischer Informationen beteiligt. Er wird durch den Gyrus supramarginalis (BA 40) begrenzt. Der posteriore Teil des IPS wird im Zusammenhang mit Aufmerksamkeitsprozessen sowie der Verarbeitung visueller Informationen gesehen (Pierrot-Deseilligny et al. 2004; Rizzolatti et al. 1998). Hier befindet sich das parietale Augenfeld. Der Praecuneus wird als Ort der mentalen Vorstellung interpretiert (Fletcher et al. 1995; Wallentin et al. 2008).

Cohen MS et al. (1996) beschreiben außerdem Aktivierungen im primär somatosensorischen Cortex (BA 1 bis 3). Auch die Ergebnisse der Studien von Keehner et al. (2006) und Zaehle et al. (2007) zeigen Aktivierunszunahmen im Gyrus postcentralis (BA 2).

• okzipitaler und temporaler Kortex

Komponenten des frühen visuellen Systems sowie höhere visuelle Areale des ventralen und dorsalen Pfades zeigen sich bei Mentalen-Rotations-Aufgaben aktiv (siehe z.B. Alivisatos und Petrides 1997; Parsons et al. 1995; Vingerhoets et al. 2002). Zum ventralen Pfad zählen inferio-temporale Areale (Parsons et al. 1995; Vanrie et al. 2002; Alivisatos und Petrides 1997, siehe auch Abschnitt 1.2.3). Wie der Gyrus fusiformis werden diese Areale als mit der Objekterkennung assoziiert interpretiert (Carpenter PA et al. 1999). Ecker et al. (2006) konnten zeigen, dass frühe visuellen Areale nicht direkt an der tatsächlichen Mentalen Rotation beteiligt sind. Im Zusammenhang mit dem dorsalen Pfad stehen extrastriatale Areale wie der Gyrus angularis (BA 39), V3 (BA 19) und Areale an der Grenze zwischen okzipitalem und parietalem Kortex sowie das medio-temporale Areal (MT oder V5, Kosslyn et al. 1998; Cohen MS et al. 1996, siehe auch Abschnitt 1.2.3). Diese Areale gelten als mit vorgestellten Stimulusbewegungen assoziiert.

Weitere Aktivierungen zeigen sich, jedoch nicht konstant über die Studien, in den Basalganglien (Alivisatos und Petrides 1997), im Thalamus (Podzebenko et al. 2002; Silberstein et al. 2003) sowie im Zerebellum und im anterioren Zingulum (de Lange et al. 2005). Den Autoren zufolge stehen diese Areale im Zusammenhang mit visuo-räumlichen Verarbeitungsprozessen.

Die beschriebenen allgemeinen aufgabenassoziierten Aktivierungen können einzelnen Prozessschritten nicht direkt zugeordnet werden. Hierfür müssen Aufgabenbedingungen variiert und im Hinblick auf die neuronalen Aktivierungen spezifisch ausgewertet werden.

**Experimentalbedingung Winkeldifferenz** Um die Areale herauszustellen, die mit der eigentlichen Mentalen Rotation in Verbindung stehen, wurden in bildgebenden Studien Kontraste zwischen rotierten und nicht-rotierten Stimuli gebildet (siehe z.B. Alivisatos und Petrides 1997; Cohen MS et al. 1996; Schendan und Stern 2007) oder neuronale Aktivierungen in Abhängigkeit von den Winkeldifferenzen der präsentierten Stimuli untersucht (siehe z.B. Carpenter PA et al. 1999; Harris et al. 2000; Keehner et al. 2006; de Lange et al. 2005; Milivojevic et al. 2009; Mourao-Miranda et al. 2009; Podzebenko et al. 2002). Hierbei kamen Block- und Einzel-trial-basierte Designs zur Anwendung. Im Blockdesign werden mehrere Stimuluspräsentationen (eng. trials) zusammengefasst (siehe z.B. Carpenter PA et al. 1999; Harris et al. 2000; Milivojevic et al. 2009; Tagaris et al. 1997; Podzebenko et al. 2002). Dabei kann die Variabilität des fMRT-Signals in Abhängigkeit von der Aufgabenanforderung und der Leistung auf dem Niveau einzelner trials nicht berücksichtigt werden. Dies resultiert in einer verringerten Sensitivität, aufgabenrelevante Hirnregionen zu detektieren (Lehmann et al. 2006). Ecker et al. (2006), Keehner et al. (2006), de Lange et al. (2005), Lamm et al. (2007) und Mourao-Miranda et al. (2009) arbeiteten hingegen mit einem Design, dass einzelne Stimulusdarbietungen berücksichtigt (event-related). Die individuelle Bearbeitungsdauer einzelner trials wurde hierbei von de Lange et al. (2005) mit zweidimensionalen Stimuli und Richter et al. (1997) mit dreidimensionalen Stimuli im Rahmen eines self-paced-Designs der Dauer der Stimuluspräsentation angeglichen. Das heißt, hier wurden die Stimuli nur bis zur Reaktion des Probanden (Lösung der Aufgabe) dargeboten, um Stimulationseffekte nach der Aufgabenlösung auszuschließen. Seurinck et al. (2005) zufolge, ist ein self-paced-Design besser geeignet als reaktionszeitunabhängige Designs, die neuronalen Substrate kognitiver Prozesse zu isolieren, da die Reaktionszeit als konfundierender Faktor auf die Stärke der neuronalen Aktivierung kontrolliert werden kann.

Zacks (2008) zufolge zeigen sich präfrontale und prämotorische, posterior-parietale, okzipitotemporale Areale sowie das anteriore Zingulum rotationsspezifisch aktiviert.

Die Aktivierung des Lobulus parietalis superior ist mit dem Grad der Mentalen Rotation verknüpft (Keehner et al. 2006; Mourao-Miranda et al. 2009). Zacks (2008) sieht dies als Hinweis darauf, dass Mentale Rotation auf analogen räumlichen Repräsentationen basiert. Mit höherem Rotationsgrad der Stimuli konnte eine lineare Zunahme des regionalen zerebralen Blutflusses im rechten Sulcus intraparietalis mittels PET (Harris et al. 2000) sowie bilateral mittels fMRT detektiert werden (Carpenter PA et al. 1999; Podzebenko et al. 2002; de Lange et al. 2005). de Lange et al. (2005) fanden eine positive Korrelation der Aktivierungen im Gyrus praecentralis und dem Rotationswinkel von alphabetischen Stimuli sowie Bildern von Händen. Die gleichen Beobachtungen machten Tagaris et al. (1997) mit drei-dimensionalen Würfelstimuli. Es wird diskutiert, welche Rolle die Basalganglien im Prozess der Mentalen Rotation spielen. Alivisatos und Petrides (1997) fanden Aktivierungen im Kopf des Nucleus caudatus bei der Bearbeitung rotierter gegenüber nicht rotierter alphanumerischer Reize. Sie beschreiben den Kopf des Nucleus caudatus als Ort der internalen Bewegungsrepräsentation. Hier laufen parietale und frontale Efferenzen zusammen. de Lange et al. (2005) fanden Aktivierungen im Nucleus caudatus als vom Grad der Rotation abhängig. Lehmann et al. (2006) konnten bilaterale Aktivierungen im Nucleus caudatus mit visuoräumlichen Verarbeitungsprozessen assoziieren. Ihre Probanden mussten den Winkel zwischen den Zeigern einer Uhr beurteilen. Ebenfalls zeigten sich in diesem Experiment, neben Regionen in den Lobuli parietales superior et inferior, aufgabenabhängige bilaterale Aktivierungen in der Insula, im rechten Gyrus frontalis inferior sowie im linken Gyrus praecentralis. de Lange et al. (2005) beschreiben weitere rotationsabhängige Aktivierungen im Zerebellum und im anterioren Zingulum.

Abbildung 1.5 zeigt die Ergebnisse der Meta-Analyse bildgebender Studien zur Mentalen Rotation von Zacks (2008) mit beteiligten allgemeinen aufgabenassoziierten und rotationsspezifischen Hirnarealen.



**Abbildung 1.5:** Neuronale Aktivierungsmuster bei der Mentalen Rotation als Ergebnis der Metanalyse bildgebender Studien zur Mentalen Rotation von Zacks (2008, S. 4). Rot sind die Aktivierungen aus den winkelspezifischen Kontrasten und grün die Aktivierungen aus den *baseline*-Kontrasten dargestellt. Die Regionen, in denen die Ergebnisse beider Vergleiche überlappen, sind gelb eingefärbt ( $p \le 0.001$ , korrigiert für multiple Vergleiche). Die Aktivierungen sind auf die medialen, oblique lateralen und posterioren Ansichten der kortikalen Oberfläche projiziert.

**Experimentalbedingung Aufgabentyp** Unserer Kenntnis nach sind Alivisatos und Petrides (1997) die einzigen, die bislang den Unterschied in der Bearbeitung gleicher und gespiegelter Stimuli auf bildgebender Ebene untersuchten. Sie beschreiben zusätzliche Aktivierungen im PPC bei Aufgaben, die das Erkennen gespiegelter gegenüber dem Erkennen nicht gespiegelter alphanumerischer nicht-rotierter Einzelstimuli erforderten. Die Autoren schlussfolgerten, dass visuoräumliche Verarbeitungsprozesse für die Aufgabenlösung notwendig sind. Auf der Grundlage elekrophysiologischer Messungen gelangten Hamm et al. (2004) zu der Schlussfolgerung, gespiegelte alphanumerische Stimuli würden nach einer zusätzlichen Transformation erkannt: Im Anschluss an die Mentale Rotation würde eine zusätzliche Rotation der von ihnen präsentierten Buchstaben in der Bildtiefe erfolgen, um eine größere Antwortsicherheit zu erhalten.

**Zusammenfassung** In den letzten Jahren konnte mittels unterschiedlicher Studiendesigns eine Vielzahl von Informationen über neuronale Korrelate der Mentalen Rotation gewonnen werden. Frontoparietale Regionen konnten hierbei als rotationswinkelassoziiert erkannt werden. Jedoch fand der Einfluss des Aufgabentyps auf neuronaler Ebene bislang wenig Beachtung. Unklar ist,

inwieweit die vorhandenen Ergebnisse zum Einfluss des Aufgabentyps zweidimensionaler alphanumerischer Stimuli (Alivisatos und Petrides 1997; Hamm et al. 2004) auf dreidimensionale Stimuli übertragen werden können.

Im Rahmen eines *self-paced-event-related*-Designs ist es möglich, unter Berücksichtigung der Prozessdauer die Experimentalbedingungen genauer zu untersuchen.

#### 1.2.5 Der multimodale Forschungsansatz

Zu Beginn der Erforschung der Mentalen Rotation stand die Messung von Fehlerzahlen als Maß der Aufgabenschwierigkeit und Reaktionszeiten als Maß der Aufgabenanforderung im Mittelpunkt (siehe z.B. Shepard RN und Metzler J 1971; Cooper und Shepard RN 1973 a,b). Beide Parameter bilden das Ergebnis des Lösungsprozesses ab.

Blickbewegungsstudien, wie sie v.a. in den 70er und 80er Jahren durchgeführt wurden, maßen Fixationen und Fixationsfolgen bei der Aufgabenlösung und schlossen über diese auf zugrunde liegende kognitive Lösungsprozesse, deren Teilschritte und zugrunde liegende Strategien (siehe z.B. Just und Carpenter PA 1976; Shiina et al. 1997).

Bildgebene Studien, wie sie seit den 90er Jahren durchgeführt werden, sind in der Lage Informationen über den Lösungsprozess durch die Identifikation beteiligter Hirnareale zu ergänzen.

**Prozessmodell der Mentalen Rotation** Auf der Grundlage der Ergebnisse von Verhaltens-, Blickbewegungs-, neurophysiologischen und neurofunktionellen Studien wurden Prozessmodelle der Mentalen Rotation entwickelt und überprüft. Traditionelle Prozessmodelle beschreiben hierbei sequentielle Verarbeitungsstufen (Cooper und Shepard RN 1973 b; Corballis 1988) mit diskreter Informationsüberleitung (Heil und Rolke 2002). Diese sind:

- 1. Bildung einer mentalen Objektrepräsentation durch
  - perzeptuelle Enkodierung und
  - Identifikation bzw. Diskrimination der Figur und ihrer räumlichen Orientierung
- 2. mentale Objektrotation, bis die axiale Ausrichtung einen Vergleich mit dem Standardobjekt erlaubt
- 3. Entscheidung
- 4. Wahl einer Antwort und motorische Reaktion.

Hierbei ist der von Just und Carpenter PA (1976) beschriebene initale Suchprozess bzw. die Suche nach korrespondierenden Stimuluselementen dem ersten Prozessschritt zuzuordnen (siehe Abschnitt 1.2.3). Dem Rotations- und Vergleichsschritt schließt sich Just und Carpenter PA (1976) zufolge ein Bestätigungsschritt an, in dem die erfolgten Transformationen bewertet werden. Hierauf fußt der Schritt der Entscheidung.

Elektrophysiologische und neurofunktionelle Studien unterstützen das oben genannte Prozessmodell (Ruchkin et al. 1991; Lamm et al. 2007). Jordan et al. (2002) hypothetisierten ein zugrunde liegendes kortikales Netzwerk mit *feedforward*-Projektionen vom okzipitalen zum prämotorischen Kortex (PMC) über dorsale extrastriatale Areale und parietale Regionen. Dieses Modell wurde von Ecker et al. (2008) getestet. Basierend auf ihren Ergebnissen, ist eine parallele Informationsverarbeitung während der Mentalen Rotation wahrscheinlicher. *Feedback-* und reziproke Verbindungen konnten zwischen okzipito-fronto-parietalen Arealen inklusive ventralem und dorsalem

Pfad gefunden werden. Im Gegensatz dazu wurde angenommen, dass visuelle Areale lediglich Efferenzen aussenden und keine Afferenzen erhalten. Ecker et al. (2006) gehen davon aus, dass das frühe visuelle System nicht aktiv am räumlichen Transformationsprozess während der Mentalen Rotation beteiligt ist. Dies stellt den Verarbeitungsschritt der perzeptuellen Enkodierung als einen unabhängigen Prozessanteil heraus. Auch die Verarbeitung von visuellen und räumlichen Informationen in höheren Hirnregionen durch ventrale und dorsale Pfadaktivität gilt als koordiniert, aber getrennt (Morgan et al. 2010). Jedoch wurde eine Interaktion des ventralen und dorsalen Pfades durch Koshino et al. (2005) beschrieben. Dies spricht gegen eine generelle Unabhängigkeit der figuralen Erkennung und der mentalen Rotation.

In einer behavioralen und einer elektrophysiologischen Studie konnte kürzlich gezeigt warden, dass der Prozess der Mentalen Rotation das visuelle Arbeitsgedächtnis (WM) involviert. Die Dauer der im WM gespeicherten Informationen ist von der Stimulusorientierung abhängig (Hyun und Luck 2007; Prime und Jolicoeur 2010). Hirnareale, die mit dem visuellen WM assoziiert sind, gehören zum ventralen Pfad und projezieren zum ventrolateralen präfrontalen Kortex sowie zum dorsalen Pfad und projezieren zum dorsolateralen präfrontalen Kortex (Ungerleider et al. 1998). Prime und Jolicoeur (2010) gehen, auf der Grundlage ihrer Experimentalergebnisse, davon aus, dass Mentale Rotation durch die Transformation einer vollständigen Objektrepräsentation im visuellen WM realisiert wird. Dies beschreibt, im Einklang mit der Interpretation von Shepard RN und Metzler J (1971), einen analogen Prozess.

So gelingt es durch die Integration der Ergebnisse verschiedener Forschungsansätze den Prozess der Mentalen Rotation besser zu erklären.

**Zusammenfassung** Das Prozessmodell der Mentalen Rotation beschreibt weitgehend aufeinander folgende Verarbeitungsstufen mit parallelen Anteilen (Cooper und Shepard RN 1973 b; Corballis 1988; Heil und Rolke 2002; Ecker et al. 2008). Der Schritt der perzeptuellen Enkodierung konnte als unabhängiger Prozessanteil herausgestellt werden (Ecker et al. 2006). Ein Einfluss des visuellen Arbeitsgedächtnisses wurde gezeigt (Hyun und Luck 2007; Prime und Jolicoeur 2010). Hierbei spielt die Stimulusorientierung eine bedeutsame Rolle. Just und Carpenter PA (1976) gehen von einem Einfluss des Aufgabentyps (gleiche vs. gespiegelte Stimuli) auf allen Verarbeitungsstufen aus. Johnson AM (1990) zufolge, fällt der Aufgabentyp erst im Anschluss an die eigentliche Mentale Rotation ins Gewicht. Nach der Interpretation von Kung und Hamm (2010) und Hamm et al. (2004) erfolgt eine zusätzlich Transformation gespiegelter Einzelbuchstaben und damit ein verlängerter zweiter Prozessschritt. Auch die Messungen von Alivisatos und Petrides (1997) passen zu diesen Annahmen. Es bleibt die Frage, welche Verarbeitungsstufe(n) durch den Aufgabentyp bei dreidimensionalen Stimuli beeinflusst wird/werden.

### 1.3 Fragestellungen und Hypothesen

Die Aufgabe der Mentalen Rotation ist ein kognitionswissenschaftliches Standardparadigma mit einer langen Forschungstradition. Zunehmend konnte ein besseres Verständnis von Aufgabeneinflüssen und der Prozesskomposition erlangt werden. Bislang existiert keine Studie, die sowohl Leistungs- und Blickbewegungsparameter als auch neuronale Aktivierungsparameter bei der Bearbeitung einer Mentalen-Rotations-Aufgabe mit kultur- und erfahrungsfreien, dreidimensionalen Stimuli erfasste. Des Weiteren wurden die Experimentalbedingungen Aufgabentyp (gleiche/gespiegelte Stimuli) und Winkeldifferenz (der Einzelstimuli) unter Berücksichtigung der Prozessdauer im *self-paced-event-related*-Design noch nicht getrennt untersucht. Es bestehen weiterhin offene (Teil-)Fragen, auf die die vorliegende Arbeit Antworten zu finden sucht.

- Auf welcher Prozessstufe unterscheidet sich die Bearbeitung gleicher und gespiegelter Stimuli?
- Besteht ein Einfluss der Winkeldifferenz auf allen Prozessebenen?
- Welche Rolle spielt die Dauer des kognitiven Gesamtprozesses?
- Können unter der Beantwortung der aufgestellten Fragen neue Ideen zum Prozessmodell der Mentalen Rotation gewonnen werden?

Um Leistungs-, Blickbewegungs- und neuronale Parameter parallel auswerten zu können und somit eine bessere Vergleichbarkeit der Ergebnisse zu erzielen, wurden alle Hypothesen im varianzanalytischen Stil formuliert.

#### Statistische Hypothesen

- Hypothese 1: Für die Antwortgenauigkeit existieren Haupteffekte Winkeldifferenz und Aufgabentyp ohne Interaktionseffekt (Seurinck et al. 2004; Corballis und McMaster 1996).
- Hypothese 2: Für die Reaktionszeit existieren Haupteffekte Winkeldifferenz und Aufgabentyp sowie ein Interaktionseffekt (Corballis und McMaster 1996; Cooper und Shepard RN 1973 a,b; Hamm et al. 2004; Kung und Hamm 2010; Shepard RN und Metzler J 1971; Shepard RN und Cooper 1982).
- Hypothese 3: Für die Blickbewegungsparameter existieren Haupteffekte Winkeldifferenz und Aufgabentyp ohne Interaktionseffekt (Rayner 1978, 1984, 1998; Just und Carpenter PA 1976).
- Hypothese 4: Für die Sakkadenmuster (repräsentiert durch Markov-Übergangsmatrizen) existieren Haupteffekte Sakkadentyp (Sakkaden zwischen den Figuren versus auf einer Figur eines Stimuluspaares), Winkeldifferenz und Aufgabentyp ohne Interaktionseffekt (Just und Carpenter PA 1976; Shiina et al. 1997; Takahira et al. 2006; Shiina et al. 1997; Hamm et al. 2004).
- Hypothese 5: Gegenüber der *baseline* (Nichtstimulation) finden sich unter Stimulationsbedingungen Aktivierungszunahmen in frontalen, parietalen und okzipitalen Arealen im Rahmen des Mentalen-Rotations-Netzwerkes. Teilbereiche in frontoparietalen Arealen zeigen hierbei eine Mehraktivierung auf rotierte gegenüber nichtrotierte (Kontroll-)Reize (Zacks 2008).

- Hypothese 6: Für die neuronale Aktivierung finden sich Haupteffekte Winkeldifferenz und Aufgabentyp ohne Interaktionseffekt in den im Zusammenhang mit der Mentalen Rotation bekannten Hirnregionen (Lobuli parietales superior et inferior, Sulcus intraparietalis, Gyrus praecentralis und Gyrus frontalis medius, Nucleus caudatus, Zerebellum, anteriores Zingulum; Cohen MS et al. 1996; Alivisatos und Petrides 1997; Richter et al. 1997; Tagaris et al. 1997; Carpenter PA et al. 1999; Harris et al. 2000; Podzebenko et al. 2002; de Lange et al. 2005).
- Hypothese 7: Unter Berücksichtigung der Prozessdauer (operationalisiert über die Reaktionszeit) verschwinden die in Hypothese 6 formulierten Effekte.

## Kapitel 2 Material und Methoden

#### 2.1 Die Stichprobe

Im Rahmen der vorliegenden Studie wurden 10 gesunde Männer im Alter von 22 bis 28 Jahren untersucht. Um Geschlechtseffekte auszuschließen, wurden Frauen in der Stichprobenrekrutierung nicht berücksichtigt (siehe z.B. Joos et al. 2003; Peters 2005; Linn und Petersen 1985; Voyer et al. 1995; Masters und Sanders 1993). Gleichzeitig wurde auf einen ähnlichen akademischen Hintergrund der Probanden geachtet, um von einem vergleichbaren räumlich-kognitiven Erfahrungsschatz ausgehen zu können. Einen Überblick über Alter, Studienfächer und Semesterzahl gibt Tabelle 2.1.

Tabelle 2.1: Beschreibung der Stichprobe		
N=10		
Alter	Min = 22 Jahre	Median = 23.5 Jahre
	Max = 28 Jahre	
	Medizin	N = 8
Studienfach	Psychologie	N = 1
	Neurowissenschaften	N = 1
Semesterzahl	Min = 5 Semester	Median = 7 Semester
	Max = 9 Semeser	

#### 2.2 Die Aufgabe

Den Probanden wurden dreidimensionale Stimuluspaare nach Shepard RN und Metzler J (1971) präsentiert. Die Stimuli eines Paares waren entweder deckungsgleich oder an der x-z-Ebene gespiegelt. Sie besaßen eine z-axiale Winkeldifferenz von 0°, 40°, 80°, 120° oder 160°. Via Tastendruck sollten die Probanden möglichst schnell entscheiden, ob die Einzelfiguren eines Stimuluspaares deckungsgleich oder gespiegelt waren.

Die verschiedenen Reizbedingungen werden in Abbildung 2.1 verdeutlicht.

#### 2.2.1 Das Stimulusmaterial

Für die Studie wurde ein Pool von 544 Figurenpaaren nach dem Vorbild von Shepard RN und Metzler J (1971) dreidimensional erzeugt und zweidimensional abgebildet. Durch die dreidimensionale Erzeugung konnten Verzerrungseffekte ausgeschlossen werden. Durch die hohe Anzahl

#### Kapitel 2 Material und Methoden



**Abbildung 2.1:** Die Mentale-Rotations-Aufgabe: Die Stimuli eines Paares verhielten sich deckungsgleich (a und c) oder gespiegelt zueinander (b und d). Die Winkeldifferenzen zwischen ihnen betrugen 0°, 40°, 80°, 120° oder 160°.

unterschiedlicher Stimuli konnten Mehrfachpräsentationen zum Ausschluss reizassoziierte Lerneffekte verhindert werden. Die Stimuluserstellung erfolgte in dem eigens für die Studie entwickelten Programm ProCube.py (Python 2.4, www.python.org).

Mit Hilfe des Programmes wurden beide Figuren aus je zehn Würfeln zusammengesetzt (zur Stimuluserstellung siehe Abbildung A.1 im Anhang). Hierbei lagen jeweils 3 x 3 und 1 x 4 Würfel hintereinander auf einer Achse. Die benachbarte Achsen standen dabei orthogonal zueinander und spannten gemeinsam einen dreidimensionalen Raum auf. Die Würfel hintereinander auf einer Achse wurden als Arm bezeichnet. Der aus vier Würfeln zusammengesetzte Arm war hierbei per definitionem der Arm 2. Die Zählung begann bei der linken Figur, so dass sie aus den Armen 1 bis 4 und die rechte Figur aus den Armen 5 bis 8 bestand. Es wurden acht unterschiedliche Würfelkonfigurationen erstellt: vier verschiedene Würfelfiguren und ihre Spiegelbilder (siehe Abbildung 2.1). Die Art der Würfelfigur hatte hierbei keinen Einfluss auf Reaktionszeit (F = 0.3468, p = 0.7916) und Antwortgenauigkeit (F = 1.0298, p = 0.3925). Die beiden Einzelfiguren hatten eine z-axiale Winkeldifferenz von 0°, 40°, 80°, 120° und 160° und wurden in 20°-Schritten um die z-Achse rotiert. Die geometrischen Raumverhältnisse blieben konstant. Figurenpaare ohne Okklusionseffekte (eingeschränkte Beurteilbarkeit der Gesamtform aufgrund perspektivischer Verdeckungen von figuralen Teilkomponenten) wurden schließlich in den Stimuluspool aufgenommen. So konnte der Einfluss der perspektivisch bedingten Objekterkennung konstant gehalten werden (Cheung et al. 2009).

Für eine optimale Stimulusskalierung im Rahmen des Exerimentaldesigns (siehe Abschnitt 2.2.2), war es notwendig, die räumlichen Eigenschaften des Stimulussets zu untersuchen. Nach der Stimuluserstellung wurden dazu die Bildpunkte aller Stimuli in Wahrscheinlichkeitsdiagrammen abgebildet. Hierfür wurden die Stimulus-Grauwertbilder in binäre Schwarz-Weiß-Maskenbilder umgewandelt. In diesen Bildern wurde jedem zu einer Würfelfigur gehörenden Pixel der Wert 1 zugewiesen. Alle anderen Pixelwerte erhielten den Wert 0. Abschließend wurde aus diesen Maskenbildern wiederum pixelweise ein Mittelwertsbild berechnet. Dies ergab eine bimodale Wahrscheinlichkeitsverteilung, deren Maxima der Exzentrizität für die linke und rechte Stimulusfigur entsprachen. Über alle Stimuluspaare wurde so ein mittlerer Figurenabstand von 360

#### Kapitel 2 Material und Methoden

Pixeln bzw. eine mittlere Stimulusexzentrizität von 180 Pixeln errechnet (Abbildung 2.2). Um später Fixationen einem Figurenarm zuordnen zu können, wurden die Würfelmittelpunkte mittels ProCube.py dreidimensional gekennzeichnet. Mithilfe eines MATLAB-Programmes konnten diesen Bildpunkten durch Mausmarkierungen zweidimensionale Koordinaten zugewiesen werden (Bildgröße 800x600 Pixel).



**Abbildung 2.2:** Berechnung der mittleren Stimulusexzentrizität. Die N Stimulus-Grauwertbilder wurden in N binäre Schwarz-Weiß-Maskenbilder umgewandelt, in denen jeder zu einer Würfelfigur (Stimulus, S) gehörende Pixel der Koordinaten (x,y) den Wert 1 und jeder nicht zu einer Würfelfigur gehörende Pixel den Wert 0 erhielt. Aus allen Maskenbildern wurde pixelweise ein Mittelwertsbild berechnet. Dieses zeigte eine bimodale Wahrscheinlichkeitsverteilung, deren Maxima der Exzentrizität für die linke und rechte Stimulusfigur entsprachen. Über alle Stimulusbilder errechnete sich so ein mittlerer Figurenabstand von 360 Pixeln. Dies entspricht einer mittleren Stimulusexzentrizität von 180 Pixeln.

#### 2.2.2 Die Stimuluspäsentation

Die Stimuluspaare wurden den Probanden während der fMRI-Untersuchung über eine MRkompatible Brille des Typs VisuaStim Digital Glasses präsentiert (Resonance Technology, Inc. (http://www.mrivideo.com/product/fmri/eye-tracking.htm, siehe Abbildung 2.3). Laut Hersteller sei diese für Magnetfeldstärken von 0.2 bis 4.7 Tesla geeignet.



Abbildung 2.3: VisuaStim Digital Glasses (Resonance Technology) zur Stimuluspräsentation

Diese Brille besitzt zwei unabhängig ansteuerbare *thin-film-transistor*-Displays (TFT-Displays) mit einer Auflösung von 800 x 600 Pixel. Der resultierende Sehwinkel beträgt 32° horizontal und 24° vertikal. Fehlsichtigkeit wurde durch optische Linsen korrigiert. Hierbei war zu berücksichtigen, dass die zum Ausgleich von Kurzsichtigkeit genutzten Zerstreuungslinsen das Sichtfeld verkleinern und die Bildobjekte größer erscheinen lassen, während zum Ausgleich von Weitsichtigkeit genutzte Sammellinsen das Sichtfeld vergrößern und die Bildobjekte kleiner erscheinen lassen. Die Steuerung und Protokollierung der Stimuluspräsentation erfolgte mit Hilfe der Software Presentation 0.71 (http://www.neurobs.com/presentation).

#### Größeneichung

Die Stimuli wurden anhand des individuellen Sichtwinkels für jeden Probanden in ihrer Größe angepasst, um den Einfluss unterschiedlicher Größenwahrnehmungen (z.B. durch ausgeglichene Fehlsichtigkeit) zu eliminieren. Vor Beginn des fMRI-Experimentes wurde dafür die Lage des Blinden Fleckes als mittlere horizontale Exzentrizität  $Ex_{bf}$  für jedes Auge separat bestimmt. Das Vorgehen ist in Abbildung 2.4 beschrieben.


**Abbildung 2.4:** Bestimmung der Lokalisation des Blinden Fleckes (linkes Auge): Der Proband fixiert ein grünes Quadrat am rechten mittleren Bildrand mit dem linken Auge. Gleichzeitig bewegt sich ein weißes Quadrat mit konstanter Geschwindigkeit auf einer Horizontalen durch die Bildmitte zum gegenüber liegenden Bildrand. Verschwindet der Punkt mit dem Eintritt in den Bereich des Blinden Fleckes subjektiv, drückt der Proband eine Taste. Taucht der Punkt beim Verlassen des Blinden Fleckes subjektiv wieder auf, betätigt der Proband die Taste erneut. Auf diese Weise erfolgt eine initiale Schätzung der Lokalisation des Blinden Fleckes (Phase 1). Zur genaueren Bestimmung der Begrenzungskoordinaten, beginnt der Punkt anschließend eine achtförmige Bahnkurve zu beschreiben. Diese Bahnkurve wird durch die Überlagerung einer Sinusfunktion der Frequenz f und einer Cosinusfunktion der Frequenz 2f beschrieben (Lissajous-Figur). Die Lage des Zentrums der Lissajous-Figur entspricht dabei den Koordinaten der initialen Lokalisationsschätzung des Blinden Fleckes. Um die räumliche Varianz der Bewegung des Punktes zu erhöhen, rotiert die Lissajous-Figur zusätzlich um ihr Zentrum. Der Proband soll eine Taste drücken, sobald der Punkt wieder mit dem Eintritt in den Bereich des Blinden Fleckes subjektiv verschwindet (Phase 2). Aus den so ermittelten Begrenzungskoordinaten wird über die Berechnung des geometrischen Koordinatenmittelwertes die mittlere horizontale Exzentrizität  $Ex_{bf}[Px]$  des Blinden Fleckes (in Pixel) bestimmt. Die Bestimmung der Lokalisation des Blinden Fleckes subjektiv verschwindet (Phase 2).

Die ermittelte mittlere horizontale Exzentrizität des Blinden Fleckes  $Ex_{bf}$  wurde im Anschluss in Beziehung zum Abstand des Blinden Fleckes von der Fovea gesetzt (17, 5°, siehe z.B. Armaly 1969). Mit diesem Quotienten wurde für eine mittlere Stimulusexzentrizität von  $\pm 5^{\circ}$  die mittlere Stimulusexzentrizität in Pixel ( $Ex_S$ [Px]) bestimmt. Der Wert der mittleren Stimulusexzentrizität von  $\pm 5^{\circ}$  wurde von uns in Anlehnung an Shepard RN und Metzler J (1971) ausgewählt. Der gewählte Wert musste groß genug sein, eine vollständige visuelle Erfassung aller Stimulusteilkomponenten nur durch Blickbewegungen zu ermöglichen, und gleichzeitig sichergestellen, dass beide Stimulusfiguren bei einem Sichtfeld von 32° horizontal zu 100% sichtbar sind.

$$Ex_{S}[Px] = \frac{Ex_{bf}[Px] \cdot 5^{\circ}}{17, 5^{\circ}}$$
(2.1)

Anschließend konnte die x-  $(x_{Px})$  und y-Ausdehnung  $(y_{Px})$  des 800x600 Pixel großen Originalbildes skaliert werden. Da die mittlere Stimulusexzentrizität der Originalbilder auf 180 Pixel geschätzt worden war (siehe Abschnitt 2.2.1), errechneten sich die korrespondierenden Bilddimensionen zu:

$$x_{Px} = \frac{Ex_S \cdot 180Px}{800Px}$$
(2.2)

$$y_{Px} = \frac{x_{Px} \cdot 800Px}{600Px}$$
(2.3)

### 2.3 Die Messung der Blickbewegungen

In der vorliegenden Studie kam die Methode der Pupillenverfolgung mit dem Effekt der dunklen Pupille (*dark-pupil*-Effekt) zur Anwendung (zum methodischen Hintergrund der Blickbewegungsmessungen siehe Abschnitt A im Anhang).

Genutzt wurde das System *ViewPoint Eye Tracker* der Firma Arrington Research, Inc. (http://www.AringtonResearch.com). Dieses ist in der MR-kompatiblen Brille VisuaStim Digital Glasses (s.o.) integriert. Das Messverfahren ist videobasiert. Aufbau und Funktion des Eye-Tracking-Systems gibt Abbildung 2.5 wieder. Die technischen Daten des *Eye-Tracking-System* sind in Tabelle 2.2 aufgeführt.

Gegenstand	Systemspezifikation				
Methode	IR-Video, monokular				
	pupil tracking, dark pupil				
Messgenauigkeit (eng. accuracy)	$\approx \pm 0,5^\circ-1,0^\circ$				
zeitliche Auflösung (eng. sampling rate)	30 Hz				
Sehweite (eng. visual range)	$\pm44^{\circ}$ horizontal, $\pm20^{\circ}$ vertikal				
Emissionswellenlänge der LED $\Lambda_{LED}$	880 nm (IR)				

 Tabelle 2.2: Beschreibung des Eye-Tracking-Systems



**Abbildung 2.5:** Schema des *Eye-Tracking-*Systems. Eine Infrarotleuchtdiode (IR-LED, 1.) erhellt ein Auge und lässt die Pupille dunkel erscheinen (*Dark Pupil*-Effekt, 2.). Eine infrarotlichtempfindliche CCD-Kamera fokussiert das Auge und zeichnet seine Bewegungen in Schwarz-Weiß-Videobildern auf (3.). Das Videosignal gelangt von der Kamera in einen Digitalisierer (4.). Auf das digitaliserte Bild werden Algorithmen zur Pupillenlokalisation im Rahmen der Bild-segmentation angewandt (5.). Das Zentrum des lokalisierten Bereiches wird im Anschluss vektoriell ermittelt ( $\vec{P}_c$ , 6.). Mittels einer nicht-linearen Abbildungsfunktion werden die Signale der Augenpositionen (Rohdatenpunkte) in x- und y-Koordinaten der stimulusassoziierten Blickbewegungen transformiert (sog. *points of regard*, 8.). Die Koeffizienten der Abbildungsfunktion werden durch eine zu Beginn der Messung durchgeführte Kalibrierung bestimmt (7.). Hierfür wird der Proband instruiert, auf dem Bildschirm einzeln auftauchende Punkte bis zum Erscheinen des nächsten Punktes zu fixieren. So entsteht ein aus 16 Punkten bestehendes Raster, dessen Punktekonfiguration bei erfolgreicher Kalibrierung relativ geradlinig und gut separiert ist. Mit jedem fixierten Punkt erscheinen grüne Marker an der zeitlich korrespondierenden Pupillenlokalisation. Diese Marker sind durch gelbe Linien verbunden, die ihre räumliche Relation widergeben.

Die Werte der x- und y-Koordinaten bewegen sich zwischen 0 und 1. Die Koordinaten (0.0, 0.0) beschreiben so z.B. die obere linke Ecke des Stimulusbildes; (0.5, 0.5) entspricht dem Bildzentrum; (1.0, 1.0) gibt die untere rechte Bildecke an.

## 2.4 Die Messung der neuronalen Aktivierungen

Die neuronalen Aktivierungen wurden mit einem 3.0 Tesla-Magnetresonanztomographen des Typs Siemens Magnetom Trio mit TIM-(*total-imaging-matrix*-)Technologie in der Abteilung MR-Forschung der Neurologie und Psychiatrie der Universitätsmedizin Göttingen gemessen. Zum methodischen Hintergrund der (funktionellen) Magnetresonanztomographie siehe Abschnitt A im Anhang.

Die Hauptbestandteile des Magnetresonanztomographen und deren Funktion sollen im folgenden erläutert werden (siehe auch Weishaupt et al. 2006).

- Ein supraleitender Hauptmagnet in Form einer Zylinderspule (Niobium-Titan-Multi-Filament-Drähte in einer Kupfer-Matrix) ist permament in Funktion. Er generiert ein statisches homogenes Magnetfeldes ( $B_0 = 3.0$  T), dessen Feldachse entlang der z-Achse eines dreidimensionalen kartesischen Koordinatensystems und damit entlang der Längsachse des Probanden verläuft.
- Ein Kühlungssystem stellt die Temperatur des Hauptmagneten mittels Kryogenen (flüssiges Helium) auf 4.7 K ein. Damit senkt es den Flusswiderstand auf nahezu Null. Ein einmal eingespeister Strom bleibt so fast unverändert bestehen; ein einmal erzeugtes Magnetfeld kann ohne weitere Energiezufuhr erhalten werden.
- Drei Gradientenspulen mit jeweils eigenem Verstärker erzeugen temporäre Magnetfeldradienten entlang der drei Raumachsen zur Ortskodierung.
- Eine Hochfrequenz(HF)-Spule erzeugt ein temporäres, periodisches elektromagnetisches Feld zur Spinanregung. Sie übernimmt sowohl die Funktion eines Senders als eines Empfängers.
- Eisenbleche schirmen äußere Magnetfeldeinflüsse ab. *Shim*-Spulen unterstützen der Homogenität des Hauptmagnetfeldes (Feldabgleich, eng. *shimming*).
- Ein Kontrollcomputer steuert den Scanners und die Gradienten.
- Die MR-Bilder werden durch einen Array-Prozessor erzeugt.
- Ein Hauptcomputer koordiniert die einzelnen Prozesse.
- Über eine Bedienungskonsole können Daten ein- und ausgegeben und Funktionen kontrolliert werden.
- Der Probandentisch befindet sich in der Mitte des Hauptmagneten.
- Über ein Pulsoxymeter können Sauerstoffsättigung und Herzfrequenz erfasst werden.

Die Aufnahmeparameter für die anatomischen und funktionellen Daten sind in Tabelle 2.3 aufgeführt.

#### Kapitel 2 Material und Methoden

	Wichtung	Messequenz	Aufnahmeparameter	Schnitt
anatomisch	T1	3D-MPRAGE	Voxelgröße 1 mm x 1 mm x 1 mm	
			Matrix = 256 x 256 x 176	
			FOV (field of view) = 256 mm x 256 mm	
			Kippwinkel $\alpha$ = 14°	
			Echozeit TE = $4 \text{ ms}$	
			Wiederholungszeit TR = 1950 ms	
			Matrix = 128 x 96	
			FOV (field of view) = $= 256 \text{ mm} \times 256 \text{ mm}$	
			Kippwinkel $\alpha = 80^{\circ}$	
			Echozeit TE = $36  \text{ms}$	
			Wiederholungszeit TR = 2000 ms	
			Schichten N = 22	

Tabelle 2.3: Messparameter der anatomischen und funktionellen Aufnahmen

## 2.5 Versuchsablauf

In einem Vorgespräch zu Inhalt und Ablauf des Experimentes erklärten die Probanden schriftlich ihr Einverständnis zur Untersuchung. Die Probanden lernten an diesem Termin die in der vorliegenden Studie verwandten Stimuli und die Aufgabenstellung in einem Trainingsdurchgang kennen. Ein Trainingsdurchgang umfasste 40 Stimuluspaare. Nach ein bis zwei Durchgängen zeigten alle Probanden 70% richtige Reaktionen.

Das eigentliche Experiment fand wenige Tage später statt. Nach den anatomischen MRT-Aufnahmen begann der Versuch im ereigniskorrelierten fMRT-Design (*event-related*-Design, Friston et al. 1998, 1999). Hierbei wurde die neuronale Antwort auf jeden einzelnen Stimulus erfasst. Jeder Proband absolvierte fünf experimentelle Durchgänge (eng. *runs*) á 40 Aufgaben (eng. *trials*). In jedem Durchgang befanden sich 20 gegeneinander rotierte und 20 gegeneinander nicht rotierte Stimuli, die zufällig aus dem Pool der 544 Stimuluspaare gezogen wurden. Das Stimuluspaar blieb bis zur Reaktion des Probanden sichtbar (eng. *self paced design*). Diese erfolgte durch Druck auf eine von zwei möglichen Tasten (eng. *two alternative forced choice*, AFC). Die maximale Stimuluspräsentationsdauer (respektive Reaktionszeit) wurde auf 8000 ms beschränkt.

Jeder *run* begann mit dem Erscheinen eines zentralen Fixationskreuzes (Ruhebedingung, eng. *baseline*). Anschließend wechselten sich Stimulations- und Ruhephasen ab. Die Dauer der folgenden Ruhephasen wurde an der für die Lösung der vorangegangenen Aufgabe benötigten Zeit orientiert. Sie bildete das Interstimulusintervall (ISI). Lag die Reaktionszeit unterhalb 4000 ms so wurde seine Länge auf 4000 ms festgesetzt. Lag sie darüber, so entsprach die Länge der Pause der Reaktionszeit. Dieses Vorgehen sollte eine hinlänglich gute Trennung subsequenter *trials* gewährleisten und den mit längeren Reizungen verbundenen höheren hämodynamischen Antworten eine ausreichende Relaxationszeit folgen lassen. Zusätzlich wurde eine zufällig bestimmte Periode von 0 bis 1000 ms zum aktuellen ISI, um Antizipationseffekte auszuschließen und eine möglichst optimale Abtastung der BOLD-Antworten zu gewährleisten. Das ISI lag damit in einem Bereich zwischen 4000 und 9000 ms.

#### Kapitel 2 Material und Methoden

Die Stimulationsbrille wurde während der Messung aus Gründen des Probandenkomforts nur mit Klebeband lose an der Gesichtshaut des Pobanden fixiert. Die in der Stimulationsbrille verwendete Mimik zur Befestigung und Positionierung der Augenbewegungskamera gestattete nur eine suboptimale Einstellung. Bereits eine geringfügige Veränderung der geometrischen Relationen konnte so zu einer nichtlinearen Messlokalisation bei der Bestimmung der Blickposition führen. Durch Probandenbewegungen während der experimentellen Durchgänge trat ein sich über die Zeit akkumulierender Fehler auf. Zur Reduktion dieser Fehlereinflüsse wurde das *Eyetracking*-System vor jedem Experimentaldurchgang neu kalibriert.

Über ein Kopfhörer-Mikrophon-System (Intercom System) standen Proband und Versuchsleiter in Verbindung. Vor jeder Messung erhielt der Proband Instruktionen und konnte Rückfragen stellen. Die Kopfhörer dienten gleichzeitig als Lärmschutz. Während der gesamten Zeit, die sich die Versuchsperson im Tomographen befand, wurden Puls und Sauerstoffsättigung im Blut mit einem Pulsoxymeter überwacht.

Das Experimentaldesign ist in Abbildung 2.6 dargestellt.



**Abbildung 2.6:** Experimentaldesign: Ein Experimentaldurchgang (eng.*run*) begann mit dem Erscheinen eines Fixationskreuzes (Ruhebedingung, grüner Pfeil). Gleichzeitig erfolgte der erste Hochfrequenz-Puls des Magnetresonanztomographen (roter Pfeil). Anschließend wurde der erste Stimulus präsentiert (Stimulus-Onset, blauer Pfeil). Er blieb solange auf dem Monitor sichtbar, bis der Proband eine Tastenreaktion hinsichtilich der Gleichheit bzw. Ungleichheit (Spiegelung) der Stimuli ausführte (*self-paced*-Design). Es folgte ein Fixationskreuz, dessen Präsentationszeit an die Reaktionszeit angepasst wurde und mindestens 4000 ms betrug (Interstimulusintervall ISI). Zum ISI wurde ein zufällig bestimmtes Zeitintervall von 0 bis 1000 ms (x) addiert. Für jeden Trial wurde die hämodynamische neuronale Antwort als Rohsignaländerung erfasst (*event-related*-Design). Der HF-Puls erfolgte mit einer Wiederholungszeit TR von 2000 ms. Es wurden 22 Schichten angeregt und aufgezeichnet (Bild-Akquisition).

## 2.6 Datenanalyse

## 2.6.1 Leistungs- und Blickbewegungsparameter

## Datenvorverarbeitung

Da kein kommerzielles Programm für die Auswertung der Blickbewegungsdaten zur Verfügung stand, wurden sie mit Hilfe eines MATLAB-basierten Skriptes vorverarbeitet und ausgewertet (MATLAB 7.0, http://www.mathworks.de). Hierbei kamen etablierte Standardalgorithmen zur Anwendung, die im Folgenden näher beschrieben werden.

Zur Minimierung von Artefakten in den Blickbewegungsdaten wurden folgende Korrekturalgorithmen angewandt (siehe z.B. Macauly 1931):

- 1. Werte der Blickbewegungsdaten zum Zeitpunkt einer Pupillengröße unter 0.05 rad oder eines sichtbaren Pupillenanteils unter 0.05 rad wurden durch ihre gemittelten benachbarten Messwerte ersetzt. Solche Effekte konnten während eines Lidschlags (eng. *blink*) entstehen, da das Eye-Tracking-System in diesen Phasen nicht mehr in der Lage ist die Pupille korrekt zu detektieren. Das System setzte dann arbiträre Werte für die x- und y-Koordinaten zu diesem Zeitpunkt.
- 2. Ein horizontales und vertikales Gleiten (eng. *drift*) des *Eye-Tracking-*Systems wurde abschnittsweise linear korrigiert (Driftkorrektur). Für den Beginn einer Messreihe  $t_0$  wurde hierbei eine optimale Systemausrichtung angenommen (Zustand nach der Kalibrierung vor jedem Run). Durch die Startkoordinate (Messzeitpunkt) wurde für beide Raumdimensionen in einem Koordinaten-Zeit-Diagramm eine Horizontale  $g_0$  gelegt. Aus den jeweils ersten und letzten 40% der Koordinaten während der Ruheperiorde (Fixationsphase, eng. *baseline*) wurden die Mediane als ausreißerresistente Schätzer der wahren Fixationskoordinaten bestimmt. Diese wurden als Start- und Endpunkt der Ruheperiode angenommen und waren gleichzeitig Endpunkt der vorangegangenen und Startpunkt der folgenden Stimulationsphase. Die Verbindung der geschätzten Koordinaten ergab die Geraden  $g_w$ , deren Anstiege der Drift des Systems in den jeweiligen Zeitabschnitten der Ruhebedingung entsprachen. Sie waren mit Hilfe 80 linearer Funktionen beschreibbar. Die Korrektur geschah durch eine sukzessive Subtraktion der linearen Funktionen von  $g_0$  mit anschließender Additionen des errechneten Subtrahenten und der Rohdaten zum Zeitpunkt  $t_n$  im jeweiligen Zeitabschnitt (Abbildung 2.7). Nichtlineare Fehler konnten mit diesem Ansatz nicht korrigiert werden.
- 3. Werte außerhalb des Bereichs 0.05 < x < 0.95 sowie 0.05 < y < 0.95 wurden anschließend durch die gemittelten Werte der Nachbarmesspunkte ersetzt.
- 4. Abschließend erfolgte eine Glättung (eng. *smoothing*) der Daten basierend auf dem Prinzip des gleitenden Mittelwertes (eng. *moving average*). Für jeden Messwert wurde der Mittelwert aus dem Messwert und seinen beiden Nachbarwerten berechnet, um den Messwert mit diesem zu ersetzen. Diesem Vorgehen lag die Annahme zugrunde, dass die Werteabweichungen nach oben und unten zufällig verteilt sind. Durch die Bildung des gleitenden Mittelwertes konnten Abweichungen so in den meisten Fällen reduziert und das Signal-Rausch-Verhältnis (eng. *signal noise ratio, SNR*) verbessert werden.

So konnte eine Korrektur der Messpunkte vorgenommen werden. Der Korrekturerfolg ist in Abbildung 2.7 exemplarisch für einen Messabschnitt gezeigt. Auf deskriptiver Ebene zeigt er sich in der Genauigkeit der Fixationszuordnung zu Stimuluselementen (siehe unten). Die Korrektur bildet die Voraussetzung für die weiteren Analyseschritte.

#### **Darstellung von Fixationen**

Die Messperiode (mp) beschreibt das Zeitintervall zwischen zwei aufeinander folgenden Messpunkten. Bei der vom System verwandten zeitlichen Auflösung von 30 Hz betrug sie 33,33 ms. War die euklidische Distanz zwischen zwei Messpunkten  $\geq 2^{\circ}$ , wurde diese Messperiode einer Sakkade zugeordnet (Rolfs 2009). Betrug sie  $\geq 20^{\circ}$ , wurde ein Artefakt im Sinne eines Augenzwinkerns (eng. *blink*) angenommen. Zeitperioden ohne Sakkaden und mit einer Messpunktabweichung unter 1° wurden als Fixationen definiert, wenn sie länger als 90 ms andauerten (Ellis und Smith 1985).

Im Rahmen der Auwertung konnten Fixationen und Scanpfad auf den Stimuli dargestellt werden (siehe Abbildung 2.8). Hierzu wurde jede Fixation dem Arm der Figur zugeordnet, zu dem sie den geringsten Abstand hatte (minimale mittlere Vektorlänge). Die Vektorlängen wurden als Euklidische Distanzen berechnet.

$$\frac{\sum_{l=1}^{3(4)} \sqrt{(x_{Fn} - x_{Zk+l})^2 + (y_{Fn} - y_{Zk+l})^2}}{k} \to \min$$
(2.4)

#### Quantifizierung von Sakkadenmustern

**Markov-Übergangswahrscheinlichkeiten** Wird eine klare Aufgabenstellung bearbeitet, erfolgt das Blickverhalten willkürlich. Vorangegangene Fixationen beeinflussen dabei nachfolgende. Das Fixationsmuster kann als statistisch abhängig verstanden (Ellis und Smith 1985) und mit Hilfe von Markov-Matrizen erster und höherer Ordnung beschrieben werden (Stark und Ellis 1981). Eine Markov-Matrix erster Ordnung enthält die abhängigen Wahrscheinlichkeiten von sequentiellen Blickbewegungen zwischen verschiedenen Fixationsregionen (Übergangswahrscheinlichkeiten). Eine Fixation erfolgt immer in Abhängigkeit von der ihr vorausgehenden Fixation. Die Folgen können in einer Übergangsmatrix dargestellt werden.

Nach der Zuordnung der Einzelfixationen zu den Figurenarmen wurden die Fixationsphasen des Gesamtprozesses als Abfolge von einzelnen Prozesszuständen dargestellt. Die Anzahl der Zustände entsprach dabei der Anzahl der Figurenarme. Ihre Gesamtheit bildete einen Zufallsraum, in dem die Abfolge der fixierten Figurenarme einen zeitdiskreten stochastischen Punktprozess in diesem Zufallsraum widerspiegelte. Unter der Annahme, dass der zum Zeitpunkt t+1 eingenommene Zustand nur vom unmittelbar vorhergehenden Zustand zum Zeitpunkt t abhängig war, konnte dieser Prozess als Markov-Kette erster Ordnung mit einer empirisch ermittelten Übergangswahrscheinlichkeit p betrachtet werden. So wurden die Wahrscheinlichkeiten dafür bestimmt, dass eine Sakkade auf einen Figurenarm erfolgt, wenn zuvor der gleiche oder ein anderer Figurenarm fixiert wurde.



**Abbildung 2.7:** Korrekturerfolg der Messpunkte (*eye tracker*): Ein horizontaler (oberes Bild) und vertikaler *drift* des *Eye-Tracking-*Systems (mittleres Bild) wurde durch eine stückweise lineare Korrektur der Messwerte ausgeglichen. Die blauen Punkte symbolisieren die Rohdaten (eng. *sampling points*), die grüne gestrichelte Linie den Stimulusbeginn (eng. *stimulus onset*), die rote gestrichelte Linie die Reaktion des Probanden (Ende des *trials*) und die schwarze gestrichelte Linie den geschätzte linearen *drift* des *eye trackers*. Die untere Abbildung zeigt den Verlauf der gemessenen x-Werte (blaue Linie) und y-Werte (grüne Linie) nach erfolgten Korrekturschritten im Verhältnis zur Bildschirmmitte M(0;0). Der Zeitpunkt der Reaktion des Probanden ist durch ein gelbes Dreieck gekennzeichnet

#### Kapitel 2 Material und Methoden



**Abbildung 2.8:** Darstellung von Fixationen und Scanpfad auf einem Stimulus. Jeder Blickpunkt wird hierbei durch ein Quadrat repräsentiert. Abhängig von ihrer zeitlichen Abfolge sind sie farbkodiert: Die Stimulationsphase beginnt beim blauen und endet über kontinuierliche Farbabstufungen (grün - gelb - orange) beim roten Quadrat. Die Fixationen sind in weißen Rechtecken dargestellt und in ihrer zeitlichen Relation nummeriert. Im vorliegenden Beispiel betrug die Zeit zwischen dem Erscheinen des Stimulus und der richtigen Reaktion des Probanden 1559 ms. Für den Scanpfad errechnete sich eine Länge von 65,9753°.

#### Blickbewegunsparameter

In Blickbewegungsstudien finden sich folgende genutzte Parameter:

- die Anzahl der Fixationen (*nfix*) pro *trial* (siehe z.B. Just und Carpenter 1976)
- die Gesamtfixationsdauer (*fixdur* [ms]) pro *trial* als summierte Einzelfixationsdauern (siehe z.B. Rayner 1978)
- die mittlere Fixationsdauer (*mfixdur* [ms]) als Quotient aus *fixdur* und *nfix* (siehe z.B. Just und Carpenter 1976)

$$mfixdur = \frac{fixdur}{nfix} \tag{2.5}$$

 die Scanpfadlänge (sp [°]) als summierte euklidische Distanz zwischen den Messpunkten m (siehe z.B. Stark und Ellis 1981)

$$sp = \sum_{m=2}^{m} \sqrt{(x_m - x_{m-1})^2 + (y_m - y_{m-1})^2}$$
(2.6)

 die mittlere Sakkadenamplitude (*sa* [°]) als mittlere euklidische Distanz zwischen je zwei aufeinanderfolgenden Fixationen (fix) eines *trials* (siehe z.B. May et al. 1990)

$$sa = \sum_{fix=2}^{fix} \sqrt{(x_{fix} - x_{fix-1})^2 + (y_{fix} - y_{fix-1})^2}$$
(2.7)

Um Blickbewegungsmaße unabhängig von der Bearbeitungszeit beurteilen zu können, bietet es sich an, die Absolutwerte an der Reaktionszeit zu normieren:

• Der Fixationsdauerindex (*ifixdur* [%]) als Quotient aus *fixdur* [ms] und der Reaktionszeit (*rt* [ms]) multipliziert mit 100 beschreibt den relativen Anteil der Fixationszeit an der Bearbeitungszeit einer Aufgabe.

$$ifd = \frac{fixdur}{rt} \cdot 100\% \tag{2.8}$$

• Der Scanpfadlängenindex (*isp*  $\left[\frac{\circ}{ms}\right]$ ) als Quotient von *sp* und *rt* beschreibt die Länge des Scanpfades in einer Sekunde.

$$isp = \frac{sp}{rt} \cdot 1000 \tag{2.9}$$

• Der Fixationsanzahlindex (*infix* [s<sup>-1</sup>]) als Quotient von *nfix* und *rt* beschreibt die Anzahl ausgeführter Fixationen pro Sekunde.

$$infix = \frac{nfix}{rt} \cdot 1000 \tag{2.10}$$

#### Datenbereinigung

Ausreißer der Reaktionszeiten sowie der mittleren Fixationsdauern wurden eliminiert. Anschließend wurden die Reaktionszeiten und die mittleren Fixationsdauern z-skaliert. *Trials* mit z-Werten größer 3 und kleiner -3 wurden von der weiteren Analyse ausgeschlossen (Abweichung >3 Standardabweichungen). In die fehlerunabhängige Datenauswertung sind nur korrekt gelöste *trials* eingegangen. Die Anzahl der aus den Reaktionszeit- und Blickbewegungsdaten auswertbaren *trials* für jede Versuchsperson ist in Tabelle 2.4 erfasst.

Tabelle 2.4: Anzahl der auswertbare	n Trials für jede	Versuchsperson (Vp)
-------------------------------------	-------------------	---------------------

	Vp1	Vp2	Vp3	Vp4	Vp5	Vp6	Vp7	Vp8	Vp9	Vp10
Leistungsdaten										
trials nach Bereinigung	198	199	196	199	194	196	198	195	196	197
korrekte trials	189	190	178	176	186	185	187	186	177	183
Blickbewegungsdaten										
korrekte, artefaktfreie trials	180	185	175	173	184	179	180	183	170	176

#### Statistische Auswertung

Für die deskriptive und inferenzstatistische Analyse der Daten zu den Reaktionszeiten, relativen Fehlerhäufigkeiten und Blickbewegungsparametern wurde die Software-Umgebung R in der Version R 2.8.1 (www.r-project.org) genutzt. Die Voraussetzungen für die statistischen Verfahren wurden mittels Shapiro-Wilk-Test (Testung der Normalverteilung) und Levene-Test (Testung der Varianzhomogenität) geprüft. Die Antwortgenauigkeiten erfüllten hierbei nicht die Voraussetzung der Normalverteilung. Folgende statistische Verfahren wurden in der Analyse der Leistungs- und Blickbewegungsdaten verwandt:

- Korrelationstest nach Pearson (Reaktionszeiten und Blickbewegungsdaten) und Spearman-Rang-Korrelationstest (Antwortgenauigkeit)
- Hauptkomponentenanalyse mit Varimax-Rotation (Blickbewegungsdaten)
- ein- und zweifaktorielle Varianzanalyse (Reaktionszeiten, Blickbewegungsdaten, Markov-Übergangsmatrizen)
- Friedman-Test (Antwortgenauigkeit)
- Welch-t-Test für abhängige Stichproben (Reaktionszeiten)
- lineare und quadratische Modellierung (Reaktionszeiten).

## 2.6.2 Neuronale Aktivierungsparameter

Die Vorverarbeitung und statistische Auswertung der Aktivierungsdaten erfolgte mit SPM 5.0 (http://www.fil.ion.ucl.ac.uk/spm/) unter MATLAB 7.4.0.287 (R2007a, Mathworks Inc., Natiek, MA, USA, http://www.mathworks.com/products/matlab). Für die Darstellung der neuronalen Aktivierungsmuster auf einem standardisierten Hirnmodell wurde MRIcron genutzt (http://www.sph.sc.edu/comd/rorden/mricron/).

### Datenvorverarbeitung

Im Rahmen der MRT-Messung können verschiedene biologische Artefakte auftreten:

- Bewegungsartefakte führen zu einer Veränderung der Spinposition, seiner Phase und seiner Frequenz. Starrre, globale Bewegungen entstehen durch willentliche Bewegungen des Probanden und die Atmung. Elastische Bewegungen werden durch den Herzschlag und Pulsationen hervorgerufen. Die Fließeigenschaften des Blutes bedingen das Auftreten von sog. Flussartefakten v.a. in der Nähe von großen Gefäßen. Sie werden als Geisterbilder (eng. *ghosts*) sichtbar, d.h. als zusätzliche, in der Realität nicht vorhandene Strukturen im Bild. Mit der Erhöhung des rCBF unter Aktivierungsbedingungen kann es zusätzlich zum Einstrom nicht gesättigter Spins aus benachbarten, nicht aktivierten Regionen kommen (sog. Einstromartefakte, eng. *inflow effects;* Gao et al. 1996).
- Suszeptibilitätsartefakte (Kantenartefakte) entstehen durch eine stark unterschiedliche magnetische Suszeptibilität benachbarter Gewebe (Suszeptibilitätssprung). Hier treten lokale Feldgradienten auf, die zu einer Verkürzung der T2\*-Relaxationszeit führen. Die veränderten Lamorfrequenzen der Spins führen zu einer verfälschten Ortszuordnung (geometrische Verzeichnung) und damit zu Signalverzerrungen. An den Grenzflächen der Gewebe kann es zu einer vollständigen Signalauslöschung kommen. Dieser Effekt zeigt sich an Luft-Gewebe-Übergängen, wie z.B. zwischen dem paranasalen Sinus und der Schädelbasis, besonders stark.
- Artefakte der chemischen Verschiebung (eng. *chemical shift artifacts*) erklären sich aus der Abhängigkeit der Resonanzfrequenz eines Wasserstoffatoms von seiner chemischen Bindung. Die Resonanzfrequenz ist für <sup>1</sup>*H*-Atome in Wassermolekülen größer als für <sup>1</sup>*H*-Atome in Methylengruppen von Fettsäuren ( $CH_2$ -Gruppen). Hierdurch werden die Wasserund Fettanteile im MR-Bild in Richtung des Auslesegradienten  $G_x$  leicht gegeneinander versetzt abgebildet. Es kommt zu Signalüberlagerungen und Signalauslöschungen. Dieses

Artefakt verstärkt sich bei höheren magnetischen Flussdichten von  $B_0$  und zeigt sich v.a. an den Grenzschichten zwischen fett- und wasserreichem Gewebe.

Diesen Artefakten, den Veränderungen aufgrund von Messeigenschaften sowie den interindividuellen Unterschieden wurde im Rahmen der Datenvorverarbeitung versucht Rechnung zu tragen.

**Akquisitionszeitkorrektur (eng.** *slice timing***)** In der Akquisitionszeitkorrektur wurden zeitliche Unterschiede der Schichtaufnahme mittels Sinc-Interpolation angepasst (Henson et al. 1999). Die Akquisitionszeit TA errechnete sich hierbei aus der Wiederholungszeit TR (TR=2000ms) und der Anzahl der Schichten N (N=22).

$$TA = TR - \frac{TR}{N} \tag{2.11}$$

**Bewegungskorrektur (eng.** *realignment*) Im Rahmen der Korrektur von Bewegungsartefakten wurden die gemittelten Volumina der Zeitreihe als Referenzvolumen definiert. Zur Beschreibung der stattgehabten Translationen in sowie Rotationen um die drei Raumachsen der Volumina zum Referenzvolumen wurden sechs Parameter geschätzt. Anhand dieser wurden im Rahmen einer *rigid-body*-Transformation unter Verwendung von B-Splines vierten Grades die Voxelkoordinaten neu berechnet (Friston et al. 1995).

**Koregistrierung** Eine dreidimensionale affine Transformation diente der Anpassung der funktionellen Bilder an das anatomische Bild eines Probanden unter Berücksichtigung von Translations- und Rotationsbewegungen (Ashburner und Friston 1997).

**Normalisierung** Im Rahmen der Normalisierung wurden die individuellen anatomischen Aufnahmen der Probanden an das T1-Standardgehirn des Montreal Neurological Institute (MNI) angepasst (Evans et al. 1993). Hirnanatomische Unterschiede konnten so ausgeglichen werden, um eine interindividuelle Vergleichbarkeit der Aktivierungsdaten zu ermöglichen. Durch lineare und nichtlineare Prozesse mit nachfolgender viertgradiger B-Spline-Interpolation wurden die Koordinaten der Volumina in den MNI-Raum transformiert (Ashburner und Friston 1999). Der MNI-Raum ist wie der Talairach-Raum ein standardisierter Raum, in dem die Koordinaten [0, 0, 0] auf der Commissura anterior (AC) liegen, und die Commissurae anterior und posterior (AC/PCline) in der xy-Ebene liegen (Talairach und Tournoux 1988). Die Kantenlängen der einzelnen Volumenelemente wurde auf 3 mm x 3 mm x 3 mm gleichgesetzt (Umwandlung in isotrope Voxel).

**Räumliche Glättung (eng.** *smoothing*) Sprünge in der Signalintensität zwischen benachbarten Voxeln aufgrund nichtphysiologischer stochastischer Messfehler wurden durch die Anwendung eines dreidimensionalen Gauß-Filters mit einer Halbwertsbreite (eng. *full width of half maximum, FWHM*) von 6 mm eleminiert.

### Statistische Auswertung

Im Rahmen der statistischen Auswertung sollten die Hirnaktivierungen detektiert werden, deren neuronale Aktivitäten durch das Experiment beeinflusst werden. Hierzu wurden voxelweise parametrische Modelle angenommen, die auf dem Allgemeinen Linearen Modell beruhen. So wurde ein hypothetischer Signalverlauf formuliert und mit der gemessenen Signalzeitreihe jedes Voxels verglichen. Regional spezifische Effekte wurden anschließend auf ihre Signifikanz geprüft.

**Die hämodynamische Antwortfunktion** Um die BOLD-Signale im experimentellen Paradigma in einer Zeitreihe zu schätzen, nutzt SPM die kanonische haemodynamische Antwortfunktion (*hemodynamic response function*, HRF). Diese Funktion erreicht ihr Maximum nach ca. 6 s, dem eine Negativierung folgt (siehe Abbildung 2.9). Die Kombination aus einer Rechteckfunktion (*boxcar*-Funktion) und der HRF dient der Modellierung des zu erwartenden MR-Signals (Friston et al. 1995). Da das vorliegende Experiment im *event-related*-Design konstruiert wurde, enthält die Rechteckfunktion den Beginn und die Dauer jedes einzelnen *trials* mit dem nachfolgenden Interstimulusintervall und beschreibt damit exakt den experimentellen Wechsel zwischen jeder Aktivierungs- und Ruhephase.



**Abbildung 2.9:** HRF: Zur Schätzung des BOLD-Sigals nutzt SPM eine kanonische hämodynamische Antwortfunktion (eng. *haemodynamic response function*, HRF). Auf der x-Achse ist die Zeit in Sekunden abgetragen, die y-Achse beschreibt die relative Signaländerung. Während des roten Anteils der HRF-Kurve erfolgt die Stimulation, der blaue Anteil ist der Ruhephase zuzuordnen. Die Höhe der Signaländerung ist von der Stimulationsdauer abhängig. Gestrichelt ist die Boxcar-Funktion zur Beschreibung des experimentellen Ablaufs dargestellt.

**Das Allgemeine Lineare Modell** Das Allgemeine Lineare Modell (ALM) beschreibt der Variabilität der Signaländerung. Diese kommt durch experimentelle, konfundierende sowie zufällige residuelle Effekte zustande. Beobachtungen aus den gemessenen Voxelzeitreihen (Y) werden durch eine Design-Matrix X, die erklärende und konfundierende Variablen enthält,

$$x_{ij} = X = \begin{bmatrix} x_{11} & \cdots & x_{1j} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ x_{1i} & \cdots & x_{ij} \end{bmatrix}$$
(2.12)

und mit dem Vektor  $B(\beta_1...\beta_i)$  gewichtet ist sowie einen Fehlervektor  $E(\epsilon_1...\epsilon_i)$  beschrieben.

$$Y = XB + E \tag{2.13}$$

Jede Spalte der Designmatrix entspricht hierbei einer experimentellen Bedingung, jede Zeile einem Scan. Für die i-te Messung y, j erklärende, mit  $\beta$  gewichtete Variablen x und dem Fehlerterm  $\epsilon$  stellt sich  $y_i$  als folgende Linearkombination dar:

$$y_i = x_{i1}\beta_1 + x_{i2}\beta_2 + \dots + x_{ij}\beta_j + \epsilon_i$$
(2.14)

Die Zahl der Beobachtungen (eng. *scans*) übersteigt in der Regel deutlich die Zahl der erklärenden Variablen. Die Gewichte  $\beta$  werden daher so lange geschätzt bis die Linearkombination die tatsächlichen Messwerte am genausten widergibt. Aus jeder Schätzung entsteht eine angepasste Voxelzeitreihe (eng. *fitted response*), die sich vom wahren Wert der Messung um den Fehlerwert  $\epsilon$  unterscheidet. Der Schätzalgorithmus versucht  $\epsilon$  unter Nutzung eines *Restricted-Maximum-Likelihood*-(ReML-)Verfahrens zu minimieren.

**Modellierung** Die Spezifizierung der Modelle erfolgte auf Einzelprobandenebene. Im ersten Modell wurden für die fünf Experimentaldurchgänge (eng. *runs*) 5x2 Bedingungsausprägungen formuliert (Bedingung Winkeldifferenz mit den Ausprägungen 0°/40°/80°/120°/160° und Bedingung Aufgabentyp mit den Ausprägungen gleich und gespiegelt) und die zugehörigen 210 *scans* mit Beginn und Dauer definiert.

Auf Gruppenebene wurde ein varianzanalytisches Modell mit den Faktoren Winkeldifferenz und Aufgabentyp im 5x2-Design genutzt. Globale Aktivierungseffekte, die unabhängig vom experimentellen Design im gesamten Kortex auftraten, wurden im Modell als Kovariate mitberücksichtigt.

Die Blickbewegungsparameter, die in der Faktorenanalyse aller Parameter die höchsten Faktorladungen erlangten, wurden auf Einzelprobandenebene in Korrelationsmodelle integriert. Modelle, die den Wert des jeweiligen Blickbewegungsparameters und den mittleren BOLD-Effekt für jede experimentelle Bedingung enthielten, sollten so den Zusammenhang zwischen statischen bzw. dynamischen Parametern und der neuronalen Aktivierung beschreiben. Globale Aktivierungseffekte wurden hier bereits auf Einzelprobandenebene als Kovariate mit berücksichtigt. Auf Gruppenebene erfolgte mittels t-Test ein Vergleich der  $\beta$ -Gewichte. Dieses Vorgehen bei der Modellformulierung war notwendig, um eine Vermischung intra- und interindividueller Varianz zu verhindern. Die Freiheitsgrade des Gruppenmodells verringerte sich damit drastisch auf die Anzahl der Probanden minus 1.

**Inferenzstatistik** Die statistische Signifikanz der geschätzten induzierten hämodynamischen Antworten wurde mittels F- und t-Statistiken geprüft. Dabei sagte die Null-Hypothese, dass die durch eine experimentellen Bedingung erklärte bzw. mit einem Blickbewegungsparameter geteilte Varianz gleich der Residualvarianz war.

Im Varianzanalytischen Modell wurden drei statistische Zusammenhänge geprüft:

- Haupteffekt Winkeldifferenz
- Haupteffekt Aufgabentyp
- Interaktionseffekt Winkeldifferenz x Aufgabentyp.

Anschließend wurden folgende Kontraste gebildet, um die Effekte der einzelnen Experimentalbedingungen zu testen:

- 5x2 globale t-Kontraste der einzelnen Winkeldifferenzen gegen die *baseline* f
  ür je gleiche und gespiegelte Stimuli (0°/gleich > *baseline* bis 160°/gespiegelt > *baseline*)
- t-Kontrast rotierte Stimuli (40°-160°) > nichtrotierte (Kontroll-) Stimuli (0°)
- globaler t-Kontrast der einzelnen Winkeldifferenzen gegen die vorangegangene Winkeldifferenz für je gleiche und gespiegelte Stimuli (40°/gleich > 0°/gleich bis 160°/gespiegelt > 120°/gespiegelt)
- globaler t-Kontrast der gespiegelten Stimuli gegen die gleichen Stimuli (0°/gespiegelt > 0°/gleich bis 160°/gespiegelt > 160°/gleich)
- posthoc: globaler t-Kontrast der gleichen gegen die gespiegelten Stimuli (0°/gleich > 0°/gespiegelt bis 160°/gleich > 160°/gespiegelt).

So errechneten sich, ergänzend zu den F-Werten der Varianzanalyse, t-Werte für jeden Voxel. Sie wurden in statistischen Karten (eng. statistical parametric maps, SPMs) erfasst, in denen jeder Voxel die Aktivität einer Koordinate im dreidimensionalen Raum repräsentiert. Die Signifikanz der Werte wurde an einer p-Wert-Schwelle von 0.05 geprüft. Um dem Problem der multiplen Vergleiche zu begegnen, wurde der p-Wert false-discovery-rate-(FDR-)korrigiert (Genovese et al. 2002). Das Problem der multiplen Vergleiche entsteht durch die hohe Anzahl durchgeführter statistischer Tests aufgrund der großen Voxelzahl. a-Fehler würden so kumulieren und dazu führen, dass Hintergrundaktivität als aufgabenabhängige Aktivität interpretiert wird (falsch positive Ergebnisse). Außerdem wurde ein räumlicher Schwellenwert von 10 Voxeln festgelegt. Der räumliche Schwellenwert gibt die Anzahl zusammenhängender Voxel an, die jeweils einen signifikanten Signalanstieg aufweisen müssen, damit der betroffene Bereich als ein Cluster (Voxelgruppe) definiert und damit als tatsächlich aktiviert angezeigt wird. Voxel in einem Cluster mit den größten statistischen Kennwerten und einem Abstand von mindestens 8 mm zueinander bildeten die lokalen Maxima. Die Koordinaten der Voxel wurden in Tabellen erfasst und auf standandisierten Hirnmodellen farbkodiert dargestellt. Mit der in SPM implementierten Anatomy Toolbox v1.5 wurden die aktivierten Cluster mit ihren lokalen Maxima Hirnstrukturen zugeordnet (http://www.fz-juelich.de/inb/inb-3//spm\_anatomy\_toolbox; Eickhoff et al. 2005, 2007). Bei der Zuordnung werden hier neben makroanatomischen Strukturen auch zytoarchitektonische Gewebseigenschaften berücksichtigt.

Um die mittleren Koordinaten der Voxel eines Clusters mit den größten t-Kontrastwerten wurden Kuben mit einer Kantenlänge von 9 mm (3x3x3 Voxel) gelegt. Sie bildeten Schwerpunktregionen (eng. *regions of interest*, ROI). In diesen Regionen wurden die neuronalen Aktivierungen aus den 5x2 Experimentalbedingungsausprägungen von der aufgabenunabhängigen, mittleren neuronalen Aktivierung (*baseline*) subtrahiert. So konnten je 5x2 BOLD-Effektstärkemaße bestimmt werden. Diese sind ein Maß für den Einfluss der Versuchsbedingungen auf die Schätzung der  $\beta$ -Gewichte im allgemeinen linearen Modell und der Größe der neuronalen Aktivierungsänderung in den einzelnen Hirnregionen.

## Kapitel 3 Ergebnisse

## 3.1 Die Leistungsparameter

#### 3.1.1 Antwortgenauigkeit

Aus den summierten richtigen Antworten wurde die relative Antwortgenauigkeit jeder Versuchsperson errechnet. Es existiert kein Haupteffekt Winkeldifferenz (Friedman  $\chi^2(4) = 6.4$ , p = 0.1712). Ebenfalls gibt es keinen Haupteffekt Aufgabentyp (Friedman  $\chi^2(1) = 0.2$ , p = 0.6547). Hypothese 1 muss daher verworfen werden. Es existiert kein Interaktionseffekt Winkeldifferenz x Aufgabentyp.

Abbildung 3.1(a) zeigt den Verlauf der Antwortgenauigkeit über die Winkeldifferenzen getrennt für gleiche und gespiegelte Stimuli. Auf deskriptiver Ebene fällt ein unterschiedlicher Verlauf in Abhängigkeit vom Aufgabentyp auf: für Aufgaben mit gleichen Stimuli zeigt sich ein Abfall der Genauigkeit bis 160°. Für Aufgaben mit gespiegelten Stimuli ist ein Abfall dieses Parameters bis 80° gefolgt von einem leichten Anstieg bis 160° sichtbar (Abbildung 3.1(a)).

#### 3.1.2 Reaktionszeit

Eine zweifaktorielle Varianzanalyse der Reaktionszeiten zeigt signifikante Haupteffekte Winkeldifferenz (F(1; 93) = 111.2323, p < 0.001) und Aufgabentyp (F(1; 93) = 5.1623, p = 0.0253) sowie einen signifikanten Interaktionseffekt (F(1; 93) = 4.3755, p = 0.0391). Hypothese 2 kann daher beibehalten werden.

Mit einer linearen Regressionsanalyse der Reaktionszeiten bei steigender Winkeldifferenz (*ad*) für Aufgaben mit gleichen Stimuluspaaren ( $rt_{same}$ ) erhält man folgende Gleichung zur Beschreibung des Zusammenhangs:

$$rt_{same} = 13.61ad + 1408.1 \tag{3.1}$$

Mit ihr sind 70.49% der Varianzen der Messwerte erklärbar ( $R^2 = 0.7049$ ).

Die Reaktionszeit bei Aufgaben mit gespiegelten Stimuluspaaren ( $rt_{mirror}$ ) lässt sich in Abhängigkeit von der Winkeldifferenz *ad* über folgende lineare Regressionsgleichung beschreiben:

$$rt_{mirror} = 9.1ad + 2045.1 \tag{3.2}$$

Mit ihr sind 36.36% der Varianzen der Messwerte erklärbar ( $R^2 = 0.3636$ ).Damit wird deutlich weniger Varianz aufgeklärt, als durch die Regressionsgleichung für gleiche Stimuli. Besser sind die Messwerte durch eine quadratische Funktion beschreibbar (51.77% Varianzaufklärung).

$$rt_{mirror} = -0.13ad^2 + 29.14ad + 1644.39 \tag{3.3}$$

#### Kapitel 3 Ergebnisse

Der Scheitelpunkt der Funktion befindet sich bei S(112.08/1644.39).

Abbildung 3.1(b) zeigt den Verlauf der Reaktionszeiten über die Winkeldifferenzen getrennt für gleiche und gespiegelte Stimuli.

Bei posthoc-Betrachtung der Bearbeitungszeit für die einzelnen Winkeldifferenzen ergibt sich: Bei einer Winkeldifferenz zwischen den Stimuli von 0° und 80° ist die Bearbeitungszeit für gleiche Paare signifikant kürzer als für gespiegelte (0°: t(9) = -2.2778, p = 0.0488; 80°: t(9) = -4.2059, p = 0.0022), für 40° im Trend (t(9) = -2.1843, p = 0.0568; ). Bei 160° Winkeldifferenz wird für die Bearbeitung gleicher Stimuluspaare im Trend mehr Zeit benötigt (t(0) = 1.9754, p = 0.0796). Abbildung 3.1(b) visualisiert diese Unterschiede.



**Abbildung 3.1:** Leistungsparameter: In (a) sind die Mittelwerte der Antwortgenauigkeit mit dem mittleren Standardfehler für die Bearbeitung gleicher (gestrichelte Linie) und gespiegelter Stimuluspaare (durchgängige Linie) bei steigender Winkeldifferenz dargestellt. In (b) sind die Mittelwerte der Reaktionszeiten für steigende Winkeldifferenzen bei gleichen und gespiegelten Stimulustypen mit dem zugehörigen mittleren Standardfehler abgetragen. Die Signifikanzen der Unterschiede sind in der Abbildung mit aufgeführt: + p < 0.1, \* p < 0.05, \*\* p < 0.01

## 3.2 Leistungs- und Blickbewegungsparameter

## 3.2.1 Korrelationsmatrix

Folgende Parameter wurden miteinander korreliert:

- 1. Reaktionszeit (eng. reaction time, rt [ms])
- 2. Antwortgenauigkeit (eng. *accuracy*, acc [%])
- 3. Gesamtfixationsdauer (eng. *fixation duration*, fixdur [ms])
- 4. mittlere Fixationsdauer (eng. mean fixation duration, mfixdur [ms])
- 5. Scanpfadlänge (eng. *scan path*, sp [°])
- 6. Fixationsanzahl (eng. number of fixations, nfix [])
- 7. Fixationsdauerindex (eng. *index fixation duration*, ifixdur [%])
- 8. Scanpfadlängenindex (eng. *index of scan path*, isp  $\left[\frac{\circ}{s}\right]$ )
- 9. Fixationsanzahlindex (eng. *index of number of fixations,* infix  $[s^{-1}]$ )
- 10. Sakkadenamplitude (eng. saccade amplitude, sa  $[^{\circ}]$ )

Die korrelativen Zusammenhänge dieser Parameter sind in Tabelle 3.1 dargestellt.

## 3.2.2 Faktorenanalyse

Zur Auswahl der Blickbewegungsparameter mit dem größten gemeinsamen Erklärungswert wurde eine explorative Faktorenanalyse über alle Blickbewegungsparameter durchgeführt (Hauptkomponentenanalyse mit Varimax-Rotation). Drei der maximal acht möglichen Faktoren erklären bei rotierten Stimuluspaaren eine kumulative Varianz von 0.944. Zwei Faktoren hingegen erklären lediglich eine kumulative Varianz von 0.785. Drei Faktoren erklären damit deutlich mehr Varianz als zwei Faktoren. Die Ladungen des Drei-Faktoren-Modells sind in Tabelle 3.2 wiedergegeben. Die höchsten Faktorladungen besitzen die Parameter Fixationsanzahl (0.997 auf Faktor 1), Gesamtfixationsdauer (0.924 auf Faktor 2) und Sakkadenamplitude (0.689 auf Faktor 3). Diese Parameter wurden in die weitere Analyse berücksichtigt.

## 3.3 Die Blickbewegungsparameter

## 3.3.1 Gesamtfixationsdauer

Für die Gesamtfixationsdauer erhält man in der 2x5-ANOVA einen signifikanten Haupteffekt Winkeldifferenz (F(1; 93) = 20.1722, p < 0.001; Abbildung 3.2(a)), keinen Haupteffekt Aufgaben-typ (F(1; 93) = 0.1620, p = 0.6883) und keinen Interaktionseffekt (F(1; 93) = 2.4784, p = 0.1188).

## 3.3.2 Fixationsanzahl

Für die Fixationsanzahl zeigt sich ein signifikanter Haupteffekt Winkeldifferenz in der 2x5-ANOVA (F(1; 93) = 52.6986, p < 0.001; Abbildung 3.2(b)), jedoch kein Haupteffekt Aufgabentyp (F(1; 93) = 0.2444, p = 0.6222) und kein Interaktionseffekt (F(1; 93) = 0.6032, p = 0.4393).

	rt	acc	fixdur	mfixdur	sp	nfix	ifixdur	isp	infix	sa
rt	1.00	-0.47	0.34	0.01	0.63+	0.43	-0.40	0.24	-0.13	-0.23
acc		1.00	0.04	0.26	-0.49	-0.25	0.30	-0.31	0.30	0.18
fixdur			1.00	0.70	-0.39	-0.22	0.50	$-0.62^{+}$	-0.34	$0.60^{+}$
mfixdur				1.00	-0.76*	-0.81**	0.90***	-0.94***	-0.81**	0.32
sp					1.00	0.87**	-0.96***	0.90***	0.50	-0.50
nfix						1.00	-0.93***	0.89***	0.82**	-0.16
ifixdur							1.00	-0.98***	-0.71*	0.41
isp								1.00	0.76*	-0.47
infix									1.00	0.06
sa										1.00

Tabelle 3.1: Korrelationsmatrix der Leistungs- und Blickbewegungsparameter

Abkz.: rt... Reaktionszeit, acc... relative Genauigkeit, fixdur... Gesamtfixationsdauer, mfixdur... mittlere Fixationsdauer, sp... Scanpfadlänge, nfix... Fixationsanzahl, ifixdur... Fixationsdauerindex, isp... Scanpfadlängenindex, infix... Fixationsanzahlindex, sa... Sakkadenamplitude

Signifikanz<br/>niveaus der Korrelationen: + p < 0.1, \* p < 0.05, \*<br/>\* p < 0.01, \*\*\* p < 0.001

	0		0
	Faktor 1	Faktor 2	Faktor 3
fixdur	-0.188	0.924	0.290
mfixdur	-0.789	0.576	
sp	0.869		-0.482
nfix	0.997		
ifixdur	-0.921	0.273	0.270
isp	0.874	-0.425	-0.213
infix	0.804	-0.355	0.471
sa	-0.146	0.394	0.689

Tabelle 3.2: Faktorladungsmatrix der sieben Blickbewegungsparameter

## 3.3.3 Sakkadenamplitude

Nach den Ergebnissen der 2x5-ANOVA existiert für die Sakkadenamplitude kein Haupteffekt Winkeldifferenz (F(1;93) = 0.1218, p = 0.7279). Ebenfalls existiert kein Interaktionseffekt (F(1;93) = 0.1185, p = 0.7314). Hingegen zeigt sich ein signifikanter Haupteffekt Aufgabentyp (F(1;93) = 6.4715, p = 0.0126; Abbildung 3.2(c)).

Da mit jedem betrachteten Blickbewegungsparameter nur ein Teilaspekt von Hypothese 3 zutrifft (Haupteffekt Winkeldifferenz für Gesamtfixationsdauer und Fixationsanzahl, Haupteffekt Aufgabentyp für Sakkadenamplitude), muss sie verworfen werden.



**Abbildung 3.2:** Blickbewegungsparameter: (a) Haupteffekt Winkeldifferenz für die Gesamtfixationsdauer. (b) Haupteffekt Winkeldifferenz für die Fixationsanzahl. (c) Haupteffekt Aufgabentyp für die Sakkadenamplitude.

### 3.3.4 Sakkadenmuster

Die 2x2x5-ANOVA (Sakkadentyp x Aufgabentyp x Winkeldifferenz) ergab lediglich einen Haupteffekt Sakkadentyp (F = 24.45; p < 0.001) mit signifikant mehr Fixationswechseln zwischen den beiden Figuren eines Stimuluspaares als auf einer Figur (T = 3.55; p = 0.006; siehe Abbildung 3.3). Es zeigten sich keine Haupteffekte Winkeldifferenz und Aufgabentyp sowie keine Interaktion. Hypothese 4 muss daher verworfen werden.



Abbildung 3.3: Sakkadenmuster: Markov-Übergangsmatrize für den Haupteffekt Sakkadentyp.

## 3.4 Die neuronalen Aktivierungsparameter

## 3.4.1 Das Mentale-Rotations-Netzwerk

Aktivierungszunahmen bei der Aufgabenbearbeitung gegenüber der *baseline* (Betrachtung des Fixationskreuzes) liegen, wie in Hypothese 5 formuliert, okzipital (Gyrus fusiformis), frontal (Gyrus frontalis superior, medius und inferior, Gyrus praecentralis) und parietal (Lobulus parietalis inferior/IPL und superior/SPL). Desweiteren finden sich Aktivierungen in der Insula, im Thalamus sowie zerebellär (rot in Abbildung 3.4). Die Aktivierungszunahmen lassen sich zu 11 Clustern zusammenfassen (zur neuroanatomischen Zuordnung, der Clustergröße, den Voxelkoordinaten, t-, z- und p-Werten siehe Tabelle A.1 im Anhang). Zur Vervollständigung der Darstellung wurde die Mehraktivierung bei rotierten gegenüber nicht rotierten (Kontroll-) Stimuli erfasst (blau in Abbildung 3.4, Tabelle A.2). Erwartungsgetreu zeigen sich Teilareale des Mentalen-Rotations-Netzwerkes frontoparietal (Gyrus frontalis superior, Praecuneus, Lobulus parietalis superior bilateral). Hypothese 5 kann diesen Ergebnissen zufolge beibehalten werden.

## 3.4.2 2x5-ANCOVA

## Haupteffekt Winkeldifferenz

**Unkorrigiert für die Prozessdauer** In Abhängigkeit von der Winkeldifferenz zeigen sich Aktivierungszunahmen bzw. -abnahmen in okzipitalen (Gyrus lingualis, Gyrus calcarinus), temporalen (Gyrus temporalis superior), frontalen (Gyrus frontalis superior, medius und inferior), parietalen (Gyrus postcentralis, Lobulus parietalis superior, Praecuneus, Gyrus angularis) und linkshemisphärischen subkortikalen Arealen (Insula, Putamen, mittlerer zingulärer Kortex). Die Voxel-Aktivierungen wurden zu 16 Clustern gruppiert (rot-eingefärbte Hirnareale in Abbildung 3.5, zur neuroanatomischen Zuordnung, der Clustergröße, den Voxelkoordinaten, z- und p-Werten siehe Tabelle A.3 im Anhang). Insgesamt entsprechen die von uns gefundenen signifikant aktivierten Hirnareale denen aus der Literatur vorbeschriebenen.

**Korrigiert für die Prozessdauer** Nach Korrektur der gemessenen Aktivierungen an der Prozessdauer, verschwinden jegliche Effekte.

## Haupteffekt Aufgabentyp

**Unkorrigiert für die Prozessdauer** In Abhängigkeit des Aufgabentyps zeigen sich signifikante Aktivierungsunterschiede im Gyrus calcarinus und im Gyrus lingualis beidseits sowie im frontalen Augenfeld rechts. Sie wurden zwei verschiedenen Clustern zugeordnet (rot-eingefärbte Hirnareale in Abbildung 3.6, zur neuroanatomischen Zuordnung, der Clustergröße, den Voxelkoordinaten, z- und p-Werten siehe Tabelle A.4). Der post-hoc-t-Test zeigt: die Aktivierungen sind für gleiche Stimuli höher als für gespiegelte (t- und p-Werte in Abbildung 3.6).

**Korrigiert für die Prozessdauer** Werden die Ergebnisse an der Prozessdauer korrigiert, verbleiben eine signifikante Aktivierungsänderungen im Gyrus calcarinus um im Gyrus lingualis beidseits. Sie wurden drei verschiedenen Clustern zugeordnet (blau-eingefärbte Hirnareale in Abbildung 3.6, zur neuroanatomischen Zuordnung, der Clustergröße, den Voxelkoordinaten, z-

und p-Werten siehe Tabelle A.5). Auch hier ergibt der post-hoc-t-Test höhere Aktivierungen für gleiche gegenüber gespiegelten Stimuli (t- und p-Werte in Abbildung 3.6).

## Interaktionseffekt Winkeldifferenz x Aufgabentyp

**Unkorrigiert und korrigiert für die Prozessdauer** Vor und nach Korrektur der Messwerte an der Prozessdauer existiert kein Interaktionseffekt Winkeldifferenz x Aufgabentyp für die neuronale Aktivierungsänderung.

Aufgrund der von den Erwartungen abweichenden Befunde für den Aufgabentyp müssen die Hypothesen 6 und 7 verworfen werden.



**Abbildung 3.4:** Das Mentale-Rotations-Netzwerk: Aktivierungszunahmen in der Stimulations- gegenüber der *baseline*-Bedingung dargestellt auf einem Standardhirnmodell in rot. Ansicht von links/dorsal/rechts. Darauf in blau ist die Mehraktivierung durch rotierte gegenüber nicht-rotierten Stimuli gezeigt. Die statistische Schwelle wurde mit p < 0.05 festgelegt (*false discovery rate*, korrigiert für multiple Vergleiche). Die minimale Clustergröße ist mit 10 Voxeln definiert.



**Abbildung 3.5:** Neuronale Aktivierungen - Haupteffekt Winkeldifferenz: Ergebnis der ANCOVA, blau, dargestellt auf einem Standardhirnmodell, Ansicht von dorsal auf die Hirnoberfläche (L...links, R...rechts). Ergebnisse der posthoc-t-Tests über eine Zunahme der neuronalen Aktivierung in Abhängigkeit von der Winkeldifferenz ist in rot gezeigt. Der Balken am unteren Bildrand gibt die z-Werte wider. Die statistische Schwelle wurde mit p < 0.05 festgelegt (*false discovery rate*, korrigiert für multiple Vergleiche). Die minimale Clustergröße ist mit 10 Voxeln definiert (linker Bildabschnitt). Die BOLD-Antworten in den Clustern sind gegen die steigende Winkeldifferenz abgetragen (linke Hemisphäre - rechter oberer Bildteil; rechte Hemisphäre - rechter unterer Bildteil).



**Abbildung 3.6:** Neuronale Aktivierungen - Haupteffekt Aufgabentyp: Ergebnis der ANCOVA, unkorrigiert (rot) und korrigiert (blau) für die Prozessdauer, dargestellt auf einem Standardhirnmodell, Ansicht von dorsal auf die Hirnoberfläche (L... links, R... rechts, A... anterior, P... posterior). Ergebnisse der post-hoc-t-Tests über eine Zunahme der neuronalen Aktivierung in Abhängigkeit von der Winkeldifferenz ist in rot gezeigt. Die statistische Schwelle wurde mit p < 0.05 festgelegt (*false discovery rate*, korrigiert für multiple Vergleiche). Die minimale Clustergröße ist mit 10 Voxeln definiert (linker Bildabschnitt). Die Ergebnisse der post-hoc-t-Tests sind rechts im Bild gezeigt (korrigiert für die Prozessdauer - rechter oberer Bildteil; unkorrigiert für die Prozessdauer - rechter unterer Bildteil).

## 4.1 Ergebnisinterpretation

## 4.1.1 Der multimodale Forschungsansatz

Dauer und Erfolg des Lösungsprozesses werden durch die Zeit bis zur geforderten motorischen Antwort (Reaktionszeit) und deren Korrektheit (Antwortgenauigkeit) abgebildet. Mittels der Analyse von Blickbewegungen und der Kenntnis über an der Aufgabenbearbeitung beteiligte Hirnregionen sind genauere Rückschlüsse auf Prozessschritte möglich. Die Integration der Einzelergebnisse vermag interpretatorische Lücken dort zu schließen, wo die Grenzen einer Methode erreicht werden. Erfasst wurden daher Reaktionszeiten und Anwortgenauigkeit, Blickbewegungen und neuronale Aktivierungsänderungen einzel-*trial*-basiert in einem neuen Studiendesign.

## 4.1.2 Leistungs- und Blickbewegungsparameter

#### Gruppierung der Blickbewegungsparameter

In der durchgeführten Faktorenanalyse über acht Blickbewegungsparameter laden die Anzahl der Fixationen, die Gesamtfixationsdauer und die Sakkadenamplitude hoch auf drei verschiedenen Faktoren. Hierbei kann der erste Faktor als Faktor verstanden werden, der Fixationswechsel beschreibt. Damit können Stimulusmerkmale aufgesucht werden (Joos et al. 2003; Just und Carpenter PA 1976). Auf den zweiten Faktor laden Parameter, die Fixationen in ihrer Dauer kennzeichnen. Damit beinhaltet er mentale Operationen wie Stimulus(teil)enkodierung, transformation, -vergleich und -beurteilung (Just und Carpenter PA 1976). Der dritte Faktor ist ein Sakkadenmaß und umfasst Blickbewegungsparameter, die Sakkaden in ihrer Länge und Geschwindigkeit charakterisieren. Hierüber sind Rückschlüsse auf das funktionelle Sichtfeld und die mentale Anstrenung möglich (May et al. 1990).

#### Sakkadenmuster

Die Markov-Übergangsmatrizen ergaben eine größere Wahrscheinlichkeit für Fixationen auf den Einzelfiguren im Wechsel als nachfolgend auf einer Figur erfolgten. Shiina et al. (1997) zufolge spricht dieses Ergebnis dafür, dass Probanden eine holistische Mentale-Rotations-Strategie gebrauchten. Demnach würden mentale Abbilder aufgebaut, die v.a. räumliche Informationen im Gegensatz zu visuellen Stimulusteilmerkmalen beinhalten (Khooshabeh and Hegarty 2008).

#### Einfluss der Winkeldifferenz

Wie hypothetisiert, zeigt die Reaktionszeit Haupteffekte Winkeldifferenz und Aufgabentyp. Analog zu den Ergebnissen von Kung und Hamm (2010) existiert ebenfalls ein Interaktionseffekt. In unseren Daten resultiert der Interaktionseffekt aus den unterschiedlichen Funktionsverläufen für gleiche und gespiegelte Stimuli in Abhängigkeit von der Winkeldifferenz: eine lineare Funktion eignet sich gut, um die Reaktionszeit bei gleichen Stimuli zu beschreiben, wohingegen eine quadratische Funktion die Daten für gespiegelte Stimuli besser modelliert. Der lineare Zusammenhang wurde erstmals von Shepard RN und Metzler J (1971) beschreibt und seitdem wiederholt reproduziert. Erklärt wurde er auf der Grundlage zunehmender Aufgabenschwierigkeit und anforderung (siehe Lehmann et al. 2006; Rayner 1998; Seurinck et al. 2004). Abweichungen vom linearen Verlauf wurden von Shepard RN und Cooper (1982) berichtet. Die Autoren fanden ein Funktionsmaximum bei einer Winkeldifferenz von 135° zwischen den dreidimensionalen Figuren. Von diesem schlossen sie auf das Ende einer ausgeführten mentalen Rotation. Dem folge ein reiner Stimulusvergleich. In unseren Daten liegt das Funktionsmaximum jedoch früher, d.h. zwischen 80° und 120°. Die Symmetrieeigenschaften der Reaktionszeitfunktion erinnern an die Funktionen in Mentalen-Rotations-Experimenten mit alphanumerischen Stimuli mit Rotationen bis 360deg (siehe Cooper und Shepard RN 1973 a; Corballis und McMaster 1996). Alphanumerische Reize wurden mit einer Zunahme der Reaktionszeit bis 180° gefolgt von einem Abfall gelöst. Die Autoren schlussfolgerten, dass mentale Rotation im Uhrzeigersinn genauso schnell wie gegen den Uhrzeigersinn erfolgt. Probanden nutzen stets die Rotationsrichtung, die in der kürzesten Rotationsdistanz resultierte. Übertragen auf die vorliegenden Ergebnisse für gespiegelte dreidimensionale Stimuli, spricht diese Interpretation dafür, dass der Richtungswechsel der Mentalen Rotation hier zwischen 80° und 120° erfolgt. Aufgrund entgegen gesetzter Stimulusarmpositionen ist es möglich, gespiegelte Stimuli bei einer Winkeldifferenz von 180° ohne Rotationsoperation zu erkennen. Analog zu der Einschätzung Shepard RN und Cooper (1982) ist vermutlich ein reiner Vergleichsprozess ausreichend. Nimmt man gleiche Lösungsstrategien zwischen 0 und 180° Winkeldifferenz an, sollte der Wechsel der Rotationsrichtung bei 180°/2, d.h. 90° erfolgen. Diese Beobachtung betont die Rolle von Prozessen vor der eigentlichen mentalen Transformation und der resultierenden Wahl der Rotationsrichtung. Diese basiert auf logischem Schließen. Die Bedeutsamkeit logischen Schlussfolgerns wurde in vorangegangenen Studien betont (Karádi et al. 2001; Pylyshyn 1979; Vingerhoets et al. 2002).

Die Gesamtfixationsdauer und die Anzahl der Fixationen zeigen ebenfalls eine Zunahme mit steigender Winkeldifferenz. Die Parameterzunahme steht im Einklang mit der angenommenen höheren Aufgabenanforderung. Diese geht mit längeren Enkodierungs- und intensivierten visuellen Suchprozessen einher (Rayner 1998).

Hingegen hat die Winkeldifferenz keinen Einfluss auf die Abfolge von Fixationen, wie sie im Sakkadenmuster mittels Markov-Matrizen beschrieben wird. Dies spricht für die Nutzung konstanter Strategien unabhängig von der Aufgabenanforderung.

### Einfluss des Aufgabentyps

Für gespiegelte im Vergleich zu gleichen Stimuli konnten längere Reaktionszeiten nur bei Winkeldifferenzen von 0 und  $80^{\circ}$  bzw. im Trend auch bei  $40^{\circ}$  gefunden werden. Es ergaben sich keine

Unterschiede bei 120° und sogar ein gegenläufiger Unterschied bei 160°. Statistisch zeigte sich kein Unterschied in der Antwortgenauigkeit bei gleichen und gespiegelten Stimuli. Auf deskriptiver Ebene konnte sogar eine Zunahme der Antwortgenauigkeit bei gespiegelten Stimuli höherer Winkeldifferenz gefunden werden - ganz im Sinne des oben beschriebenen früheren Rotationsrichtungswechsels und der damit einher gehenden Verkürzung des Rotationsweges. Die Ergebnisse zeigen: es gibt keine generell höhere Aufgabenschwierigkeit und kognitive Anforderung für gespiegelte Stimuli. Dies wird durch die Ergebnisse der Blickbewegungsdaten unterstützt. Hier existierte kein Haupteffekt Aufgabentyp bei den Parametern Gesamtfixationsdauer und Anzahl der Fixationen. Das scheint unerwartet. Schließlich geschehen mentale Operationen wie Stimulusrepräsentation, -transformation, -vergleich und -beurteilung während der Fixationen (Just und Carpenter PA 1976). Außerdem wird die mentale Rotation während sakkadischer Augenbewegungen unterdrückt (Irwin und Brockmole 2000). Hier ergeben sich erste Hinweise darauf, dass Unterschiede von gleichen und gespiegelten Stimuli aufgrund von Prozessen zwischen den Fixationen entstehen und somit von Sakkadencharakteristika abhängig sind. Die Sakkadenmuster scheinen hierbei keinen Einfluss zu haben, existieren doch keine Unterschiede zwischen den Markov-Übergangsmatrizen für gleiche und gespiegelte Stimuli. Es kann daher angenommen werden, dass diese über die Bedingungen relativ konstant sind. Nur der Blickbewegungsparameter Sakkadenamplitude, der auf den dritten Faktor lädt, ist in der Lage zwischen gleichen und gespiegelten Stimuli zu unterscheiden. Die Sakkadenamplitude beschreibt den Abstand zwischen zwei Fixationen und ist somit ein Parameter, der Sakkadencharakteristika beschreibt. Wir fanden kleinere Sakkadenamplituden für gespiegelte gegenüber gleichen Stimuli. Die Sakkadenamplitude ist von der Winkeldifferenz unabhängig. Ihre Größe wird mit mentaler Arbeitsbelastung in Verbindung gebracht (May et al. 1990). Mit zunehmender fovealer Ladung oder visuellen Störreizen z.B. durch Distraktoren, verkleinert sich die Sakkadenamplitude mit einer Reduktion des funktionellen Sichtfeldes (May et al. 1990; Williams 1989). Diese Phänomen ist als Tunnelblickeffekt bekannt (Plainis et al. 2001; Williams 1989). In einer Mustervergleichs- bzw. visuellen Suchaufgabe fanden Pomplun et al. (2001), dass identische Objekte mit einem größeren funktionellen Sichtfeld als unterschiedliche Objekte bearbeitet werden. In Shepard-Metzler-Aufgaben unterscheiden sich gespiegelte Figuren eines Paares im Gegensatz zu gleichen Figuren in ihrer Konfiguration. Die vorliegenden Ergebnisse sprechen daher dafür, dass der Aufgabentyp die foveale Ladung beeinflusst. Hinweise für eine zusätzlich durchgeführte mentale Transformation im Sinne von Hamm et al. (2004) und Kung und Hamm (2010) ergeben sich keine.

### 4.1.3 Neuronale Aktivierungsparameter

#### **Das Mentale-Rotations-Netzwerk**

Das Mentale-Rotations-Netzwerk enthält präfrontale und posterior parietale Regionen sowie (prä-)motorische und visuelle Areale (Cohen MS et al. 1996; Ecker et al. 2006; Harris et al. 2000; Jaencke und Jordan 2007; Keehner et al. 2006; Schendan und Stern 2007; Vingerhoets et al. 2002). Die in dieser Studie detektierten aufgabenassoziierten neuronalen Aktivierungsmuster stimmen hypothesengetreu mit den in der Literatur beschriebenen überein. So wurden der Gyrus frontalis inferior beidseits (mittlerer ventrolateraler präfrontaler Kortex, mVLPFC), Gyrus frontalis media-lis rechts (dorsolateraler präfrontaler Kortex, DLPFC), der Lobulus parietalis superior (SPL) et

inferior (IPL) beidseits inklusive Praecuneus, Sulcus intraparietalis (IPS) und parietalem Augenfeld (PEF), der Gyrus frontalis superior (BA 6) inklusive dem frontalen Augenfeld (FEF), der linke Gyrus praecentralis sowie die linke Kleinhirnhemisphäre der linke Gyrus fusiformis sowie Insula, Thalamus und Nucleus caudatus aktiviert gefunden.

Diese Regionen werden im Folgenden genauer interpretiert:

Aktivierungen im mVLPFC kennzeichnen Funktionen des Arbeitsgedächtnisses (Badre und Wagner 2007; Carpenter PA et al. 1999; Cohen JD et al. 1997). Auch Aktivierungen DLPFC sind im Zusammenhang mit Arbeitsgedächtnisprozessen zu sehen. Wie auch posterior parietale Regionen, ist der DLPFC an der aktiven Repräsentation von Reizen im Arbeitsgedächtnis beteiligt (Cohen JD et al. 1997). Die von uns beobachtete rechtshemisphärische DLPFC-Aktivierung steht im Einklang mit den Ergebnissen (räumlicher) Arbeitsgedächtnisaufgaben von Petrides et al. (1993) und McCarthy et al. (1994, 1996). Der DLPFC gilt außerdem als an der Bewegungsinitiierung und Bewegungsauswahl beteiligt (Frith et al. 1991). Zusätzlich spielt er eine bedeutende Rolle in der willentlichen Steuerung von Augenbewegungen: Er dient der Vorbereitung intendierter Sakkaden durch die Hemmung reflexiver Sakkaden. Außerdem kontrolliert er gedächtnisgesteuerte Sakkaden sowie extern und intern modulierte, intendierte antizipatorische Sakkaden im Rahmen von Vorhersageprozessen (Pierrot-Deseilligny et al. 2003).

SPL und IPL inklusive Praecuneus, IPS und PEF sind Bestandteile des posterior parietalen Kortex (PPC). Aktivierungen hier stehen mit der Wahrnehmung, Repräsentation, Integration und Weiterverarbeitung räumlicher Informationen inklusive räumlicher Transformationen in Zusammenhang (Bülthoff et al. 1995; Carpenter PA et al. 1999; Cohen MS et al. 1996; Kosslyn et al. 1998; Richter et al. 1997; Tagaris et al. 1996; Wallentin et al. 2006; Zacks 2008). Der PPC beinhaltet Projektionsziele des dorsalen Pfades (Mishkin et al. 1983). Er dient auch dem Aufbau und der Aktualisierung einer Repräsentation der Position vom eigenen Körper sowie von Körperteilen bzw. von Objekten in Körpernähe (Keehner et al. 2006). Diese Repräsentation ist egozentrisch referenziert. Zusätzlich ist der PPC an der Fokussierung bzw. Kontrolle von visuoräumlicher Aufmerksamkeit und am Aufbau sensomotorischer Assoziationen beteiligt (Stein 1989). Das parietale Augenfeld gilt als Ort der visuo-räumlichen Integration und der räumlichen Aktualisierung visueller Informationen. Der anteriore Teil des IPS ist v.a. an der Koordination von Auge und Hand bzw. mit der Verarbeitung sensomotorischer Informationen beteiligt. Der posteriore Teil des IPS wird im Zusammenhang mit Aufmerksamkeitsprozessen sowie der Verarbeitung visueller Informationen gesehen (Pierrot-Deseilligny et al. 2004; Rizzolatti et al. 1998). Im SPL können aus einem retinozentrierten Referenzrahmen objektzentrierte und umweltzentrierte Referenzrahmen berechnet und angeglichen werden (Zacks 2008). Der Praecuneus gilt als Ort der mentalen Vorstellung (Fletcher et al. 1995; Wallentin et al. 2008).

In den frontalen und subkortikalen motorisch assoziierten Arealen wird die motorische Antwort vorbereitet. Zusätzlich werden hier Bewegungen mental vorgestellt bzw. motorische Simulationen durchgeführt (Alivisatos und Petrides 1997; Bonda et al. 1995; de Lange et al. 2005; Michelon et al. 2006; Podzebenko et al. 2002; Zacks 2008). Das FEF spielt eine Rolle bei der Verarbeitung visueller Informationen, der Kontrolle von sakkadischen Augenbewegungen und der Hemmung von Sakkaden zur Konstanthaltung von Fixationen (Schall und Hanes 1993). Zusätzlich sind Aktivierungen im FEF mit einem Wechsel der Aufmerksamkeit auch ohne Augenbewegungen v.a. im Rahmen von *top-down*-Prozessen assoziiert (Cohen JY et al. 2009; Corbetta und Shulman 2002;

Kincade et al. 2005; Peelen et al. 2004; Pessoa et al. 2003). Sie stehen außerdem mit dem Abruf von Informationen aus dem räumlichen Kurzzeitgedächtnis sowie mit vorgestellten Objektbewegungen in Verbindung (Wraga et al. 2005). Bei allozentrischen Aufgabenstellungen sollen sie durch einen Wechsel der Referenzrahmen eines intern repräsentierten Raumes hervorgerufen werden (Wallentin et al. 2008). Gaymard et al. (1999) beschreiben einen Einfluss von spezifischen Läsionen im FEF auf das räumliche Kurzzeitgedächtnis, nicht aber auf die Hemmung von Sakkaden. Postle et al. (2006) fanden eine selektive Störung des räumlichen Arbeitsgedächtnisses durch willkürliche Augenbewegungen. Aktivierungen in der Pars opercularis des Gyrus frontalis inferior (Broca-Areal) werden als mit der Vorstellung einer Objektmanipulation sowie mit der Bewegungsvorbereitung assoziiert beschrieben (Mecklinger et al. 2002; Stephan et al. 1995). Aktivierungen im primären motorischen Kortex (M1, lateraler Gyrus praecentralis) sind durch die motorische Antwort erklärbar, werden jedoch auch im Zusammenhang mit Bewegungsrichtungen interpretiert (Georgopoulos et al. 1993). Zacks (2008) erklärt die Aktivierungen in M1 durch die Nutzung eines effektorzentrieren Referenzrahmens zur mentalen Vorstellung und Bewegungsrepräsentation.

Dem visuellen System konnten Aktivierungen im linken Gyrus fusiformis zugeordnet werden. Er wird als an der visuellen Objekterkennung im Rahmen der Stimulusbetrachtung beteiligt gesehen (Carpenter PA et al. 1999).

Des Weiteren fanden wir bilaterale Aktivierungen in der Insula (wie auch Lehmann et al. 2006, bei der Untersuchung visuell-räumlicher Aufgaben). Die Insula gehört zum paralimbischen System und erhält die meisten Afferenzen aus sensorischen Arealen. In nicht-menschlichen Primaten konnte sie als Hauptumschaltstelle zwischen somatosensorischen Informationen und dem limbischen System bestimmt werden (Mesulam und Mufson 1982). PET-Studien zeigten Insula-Aktivierungen im Zusammenhang mit der Vorstellung von der Orientierung des eigenen Körpers und der Bewegungsvorbereitung (Bonda et al. 1995; Ghaem et al. 1997; Stephan et al. 1995). Wie auch die motorisch-assoziierten Areale nicht nur mit Bewegungen des eigenen Körpers zusammenzuhängen zu scheinen, könnten in der Insula auch Orientierungen externer körpernaher Objekte verarbeitet werden. Ähnlich könnten auch die bilateralen thalamischen Aktivitäten interpretiert werden. Diese werden auch von Podzebenko et al. (2002) und Silberstein et al. (2003) bei der Lösung Mentaler-Rotations-Aufgaben beschrieben. Der Thalamus ist das Projektionsziel nahezu aller sensiblen und sensorischen Bahnen. Von hier werden sie zur Großhirnrinde weiterverschaltet (Trepel 2004). Karnath et al. (2001) berichten vom sogenannten Pusher-Syndrom, im Rahmen dessen Läsionen in der Insula, des Thalamus bzw. des Gyrus postcentralis mit Störungen der Körperorientierung einhergehen.

#### Einfluss der Winkeldifferenz

Mit steigender Winkeldifferenz finden wir eine Zunahme der neuronalen Aktivierungen bilateral im SPL inklusive Praecuneus und PEF, im Gyrus frontalis superior (BA 6) inklusive FEF und im Gyrus postcentralis (BA 2). Der SPL gilt als charakteristisch für Mentale-Rotations-Aufgaben (siehe z.B. Gauthier et al. 2002; Mourao-Miranda et al. 2009; Podzebenko et al. 2002). Zacks (2008) interpretiert die winkelabhängige Aktivierung dieser Areale als Indikator einer parametrischen Stimulusmanipulation unter einer analogen räumlichen Repräsentation. Damit einher ginge die Aktualisierung räumlicher Referenzrahmen (Zacks 2008). In der vorliegenden Arbeit findet sich keine Aktivierungszunahme im IPL. Möglicherweise ist dieses Areal nicht direkt an der mentalen Stimulusmanipulation beteiligt.

Die Aktivierung im Gyrus frontalis superior (BA 6) inklusive FEF gilt als mit der Vorstellung und der Kontrolle von Bewegungen assoziiert (zu prämotorischen Arealen inklusive SMA siehe Mourao-Miranda et al. 2009). Diese frontoparietalen Areale zeigen sich in der vorliegenden Studie auch aktiver, vergleicht man Aufgaben mit rotierten Stimuli mit Kontrollaufgaben (Winkeldifferenz 0°). Zahlreiche Studien stellten diese Areale bereits als rotationsabhängig heraus (für einen Überblick siehe Zacks 2008). Dieses Ergebnis spricht für die Stabilität der Befunde und die Eignung unseres neu gewählten Designs. In der winkelabhängigen Betrachtung finden sich, gegenüber dem einfachen Paarvergleich, zusätliche Aktivierungen in primär somatosensorischen Arealen. Dies spricht für eine höhere Sensitivität dieser Auswertung, die im *event-related*-Design möglich wird. Somatosensorische Aktivierungen sind zwar in Studien beschrieben, jedoch bislang nicht diskutiert worden (siehe hierzu Cohen MS et al. 1996; Keehner et al. 2006; Zaehle et al. 2007). Die dortige Aktivierung kann im Rahmen eines neuronalen Netzwerkes interpretiert werden (siehe unten).

#### **Einfluss des Aufgabentyps**

Ein Effekt des Aufgabentyps wurde in frühen visuellen Arealen und dem rechten FEF gefunden. Verglichen mit gleichen Stimuli zeigten gespiegelte Stimuli geringere Aktivierungen im Gyrus calcarinus sowie im Gyrus lingualis jedoch größere Aktivierungen im rechten FEF. Aktivierungen im primären und sekundären Kortex entstehen sowohl über sensorische *feedforward*- als auch kortikale *feedback*-Mechanismen. Ein visueller Stimulus wird initial und zunächst durch *bottom-up*-Aufmerksamkeitsprozesse gesteuert in V1 repräsentiert (Lee TS et al. 2002; Noesselt et al. 2002). Das Corpus geniculatum laterale des Thalamus gilt hierbei als an der Modulation dieser Prozesse beteiligt (Kastner et al. 2006; Martínez et al. 1999; Sherman und Guillery 2002). Es folgt eine Kaskade von hierarchischen Enkodierungsschritten entlang extrastriataler visueller Areale. V2 z.B. spielt als erstes kortikales Areal eine bedeutsame Rolle in der dreidimensionalen Erfassung visueller Reize (Bakin et al. 2000). Erst durch diese Kaskade können Formen genauer abgeleitet und Ziele bestimmt werden. *Top-down*-Prozesse führen zu einer zeitlich versetzten Aktivierungsveränderung in V1 über kortikokortikale *feedback*-Mechanismen aus extrastriatalen Arealen (Brefczynski und DeYoe 1999; Kastner et al. 2006; Martínez et al. 1999; Somers et al. 1999; Tootell et al. 1998; Watanabe et al. 1998).

Schwartz et al. (2005) zufolge führt eine distraktorinduzierte Zunahme der fovealen Ladung und, damit einhergehend einem kleineren funktionellen Sichtfeld, zu einer Abnahme der stimulusbedingten Aktivierung in der retinotopen Umgebung eines fixierten Zielpunktes im Sinne eines Tunnelblicks. Es konnte gezeigt werden, dass eine Abnahme visueller Aktivierung in zielpunktunabhängigen Lokalisationen durch höhere FEF-Aktivierung moduliert wird (Sylvester et al. 2008). Hierbei beeinflusst v.a. das rechte FEF visuelle Kortexaktivierung durch *top-down*-Aufmerksamkeits-Prozesse (Ruff et al. 2009). Da das funktionelle Sichtfeld auch im Rahmen von *zoom lense*-Modellen der Aufmerksamkeit erklärt wird (Eriksen und Murphy 1987), stärken diese Befunde die Idee von Verarbeitungsunterschieden durch das funktionelle Sichtfeld. Das funktionelle Sichtfeld kennzeichnet Aufmerksamkeitswechsel (Plainis et al. 2001) auf der Grundlage von Aufgabenzielen (*top-down attention*), Stimuluseigenschaften (*bottom-up attention*) und einer Interaktion aus beiden (Kastner und Ungerleider 2000). Eine höhere foveale Ladung, wie sie durch Distraktoren um den Zielpunkt entstehen kann, führt zu einem Abfall des Signal-zu-Rausch-Verhältnisses (SNR). Um eine Verbesserung dieses Verhältnisses zu erzielen, können zwei alternative Methoden angewandt werden: das Niveau der Aktvität auf den Zielpunkt kann erhöht werden (Signalintensivierung) oder die Aktivierung durch kompetitive Distraktoren kann aktiv verringert werden (Signalhemmung, Schall 2002). Dies kann durch eine Salienzmodulation des potenziellen Zielreizes realisiert werden (Findlay und Walker 1999). Salienz beschreibt die Eigenschaft eines Stimulus oder Stimulusteils, Aufmerksamkeit zu binden, um die Enkodierung zu erleichtern (Zhaoping 2005). Ähnlich dem funktionellen Sichtfeld ist sie eine Funktion von Stimuluseigenschaften, Erfahrung, Stimulusrelevanz und Aufgabenanforderungen (Lee TS et al. 2002). Die visuelle Kortexaktivierung wird durch Salienzkarten modelliert (Zhaoping 2002). Diese wiederum werden mit Hilfe von bottom-up- und top-down-Mechanismen im FEF erstellt (Treue 2003; Zhaoping 2005; Zenon et al. 2010). Einerseits sprechen Geng und Mangun (2009) dem FEF eine Rolle v.a. bei der Kontrolle räumlicher top-down-Aufmerksamkeit durch eine selektive Verarbeitungsverstärkung im sensorischen Kortex zu. Andererseits sehen Walker et al. (2009) eine höhere FEF-Aktivierung auch mit der top-down-gesteuerten Hemmung von Neuronen verbunden, die in der Salienzkarte Distraktorlokalisationen kodieren. Wahrscheinlich sind beide Mechanismen relevant, wobei eine top-down-Modulation von Distraktoraktivierung favorisiert wird (Sylvester et al. 2008).

Konträr zu den Hypothesen und in Einklang mit den Ergebnissen aus den Analysen der Leistungs- und Blickbewegungsdaten sprechen auch diese Befunde gegen die Annahme, dass bei der Lösung von Aufgaben mit gespiegelten Stimuli zusätzliche Transformationsprozesse erfolgen.

#### **Okzipitofrontoparietales Netzwerk**

Die kognitiven Prozesse der Mentalen Rotation und ihre neuroanatomischen Korrelate können im Rahmen eines okzipitofrontoparietalen Netzwerkes übergeordneter und aufgabenteilspezifischer kognitiver Funktionen besser verstanden werden. So beschreiben allgemeine Studien zu Objekt- und Bewegungsvorstellungen im Raum okzipitofrontoparietale Netzwerkaktivierungen ähnlich den von uns gefundenen (siehe Stephan et al. 1995; Zaehle et al. 2007).

Goodale und Milner (1992) schreiben dem dorsalen visuellen Pfad und hierbei v.a. dem Lobus parietalis eine bedeutsame Rolle bei visuomotorischen Transformationen für visuell gesteuerte Handlungen zu. Am Affen wurde demonstriert, dass die meisten Efferenzen vom anterioren Teil des Sulcus intraparietalis zu einem Teil des ventralen prämotorischen Kortizes (F5) führen (Luppino et al. 1999). Andere Efferenzen ziehen, wie auch vom präfrontalen Kortex, direkt in den Kopf des Nucleus caudatus (Yeterian und Pandya 1993). Sie bilden einen Teil eines reziproken striato-thalamo-kortikalen Kreislaufes (Middleton und Strick 2000). Mittels Einzelzelableitungen wurden in parietalen und prämotorischen Arealen bimodale Neuronen gefunden. Diese depolarisieren auf visuelle und taktile Reize. Auch wurde hier eine Depolarisierung auf dreidimensionale Stimuli und bei zielgerichteten Handlungen zum Erreichen und Greifen von Gegenständen durch beobachterzentrierte Stimulustransformationen erfasst (Rizzolatti et al. 1997; Sakata und Taira 1994). Die multisensorischen Neurone haben visuelle rezeptive Felder, die den Raum um den Körperteil nahe dem somatosensorischen rezeptiven Feld umfassen. Mittels

sensorimotorischer Transformationen kontrollieren sie potenzielle Bewegungen (Rizzolatti et al. 1997). Räumliche visuelle und motorische Repräsentationen erfolgen hierbei auf der Grundlage externer Stimulation und vorangegangener Erfahrungen (Rizzolatti et al. 1998). Der Raum, der unseren Körper bzw. Körperteile direkt umgibt und dessen Inhalte sich in Reichweite der Arme befinden, wird als peripersoneller Raum bezeichnet (Rizzolatti et al. 1997). In fronto-parietalen Hirnarealen kann dieser Raum mit dem Raum des eigenen Körper verknüpft werden (Makin et al. 2007; Vaishnavi et al. 2001). Das Objekt, das in diesem Raum repräsentiert und bearbeitet wird, wird dabei in Referenz zum eigenen Körper gesetzt (egozentrische Referenz). Im Gegensatz dazu wird ein Objekt, das in Beziehung zu anderen Objekten steht, allozentrisch referenziert. Zaehle et al. (2007) berichten über die Aktivierung medialer Anteile des posterioren SPL, stärkere Praecuneus-Aktivierungen und eine Aktivierung des Wo-Pfades bei Objektvorstellungen im egozentrischen gegenüber Objektvorstellungen im allozentrischen Raum. Unsere Ergebnisse zur Mentalen Rotation deuten demnach auf eine vorgestellte Manipulation des Zielobjektes im peripersonellen Raum mit egozentrischer Referenz hin. Auch aus humanen Läsions- und funktionellen Studien gibt es Hinweise darauf, dass visuelle Informationen sich aktiv oder passiv bewegender Stimuli in einem nichtretinozentrischen (körperzentrierten) Referenzrahmen mit propriozeptiven Informationen kombiniert verarbeitet und sensorisch bzw. sensomotorisch integriert werden (Bremmer et al. 2001; Makin et al. 2007; Vaishnavi et al. 2001). Die zugehörigen zerebralen Regionen sind der SPL, der anteriore IPS (BA 40), der ventrale prämotorische Kortex (PMv, BA 44) und der Gyrus postcentralis bzw. die Fissura Sylvii (BA 2). Die gleichen Areale fanden wir mit steigender Winkeldifferenz bei den Mentalen-Rotations-Aufgaben aktiv.

Mit Hilfe des Konzeptes der sensorimotorischen Transformation von vorgestellten Objekten im peripersonellen Raum mit egozentrischer Referenz wird es im Rahmen des Mentalen-Rotations-Netzwerkes möglich, in Ergänzung zu bekannten (prä-)motorischen Arealen auch Aktivierungen im primären sensorischen Kortex zu erklären. Gleichzeitig eröffnet es neue Blickwinkel auf die Repräsentation mentaler Objekte. So konnte eine multisensorische Objektrepräsentation die Voraussetzung für die Mentale Rotation darstellen: diese würde motorische, sensorische und visuelle Dimensionen beinhalten.

Ein frontoparietales Netzwerk wird auch im Zusammenhang mit Aufmerksamkeitsprozessen bei visuoräumlicher Orientierung berichtet (Corbetta und Shulman 1998, 2002; Gitelman et al. 1999; Hopfinger et al. 2000; Mesulam 1981). Im Rahmen von visuellen *topdown*-Aufmerksamkeitsprozessen wird ein dorsales frontoparietales Netzwerk beschrieben. Frontale Netzwerkareale umfassen hierbei dorsale Anteile des frontalen Kortizes an der Grenze des Sulcus praecentralis und den Gyrus frontalis superior inklusive FEF (Corbetta und Shulman 2002). Weiterhin enthält es den dorsalen posterioren parietalen Kortex mit Arealen entlang des dorsomedialen IPS bis zum angrenzenden SPL inklusive Praecuneus. *Bottomup*-Aufmerksamkeitsprozesse stehen im Zusammenhang mit Aktivierungen eines ventralen frontoparietalen Netzwerkes (Corbetta und Shulman 2002; Corbetta et al. 2002; Pessoa et al. 2003; Peelen et al. 2004). Dieses beinhaltet v.a. rechts lateralisierte inferiore (ventrale) und mediale frontale Kortexareale sowie ventrale Anteile des IPS. Gleichzeitig stehen diese Areale mit der Bildung von Salienzkarten und der Modulation visueller Kortexaktivierung im Rahmen der Stimulusenkodierung im Zusammenhang (Sylvester et al. 2008; Geng und Mangun 2009; Walker et al. 2009; Zhaoping 2002). Des Weiteren ist die Aktivität innerhalb des Mentalen-Rotations-Netzwerkes von Arbeitsgedächtnisprozessen abhängig (Corbetta et al. 2002). Agam und Sekuler (2007) zeigen in einer EEG-Studie einen Zusammenhang zwischen Arbeitsgedächtnis und visueller Wahrnehmung. Dabei konnte die neuronale Antwort auf visuelle Bewegungsreize durch eine Veränderung der Auslastung des Arbeitsgedächtnisses moduliert werden. Die Dauer der im Arbeitsgedächtnis gespeicherten Informationen konnte bei Mentalen-Rotations-Aufgaben als von dem Rotationswinkel abhängig gezeigt werden (Hyun und Luck 2007; Prime und Jolicoeur 2010).

Insgesamt beinhaltet demnach das Mentale-Rotations-Netzwerk okzipitofrontoparietale Areale zur multisensorischen, räumlichen Objektrepräsentation, mentalen sensorimotorischen Objektmanipulation und Repräsentationsaktualisierung unter *bottom-up-* und *top-down*-Aufmerksamkeit und Arbeitsgedächtnisprozessen. In ihrer Zusammenschau lassen die Ergebnisse der vorliegenden Studie zur multimodalen Untersuchung kognitiver Prozesse der Mentalen Rotation folgende Schlussfolgerungen zu:

## 4.2 Schlussfolgerungen

# 4.2.1 Auf welcher Prozessstufe unterscheidet sich die Bearbeitung gleicher und gespiegelter Stimuli?

Die beschriebenen Ergebnisse sprechen gegen zusätzliche Transformationsprozesse zur Erkennung gespiegelter Stimuli im Anschluss an die eigentliche Mentale Rotation. Vielmehr weisen die aufgeführten Befunde auf einen Einfluss des Aufgabentyps auf die Stimulusenkodierung unabhängig von anderen Mentalen-Rotations-Prozessschritten hin.

Just und Carpenter PA (1976) gingen davon aus, dass die Suche nach korrespondierenden Elementen zwischen zwei Figuren eines Paares den ersten Schritt des Mentalen-Rotations-Prozesses bildet. Um die Aufgabenlösung zu beschleunigen, ist es wahrscheinlich, dass eine Figur als Muster fungiert (Referenzstimulus), von dem aus die Lokalisation korrespondierender Elemente der anderen Figur im Paar (Zielstimulus) vorhergesagt werden kann. Daher ist die Salienz der anderen Figur im Paar größer, wenn beide Figuren identisch konfiguriert sind. Sie kann so schneller enkodiert werden. Im Gegensatz dazu existiert bei gespiegelten Figuren mindestens ein Element, das den *top-down*-Erwartungen nicht entspricht. Die Salienz für gespiegelte Figuren reduziert sich, und der Aufwand steigt, die korrespondierenden Stimuluselemente für den Vergleich zu finden. Wahrscheinlich werden gespiegelte Stimuli deswegen mit mehr kompetitiven Elementen wahrgenommen, und die Notwendigkeit, Distraktorsalienz zu hemmen, nimmt zu.

Die Bearbeitung gleicher und gespiegelter Stimuli unterscheidet sich somit auf der Prozessstufe der Enkodierung zu Beginn des Mentalen-Rotations-Prozesses.

## 4.2.2 Besteht ein Einfluss der Winkeldifferenz auf allen Prozessebenen?

Die Winkeldifferenz moduliert die Reaktionszeit, Dauer und Anzahl der Fixationen sowie Aktivierungsänderungen im frontoparietalen Kortex. Sie scheint keinen Einfluss auf die visuelle Stimuluswahrnehmung zu haben. Jedoch werden Aufmerksamkeits- und Arbeitsgedächtnisprozesse sowie Transformations- und Vergleichsprozesse beeinflusst. Damit besteht ein Einfluss der Winkeldifferenz auf allen Prozessebenen außer der der Stimulusenkodierung.

## 4.2.3 Welche Rolle spielt die Dauer des kognitiven Gesamtprozesses?

In der vorliegenden Studie hat die Prozessdauer weder einen Einfluss auf die Sakkadenamplitude noch auf frühe visuelle Kortexaktivierungen. Dieser Befund spricht für einen zugrunde liegenden Prozessschritt, der weitgehend konstant und unabhängig von anderen Prozesskomponenten ist. Beide Größen sind mit der Stimulusenkodierung assoziiert. Im Rahmen des Haupteffektes Aufgabentyp ist lediglich die Aktivierung im rechten FEF mit der Prozessdauer assoziiert. Dies könnte, neben der Modulation von Salienzeffekten, zusätzlich die Rolle des FEF in der Aufrechterhaltung räumlicher Informationen im Arbeitsgedächtnis widerspiegeln (Tark und Curtis 2009). Hingegen verschwindet der Haupteffekt Winkeldifferenz vollständig, wenn man die Prozessdauer bei neuronalen Aktivierungsänderungen berücksichtigt. Dies kennzeichnet den hochdynamischen Charakter neuronaler Aktivität in frontoparietalen Regionen und deren assoziierte Prozesse (Stimulusrepräsentation, Stimulusvergleich, mentale Stimulusmanipulation). Insgesamt stehen die Ergebnisse im Einklang mit denen von Ecker et al. (2006). Die Autoren berichten von einem unterschiedlichen Zeitverlauf für visuelle und frontoparietale Aktivierungen: In ihrer Studie änderten sich die Charakteristika der hämodynamischen Antwortfunktion nicht mit der Reaktionszeit in den betrachteten visuellen Regionen. Doch fanden sie eine signifikante Signalzunahme in prämotorischen und parietalen Arealen. Ecker et al. (2006) schlussfolgerten eine Dissoziation von visueller Perzeption und räumlicher Transformation bei der Mentalen Rotation. Auch unsere Befunde stehen im Einklang mit der Annahme eines von anderen Schritten des Mentalen-Rotations-Prozesses unabhängigen Enkodierungsschrittes.

## 4.2.4 Können unter der Beantwortung der aufgestellten Fragen neue Ideen zum Prozessmodell der Mentalen Rotation gewonnen werden?

Auf der Grundlage dieser Überlegungen, der Integration aufgeführter Studienergebnisse und der vorgestellten Befunde in den beiden Aufgabenbedingungen können neue Ideen zum bestehenden Prozessmodell der Mentalen Rotation nach Cooper und Shepard RN (1973 a) entwickelt werden. Die bekannten Prozessschritte sollen im Folgenden hypothetisch erweitert beschrieben und in Abbildung 4.1 veranschaulicht werden.

**Stimulusenkodierung und -repräsentation** Unter dem Einfluss stimulusgeleiteter *bottom-up-* und aufgabengeleiteter *top-down*-Aufmerksamkeitsprozesse erfolgt die visuelle Enkodierung des Referenzstimulus. Hierbei wird eine retinotope Salienzkarte des Referenzstimulus erstellt. Die interne Abbildung des Referenzstimulus erfolgt dabei wahrscheinlich multisensorisch im peripersonellen Raum des Probanden. Im peripersonellen Raum werden visuelle, somatosensorische und motorische (Planungs-) Informationen integriert. Überlappend wird der Zielstimulus unter dem Einfluss stimulusgeleiteter *bottom-up-* sowie aufgabengeleiteter *top-down*-Aufmerksamkeitsprozesse visuell enkodiert. Die hierbei erstellte retinotope Salienzkarte des Zielstimulus' wird zusätzlich von hypothesengeleiteten *top-down*-Aufmerksamkeitsprozessen beeinflusst. Vom repräsentierten Referenzstimulus ausgehend werden dazu Vorhersagen getroffen, wo
#### Kapitel 4 Diskussion

saliente Elemente des Zielstimulus im repräsentierten peripersonellen Raum lokalisiert sind. Die salienzbasierte Segmentierung des Raumes beschleunigt die Enkodierung des Zielstimulus und somit die Bearbeitung der Gesamtaufgabe. Wenn Referenz- und Zielstimulus identisch sowie gleich orientiert sind (Nicht-Rotationsbedingung), kommt es zu einer konstruktiven Interferenz beider Salienzkarten. Mit größerem Abstand der vorgesagten Lokalisation der salienten Elemente von ihrer tatsächlichen Lokalisation mit höherem Rotationswinkel zwischen Referenz- und Zielstimulus verringert sich dieser Effekt. Bei gespiegelten Stimuli stimmen nie alle Vorhersagen überein. Es existiert mindestens ein Stimuluselement, dessen vorhergesagte Raumposition unabhängig von der Winkeldifferenz in großem Abstand zu der tatsächlichen Raumposition liegt. Somit finden sich insgesamt geringere Salienzeffekte als bei gleichen Stimuli. Dies geht mit einem kleineren funktionellen Sichtfeld einher. Der Zielstimulus wird somit verzögert multisensorisch im repräsentierten peripersonellen Raum abgebildet.

Diese Prozesselemente entsprechen dem von Cooper und Shepard RN (1973 a) und Corballis (1988) beschriebenen ersten Schritt der Mentalen Rotation zur Bildung einer Objektrepräsentation durch perzeptuelle Enkodierung und Identifikation der Figur und ihrer räumlichen Orientierung. Der von Just und Carpenter PA (1976) definierte Schritt des Initialen Suchprozesses enthält ebenfalls Elemente der Stimulusenkodierung.

Stimulusvergleich, -manipulation, Schlussfolgerung Die repräsentierten Einzelstimuli werden anschließend unter zielgeleiteten top-down-Aufmerksamkeitsprozessen miteinander verglichen. Sind sie räumlich identisch orientiert, kann geschlussfolgert werden, dass es sich um "gleiche" Einzelstimuli handelt. Ist bei einer ungleichen Orientierung der repräsentierten Stimuli eine Spiegelachse augenscheinlich, zu der sich beide Stimuli symmetrisch verhalten, werden die Stimuli als "gespiegelt" identifiziert. Ist diese nicht direkt erkennbar, wird der repräsentierte Zielstimulus im peripersonellen Raum gedanklich manipuliert. So sollen saliente Elemente von Referenz- und Zielstimulus durch eine Rotation in eine gleiche Orientierung überführt werden. Hierzu wird der kürzeste Rotationsweg gewählt. Bei gleichen Stimuli erfolgt dieser bis zu einer Winkeldifferenz von 180° entgegen dem Uhrzeigersinn auf 0° und ab einer Winkeldifferenz von 180° im Uhrzeigersinn auf 360°. Existiert eine Spiegelachse, ist diese aufgrund der dreidimensionalen Abbildung der Stimuli bereits bei einer Winkeldifferenz von 180° detektierbar. Bei gespiegelten Stimuli wird daher bis zu einer Winkeldifferenz von 90° bzw. zwischen 180° und 270° gegen den Uhrzeigersinn auf 0° bzw. 180° rotiert. Bei einer Winkeldifferenz zwischen 90° und 180° bzw. 270° und 360° wird die Rotation im Uhrzeigersinn bis 180° bzw. 360° durchgeführt. Während der vorgestellten Manipulation des Zielstimulus erfolgt eine regelmäßige Aktualisierung seiner Repräsentation visuosensomotorisch. Die repräsentierten Referenz- und Zielstimuli werden wiederholt verglichen bis eindeutig auf die Stimulusgleichheit bzw. Stimulusungleichheit geschlussfolgert werden kann.

Im traditionellen Prozessmodell werden diese Prozesselemente unter den Schritten 2 bis 4 zusammen gefasst (mentale Objektrotation, Entscheidung). Just und Carpenter PA (1976) unterscheiden im Rahmen ihres 2. Schrittes zwischen Transformation und Vergleich. Ein Vergleich findet bei ihnen im Rahmen des 3. Schrittes statt (Bestätigung). Die genauen Mechanismen bleiben hierbei offen. Auch kann die rein serielle Betrachtung der Bearbeitungsschritte den Prozess nicht vollständig wiedergeben, da die notwendige Aktualisierung der internen Stimulusrepräsentation keinen bzw. zu wenig Raum findet.

Am Ende des Bearbeitungsprozesses steht die motorische Reaktion des Probanden, die das Ergebnis der Enkodierungs-, Repräsentations-, Vergleichs-, Manipulations- und Schlussfolgerungsprozesse wiedergibt (4. Schritt).

#### 4.2.5 Zusammenführung

Die aufgeführten Befunde wurden vor dem Hintergrund der aktuellen Literatur im Rahmen eines erweiterten okzipitofrontoparietalen Netzwerkes der Mentalen Rotation interpretiert. Dieses Netzwerk verarbeitet, den Annahmen zufolge, analoge räumlich-perzeptive ebenso wie logische Elemente. In die Prozessdiskussion wurden bekannte Konzepte zur multisensorischen Repräsentation, zu Salienzen sowie zum peripersonellen Raum neu eingeführt. Eine bottom-upbzw. top-down-aufmerksamkeitsgeleitete visuelle Enkodierung und eine multisensorische, räumliche Objektrepräsentation bilden demnach mit Hilfe des Arbeitsgedächtnisses die Grundlage der Aufgabenbearbeitung. Entgegen bisheriger Annahmen sprechen die dargestellten Ergebnisse dafür, dass die längere Bearbeitungszeit gespiegelter Stimuluspaare durch eine längere Enkodierungsphase begründet ist. Bereits hier sind logische Prozesse zur Beschleunigung der Aufgabenbearbeitung im Rahmen von top-down-Prozessen wahrscheinlich, ebenso wie beim topdown-aufmerksamkeitsgeleiteten Stimulusvergleich. Es wird hypothetisiert, dass die sensomotorische Objektmanipulation im körperzentrierten Referenzrahmen (peripersoneller Raum) auf der Grundlage logischer Vorüberlegungen erfolgt. Für eine optimale Lösungsökonomie wird der kürzeste Manipulationsweg gewählt. Am Ende der Objektmanipulation und des finalen Objektvergleiches erfolgt die Entscheidung für den Aufgabentyp (gleiches oder gespiegeltes Stimuluspaar) durch die logische Integration räumlich-perzeptiver Informationen. Eine rein serielle und unidirektionale Abfolge der einzelnen Prozessstufen ist unwahrscheinlich; vielmehr sprechen Forschungsbefunde für rekursive Prozesse mit parallelen Anteilen (siehe auch Ecker et al. 2008; Heil und Rolke 2002).

#### 4.3 Studienlimitationen und Ausblick

#### 4.3.1 Überprüfung von Geschlechtseffekten

In der vorliegenden Studie wurden nur männliche Probanden berücksichtigt. Geschlechtseffekte bei der Mentalen Rotation sind bekannt (siehe z.B. Linn und Petersen 1985; Masters und Sanders 1993; Voyer et al. 1995; Jordan et al. 2002; Joos et al. 2003). Interessant wäre daher der Vergleich der beschriebenen Ergebnisse mit Ergebnissen für eine weibliche Stichprobe.

#### 4.3.2 Bestimmung des winkelabhängigen Umschlagspunktes der Parameterverläufe

Zur genauen Bestimmung der Winkeldifferenzen, ab der bei der Lösung gespiegelter Stimuli eine Funktionsumkehr der verschiedenen Parameter zu beobachten ist, sollte das Experiment mit Winkelintervallen von 10° statt 40° wiederholt werden. Zudem konnte im vorgestellten Experiment nur eine kleine Stichprobenzahl untersucht werden. Die Überprüfung der Ergebnisse an einer größeren Stichprobe wäre daher wünschenswert.



Abbildung 4.1: Prozessschritte der Mentalen Rotation. Für Erläuterungen siehe Haupttext.

#### 4.3.3 Testung des funktionellen Sichtfeldes

Der Einfluss des funktionellen Sichtfeldes auf die Dauer der Enkodierung könnte durch die Hinzunahme einer Kontrollbedingung im Rahmen eines Folgeexperimentes geprüft werden. Ein Ansatz wäre, hierfür die Größe der gespiegelten Stimuli systematisch zu verkleinern. Ab einer bestimmten Größe des Stimulus sollte der Unterschied in der Dauer der Enkodierung und damit der Reaktionszeitunterschied zwischen gleichen und gespiegelten Stimuli und damit der Einfluss der Experimentalbedingung Aufgabentyp auf die Zielgrößen verschwinden, da sich die Sakkadenamplituden entsprechend verkleinern und das funktionelle Sichtfeld somit angleichen würden. Entsprechend könnten zwischen gleichen und gespiegelten Stimuluspaaren ähnliche Sakkadengeschwindigkeiten erzielt werden. Abbildung 4.2 verdeutlicht die Effekte einer möglichen Stimulusgrößenvariation.

Eine zweite Variante wäre die Änderung der Aufgabeninstruktion: so könnte explizit nach der Ungleichheit der Figuren gefragt werden. Über diese Instruktion sollte die Bildung einer Erwartungskarte im Rahmen von *top-down*-beeinflussten Salienzen reduziert werden.



**Abbildung 4.2:** Kontrollbedingung funktionelles Sichtfeld: Abbildung (a) zeigt ein Stimuluspaar gleicher Konfiguration mit einer Winkeldifferenz von 80°. Das funktionelle Sichtfeld ist durch Kreise eines bestimmten Durchmessers auf einer Fixation symbolisiert. Bei gleichen Stimuli, kann, unserer Interpretation zufolge, ein Großteil des Stimulus auf Grundlage der Fixationen erfasst werden. Im Gegensatz dazu ist der Durchmesser des Kreises, der das funktionelle Sichtfeld auf gespiegelten Stimuli mit 80° Winkeldifferenz symbolisiert, in Abbildung (b) kleiner. Damit wäre ein kleinerer Teil des Stimulus im Rahmen einer Fixation erfassbar. Diesen Unterschied könnte man experimentell ausgleichen, indem man die gespiegelten Stimuli kleiner präsentiert (c). Im gezeigten Beispiel wäre so mit dem gleichen Kreisdurchmesser mehr vom Stimulus im Rahmen einer Fixation erfassbar. Der Einfluss der Experimentalbedingung Aufgabentyp sollte somit verschwinden.

#### 4.3.4 Entwicklung einer Kontrollaufgabe zur Erfassung okulomotorischer fMRT-Aktivierungen

Eine simultane Erfassung von Blickbewegungen und neuronalen Aktivierungen, wie sie in der vorliegenden Arbeit erfolgte, bietet die Chance okulomotorische von aufgabenbezogenen Aktivierungen zu trennen, wenn eine geeignete Kontrollaufgabe impliziert wird. Diese lag hier nicht vor. Auf eine Korrelationsanalyse zwischen Blickbewegungen und neuronalen Aktivierungen wurde verzichtet, da hier Ursachen und Folgen von Blickbewegungen nicht differenziert werden können. So spiegeln Blickbewegungen sowohl die Verarbeitung von Informationen in Bezug auf die Aufgabe als auch motorische Planungsinformationen wider (Rayner 1998). Außer-

dem gibt es Blickbewegungen, in deren Folge zerebrale Areale aktiviert werden. Schließlich müssen Blickbewegungen berücksichtigt werden, die mit neuronalen Aktivierungen kovariieren (z.B. aufgrund von Aufgabenfaktoren). Aufgabenabhängige Blickbewegungen erfolgen kognitionsgeleitet im Sinne von *top-down*-Prozessen, und stimulusgeleitet im Sinne von *bottom-up*-Prozessen. Die oben beschriebene Salienzkarte ist mit dem okulomotorischen System eng verknüpft (Treue 2003). In okulomotorischen Kontrollregionen werden Blickbewegungen kontrolliert, vorbereitet und initiiert.

Carpenter PA et al. (1999), Lamm et al. (2007) sowie Schendan und Stern (2007) versuchten Einflüsse durch okulomotorische Steuerungsmechanismen mit Hilfe von experimentellen Zusatzbedingungen zu kontrollieren, die die Ausführung von Sakkaden verlangten. So ordneten Carpenter PA et al. (1999) Aktivierungen im Sulcus praecentralis und auf dem Gyrus frontalis medialis posterior der Planung und Ausführung von Sakkaden zu. Ihre Kontrollbedingung erforderte die von der eigentlichen Aufgabe unabhängige Ausführung von Sakkaden zwischen Rastern zweier Flächengitter. Lamm et al. (2007) stellten bei einer Mentalen-Rotations-Aufgabe Aktivierungen im Lobulus parietalis superior (BA 7), in dorsolateralen und medialen prämotorischen Arealen (BA 6), im medialen Okzipital- und Temporallappen, in Teilen der Basalganglien sowie in großen Teilen des dorsolateralen prämotorischen Kortizes als unabhängig von okulomotorischen Einflüssen heraus. Ihre Probanden mussten ebenfalls unabhängig von der Hauptaufgabe entscheiden, ob die Lokalisierung dreier Elemente auf zwei zweidimensionalen, zusammengesetzten, nicht gegeneinander rotierten Rechteckfiguren identisch war. Schendan und Stern (2007) fanden das FEF sowie Areale im anterioren und posterioren IPS im Rahmen einer Sakkaden-Aufgabe zur Verfolgung von Punktsprüngen aktiviert und bildeten hieraus eine Maske für nachfolgende Auswertungen der Mentalen-Rotations-Aufgabe. Keine dieser Studien erfasste die Augenbewegungen, die während der eigentlichen Aufgabenlösung durchgeführt wurden. Die Sakkadenkontrollaufgaben erfolgten unabhängig von der eigentlichen Experimentalaufgabe und wurden nicht variiert bzw. der Aufgabenschwierigkeit angepasst. Die Validität der Kontrollaufgaben kann daher nicht gesichert werden.

Eine geeignete Kontrollaufgabe müsste die gleiche Anzahl an Sakkaden und Fixationen mit der Sakkadenamplitude erfordern, wie für die einzelne Aufgabenlösung selbst notwendig ist. Abbildung 4.3 beschreibt die mögliche Umsetzung einer solchen Kontrollaufgabe. Mittels *eye tracking* können noch während des *trials* Fixationen und Sakkaden örtlich und zeitlich extrahiert und im Anschluss des *trials* als Punkteweg abgebildet werden.

#### 4.3.5 Testung des erweiterten Prozessmodells der Mentalen Rotation

Auf der Grundlage der beschriebenen Daten wurde eine Erweiterung des bekannten Prozessmodells der Mentalen Rotation hypothetisiert. Die Durchführung neuer Studien ist notwendig, um das Modell sowie die hypothetisierte multisensorische mentale Stimulusrepräsentation experimentell zu überprüfen. Ebenfalls ist die Sukzessivität bzw. Parallelität der Prozessschritte nicht abschließend verstanden. Mittels Konnektivitätsanalysen könnten Rückschlüsse auf die funktionale Verbindung aktivierter Hirnareale und deren Reziprozität während der einzelnen Prozessschritte möglich werden.



**Abbildung 4.3:** Kontrollaufgabe zur Erfassung der Okulomotorik: Abbildung (a) zeigt einen zu bearbeitenden Stimulus mit der beispielhaften Lokalisation von Fixationen (Zahlen 1 bis 4). Verbunden sind die erfassten Messpunkte des *eye-tracking-*Systems (Quadrate) durch den Scanpfad. Farblich kodiert sind der Beginn (blauer Kreis) und das Ende des *trials* nach erfolgter Reaktion (roter Kreis) sowie die zeitliche Abfolge der Messpunkte (Farbbalken rechter Bildrand). Oben links im Bild sind die Reaktionszeit (1559 ms) und die Länge des gesamten Scanpfades (65.9753°) sowie die Richtigkeit der Lösung (*correct*) aufgeführt. Am äußeren Bildrand ist die Bildgröße angegeben (600x800 Pixel). Eine örtliche und zeitliche Extraktion der Fixationen und der Sakkaden ergibt Abbildung (b). Sie sollte als Kontrollaufgabe der Blickbewegungen unabhängig von räumlichen Verarbeitungsprozessen dienen und könnte direkt im Anschluss an den zugehörigen Stimulus präsentiert werden: Ein Kreuz erscheint (1), das den Blickpunkt zu Beginn des Trials angibt und wieder verschwindet. Anschließend erscheint ein Kreuz am Ort der ersten Fixation (2), dass so lange gezeigt wird, wie die Fixation bei der Bearbeitung des Stimulus gedauert hat. Es folgen Kreuz 3, 4 und 5 mit analoger Präsentationsdauer. Das letzte Kreuz (6) bleibt wie das erste Kreuz nur kurz stehen. Es kennzeichnet den letzten Blickpunkt. Zwischen den Kreuzen muss der Proband, wie zwischen den Fixationen, Sakkaden ausführen (gekennzeichnet durch gestichelte Linie). Die Größe des gelben Kreises, in dem sich das Kreuz befindet, soll in dieser Abbildung die Präsentationsdauer des Kreuzes symbolisieren.

# Kapitel 5 Zusammenfassung

Die Aufgabe der Mentalen Rotation nach Shepard RN und Metzler J (1971) ist ein etabliertes Forschungsparadigma zur Untersuchung kognitiver Prozesse im Bereich der räumlichen Vorstellung. In der vorliegenden Arbeit wurde im Rahmen von Mentalen-Rotations-Aufgaben der Einfluss der Winkeldifferenz zwischen den Figuren von Shepard-Metzler-Stimuluspaaren und deren Konfiguration (gleich/gespiegelt zueinander) auf Leistungs-, Blickbewegungs- und neuronale Aktivierungsparameter in einem *self-paced event-related*-fMRT-Design mit *pupil tracking* erfasst.

Die Blickbewegungsparameter konnten drei Faktoren zugeordnet werden, die die Dauer und den Wechsel von Fixationen sowie Sakkadeneigenschaften bei der Aufgabenlösung repräsentieren. Reaktionszeit, Dauer und Anzahl der Fixationen sowie neuronale Aktivitäten in frontoparietalen Arealen des Mentalen-Rotations-Netzwerkes zeigen erwartungsgemäß eine Zunahme mit steigender Winkeldifferenz zwischen den Einzelfiguren eines Stimuluspaares im Sinne eines analogen Mentalen-Rotations-Vorganges (Zacks 2008). Dabei bleiben Sakkadenmuster konstant. Dies spiegelt gleichbleibende Strategien in der Aufgabenlösung wider. Zusätzliche winkelabhängige Aktivierungen in somatosensorischen Arealen werden im Rahmen von räumlichen Repräsentations- und mentalen Manipulationsprozessen erklärt. Gespiegelte Stimuli führen zu einem gegenüber gleichen Stimuli abweichenden Reaktionszeitverlauf über die Winkeldifferenzen. Dies spricht für einen früheren Wechsel der mentalen Rotationsrichtung durch die Nutzung dreidimensionaler Informationen. Außerdem führt die Präsentation gespiegelter Stimuli zu höheren Aktivierungen in frühen visuellen und weniger Aktivierungen im rechten frontalen Augenfeld als die Präsentation gleicher Stimuli. Dieser Befund wird auf Unterschiede in erstellten Salienzkarten zurückgeführt. Die Bearbeitung gleicher und gespiegelter Stimuli scheint sich somit bereits auf der frühen Prozessstufe der visuellen Enkodierung zu unterscheiden. Auch die vorliegenden Blickbewegungsergebnisse unterstützen diese Interpretation: gespiegelte Stimuli gehen mit einer kleineren Sakkadenamplitude als gleiche Stimuli einher. Die Sakkadenamplitude kennzeichnet die Größe des funktionellen Sichtfeldes und ist somit ebenfalls enkodierungsassoziiert. Um den Einfluss der Prozessdauer zu berücksichtigen, wurde sie in die fMRT-Gruppenanalyse integriert. Lediglich der Effekt gespiegelter gegenüber gleichen Stimuli auf frühe visuelle Areale bleibt hierunter stabil. Dies spricht dafür, dass der Prozessschritt der visuellen Enkodierung unabhängig von anderen Schritten des Mentalen-Rotations-Prozesses ist. Ein Vorschlag zur Erweiterung des bestehenden Prozessmodells wird ausgeführt.

# Anhang

Tabellen

Methodische Ergänzungen

Tabelle A.1: Das Mentale Rotationsnetzwerk: Ergebnisse des post-hoc-t-T   genszunahmen in der Stimulations- gegenüber der baseline-Bedingung	ests für	neuronale A	ktivierun-	
Anatomische Region (Zytoarchitektonische Zuordnungswahrscheinlichkeit)	Hem.	Clustergröße Voxel (cm <sup>3</sup> )	MNI-Koordinaten (mm)	ANOV
Lobulus parietalis inferior	re	4704	42 -39 48	Inf
(40% humanes intraparietales Areal 2, eng. Abkz. hIP 2, Choi et al. 2006, zur Lokalisation)	;			

Anatomische Region	Hem.	Clusterøröße	MNI-Koordinaten	ANOVA	
(Zytoarchitektonische Zuordnungswahrscheinlichkeit)		Voxel (cm <sup>3</sup> )	(mm)	Я	Р
Lobulus parietalis inferior	re	4704	42 -39 48	Inf	<0.001
(40% humanes intraparietales Areal 2, eng. Abkz. hIP 2, Choi et al. 2006, zur Lokalisation)					
Lobulus parietalis superior	li	(127.0)	-21 -66 54	Inf	<0.001
(60% Area 7 anterior, Abkz. 7A, Scheperjans et al. 2008 a,b, zur Lokalisation)					
Gyrus frontalis superior	re	1386	30 3 60	7.44	<0.001
Gyrus frontalis medialis	re	(37.4)	6 12 57	7.35	<0.001
(50% Area 6, Brodmann 1909, SMA)					
Gyrus frontalis inferior	re		57 9 27	6.72	<0.001
(40% Area 44, Brodmann 1909, pars opercularis)					
Gyrus frontalis medius	re	160	36 39 33	5.88	<0.001
		(4.3)			
Gyrus praecentralis	п	357	-42 6 36	5.68	<0.001
Gyrus frontalis inferior	ii	(9.6)	-36 15 30	5.1	<0.001
(50% Area 45, Brodmann 1909, pars triangularis)					
Insula	il	137	-30 27 3	5.59	<0.001
		(3.7)			
Thalamus	re	06	21 -27 6	5.32	<0.001
		(2.4)			
Insula	re	183	36 18 -3	5.1	<0.001
		(4.9)			
Gyrus fusiformis	ij	63	-30 -48 -21	4.55	<0.001
		(1.7)			
Cerebellum VI	li	13	-15 -72 -18	4.33	<0.001
		(0.4)			
Gyrus frontalis inferior	li	10	-48 12 15	3.75	0.001
(30% Area 44, Brodmann 1909, pars opercuaris)		(0.3)			
Nucleus caudatus	re	12	24 6 24	3.14	0.009
		(0.3)			

 $^{a}$ p < 0.05 family wise error corrected for multiple comparisons minimal cluster size = 10 voxels (270 mm<sup>3</sup>)

Tabelle A.2: Neuronale Aktivierungsände	rungen	: Rotationsbe	dingung > Kontro	llbedingu	ng
Anatomische Region	Hem.	Clustergröße	<b>MNI-Koordinaten</b>	ANOVA	
(Zytoarchitektonische Zuordnungswahrscheinlichkeit)		Voxel (cm <sup>3</sup> )	(mm)	z	р
Praecuneus (50% SPL 5L)	re	110	12 -51 66	6.37	<0.001
Lobulus parietalis superior (90% SPL 7A)			18 -60 63	5.02	<0.001
Gyrus frontalis superior (30% Area 6)	re	61	24 -3 60	6.27	<0.001
Gyrus frontalis superior (20% Area6)	li	95	-24 -3 57	5.59	<0.001
Praecuneus (40% SPL 7A)	ii	71	-9 -57 57	5.18	<0.001
Lobulus parietalis superior	li	17	-30 -48 63	4.64	0.001
(30% Area 1)					
$^{a}p < 0.05$ family wise error corrected for multiple cor	nparisor	ıs minimal clus	ter size = $10$ voxels (	$(270 \text{ mm}^3)$	

°
Ę
Ξ
0
N.
U
S
e
Ř
ĕ
Ö
<del>, 1</del>
11
e
12
on .
e
st
Ľ
Ū,
al
ň
Ε
E.
В
S
Ë
8
÷Ë
a
- Ъ-
H
8
ē
<u>.</u>
÷Ē
F
БЦ
L L
ō
Ē.
g
Ct.
ĕ
rr
0
Ľ
ē
L
e
se
-1
5
l <sub>V</sub>
5
LT L
fa
ß
0.
0
V

	5	5					
Anatomische Region	Hem.	Clustergröße	MNI-Koordinaten	ANOVA		post-hoc	
(Zytoarchitektonische Zuordnungswahrscheinlichkeit)		Voxel (mm <sup>o</sup> )	(mm)	z	p (FUK)	t(48)	P
Gyrus postcentralis (70% Area 3b)	re	32	36 -33 54	3.80	0.007	3.38	0.002
(80% Area 2)	re	(864)	33 -39 48	3.40	0.018	4.65	<0.001
Gyrus frontalis superior (60% Area 6)	re	118	27 -6 57	6.41	<0.001	6.50	<0.001
		(3186)					
Praecuneus (40% SPL 5M)	re	105	9 -51 66	5.78	<0.001	6.59	<0.001
Lobulus parietalis superior (70% SPL 7A)	re	(2835)	12 -72 60	3.95	0.004	<0.001	
Gyrus postcentralis (40% OP1)	re	31 (837)	57 -18 21	4.94	<0.001	-5.59	<0.001
Gyrus lingualis (80% Area 18/60% Area 17)	re	100	9 -57 3	4.49	<0.001	-2.43	0.019
Gyrus calcarinus		(2700)	18 -48 3	3.89	0.005	-2.17	0.035
Praecuneus	re	84	12 -66 24	4.42	<0.001	-2.90	0.006
Gyrus calcarinus (70% Area 17/ 50% Area 18)		(2268)	3 -66 12	0.006	-1.08	n.s.	
Gyrus temporalis medialis	re	28 (756)	48 -21 -9	4.15	0.002	-1.92	n.s.
Gyrus praecentralis (40% Area 4a)	li	280	-36 -24 57	5.96	<0.001	-5.12	<0.001
Gyrus postcentralis (60% Area 3b)		(7560)	-42 -21 51	5.06	<0.001	-5.09	<0.001
Praecuneus (50% Area 5L)	li	143	-12 -51 60	5.77	<0.001	-5.12	<0.001
Lobulus parietalis superior (60% Area 7A)		(3861)	-6 -66 57	4.74	<0.001	6.15	<0.001
Gyrus frontalis medius	li	130	-24 6 63	5.63	<0.001	6.23	<0.001
Gyrus frontalis superior (40% Area 6)		(3510)	-27 -3 63	5.29	<0.001	6.22	<0.001
Gyrus postcentralis (40% OP1)	li	63	-54 -15 21	5.17	<0.001	-4.05	0.002
		(1701)					
Gyrus angularis (60% PGa)	ц	28 (756)	-57 -57 30	4.47	0.001	-2.84	0.007
Insula (70% OP3)	ц	44 (1188)	-36 -9 18	4.28	0.002	-5.21	<0.001
mittlerer zingulärer Kortex (80% Area 6)	ы	37 (999)	-6 -6 51	4.28	0.002	-4.03	0.002
Putamen	п	20 (540)	-27 -6 0	4.25	0.002	-4.14	0.001
Gyrus lingualis (80% Area 17 / 60% Area 18)	ij	33	-6 -63 3	3.92	0.005	-2.36	0.023
		(891)					

H
Ľ
Ð
Æ
.=
σ
5
U.S.
Ť
.⊟
5
>
-
<u> </u>
ω.
H
G
Ť
Д
ц
σ
T.
H
<u>بر</u>
H
Ψ.
್ರಾ
5
P
H
<u> </u>
· Q
9
Ω:
55
<u> </u>
5
2
H
.Ψ
5
:H
$\overline{\nabla}$
7
<,
d)
-Ľ
g
Ē
0
Ħ
5
Ē
$\mathbf{Z}$
ŝ
•
_
<
A S
le A
elle A
elle A

 $^{a}$ p < 0.05 family wise error corrected for multiple comparisons minimal cluster size = 10 voxels (270 mm<sup>3</sup>)

	)	)	)	4			
Anatomische Region (Zytoarchitektonische Zuordnungswahrscheinlichkeit)	Hem.	Clustergröße Voxel (mm <sup>3</sup> )	MNI-Koordinaten (mm)	ANOVA z	p (FDR)	post-hoc t(48) gleich > gespiegelt	Ь
Gyrus lingualis (80% Area 17/80% Area 18) Gyrus calcarinus (80% Area 17/40% Area 18)	re re	152 (4104)	12 -57 3 6 -72 6	5.21 4.88	0.002 0.005	4.53 2.79	0.001 0.021
Gyrus lingualis (50% Area 17/60% Area 18) Gyrus calcarinus (30% Area 17/40% Area 18)	іі іі		-9 -78 3 -12 -66 12	4.10 3.90	0.012 0.30	3.45 2.79	0.007 0.021
Gyrus frontalis superior (FEF)	re	17 (459)	24 12 57	3.98	0.029	-7.00	<0.001

٩
Ity
<b>Der</b>
gal
'nf
t A
fek
tef
dn
Ha
ü
Зg
rur
de
sän
ы Бо
.n.;
vie
kti
β
hale
ror
leu
Ż
<b>A.4</b>
le /
lləc
Tał
-

 $^{a}$ p < 0.05 family wise error corrected for multiple comparisons minimal cluster size = 10 voxels (270 mm<sup>3</sup>)

Anatomische Region	Hem.	Clustergröße	<b>MNI-Koordinaten</b>	ANOVA		post-hoc	
(Zytoarchitektonische Zuordnungswahrscheinlichkeit)		Voxel (mm <sup>3</sup> )	(mm)	N	p (FDR)	t(48) gleich > gespiegelt	þ
Gyrus lingualis (80% Area 17/80% Area 18)	re	13	12 -57 3	4.91	0.014	4.63	0.001
		(351)					
Gyrus calcarinus (80% Area 17/40% Area 18)	re	38	6 -72 6	4.81	0.014	2.88	0.018
		(1026)					
Gyrus lingualis (50% Area 17/60% Area 18)	ii	19	-9 -78 3	4.46	0.017	2.98	0.016
Gyrus calcarinus (60% Area 17/50% Area 18)	li	(513)	-18 -66 9	3.90	0.30	2.70	0.025

 $^{a}$ p < 0.05 family wise error corrected for multiple comparisons minimal cluster size = 10 voxels (270 mm<sup>3</sup>)

### Methodische Ergänzungen

#### Stimuluserstellung



Abbildung A.1: Stimuluserstellung - Anordnung der Einzelwürfel im dreidimensionalen Raum (gekennzeichnet mit A-J).

#### Methodischer Hintergrund der Blickbewegungsmessungen

Erste Blickbewegungsmessungen erfolgten im 19. Jahrhundert. Damals standen subjektive Verfahren, wie die Introspektion des Probanden oder die Beobachtung der Augen durch Spiegel, Teleskope oder Spione, im Vordergrund (Spivey 2004). Delabarre (1898) beschrieb erstmals mechanische Techniken zur Aufzeichnung von Blickbewegungen. Ein Durchbruch gelang Dodge und Cline (1901) mit einer photographischen Methode: In der von ihnen entwickelten Apparatur wurde die Reflexion einfallenden Lichtes durch das Auge zur Bestimmung seiner Position genutzt. Erstmals war es so möglich, permanente, nicht invasive, objektive Messungen vorzunehmen.

Heute stehen elektrische und optische Verfahren unterschiedlicher Messgenauigkeit zur Verfügung. Die Messgenauigkeit (eng. *accuracy*) beschreibt die erwartete Differenz zwischen der wahren und der errechneten Augenposition während einer Fixation in Sehwinkelgrad [°]. Zu den

#### Anhang

elektrischen Verfahren zählen die Elektrookulographie (EOG) und die Search-Coil-Methode. Sie erfassen blickbewegungsabhängige Spannungsveränderungen.

Die optischen Verfahren beinhalten u.a. die Technik der Pupillenverfolgung (eng. *pupil tracking*), die Pupillen-Kornealreflex-Methode und die Purkinje-Technik. Diese Methoden nutzen die lichtbrechenden Eigenschaften des Auges und sind in der Regel videobasiert. Eine infrarotlichtempfindliche Kamera fokussiert ein oder beide Augen und zeichnet die Bewegungen in Videobildern auf. Eine Infrarotleuchtdiode (IR-LED) erhellt das gefilmte Auge. Die Videobilder werden anschließendend digitalisiert und prozessiert.

In der vorliegenden Studie kam die Methode der Pupillenverfolgung zur Anwendung. Hierbei wird die Augenposition über die Lokalisation der Pupille bestimmt. Liegt die Beleuchtungsquelle außerhalb der optischen Achse, erscheint die Pupille dunkel (*dark-pupil*-Effekt). Das Infrarotlicht wird im Augapfel nahezu vollständig absorbiert. Im Rahmen der Bildsegmentation wird die Pupille in einem eingestellten Suchareal quantitativ lokalisiert. Die Segmentationsalgorithmen nutzen die Helligkeitsunterschiede zwischen den Bildpunkten im Bereich der dunklen Pupille und der helleren Iris. Sie basieren auf einem Schwellwertverfahren, welches in der Videonachbereitung auch als *luminance key* bekannt ist. Im Rahmen der *oval-fit*-Methode verbinden sich die beim Abtasten der Pupillenkanten ermittelten Extremwerte zu einem Oval. Die Pupillenkoordinaten werden aus dem gewichteten Zentroid der Extremwerte bestimmt.

#### Methodischer Hintergrund der Magnetresonanztomographie

Die Entwicklung der Magnetresonanztomographie (MRT) begann mit der Entdeckung der nuklearen Magnetresonanz (NMR) durch Edward Purcell et al. (1946) und Felix Bloch (1946). Sie entdeckten die Eigenschaft von Atomkernen, elektromagnetische Strahlung einer materialspezifischen Frequenz im Hochfrequenz(HF)-Bereich zu absorbieren und zu reemittieren. Raymond Damadian (1971) beobachtete die Gewebssensitivität von NMR-Messungen und nutzte die NMR erstmals zur Tumorlokalisation. Der Vorschlag die NMR zur Bildgebung zu nutzen, wurde von Paul Lauterbur (1973) geäußert. Peter Mansfield entwickelte die Fourierbildgebung und damit für die MR-Bildgebung praktisch einsetzbare Pulssequenzen (Mansfield und Grannell 1973; Mansfield und Maudsley 1976; Mansfield 1977).

Ogawa und Lee (1990) beschrieben erstmals den sogenannten blutoxygenierungslevelabhängigen Effekt (eng. *blood oxygen level dependent (BOLD-) effect*) auf der Grundlage tierexperimenteller Ergebnisse. Kwong et al. (1992) übertrugen die Untersuchung dieses Effektes auf den Menschen. Der BOLD-Effekt bildet die Grundlage zur Erforschung reiz- bzw. aufgabeninduzierter neuronaler Aktivierungen im Rahmen der funktionellen Magnetresonanztomographie. Eine umfassende Einführung in die Magnetresonanztomographie geben Semmler et al. (2002) und Weishaupt et al. (2006). Faro und Mohamed (2006) bieten detaillierte Informationen zur funktionellen Magentresonanztomographie.

#### Prinzipien und Techniken der Magnetresonanztomographie

Die Magnetresonanztomographie (MRT) ist ein bildgebendes Verfahren. Es nutzt den Eigendrehimpuls von Wasserstoffatomen (Kernspin). Wasserstoff ist das am häufigsten vorkommenden Element im menschlichen Körper und besitzt zugleich die größte MR-Sensibilität. Wasserstoffatome verhalten sich aufgrund ihrer Struktur wie magnetische Dipole. Ihr Dipolfeld wird über die Größe des magnetischen Momentes  $\vec{\mu}$  beschrieben.

Ohne äußeren Einfluss befinden sich die Wasserstoffatome im thermodynamischen Gleichgewicht: Ihre räumliche Ausrichtung ist stochastisch und somit um alle Raumachsen gleichverteilt. Die Summe von N magnetischen Momenten ist 0,  $\sum_{i=1}^{N} \vec{\mu}_i = 0$ .

**Präzession der Wasserstoffatome** Unter dem Einfluss eines hohen statischen externes Magnetfeldes  $\vec{B}_0$  werden die Wasserstoffatome aus ihrer Gleichgewichtslage gebracht. Aufgrund der Drehimpulserhaltung beginnen sie sich zusätzlich zur Rotation um ihre eigene Achse kreiselförmig um die Feldachse von  $\vec{B}_0$  zu drehen. Die Rotation des Kerns um die Feldachse von  $\vec{B}_0$  im Winkel  $\Theta$  wird als Präzession des Kerns bezeichnet (Abbildung A.2(a)). Die Geschwindigkeit der Präzession wird als Lamorfrequenz  $\omega$  angegeben. Während der Präzession verändert sich mit der Rotationsachse der Wasserstoffatome auch die Ausrichtung ihrer magnetischen Momente. Die magnetischen Momente setzen sich aus einer Längskomponente (longitudinale Komponente,  $\vec{\mu}_{z}$ ) und einer Querkomponente (transversale Komponente,  $\vec{\mu}_{xy}$ ) zusammen (Abbildung A.2(a)). Ist die Längskomponente parallel zur Feldachse von  $\vec{B}_0$  ausgerichtet spricht man von einem *up-spin*, ist sie antiparallel ausgerichtet von einem *down-spin*. Der Quermagnetisierungsvektor verläuft senkrecht zur Feldachse. Summiert man die magnetischen Momente von N Wasserstoffkernen in einem Volumen V erhält man ein Spinensemble mit dem Gesamtmagnetisierungsvektor  $\vec{M}$ . Der Gesamtmagnetisierungsvektor des Wasserstoffkerns setzt sich ebenfalls aus einer longitudinalen  $\vec{M}_z$  und einer transversalen Komponente  $\vec{M}_{xy}$  zusammen (Abbildung A.2(b)).



**Abbildung A.2:** Komponenten des magnetischen Momentes und der Gesamtmagnetisierung: Das magnetische Moment lässt sich in einem externen statischen homogenen Magnetfeld in eine Längs- und eine Querkomponente zerlegen. Die Kegeloberfläche beschreibt den Präzessionsweg des Spins mit dem Präzessionswinkel  $\theta$  (a). Die Summe der magnetischen Momente von N Wasserstoffkernen ergibt die Gesamtmagnetisierung mit einer longitudinalen (Längsmagnetisierung  $\vec{M}_z$ ) und einer transversalen Komponente (Quermagnetisierung  $\vec{M}_{xy}$ ) (b).

*Down-spins* präzedieren auf einem höheren Energieniveau als *up-spins*. Die Besetzungswahrscheinlichkeit höherer Energieniveaus ist geringer als die niedrigerer Energieniveaus. Daher existiert eine geringere Anzahl von *down-spins*. Die Besetzungsunterschiede der Energieniveaus re-

#### Anhang

sultieren in einem Gesamtmagnetisierungsvektor  $\vec{M}_0$  aller Spins (Spinensemble), der parallel zur Richtung des  $\vec{B}_0$ -Feldes ausgerichtet ist mit  $\vec{M}_z > 0$  und  $\vec{M}_{xy} = 0$  (Abbildung A.3(a)).

**Magnetresonanz** Wird ein elektromagnetischer 90°-Hochfrequenz(HF)-Puls  $\vec{B}_1$  (Anregungspuls) mit Lamorfrequenz eingestrahlt, ist die Resonanzbedingung erfüllt. Das Spinensemble nimmt potenzielle Energie auf. So werden beide Energieniveaus mit der gleichen Anzahl von Wasserstoffatomen besetzt. Die angeregten Atome präzedieren in Phase, d.h. mit der gleichen räumlichen Dipolachsenausrichtung im Phasenwinkel  $\phi$ . Man spricht von Phasenkohärenz bzw. Magnetresonanz.

Der Gesamtmagnetisierungsvektor  $\vec{M}$  klappt um den Kippwinkel (*flip angle*)  $\alpha$  in die xy-Ebene, während er weiterhin mit Lamorfrequenz um die z-Achse präzediert. Beträgt  $\alpha = 90^{\circ}$ , nimmt der Längsmagnetsierungsvektor  $\vec{M}_z$  den Wert 0 an, währende der Quermagnetisierungsvektor  $\vec{M}_{xy}$  identisch mit  $\vec{M}$  wird (Abbildung A.3(b)).  $\vec{M}_{xy}$  induziert eine messbare elektrische Wechselspannung (MR-Signal S(t)) in einer Empfangsspule (Antenne).

Bei einem Kippwinkel  $\alpha < 90^{\circ}$ , kippt nur ein Teil der Längsmagnetisierungskomponente in die Transversalebene (Kleinwinkelanregung).



**Abbildung A.3:** Längs- und Quermagnetisierung: In einem externen Magnetfeld  $\vec{B_0}$  entspricht der Gesamtmagnetisierungsvektor  $\vec{M_0}$  dem Längsmagnetisierungsvektor  $\vec{M_z}$ . Unter dem Einfluss eines Hochfrequenzpulses  $\vec{B_1}$  verändert sich die Richtung des Gesamtmagnetisierungsvektors  $\vec{M}$  um den Kippwinkel  $\alpha$  bei gleich bleibendem Betrag. Bei  $\alpha = 90^\circ$  entspricht er dem Quermagnetisierungsvektor  $\vec{M_{xy}}$  (b).

**Freier Induktionsabfall und Relaxationsvorgänge** Nach dem Abschalten des HF-Pulses nimmt das MR-Signal S(t) in Form einer gedämpften harmonischen Schwingung ab. Der Abfall ist mit Hilfe der Zeitkonstanten  $\tau$  beschreibbar. Der Signalverlauf wird als freier Induktionsabfall (*free induction decay*, FID) bezeichnet (Abbildung A.4). S(t) ist ein Summensignal aus einem Volumenelement (eng. *volume element*, Voxel). Die Auswahl einzelner Spinensemble in einem Volumenelement erfolgt über Magnetfeldgradienten entlang der x-, y- und z-Achse eines dreidimensionalen kartesischen Koordinatensystems. Sie werden selektiv angeregt (Schichtselektion) und erhalten eine spezifische Phase (Phasenkodierung) und Frequenz (Frequenzkodierung). 1 Voxel setzt sich demnach aus  $N_x \times N_y$  angeregten Elementen der Phase *phi* in einer Schicht z zusammen.

$$S(t) = \sum_{i=1}^{N_x} \sum_{j=1}^{N_y} (M_{xy}(0) \cdot \sin(\omega_i t + \phi_j)) \cdot e^{\frac{-t}{\tau}}$$
(A.1)



**Abbildung A.4:** Darstellung des Freien Induktionsabfalls (eng. *free induction decay*, FID Wüstenberg 2007). Der FID beschreibt den Abfall des in einer Empfangsspule induzierten Kernresonanzsignals nach Abschalten des 90°-HF-Pulses.

Der Abfall des MR-Signals geht mit einer Wiederherstellung der ursprünglichen Längsmagnetisierung des Spinensembles einher. Dies wird als Längsrelaxation, Spin-Gitter-Relaxation oder T1-Relaxation bezeichnet und ist mit Hilfe einer Exponentialfunktion beschreibbar (Abbildung A.5(a)). Erst wenn die Ausgangslage der Spins wieder erreicht ist, kann eine erneute Anregung erfolgen.

$$M_z(t) = M_0 - M_0 e^{\frac{t}{T_1}}$$
(A.2)

Die Zeitkonstante T1 steht hierbei für den Zeitpunkt, an dem 63% der ursprünglichen Längsmagnetisierung wieder erreicht sind.

Nach dem Abschalten des HF-Pulses beginnen die Spins aufgrund von Inhomogenitäten in  $B_0$ und Wechselwirkungen zwischen ihnen wieder mit unterschiedlichen Lamorfrequenzen zu präzedieren. Dies führt zu einer Abnahme der Phasenkohärenz (Dephasierung bzw. Spindesynchronisation) und einem Verlust an Quermagnetisierung. Dieser Verlust wird als Querrelaxation, Spin-Spin-Relaxation oder *T*2-Relaxation bezeichnet und ist ebenfalls mithilfe einer Exponentialfunktion darstellbar (Abbildung A.5(b)).

$$M_{xy}(t) = M_0 e^{\frac{-t}{T_2}} \tag{A.3}$$

T2 ist eine Zeitkonstante, die den Zeitraum vom Abschalten des HF-Pulses bis zur Abnahme der Quermagnetisierung auf 37% beschreibt.

In der Praxis wird die Spin-Spin-Relaxation von technisch und durch das Untersuchungsobjekt bedingten  $B_0$ -Feldinhomogenitäten  $\Delta B_0$  überlagert. Dies hat eine schnellere Dephasierung der Spins v.a. an Gewebeübergängen (z.B. Luft-Gewebe-Wasser) zur Folge. Die Relaxationskonstante  $T2^*$  eignet sich daher besser zur Beschreibung des Verlustes an Quermagnetisierung. Sie ist deutlich kleiner als T2.

$$T2^* = \frac{2T2}{2 + \gamma \Delta B_0} \tag{A.4}$$

 $T2^*$  beschreibt die Zeit, nach der im Anschluss an einen einmaligen 90°-HF-Puls unter Berücksichtigung der Effekte zeitunabhängiger Feldinhomogenitäten im Hauptmagnetfeld die Quermagnetisierung auf 37% ihres Ausgangswertes gefallen ist (Abbildung A.5(c)). Sie entspricht der Zeitkonstanten  $\tau$  zur Beschreibung des freien Induktionsabfalls.

Bedingt durch die unterschiedliche thermische Beweglichkeit von Atomen und Molekülen in ver-

#### Anhang

schiedenen sie umgebenen Geweben sind alle Zeitkonstanten gewebespezifisch.



**Abbildung A.5:** Relaxation (Wüstenberg 2007): Die T1-Relaxation beschreibt die Wiederherstellung der Längsmagnetisierung, nachdem der HF-Puls abgestellt wurde. Die gewebespezifische Zeitkonstante T1 steht für den Zeitpunkt, an dem 63% der ursprünglichen Longitudinalmagnetisierung wieder erreicht sind (a). Im Anschluss an das Abschalten des HF-Pulses steht die T2-Relaxation für den Prozess der Dephasierung und damit Abnahme der Quermagnetisierung. T2 ist eine gewebespezifische Zeitkonstante, die den Zeitraum vom Abschalten des HF-Pulses bis zur Abnahme der Quermagnetisierung auf 37% beschreibt (b). Die T2\*-Relaxation berücksichtigt technisch und durch das Untersuchungsobjekt bedingte Inhomogenitäten im Hauptmagnetfeld  $B_0$ . Die reale Geschwindigkeit der Dephasierung der Spins übersteigt die der T2-Relaxation zugrunde liegende (c).

**Messsequenzen** Eine Messsequenz (MR-Pulssequenz) definiert die Abfolge der HF-Anregungs-Pulse, die Schaltung der Magnetfeldgradienten zur Ortskodierung und den Zeitpunkt der Signaldetektion (Datenakquisition, eng. *acquistion time*, TA). Durch die Wahl einer Messsequenz können unterschiedliche Relaxationsprozesse betont und damit verschiedene Bilder erzeugt werden (Wichtung des Bildes). Kurze Abstände zwischen den HF-Pulsen (kurze Wiederholungszeiten) betonen so T1-Relaxationsprozesse (T1-Wichtung). Gewebe mit einer kürzeren T1-Zeit nähern sich schneller dem Ausgangswert der Gesamtmagetisierung  $M_z$  als Gewebe mit einer längeren T1-Zeit. Nach einem erneuten HF-Puls stehen so mehr Wasserstoffatome zur Anregung zur Verfügung. Das Signal ist stärker.

In T1-gewichteten Bildern stellt sich Fett bei einer schnellen T1-Relaxation hell dar. Flüssigkeiten und Kortex sind aufgrund der langsamen T1-Relaxation in T1-gewichteten Bildern dunkel (Abbildung A.6(b), vgl. auch Abbildung A.6(a)). T1-Bilder werden v.a. zur Erzeugung anatomischer Bilder genutzt.

Lange Zeitintervalle zwischen dem Abschalten des HF-Pulses und der Messung des MR-Signals (lange Echozeiten) betonen T2-Relaxationsprozesse (T2-Wichtung). Das MR-Signal von einem Gewebe mit einer längeren T2-Zeit fällt langsamer ab als das MR-Signal von einem Gewebe mit einer kürzeren T2-Zeit. So ist zum Zeitpunkt der Datenakquisition ein stärkeres Signal messbar. In T2-gewichteten Bildern ist Fett wegen seiner langsamen T2-Relaxation hell. Ebenfalls markieren sich Flüssigkeiten und Kortex in T2-gewichteten Bildern hell (Abbildung A.6(b), vgl. auch Abbildung A.6(a)). T2-Bilder finden in der funktionellen Bildgebung Anwendung.

Bilder, die T1- und T2-Effekte kombiniert widerspiegeln, heißen protonendichtegewichtete Bilder (eng. *proton density images*, PD-Bilder). Zur Erstellung von diesen Bildern werden lange Wiederholungszeiten und kurze Echozeiten genutzt (Abbildung A.6(b)).

Zu den Basis-Messsequenzen zählen die Gradientenecho-(GRE-)Sequenzen. Hierbei handelt es sich um Schnellbildsequenzen, die auf dem Prinzip der Kleinwinkelanregung (s.o.) beruhen. In ihr werden zusätzliche MR-Signale durch ein Umpolen von Gradientenfeldern nach dem Beginn

# Image: transformed by transformed b

Anhang

**Abbildung A.6:** Gewebespezifität und Wichtung (Wüstenberg 2007): Darstellung der gewebespezifischen Relaxationsprozesse und der Relaxationskonstanten für Fett, weiße Substanz (eng. *white matter*, WM), graue Substanz (eng. *grey matter*, GM) und zerebrospinale Flüssigkeit (eng. *cerebrospinal fluid*, CSF) bei einem Hauptmagnetfeld mit der magnetischen Flussdichte  $B_0$ =1.5T (a). Die T1-Relaxation ist rot dargestellt, die T2-Relaxation blau und die T2\*-Relaxation türkis. In Abhängigkeit der gewählten Messsequenzparameter werden T1- oder T2-Relaxationsprozesse besonders betont. Kurze Wiederholungszeiten und kurze Echozeiten führen zu einer T1-Wichtung des Bildes (b oben); lange Wiederholungszeiten und lange Echozeiten führen zu einer T2-Wichtung (b Mitte). Beide Relaxationsprozesse werden in Protonendichte-gewichteten Bildern berücksichtigt (b unten). Hier kommen lange Wiederholungszeiten und kurze Echozeiten zur Anwendung.

der Spindephasierung generiert (Spin-Echo). Hierdurch kommt es zu einer Frequenzumkehr der Spins. Zunächst schneller präzedierende Spins werden langsamer und zunächst langsamer präzedierende Spins schneller bis die Rephasierung und damit das Signalmaximum des Echos nach der Echozeit TE erreicht sind. Bei GRE-Sequenzen, die nach der Echomessung einen Gradienten zur Minimierung verbliebener  $M_{xy}$  hinzuschalten (eng. *spoiler*), befindet sich nur  $M_z$  im thermodynamischen Gleichgewicht (stabiler Zustand, eng. *steady state*). Sie heißen daher *steady state incoherent*-(SSI-)Sequenzen. Am gebräuchlichsten ist die FLASH-Sequenz (schnelle Kleinwinkelanregung, eng. *fast low angle shot*).

Zur zusätzlichen Verbesserung des T1-Kontrastes kann im Rahmen der Turbo-FLASH-Sequenz (TFL) dem Anregungspuls ein 180°-Inversionspuls vor Beginn der Gesamtmessung vorgeschaltet werden. Die dreidimensioale Variante der TFL ist die MP-RAGE (magnetisierungsvorbereitetes schnell akquiriertes Gradientenecho, eng. *magnitization prepared rapid acquired gradient echo*, Abbildung A.7(a)). Die hierbei erzeugten Bilder können multiplanar rekonstruiert werden (Semmler et al. 2002).

Die Echoplanare Bildgebung (eng. *echo planar imaging*, EPI) ist eine GRE-Technik, in der durch einen schnell und stark oszillierenden Frequenzkodiergradienten nach einem 90°-HF-Impuls bis zu 128 phasenkodierte Echos erzeugt werden können (Abbildung A.7(b)). So ist ein Bild mit einer Auflösung von 256 x 128 Pixel nach einem einzigen Anregungspuls (Einzelschuss, eng. *single shot*) in 70 ms erstellbar (Weishaupt et al. 2006). Aufgrund des schnellen T2\*-Signalabfalls sind sehr starke und schnelle Gradienten nötig, um möglichst viele Echos zu messen. Der Kontrast ist aufgrund des fehlenden T1-Effektes bei der Einzelschussmessung sehr schlecht (Weishaupt et al. 2006). Die EPI-Technik wird in der funktionellen Magnetresonanztomographie angewandt. Damit kann eine räumliche Auflösung von 2 bis 4 mm als Kantenlängen eines Voxels bei einer zeitlichen Auflösung von 1 bis 4 s erreicht werden.

#### Anhang

**Bildrekonstruktion** Das zum Zeitpunkt TA detektierte MR-Signal entspricht der Fouriertransformierten der gesuchten Magnetisierung. Daher kann in der Fourier-Bildgebung ein mit Hilfe der Gradientenfelder erstelltes Hologramm mittels Fourier-Transformation in ein Tomogramm umgewandelt werden (Lauterbur 1973). Tomogramme sind zweidimensional rekonstruierte Schnittbilder. Der Grauwert eines jeden Bildpunktes (eng. *picture element*, Pixel) entspricht hier der Stärke des MR-Signals, das aus dem zugehörigen Voxel empfangen wurde. Starke Signale stellen sich hell dar (hyperintens), schwache Signale dunkel (hypointens).



**Abbildung A.7:** MP-RAGE- und EPI-Pulsschemata: Dargestellt sind die Strukturen und die Pulsschemata der MP-RAGE-Sequenz (Semmler et al. 2002, S.75, (a)) und einer funktionellen echoplanaren Sequenz (Semmler et al. 2002, S.79, (b)). In (a) bezeichnet HF die Hochfrequenzanregung durch den 180°-Inversions-Puls und den Puls im Rahmen der Kleinwinkelanregung  $\alpha$ , GS den Phasenkodiergradienten senkrecht zur Bildebene, GP den Phasenkodiergradienten in der Bildebene und GA den Frequenzkodiergradienten. AQ bezeichnet das aufgezeichnete (akquirierte) Resonanzsignal. Die Pfeile deuten die Wiederholung des Messvorgangs für den nächsten Phasenkodierschritt in der Bildebene an. In (b) steht GS für den Schichtselektionsgradienten, der während der Anregung geschaltet und anschließend zur Vermeidung von Dephasierungen umgekehrt wird, GP für den hier permanent geschalteten Frequenzkodiergradienten und GA für den oszillierenden Phasenkodiergradienten, der die multiplen Gradientenechos zur Akquirierung (AQ) erzeugt.

#### Die funktionelle Magnetresonanztomographie

Mit Hilfe der funktionellen Magnetresonanztomographie (fMRT) können lokale Veränderungen neuronaler Hirnaktivierungen erfasst werden. Metabolische und vaskuläre Antworten auf neuronale Stimulationen verändern die magnetischen Eigenschaften des Blutes. Diese Veränderung kann mittels Magnetresonanztomographie (MRT) detektiert werden.

Grundlage dieser Methodik ist das eisenhaltige Protoporphyrin (Häm) des Hämoglobin, dem roten Blutfarbstoff auf den Erythrozten. Bindet der Häm-Anteil Sauerstoff wird das Eisenion oxygeniert ( $HbO_2$ ). Mit einer Veränderung der Bindungsverhältnisse und der sterischen Anordung ändern sich die magnetischen Eigenschaften des Häms (Pauling und Coryell 1936). Die magnetischen Eigenschaften des oxygenierten Hämoglobins sind den magnetischen Eigenschaften des neuronalen Gewebes ähnlicher als die des desoxygenierten Hämoglobins (HbR). An Stellen mit einer höheren Konzentration von  $HbO_2$  sind die lokalen Magnetfeldinhomogenitäten geringer (lokaler Suszeptibilitätseffekt). Die Dephasierung der angeregten Spins ist verlangsamt; das zu messende MR-Signal ist um 4 bis 6% größer.

Diese Signaländerung wird durch den BOLD-Signalverlauf beschrieben und beruht auf lokalen vaskulären Effekten in zusätzlich aktivierten Hirnarealen (blutoxygenierungslevel-abhängige Effekte, eng. *blood oxygenation level dependent effects*, BOLD-Effekte, Abbildung A.8; siehe Thulborn et al. 1982; Ogawa und Lee 1990; Ogawa et al. 1990 a,b, 1992; Kwong et al. 1992; Bandettini et al. 1992, 1993, 1994).

Die Stimulation eines Kortexbereiches führt zur Aktivierung dort vorhandener Neuronenensembles. Die Neuronen depolarisieren unter einer Anregung ihres Zellstoffwechsels. Der neuronale Glukoseverbrauch steigt (eng. *cerebral metabolism rate of glucose*, CMRGlc). Dies ist ein energiereicher Prozess, der mit einem vermehrten regionalen Sauerstoffumsatz einhergeht (eng. *regional cerebral metabolism rate of oxygen*, *rCMRO*<sub>2</sub>; Santiago et al. 1984; Fox et al. 1986). Da der zusätzlich benötigte Sauerstoff aus den angrenzenden Blutgefäßen (Kapillaren) bezogen wird, steigt im nachgeschalteten venösen Kapillarschenkel zunächst die Konzentration von Desoxyhämoglobin. In der ersten Phase des BOLD-Signals zeigt sich so eine initiale Negativierung (eng. *initial dip*).

Bereits Roy und Sherrington (1890) berichten, dass die neuronale Aktivität eng mit Veränderungen im regionalen zerebralen Blutfluss (eng. *regional cerebral blood flow*, rCBF) und in der Blutoxygenierung verbunden ist (Hypothese der neurovaskulären Kopplung). Ein vermehrter Sauerstoffverbrauch geht mit einer Zunahme des regionalen zerebralen Blutflusses einher (Fox et al. 1986, 1988).

Nach einer Latenz von 1 bis 2 s ist die Zunahme des regionalen zerebralen Blutfluss (rCBF) messbar (Progression des BOLD-Signals). Die Konzentration des HbRs nimmt ab, bis das BOLD-Maximum nach 4 bis 6 s erreicht ist. Bei längerer Aktivierungsdauer zeigt sich ein Signalplateau. Die Zunahme des rCBF führt zu einem vermehrten Bluteinstrom in das aktive Gebiet. Dies geht mit einer neurotransmittergesteuerten Gefäßweitstellung (Vasodilation) und einer Zunahme des regionalen zerebralen Blutvolumens einher (eng. *regional cerebral blood volume*, rCBV; Grubb et al. 1974; Lee S-P et al. 2001). Der rCBF nimmt so wieder ab. Damit steigt die HbR-Konzentration und das BOLD-Signal fällt (Relaxation). Es folgt eine bis zu 30 s andauernde Negativierung (eng. *post-stimulus undershoot*) bis mit der Normalisierung aller Parameter das Ruheniveau des Signals wieder erreicht wird.

#### Anhang



**Abbildung A.8:** BOLD-Signal: Im Hauptbild ist das relative MR-Signal ( $\Delta S_{MR}$ ) in einer Stimulationsbedingung (BOLD-Signal, blaue Kurve mit Standardfehler) und einer Ruhebedingung (grüne Kurve mit Standardfehler) dargestellt (Wüstenberg 2007). Über den Kurven sind die Konzentrationsverhältnisse von desoxygeniertem Hämoglobin (*HbR*, im Kreisdiagramm blau) und oxygeniertem Hämoglobin (*HbO*<sub>2</sub>, im Kreisdiagramm rot) in Abhängigkeit vom regionalen zerebralen Blutfluss (eng. *regional cebral blood flow*, rCBF, Höhe des Kreisdiagramms) visualisiert. Während das relative MR-Signal in der Ruhebedingung konstant bleibt, zeigt es nach Erscheinen des Stimulus einen charakteristischen Verlauf in drei Phasen: Die Stimulation eines Kortexbereiches führt zur Aktivierung dort vorhandener Neuronenensembles und einem vermehrten regionalen Sauerstoffumsatz (eng. *regional cerebral metabolism rate of oxygen*, *rCMRO*<sub>2</sub>). Das BOLD-Signal zeigt eine initiale Negativierung. Der Anteil der Konzentration von HbR steigt (Phase I). Es folgt eine Signalprogression bis zum Maximum des BOLD-Signals nach vier bis sechs Sekunden im Zuge eines verstärkten rCBF (Phase II). Dieser geht mit einer Erhöhung der Konzentration von *HbO*<sub>2</sub> und einer Abnahme von HbR einher. Etwas verzögert nimmt das regionale zerebrale Blutvolumen (eng. regional cebral blood flow, rCBV) zu, rCBF fällt ab (Phase III). Das Signal erreicht nach einer Negativierung wieder das Ruheniveau. Rechts im Bild sind die Verläufe des rCBF (schwarze Kurve) sowie der Konzentrationen von HbR und *HbO*<sub>2</sub> abgetragen.

## Literaturverzeichnis

- Agam Y, Sekuler R (2007): Interactions between working memory and visual perception: An ER-P/EEG study. NeuroImage <u>36</u>, 933-942
- Amunts K, Kedo O, Kindler M, Pieperhoff P, Mohlberg H, Shah N J, Habel U, Schneider F, Zilles K (2005): Cytoarchitectonic mapping of the human amygdala, hippocampal region and entorhinal cortex: intersubject variability and probability maps. Anat Embryol (Berl) <u>210</u>, 343-352
- Alivisatos B, Petrides M (1997): Functional activation of the human brain during mental rotation. Neuropsychologia <u>35</u>, 111-118
- Ark W: Neuroimaging studies give new insight to mental rotation; in: Proceedings of the 35th Annual Hawaii International Conference on System Sciences; o. Hrsg.; o. Verl., Honolulu/Hawaii 2002, 1822-1828
- Armaly MF (1969): The Size and Location of the Normal Blind Spot. Arch Ophthalmol 81, 192-201
- Ashburner J, Friston K (1997): Multimodal image coregistration and partitioning a unified framework. NeuroImage <u>6</u>, 209-217
- Ashburner J, Friston K (1999): Nonlinear spatial normalization using basis functions. Hum Brain Mapp <u>7</u>, 254-266
- Baddeley A (2003): Working Memory: Looking back and looking forward. Nat Rev Neurosci <u>4</u>, 829-839
- Badre D, Wagner A (2007): Left ventrolateral prefrontal cortex and the cognitive control of memory. Neuropsychologia <u>45</u>, 2883-2901
- Bakin JS, Nakayama K, Gilbert CD (2000): Visual responses in monkey areas V1 and V2 to threedimensional surface configurations. J Neurosci <u>20</u>, 8188-8198
- Bandettini PA, Wong EC, Hinks RS, Tikofsky RS, Hyde JS (1992): Time course EPI of human brain function during task activation. Magn Reson Med <u>25</u>, 390-397
- Bandettini PA, Jesmanowicz A, Wong EC, Hyde JS (1993): Processing strategies for time-course data sets in functional mri of the human brain. Magn Reson Med <u>30</u>, 161-173
- Bandettini PA, Wong EC, Jesmanowicz A, Hinks RS, Hyde JS (1994): Spin-echo and gradient-echo EPI of human brain activation using bold contrast: A comparative study at 1.5 T. NMR Biomed <u>7</u>, 12-20

- Berman RA, Colby CL, Genovese CR, Voyvodic JT, Luna B, Thulborn KR, Sweeney JA (1999): Cortical networks subserving pursuit and saccadic eye movements in humans: An FMRI study. Hum Brain Mapp <u>8</u>, 209-225
- Bethell-Fox CE, Shepard RN (1988): Mental Rotation: Effects of Stimulus Complexity and Familiarity. J Exp Psychol Hum Percept Perform <u>14</u>, 12-23
- Blanke O, Spinelli L, Thut G, Michel CM, Perrig S, Landis T, Seeck M (2000): Location of the human frontal eye field as defined by electrical cortical stimulation: anatomical, functional and electrophysiological characteristics. Neuroreport <u>11</u>, 1907
- Bloch F (1946): Nuclear Induction. Phys Rev 70, 460
- Bonda E, Petrides M, Frey S, Evans A (1995): Neural correlates of mental transformations of the body-in-space. Proc Natl Acad Sci U S A <u>92</u>, 11180-11184
- Bradshaw JL (1968): Load and pupillary changes in continuous processing tasks. Br J Psychol <u>59</u>, 265-271
- Brefczynski JA, DeYoe EA (1999): A physiological correlate of the 'spotlight' of visual attention. Nat Neurosci <u>2</u>, 370-374
- Bremmer F, Schlack A, Shah NJ, Zafiris O, Kubischik M, Hoffmann K, Zilles GR, Fink GR (2001): Polymodal motion processing in posterior parietal and premotor cortex: a human fMRI study strongly implies equivalencies between humans and monkeys. Neuron <u>29</u>, 287-296
- Brodmann K: Vergleichende Lokalisationslehre der Grosshirnrinde: in ihren Prinzipien dargestellt auf Grund des Zellenbaues; Barth, Leipzig 1909
- Bülthoff HH, Edelman SY, Tarr MJ (1995): How are three-dimensional objects represented in the brain? Cerebral Cortex <u>5</u>, 247-260
- Caspers S, Geyer S, Schleicher A, Mohlberg H, Amunts K, Zilles K (2006): The human inferior parietal cortex: cytoarchitectonic parcellation and interindividual variability. Neuroimage <u>33</u>, 430-448
- Carpenter PA, Just MA, Keller TA, Eddy W, Thulborn K (1999): Graded Functional Activation in the Visuospatial System with the Amount of Task Demand. J Cogn Neurosci <u>11</u>, 9-24
- Carpenter RHS: Movements of the eyes; Pion Limited, London 1977
- Cattell RB (1963): Theory of fluid and crystallized intelligence: A critical experiment. J Educ Psych 54, 1-22
- Cheung OS, Hayward WG, Gauthier I (2009): Dissociating the effects of angular disparity and image similarity in mental rotation and object recognition. (Cognition, Im Druck)
- Choi H-J, Zilles K, Mohlberg H, Schleicher A, Fink G R, Armstrong E, Amunts K (2006): Cytoarchitectonic identification and probabilistic mapping of two distinct areas within the anterior ventral bank of the human intraparietal sulcus. J Comp Neurol <u>495</u>, 53-69

- Cohen JD, Perlstein WM, Braver TS, Nystrom LE, Noll DC, Jonides J, Smith E (1997): Temporal dynamics of brain activation during a working memory task. Nature <u>386</u>, 604-608
- Cohen JY, Heitz RP, Woodman GF, Schall JD (2009): Neural basis of the set-size effect in frontal eye field: timing of attention during visual search.. J Neurophysiol <u>101</u>, 1699-1704
- Cohen MS (1997): Parametric Analysis of fMRI Data Using Linear Systems Methods. NeuroImage <u>6</u>, 93-103
- Cohen MS, Kosslyn SM, Breiter HC, DiGirolamo GJ, Thompson WL, Anderson AK, Bookheimer SY, Rosen BR, Belliveau JW (1996): Changes in cortical activity during mental rotation A mapping study using functional MRI. Brain <u>119</u>, 89-100
- Cooper LA (1975): Mental Rotation of random two-dimensional shapes. Cogn Psych 7, 20-43
- Cooper LA, Shepard RN (1973 a): The time required to prepare for the rotated stimulus. Mem Cognit <u>1</u>, 246-250
- Cooper LA, Shepard RN: Chronometric studies of the rotation of mental images; in: Attention and performance; hrsg. v. Chase WG; Erlbaum, Hillsdale, 1973 b, 75-176
- Corballis MC (1988): Recognition of disoriented shapes. Psych Rev 95, 115-123
- Corballis MC, McMaster H (1996): The roles of stimulus-response compatibility and mental rotation in mirror-image and left-right decisions. Can J Exp Psych <u>50</u>, 397-401
- Corbetta M, Shulman GL (1998): Human cortical mechanisms of visual attention during orienting and search. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci <u>353</u>, 1353-1362
- Corbetta M, Shulman GL (2002): Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. Nat Rev Neurosci <u>3</u>, 201-215
- Corbetta M, Kincade JM, Shulman GL (2002): Neural systems for visual orienting and their relationships to spatial working memory. J Cogn Neurosci <u>14</u>, 508-523
- Damadian R (1971): Tumor Detection by Nuclear Magnetic Resonance. Science 171, 1151-1153
- Delabarre EB (1898): A method of recording eye-movements. Am J Psychol 9, 572-574
- de Lange F, Hagoort P, Toni I (2005): Neural Topography and Content of Movement Representations. J Cogn Neurosci <u>17</u>, 97-112
- Dodge R, Cline TS (1901): The angle velocity of eye movements. Psychol Rev 8, 145-157
- Dror IE, Ivey C, Rogus C (1997): Visual mental rotation of possible and impossible objects. Psychon Bull Rev <u>4</u>, 242-247
- Dünser A, Steinbügl K, Kaufmann H, Glück J: Virtual and augmented reality as spatial ability training tools; in: Proceedings of the 7th ACM SIGCHI New Zealand chapter's international conference on Computer-human interaction: design centered HCI; o.Hrsg.; ACM Press, Christchurch/New Zealand 2006, 125-132

- Ecker C, Brammer M, David AS, Williams SC (2006): Time-resolved fMRI of mental rotation revisited-dissociating visual perception from mental rotation in female subjects. Neuroimage <u>32</u>, 432-444
- Ecker C, Brammer M, Williams SC (2008): Combining path analysis with time-resolved functional magnetic resonance imaging: the neurocognitive network underlying mental rotation. J Cogn Neurosci <u>20</u>, 1003-1020
- Edwards DC, Goolkasian PA (1974): Peripheral vision location and kinds of complex processing. J Exp Psychol <u>102</u>, 244-249
- Eickhoff SB, Stephan KE, Mohlberg H, Grefkes C, Fink GR, Amunts K, Zilles K (2005): A new SPM toolbox for combining probabilistic cytoarchitectonic maps and functional imaging data. Neuroimage <u>25</u>, 1325-1335
- Eickhoff SB, Amunts K, Mohlberg H, Zilles K (2006 a): The human parietal operculum. II. Stereotaxic maps and correlation with functional imaging results. Cereb Cortex <u>16</u>, 268-279
- Eickhoff SB, Schleicher A, Zilles K, Amunts K (2006 b): The human parietal operculum. I. Cytoarchitectonic mapping of subdivisions. Cereb Cortex <u>16</u>, 254-267
- Eickhoff SB, Paus T, Caspers S, Grosbras M-H, Evans A, Zilles K, Amunts K (2007): Assignment of functional activations to probabilistic cytoarchitectonic areas revisited. Neuroimage <u>36</u>, 511-521
- Ellis SR, Smith JD: Patterns of Statistical Dependency in Visual Scanning; in: Eye Movements and Human Information Processing; hrsg. v. Groner R, McConkie G, Menz C; Elsevier Science Publishers B.V.; North-Holland 1985, 221-238
- Eriksen CW, Murphy TD (1987): Movement of attentional focus across the visual field: a critical look at the evidence. Percept Psychophys <u>42</u>, 299-305
- Evans AC, Collins DL, Mills SR, Brown ED, Kelly RL, Peters TM (1993): 3D statistical neuroanatomical models from 305 MRI volumes. Proc IEEE-Nuclear Sci Symposium Med Imaging Conf <u>3</u>, 1813-1817
- Faro SH, Mohamed FB (Hrsg.): Functional MRI Basic Principles and Clinical Applications. Springer, New York 2006
- Findlay JM, Walker R (1999): A model of saccade generation based on parallel processing and competitive inhibition. Behav Brain Sci <u>22</u>, 661-674
- Fletcher PC, Frith CD, Baker SC, Shallice T, Frackowiak RS, Dolan RJ (1995): The mind's eye– precuneus activation in memory-related imagery. Neuroimage <u>2</u>, 195-200
- Foulsham T, Underwood G (2008): What can saliency models predict about eye movements? Spatial and sequential aspects of fixations during encoding and recognition. J Vis <u>8</u>, 611-617
- Fox PT, Mintun MA, Raichle ME, Miezin FM, Allman JM, Van DC (1986): Mapping human visual cortex with positron emission tomography. Nature <u>323</u>, 806-809

- Fox PT, Raichle ME, Mintun MA, Dence C (1988): Nonoxidative glucose consumption during focal physiologic neural activity. Science <u>241</u>, 462-464
- Friston KJ, Ashburner J, Frith CD, Poline J-B, Heather JD, Frackowiak RSJ (1995): Spatial registration and normalization of images. Hum Brain Mapp <u>3</u>, 165-189
- Friston KJ, Fletcher P, Josephs O, Holmes A, Rugg MD, Turner R (1998): Event-Related fMRI: Characterizing Differential Responses. Neuroimage <u>7</u>, 30-40
- Friston KJ, Zarahn E, Josephs O, Henson RNA, Dale AM (1999): Stochastic Designs in Event-Related fMRI. Neuroimage <u>10</u>, 607-619
- Frith CD, Friston KJ, Liddle PF, Frackowiak RSJ (1991): Willed action and the prefrontal cortex in man. BiolSci <u>244</u>, 241-246
- Gao J-H, Miller I, Lai S, Xiong J, Fox PT (1996): Quantitative assessment of blood inflow effects in functional MRI signals. Magn Reson Med <u>36</u>, 314-319
- Gauthier I, Hayward WG, Tarr MJ, Anderson AW, Skudlarski P, Gore JC (2002): BOLD Activity during Mental Rotation and Viewpoint-Dependent Object Recognition. Neuron <u>34</u>, 161-171
- Gaymard B, Ploner B, Rivaud-Péchoux S, Pierrot-Deseilligny C (1999): The frontal eye field is involved in spatial short-term memory but not in reflexive saccade inhibition. Exp Brain Res <u>129</u>, 288-301
- Geng JJ, Mangun GR (2009): Anterior intraparietal sulcus is sensitive to bottom-up attention driven by stimulus salience. J Cogn Neurosci <u>21</u>, 1584-1601
- Genovese CR, Lazar NA, Nichols T (2002): Thresholding of Statistical Maps in Functional Neuroimaging Using the False Discovery Rate. Neuroimage <u>15</u>, 870-878
- Georgopoulos AP, Lurito JT, Petrides M, Schwartz AB, Massey JT (1989): Mental rotation of the neuronal population vector. Science <u>243</u>, 234-236
- Georgopoulos AP, Taira M, Lukashin A (1993): Cognitive neurophysiology of the motor cortex. Science <u>260</u>, 47-52
- Geyer S, Ledberg A, Schleicher A, Kinomura S, Schormann T, Bürgel U, Klingberg T, Larsson J, Zilles K, Roland PE (1996): Two different areas within the primary motor cortex of man. Nature <u>382</u>, 805-807
- Geyer S, Schleicher A, Zilles K (1999): Areas 3a, 3b, and 1 of human primary somatosensory cortex. Neuroimage <u>10</u>, 63-83
- Geyer S, Schormann T, Mohlberg H, Zilles K (2000): Areas 3a, 3b, and 1 of human primary somatosensory cortex. Part 2. Spatial normalization to standard anatomical space. Neuroimage <u>11</u>, 684-696
- Ghaem O, Mellet E, Crivello F, Tzourio N, Mazoyer B, Berthoz A, Denis M (1997): Mental navigation along memorized routes activates the hippocampus, precuneus, and insula. Neuroreport <u>8</u>, 739-744

- Gitelman DR, Nobre AC, Parrish TB, LeBar KS, Kim YH, Meyer JR, Mesulam M (1999): A largescale distributed network for covert spatial attention: further anatomical delineation based on stringent behavioural and cognitive controls. Brain <u>122</u>, 1093-1106
- Glück J, Kaufmann H, Dünser A, Steinbügl K (2005): Geometrie und Raumvorstellung Psychologische Perspektiven. Informationsblätter der Geometrie IBDG <u>24</u>, 1-13
- Goldstein EB: Sensation and Perception. 6. Auflage; Wadsworth, Pacific Grove, CA 2002
- Goodale MA, Milner AD (1992): Separate visual pathways for perception and action. Trends in Neurosci <u>15</u>, 20-25
- Goodale MA, Westwood DA (2004): An evolving view of duplex vision: separate but interacting cortical pathways for perception and action. Curr Opin Neurobiol <u>14</u>, 203-211
- Grant ER, Spivey MJ (2003): Eye movements and problem solving. Guiding attention guides thought. Psychol Sci <u>14</u>, 462-466
- Grefkes C, Geyer S, Schormann T, Roland P, Zilles K (2001): Human somatosensory area 2: observer-independent cytoarchitectonic mapping, interindividual variability, and population map. Neuroimage <u>14</u>, 617-631
- Grosbras M-H, Lobel E, Van de Moortele PF, LeBihan D, Berthoz A (1999): An Anatomical Landmark for the Supplementary Eye Fields in Human Revealed with Functional Magnetic Resonance Imaging. Cereb Cortex <u>9</u>, 705-711
- Grubb RL, Raichle JR, Marcus E, Eichling JO, Ter-Pogossion MM (1974): The Effects of Changes in PaCO2 Cerebral Blood Volume, Blood Flow, and Vascular Mean Transit Time. Stroke <u>5</u>, 630-639
- Hamm JP, Johnson BW, Corballis MC (2004): One good turn deserves another: an event-related brain potential study of rotated mirror-normal letter discriminations. Neuropsychologia <u>42</u>, 810-820
- Harris IM, Egan GF, Sonkkila C, Touchon-Danguy HJ, Paxinos G, Watson JDG (2000): Selective right parietal lobe activation during mental rotation: A parametric PET study. Brain <u>123</u>, 65-73
- Hayhoe M, Ballard D (2005): Eye movements in natural behavior. Trends Cogn Sci 9, 188-194
- Heil M, Rolke B (2002): Toward a chronopsychophysiology of mental rotation. Psychophysiology <u>39</u>, 414-422
- Henderson JM (2003): Human gaze control during real-world scene perception. Trends Cogn Sci <u>7</u>, 498-504
- Henson RNA, Buechel C, Josephs O, Friston KJ (1999): The slice-timing problem in event-related fmri. Neuroimage <u>9</u>, 125
- Hopfinger JB, Buonocore MH, Mangun GR (2000): The neural mechanisms of top-down attentional control. Nat Neurosci <u>3</u>, 284-291
- Horn JF, Cattell RB (1966): Refinement and test of the theory of fluid and crystallized general intelligence. J Educ Psych <u>57</u>, 253-270

- Hyun JS, Luck SJ (2007): Visual working memory as the substrate for mental rotation. Psychon Bull & Rev <u>14</u>, 154-158
- Irwin DE, Brockmole JR (2000): Mental rotation is suppressed during saccadic eye movements. Psychon Bull & Rev <u>7</u>, 654-661
- Jaencke L, Jordan K: Functional neuroanatomy of Mental Rotation performance; in: Spatial Processing in Navigation, Imagery and Perception; hrsg. v. Mast F, Jaencke L; Springer Verlag, Berlin/Heidelberg 2007, 183-207
- Johnson AM (1990): Speed of mental rotation as a function of problem solving strategies. Percept Mot Skills <u>71</u>, 803-806
- Johnson W, Bouchard Jr. TJ (2005): The structure of human intelligence: It is verbal, perceptual, and image rotation (VPR), not fluid and crystallized. Intelligence <u>33</u>, 393-416
- Joos M, Rötting M, Velichovsky BM: Die Bewegungen des menschlichen Auges: Fakten, Methoden, innovative Anwendungen; in: Psycholinguistik - ein internationales Handbuch; hrsg. v. Rickheit G, Herrmann T, Deutsch W; de Gruyter, Berlin/New York 2003, 142-168
- Jordan K, Heinze HJ, Lutz K, Kanowski M, Jäncke L (2001): Cortical activations during the mental rotation of different visual objects. Neuroimage <u>13</u>, 143-152
- Jordan K, Wüstenberg, T, Heinze HJ, Peters M, Jäncke L (2002): Women and men exhibit different cortical activation patterns during mental rotation tasks. Neuropsychologia <u>40</u>, 2397-2408
- Just MA, Carpenter PA (1976): Eye fixations and cognitive processes. Cogn Psych 8, 441-480
- Kahneman D: Attention and Effort. Prentice-Hall, Englewood Cliffs/NJ 1973
- Kahneman D, Beatty J, Pollack I (1967): Perceptual Deficit during a Mental Task. Science <u>157</u>, 218-219
- Karádi K, Kállai J, Kovács B (2001): Cognitive subprocesses of mental rotation: Why is a good rotator better than a poor one? Percept Mot Skills <u>93</u>, 333-337
- Karnath HO, Brötz D, Götz D (2001): Klinik, Ursache und Therapie der Pusher-Symptomatik. Nervenarzt <u>72</u>, 86-92
- Karsh R, Breitenbach FW: Looking at looking: The amorphous fixation measure; in: Eye movements and psychological functions: International views; hrsg. v. Groner R, Menz C, Fisher DF, Monty RA; Lawrence Erlbaum Associates, Hillsdale, NJ 1983, 53-64
- Kastner S, Ungerleider LG (2000): Mechanisms of visual attention in the human cortex. Annu Rev Neurosci <u>23</u>, 315-341
- Kastner S, Schneider KA, Wunderlich K (2006): Beyond a relay nucleus: neuroimaging views on the human LGN. Prog Brain Res <u>155</u>, 125-143
- Keehner M, Guerin SA, Miller MB, Turk DJ, Hegarty M (2006): Modulation of neural activity by angle of rotation during imagined spatial transformations. Neuroimage <u>33</u>, 391-398

- Khooshabeh P, Hegarty M: How visual information affects a spatial task; in: Proceedings of Cognitive Science Society; o. Hrsg.; Cognitive Science Society, Washington DC 2008, 2041-2046
- Kincade MJ, Abrams RA, Astafiev SV, Shulman GL, Corbetta M (2005): An event-related functional magnetic resonance imaging study of voluntary and stimulus-driven orienting of attention. J Neurosci <u>25</u>, 4593-4604
- Knoblich G, Ohlsson S, Raney GE (2001): An eye movement study of insight problem solving. Memory Cog <u>29</u>, 1000-1009
- Koene AR, Zhaoping l (2007): Feature-specific interactions in salience from combined feature contrasts: evidence for a bottom-up saliency map in V1. J Vis <u>7</u>, 611-614
- Kolb B, Whishaw IQ: Fundamentals of Human Neuropsychology. WH Freeman and Company, New York 1990
- Koshino H, Carpenter PA, Keller TA, Just MA (2005): Interactions between the dorsal and the ventral pathways in mental rotation: an fMRI study. Cogn Affect Behav Neurosci <u>5</u>, 54-66
- Kosslyn SM, Digirolamo GJ, Thompson WL, Alpert NM (1998): Mental rotation of objects versus hands: Neural mechanisms revealed by positron emission tomography. Psychophysiology <u>35</u>, 151-161
- Kourtzi Z, Kanwisher N (2000): Activation in Human MT/MST by Static Images with Implied Motion. J Cogn Neurosci <u>12</u>, 48-55
- Kung E, Hamm JP (2010): A model of rotated mirror/normal letter discriminations. Mem Cog <u>38</u>, 206-210
- Kwong KK, Belliveau JW, Chesler DA, Goldberg IE, Weisskoff RM, Poncelet BP, Kennedy DN, Hoppel BE, Cohen MS, Turner R (1992): Dynamic magnetic resonance imaging of human brain activity during primary sensory stimulation. Proc Natl Acad Sci U S A <u>89</u>, 5675-5679
- Lamm C, Windischberger C, Moser E, Bauera H (2007): The functional role of dorso-lateral premotor cortex during mental rotation An event-related fMRI study separating cognitive processing steps using a novel task paradigm. Neuroimage <u>36</u>, 1374-1386
- Lamme VA, Roelfsema PR (2000): The distinct modes of vision offered by feedforward and recurrent processing. Trends Neurosci <u>23</u>, 571-579
- Lauterbur PC (1973): Image Formation by Induced Local Interactions: Examples Employing Nuclear Magnetic Resonance. Nature <u>242</u>, 190-191
- Lee S-P, Duong TQ, Yang G, Iadecola C, Kim S-G (2001): Relative changes of cerebral arterial and venous blood volumes during increased cerebral blood flow: Implications for BOLD fMRI. Magn Reson Med <u>45</u>, 791-800
- Lee TS, Yang CF, Romero RD, Mumford D (2002): Neural activity in early visual cortex reflects behavioral experience and higher-order perceptual saliency. Nat Neurosci <u>5</u>, 589-597

- Lehmann C, Vannini P, Wahlund L-O, Almkvist O, Dierks T (2006): Increased sensitivity in mapping task demand in visuospatial processing using reaction-time-dependent hemodynamic response predictors in rapid event-related fMRI. Neuroimage <u>31</u>, 505-512
- Linn MC, Petersen AC (1985): Emergence and characterization of sex differences in spatial ability: a meta-analysis. Child Dev <u>56</u>, 1479-1498
- Lobel E, Kahane P, Leonards U, Grosbras M-H, Lehéricy S, Le Bihan D, Berthoz A (2001): Localization of human frontal eye fields: anatomical and functional findings of functional magnetic resonance imaging and intracerebral electrical stimulation. J Neurosurg <u>95</u>, 804-815
- Lohman DF, Kyllonen PC: Individual differences in solution strategy on spatial tasks; in: Individual differences in cognition; hrsg. v. Dillon DF, Schmeck RR; Academic Press, Orlando FL 1983, 105-135
- Luo G, Vargas-Martin F, Peli E (2008): The role of peripheral vision in saccade planning: learning from people with tunnel vision. J Vis <u>8</u>, 2511-2518
- Luppino G, Murata A, Govoni P, Matelli M (1999): Largely segregated parietofrontal connections linking rostral intraparietal cortex (areas AIP and VIP) and the ventral premotor cortex (areas F5 and F4). Exp Brain Res <u>128</u>, 181-187
- Macauly FR: The Smoothing of Time Series; National Bureau of Economic Research, New York 1931
- Mackworth NH (1965): Visual noise causes tunnel vision. Psychon Sci 3, 367-368
- Makin TR, Holmes NP, Zohary E (2007): Is That Near My Hand? Multisensory Representation of Peripersonal Space in Human Intraparietal Sulcus. J Neurosci <u>27</u>, 731-740
- Malikovic A, Amunts K, Schleicher A, Mohlberg H, Eickhoff SB, Wilms M, Palomero-Gallagher N, Armstrong E, Zilles K (2007): Cytoarchitectonic analysis of the human extrastriate cortex in the region of V5/MT+: a probabilistic, stereotaxic map of area hOc5. Cereb Cortex <u>17</u>, 562-574
- Mansfield P (1977): Multi-planar image formation using NMR spin echoes. J Phys C Solid State Phys <u>10</u>, L55-L58
- Mansfield P, Grannell P (1973): NMR 'diffraction' in solids? J Phys C Solid State Phys 6, L422-L426
- Mansfield P, Maudsley AA (1976): Planar spin imaging by NMR. J Phys C Solid State Phys <u>9</u>, L409-L412
- Martínez A, Anllo-Vento L, Sereno MI, Frank LR, Buxton RB, Dubowitz DJ, Wong EC, Hinrichs H, Heinze HJ, Hillyard SA (1999): Involvement of striate and extrastriate visual cortical areas in spatial attention. Nat Neurosci <u>2</u>, 364-369
- Masters M, Sanders B (1993): Is the gender difference in mental rotation disappearing? Behav Genet <u>23</u>, 337-341
- May JG, Kennedy RS, Williams MC, Dunlap WP, Brannon JR (1990): Eye movement indices of mental workload. Acta Psychol Amst <u>75</u>, 75-89

- McCarthy G, Blamire AM, Puce A, Nobre AC, Bloch G, Hyder F, Goldman-Rakic P, Shulman RG (1994): Functional magnetic resonance imaging of human prefrontal cortex activation during a spatial working memory task. Proc Natl Acad Sci U S A <u>91</u>, 8690-8694
- McCarthy G, Puce A, Constable RT, Krystal JH, Gore JC, Goldman-Rakic P (1996): Activation of human prefrontal cortex during spatial and nonspatial working memory tasks measured by functional MRI. Cereb Cortex <u>6</u>, 600-611
- McGee MG (1979): Human Spatial Abilities: Psychometric Studies and Environmental, Genetic, Hormonal, and Neurological Influences. Psychol Bull <u>86</u>, 889-918
- Mecklinger A, Gruenewald C, Besson M, Magnié M-N, Von Cramon DY (2002): Separable neuronal circuitries for manipulable and non-manipulable objects in working memory. Cereb Cortex <u>12</u>, 1115-1123
- Medendorp WP, Goltz HC, Vilis T, Crawford JD (2003): Gaze-centered updating of visual space in human parietal cortex. J Neurosci <u>23</u>, 6209-6214
- Mesulam MM (1981): A cortical network for directed attention and unilateral neglect. Ann Neurol <u>10</u>, 309-325
- Mesulam MM, Mufson EJ (1982): Insula of the old world monkey. III: Efferent cortical output and comments on function. J Comp Neurol <u>212</u>, 38-52
- Michelon P, Vettel JM, Zacks JM (2006): Lateral Somatotopic Organization During Imagined and Prepared Movements. J Neurophysiol <u>95</u>, 811-822
- Middleton FA, Strick PL (2000): Basal ganglia and cerebellar loops: motor and cognitive circuits. Brain Res Brain Res Rev <u>31</u>, 236-250
- Milivojevic B, Hamm JP, Corballis MC (2009): Functional neuroanatomy of mental rotation. J Cog Neurosci <u>21</u>, 945-959
- Mishkin M, Ungerleider LG, Macko KA (1983): Object vision and spatial vision: Two cortical pathways. Trends Neurosci <u>6</u>, 414-417
- Morgan HM, Jackson MC, Klein C, Mohr H, Shapiro KL, Linden DEJ (2010): Neural Signatures of Stimulus Features in Visual Working Memory - A Spatiotemporal Approach. Cereb Cortex <u>20</u>, 187-197
- Morosan P, Rademacher J, Schleicher A, Amunts K, Schormann T, Zilles K (2001): Human primary auditory cortex: cytoarchitectonic subdivisions and mapping into a spatial reference system. Neuroimage <u>13</u>, 684-701
- Mourao-Miranda J, Ecker C, Sato JR, Brammer M (2009): Dynamic changes in the mental rotation network revealed by pattern recognition analysis of fMRI data. J Cogn Neurosci <u>21</u>, 890-904

Murata A (2004): Foveal Task Complexity and Visual Funneling. Hum Factors 46, 135-141

- Müri RM, Vermersch AI, Rivaud S, Gaymard B, Pierror-Deseilligny C (1996): Effects of singlepulse transcranial magnetic stimulation over the prefrontal and posterior parietal cortices during memory-guided saccades in humans. J Neurophysiol <u>76</u>, 2102-2106
- Noesselt T, Hillyard SA, Woldorff MG, Schoenfeld A, Hagner T, Jäncke L, Tempelmann C, Hinrichs H, Heinze H-J (2002): Delayed striate cortical activation during spatial attention. Neuron <u>35</u>, 575-587
- Ogawa S, Lee TM (1990): Magnetic resonance imaging of blood vessels at high fields: in vivo and in vitro measurements and image simulation. Magn Reson Med <u>16</u>, 9-18
- Ogawa S, Lee TM, Kay AR, Tank DW (1990 a): Brain Magnetic Resonance Imaging with Contrast Dependent on Blood Oxygenation. Proc Natl Acad Scis <u>87</u>, 9868-9872
- Ogawa S, Lee TM, Nayak AS, Glynn P (1990 b): Oxygenation-sensitive contrast in magnetic resonance image of rodent brain at high magnetic fields. Magn Reson Med <u>14</u>, 68-78
- Ogawa S, Tank D, Menon R, Ellermann J, Kim S, Merkle H, Ugurbil, K (1992): Intrinsic Signal Changes Accompanying Sensory Stimulation: Functional Brain Mapping with Magnetic Resonance Imaging. Proc Natl Acad Scis <u>89</u>, 5951-5955
- Parkhurst D, Law K, Niebur E (2002): Modeling the role of salience in the allocation of overt visual attention. Vis Res <u>42</u>, 107-123
- Parsons LM (2003): Superior parietal cortices and varieties of mental rotation. Trends in Cogn Scis 7, 515-517
- Parsons LM, Fox P, Downs J, Glass T, Hirsch T, Martin C, Jerabek P, Lancaster J (1995): Use of implicit motor imagery for visual shape discrimination as revealed by PET. Nature <u>375</u>, 54-58
- Pauling L, Coryell CD (1936): The Magnetic Properties and Structure of Hemoglobin, Oxyhemoglobin and Carbonmonoxyhemoglobin. Proc Natl Acad Sci U S A <u>22</u>, 210-216
- Paus T (1996): Location and function of the human frontal eye-field: A selective review. Neuropsychologia <u>34</u>, 475-483
- Peelen MV, Heslenfeld DJ, Theeuwes J (2004): Endogenous and exogenous attention shifts are mediated by the same large-scale neural network. Neuroimage <u>22</u>, 822-830
- Pessoa L, Kastner S, Ungerleider LG (2003): Neuroimaging Studies of Attention: From Modulation of Sensory Processing to Top-Down Control. J Neurosci <u>23</u>, 3990-3998
- Peters M (2005): Sex differences and the factor of time in solving Vandenberg and Kuse mental rotation problems. Brain Cogn <u>57</u>, 176-184
- Petit L, Haxby JV (1999): Functional Anatomy of Pursuit Eye Movements in Humans as Revealed by fMRI. J Neurophysiol <u>82</u>, 463-471
- Petrides M, Alivisatos B, Meyer E, Evans AC (1993): Functional activation of the human frontal cortex during the performance of verbal working memory tasks. Proc Natl Acad Sci U S A <u>90</u>, 878-882

- Pierrot-Deseilligny C, Müri RM, Ploner CJ, Gaymard B, Demeret S, Rivaud-Pechoux S (2003): Decisional role of the dorsolateral prefrontal cortex in ocular motor behaviour. Brain <u>126</u>, 1460-1473
- Pierrot-Deseilligny C, Milea D, Muri RM (2004): Eye movement control by the cerebral cortex. Curr Opin Neurol <u>17</u>, 17-25
- Plainis S, Murray IJ, Chauhan K (2001): Raised visual detection thresholds depend on the level of complexity of cognitive foveal loading. Perception <u>30</u>, 1203-1212
- Podzebenko K, Egan GF, Watson JDG (2002): Widespread dorsal stream activation during a parametric mental rotation task, revealed with functional magnetic resonance imaging. Neuroimage <u>15</u>, 547-558
- Pomplun M, Rieser H, Ritter H, Velichovky B: Augenbewegungen als kognitionswissenschaftlicher Forschungsgegenstand; in: Strukturen und Prozesse intelligenter Systeme; hrsg. v. Kluwe RH; Deutscher Universitäts-Verlag, Wiesbaden 1998, 65-106
- Pomplun M, Reingold EM, Shen J (2001): Investigating the visual span in comparative search: the effects of task difficulty and divided attention. Cognition <u>81</u>, B57-B67
- Postle BR, Idizikowski C, Sala SD, Logie RH, Baddeley AD (2006): The selective disruption of spatial working memory by eye movements. Q J Exp Psychol (Colchester) <u>59</u>, 100-120
- Prime DJ, Jolicoeur P (2010): Mental rotation requires visual short-term memory: Evidence from human electric cortical activity. J Cogn Neurosci <u>22</u>, 2437-2446
- Purcell EM, Torrey HC, Pound RV (1946): Resonance Absorption by Nuclear Magnetic Moments in a Solid. Physical Rev <u>69</u>, 37-38
- Pylyshyn ZW (1973): What the mind's eye tells the mind's brain: A critique of mental imagery. Psychol Bull <u>80</u>, 1-24
- Pylyshyn ZW (1979): The rate of mental rotation of images: a test of a holistic analogue hypothesis. Mem Cogn <u>7</u>, 19-28
- Pylyshyn ZW (2003): Return of the mental image: are there really pictures in the brain? Trends Cogn Sci <u>7</u>, 113-118
- Radach R, Kennedy A (2004): Theoretical perspectives on eye movements in reading: Past controversies, current issues, and an agenda for future research. Eur J Cogn Psychol <u>16</u>, 3-26
- Rantanen EM, Goldberg JH (1999): The effect of mental workload on the visual field size and shape. Ergonomics <u>42</u>, 816-834
- Rayner K (1978): Eye movements in reading and information processing. Psychol Bull 85, 618-660
- Rayner K: Visual selection in reading, picture perception and visual search; in: Attention and performance X; hrsg. v. Bouma H, Bouwhuis DG; Lawrence Erlbaum, Hillsdale NJ 1984, 67-96
- Rayner K (1998): Eye movements in reading and information processing: 20 years of research. Psychol Bull <u>124</u>, 372-422

- Reingold EM, Charness N, Pomplun M, Stampe DM (2001): Visual span in expert chess players: Evidence from eye movements. Psychol Sci <u>12</u>, 48-55
- Remington RW (1980): Attention and saccadic eye movements. J Exp Psychol Hum Percept Perform <u>6</u>, 726-744
- Richter W, Ugurbil K, Georgopoulos A, Kim S-G (1997): Time-resolved fMRI of mental rotation. Neuroreport <u>8</u>, 3697-3702
- Richter W, Somorjai R, Summers R, Jarmasz M, Menon RS, Gati JS, Georgopoulos A, Tegeler C, Ugurbil K, Kim S-G (2000): Motor Area Activity During Mental Rotation Studied by Time-Resolved Single-Trial fMRI. J Cogn Neurosci <u>12</u>, 310-320
- Rizzolatti G, Fadiga L, Fogassi L, Gellese L (1997): NEUROSCIENCE: Enhanced: The Space Around Us. Science <u>277</u>, 190-191
- Rizzolatti G, Luppino G, Matelli M (1998): The organization of the cortical motor system: new concepts. Electroencephalogr Clin Neurophysiol <u>106</u>, 283-296
- Rolfs M (2009): Microsaccades: small steps on a long way. Vision Res 49, 2415-2441
- Rosenzweig MR, Breedlove SM, Leiman AL: Biological Psychology. 3. Auflage; Sinauer Associates, Sunderland, MA 2002
- Roy CS, Sherrington CS (1890): On the Regulation of the Blood-supply of the Brain. J Physiol <u>11</u>, 85-158
- Ruchkin D.S, Johnson J, Canoune H, Ritter W (1991): Event-related potentials during arithmetic and mental rotation. Electroencephalogr Clin Neurophysiol <u>79</u>,
- Ruff CC, Blankenburg F, Bjoertomt O, Bestmann S, Weiskopf, N, Driver J (2009): Hemispheric differences in frontal and parietal influences on human occipital cortex: Direct confirmation with concurrent TMS-fMRI. J Cogn Neurosci <u>79</u>, 473-487
- Sakata H, Taira M (1994): Parietal control of hand action. Curr Opin Neurobiol 4, 847-856
- Salmon E, der Linden MV, Collette F, Delfiore G, Maquet P, Degueldre C, Luxen A, Franck G (1996): Regional brain activity during working memory tasks. Brain <u>119</u>, 1617-1625
- Santiago TV, Guerra E, Neubauer JA, Edelman NH (1984): Correlation between ventilation and brain blood flow during sleep. J Clin Invest <u>73</u>, 497-506
- Schall JD (2002): The neural selection and control of saccades by the frontal eye field. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci <u>357</u>, 1073-1082
- Schall JD, Hanes DP (1993): Neural basis of saccade target selection in frontal eye field during visual search. Nature <u>366</u>, 467-469
- Schendan HE, Stern HE (2007): Mental rotation and object categorization share a common network of prefrontal and dorsal and ventral regions of posterior cortex. Neuroimage <u>35</u>, 1264-1277

- Scheperjans F, Eickhoff S B, Hömke L, Mohlberg H, Hermann K, Amunts K, Zilles K (2008 a): Probabilistic maps, morphometry, and variability of cytoarchitectonic areas in the human superior parietal cortex. Cereb Cortex <u>18</u>, 2141-2157
- Scheperjans F, Hermann K, Eickhoff S B, Amunts K, Schleicher A, Zilles K (2008 b): Observerindependent cytoarchitectonic mapping of the human superior parietal cortex. Cereb Cortex <u>18</u>, 846-867
- Schwartz S, Vuilleumier P, Hutton C, Maravita A, Dolan RJ, Driver J (2005): Attentional load and sensory competition in human vision: modulation of fMRI responses by load at fixation during task-irrelevant stimulation in the peripheral visual field. Cereb Cortex <u>15</u>, 770-786
- Semmler W, Brix G, Kolem H, Nitz WR, Bock M, Hauert F, Fischer H, Niendorf HP, Balzer T, Reimer P: Grundlagen der MRT und MRS; in: Magnetresonanztomographie; hrsg. v. Reiser M, Semmler W; Springer, Berlin - Heidelberg - New York 2002, 4-82
- Sereno MI, Pitzalis S, Martinez A (2001): Mapping of contralateral space in retinotopic coordinates by a parietal cortical area in humans. Science <u>294</u>, 1350-1354
- Seurinck R, Vingerhoets G, de Lange FP, Achten E (2004): Does egocentric mental rotation elicit sex differences? Neuroimage <u>23</u>, 1440-1449
- Seurinck R, Vingerhoets G, Vandemaele P, Deblaere K, Achten E (2005): Trial pacing in mental rotation tasks. Neuroimage <u>25</u>, 1187-1196
- Shepard RN, Cooper LA: Mental images and their transformations; MIT Press, Cambridge, MA 1982
- Shepard RN, Metzler J (1971): Mental rotation of three-dimensional objects. Science 171, 701-703
- Shepard S, Metzler D (1988): Mental rotation: effects of dimensionality of objects and type of task. J Exp Psychol Hum Percept Perform <u>14</u>, 3-11
- Sherman SM, Guillery RW (2002): The role of the thalamus in the flow of information to the cortex. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci <u>357</u>, 1695-1708
- Shiina K, Saito T, Suzuki K: Analysis of problem solving process of a Mental Rotations Test; in: Proceedings of the 6th ICECGDG; o. Hrsg.; o.Verl., Tokyo 1994, 810-814
- Shiina K, Saito T, Suzuki K (1997): Analysis of problem solving process of a mental rotations test - Performance in Shepard-Metzler Tasks. J Geom Graph <u>1</u>, 185-193
- Sibert LE, Jacob RJK: Evaluation of eye gaze interaction; in: Proceedings of the ACM CHI 2000 - Human Factors in Computing Systems Conference; Addison-Wesley/ACM-Press, New York 2000, 281-288
- Silberstein RB, Danieli F, Nunez PL (2003): Fronto-parietal evoked potential synchronization is increased during mental rotation. Neuroreport <u>14</u>, 67-71
## LITERATURVERZEICHNIS

- Sjölinder M: Spatial Cognition and Environmental Descriptions; in: Exploring Navigation: Towards a Framework for Design and Evaluation of Navigation in Electronic Spaces; hrsg. v. Dahlbäck N; SICS report, Persona Project, o.O. 1998, 47-58
- Somers DC, Dale AM, Seiffert AE, Tootell RB (1999): Functional MRI reveals spatially specific attentional modulation in human primary visual cortex. Proc Natl Acad Sci U S A <u>96</u>, 1663-1668
- Spearman C (1904): General Intelligence, objectively determined and measured. Am J Psychol <u>15</u>, 201-292
- Spivey JM: Eye tracking: Research areas and applications. in: Encyclopedia of biomaterials and biomedical engineering; hrsg. v. Wnek G, Bowlin G; Marcel Dekker, New York 2004, 573-582
- Stager P, Angus R (1978): Locating crash sites in simulated air-to-ground visual search. Hum Factors <u>20</u>, 453-466
- Stark L, Ellis SR: Scanpaths Revisted: Cognitive Models Direct Active Looking; in: Eye Movements; hrsg. v. Fisher DF, Monty RA, Senders JW; Lawrence Erlbaum Associates, Inc. Publishers, Hillsdale, NJ 1981, 193-226
- Stein JF (1989): Representation of egocentric space in the posterior parietal cortex. J Exp Physiol <u>74</u>, 583-606
- Stephan KM, Fink GR, Passingham RE, Silbersweig D, Ceballos-Baumann AO, Frith CD, Frackowiak RS (1995): Functional anatomy of the mental representation of upper extremity movements in healthy subjects. J Neurophysiol <u>73</u>, 373-386
- Stern JA (1993): The eyes: Reflector of attentional processes. CSERIAC Gateway 4, 7-12
- Supèr H, Spekreijse H, Lamme VA (2001): Two distinct modes of sensory processing observed in monkey primary visual cortex (V1). Nat Neurosci <u>4</u>, 304-310
- Sylvester CM, Jack AI, Corbetta M, Shulman GL (2008): Anticipatory suppression of nonattended locations in visual cortex marks target location and predicts perception. J Neurosci <u>28</u>, 6549-6556
- Tagaris GA, Kim SG, Strupp JP, Andersen P, Ugubil K, Georgopoulos AP (1996): Quantitative relations between parietal activation and performance in mental rotation. Neuroreport <u>7</u>, 773-776
- Tagaris GA, Kim SG, Strupp JP, Andersen P, Ugubil K, Georgopoulos AP (1997): Mental Rotation Studied by Functional Magnetic Resonance Imaging at High Field (4 Tesla): Performance and Cortical Activation. J Cogn Neurosci <u>9</u>, 419-432
- Takahira S, Wüstenberg T, Matsuda T, Jordan K, Strasburger H, Okuda J: Contribution of eye movements to neural network activation in mental rotation; in: 12th Annual Meeting of the Organization for Human Brain Mapping; hrsg. v. Corbetta M; Elsevier - Neuroimage <u>31</u>, Florenz 2006

## LITERATURVERZEICHNIS

- Talairach J, Tournoux P: Co-planar Stereotaxic Atlas of the Human Brain: 3-Dimensional Proportional System : An Approach to Cerebral Imaging. Thieme, Stuttgart 1988
- Tark KJ, Curtis CE (2009): Persistent neural activity in the human frontal cortex when maintaining space that is off the map. Nat Neurosci <u>12</u>, 1463-1468
- Thibadeau R, Just MA, Carpenter PA (1982): A model of the time course and content of readin. Cogn Sci <u>6</u>, 157-203
- Thulborn KR, Waterton JC, Matthews PM, Radda GK (1982): Oxygenation dependence of the transverse relaxation time of water protons in whole blood at high field. Acta Biochim Biophys <u>714</u>, 265-270
- Thurstone LL (1934): The Vectors of Mind. Psychol Rev 41, 1-32
- Thurstone LL (1950): Some Primary Abilities in Visual Thinking. Proc American Philosophical Society <u>94</u>, 517-521
- Tootell RB, Reppas JB, Kwong KK, Malach R, Born RT, Brady TJ, Rosen BR, Belliveau JW (1995): Functional analysis of human MT and related visual cortical areas using magnetic resonance imaging. J Neurosci <u>15</u>, 3215-3230
- Tootell RB, Hadjikhani N, Hall EK, Marrett S, Vanduffel W, Vaughan JT, Dale AM (1998): The retinotopy of visual spatial attention. Neuron <u>21</u>, 1409-1422
- Trepel M: Neuroanatomie Struktur und Funktion. 3. Auflage; Urban & Fischer, München 2004
- Treue S (2003): Visual attention: the where, what, how and why of saliency. Curr Opin Neurobiol <u>13</u>, 428-432
- Ungerleider LG, Courtney SM, Haxby JV (1998): A neural system for human visual working memory. Proc Nat Acad Sci USA <u>95</u>, 883-890
- Vaishnavi S, Calhoun J, Chatterjee A (2001): Binding personal and peripersonal space: evidence from tactile extinction. J Cogn Neurosci <u>13</u>, 181-189
- Vanrie J, Béatse E, Wagemans J, Sunaert S, Van Hecke P (2002): Mental rotation versus invariant features in object perception from different viewpoints: an fMRI study. Neuropsychologia <u>40</u>, 917-930
- Vingerhoets G, Santens P, Van Laere K, Lahorte P, Dierckx RA, De Reuck J (2001): Regional Brain Activity during Different Paradigms of Mental Rotation in Healthy Volunteers: A Positron Emission Tomography Study. Neuroimage <u>13</u>, 381-391
- Vingerhoets G, de Lange FP, Vandemaele P, Deblaere K, Achten E (2002): Motor Imagery in Mental Rotation: An fMRI Study. Neuroimage <u>17</u>, 1623-1633
- Voyer D, Voyer S, Bryden MP (1995): Magnitude of sex differences in spatial abilities: a metaanalysis and consideration of critical variables. Psychol Bull <u>117</u>, 250-270
- Walker R, Techawachirakul P, Haggard P (2009): Frontal eye field stimulation modulates the balance of salience between target and distractors. Brain Res <u>1270</u>, 54-63

## LITERATURVERZEICHNIS

- Wallentin M, Roepstorff A, Glover R, Burgess N (2006): Parallel memory systems for talking about location and age in precuneus, caudate and Broca's region. Neuroimage <u>32</u>, 1850-1864
- Wallentin M, Roepstorff A, Burgess N (2008): Frontal eye fields involved in shifting frame of reference within working memory for scenes. Neuropsychologia <u>46</u>, 399-408
- Watanabe T, Sasaki Y, Miyauchi S, Putz B, Fujimaki N, Nielsen M, Takino R, Miyakawa S (1998): Attention-regulated activity in human primary visual cortex. J Neurophysiol <u>79</u>, 2218-2221
- Weishaupt D, Köchli VD, Marincek B: How Does MRI Work? An Introduction to the Physics and Function of Magnetic Resonance Imaging. 5. Auflage; Springer Verlag, Berlin - Heidelberg - New York 2006
- Williams LJ (1989): Foveal Load Affects the Functional Field of View. Hum Perform 2, 1-28
- Wraga M, Shepard JM, Church J, Kosslyn SM (2005): Imagined rotations of self versus objects: an fMRI study. Neuropsychologia <u>43</u>, 1351-1361
- Wüstenberg T: Physikalisch-technische und physiologische Grundlagen der Magnet-Resonanz-Bildgebung. Zitiert nach Vortragsfolien (gehalten 13.11.2007) in: Kolloquium am Institut für Medizinische Psychologie und Soziologie, Medizinische Fakultät der Universität Göttingen; o. Hrsg., o. Verl., o. O. 2007
- Yarbus LA: Eye movements during perception of complex objects; in: Eye Movements and Vision; hrsg. v. Riggs LA; Plenum Press, New York 1967, 171-196
- Yeterian EH, Pandya DN (1993): Striatal connections of the parietal association cortices in rhesus monkeys. J Comp Neurol <u>332</u>, 175-197
- Zacks JM (2008): Neuroimaging studies of mental rotation: a meta-analysis and review. J Cogn Neurosci <u>20</u>, 1-19
- Zaehle T, Jordan K, Wüstenberg T, Baudewig J, Dechent P, Mast FW (2007): The neural basis of the egocentric and allocentric spatial frame of reference. Brain Res <u>1137</u>, 92-103
- Zenon A, Filali N, Duhamel JR, Olivier E (2010): Salience representation in the parietal and frontal cortex. J Cogn Neurosci <u>22</u>, 918-930
- Zhaoping L (2002): A saliency map in primary visual cortex. Trends Cogn Sci 6, 9-16
- Zhaoping L: The primary visual cortex creates a bottom-up saliency map; in: Neurobiology of attention; hrsg. v. Itti L, Rees G, Tsotsos JK; Academic Press, Burlington 2005, 570-575
- Zhaoping L, May KA (2007): Psychophysical tests of the hypothesis of a bottom-up saliency map in primary visual cortex. PLoS Comput Biol <u>3</u>, 617-633