

Kortikale Mechanismen der Wegintegration beim Menschen

Anna L. Dresel



München 2009

Kortikale Mechanismen der Wegintegration beim Menschen

Anna L. Dresel

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Naturwissenschaften (Dr. rer. nat.)
an der Fakultät für Biologie
der Ludwig-Maximilians-Universität München

vorgelegt von
Anna L. Dresel
geb. Günther
aus Wuppertal

München, den 4. November 2009

Erstgutachter: Prof. Dr. Benedikt Grothe

Zweitgutachter: Prof. Dr. Hans Straka

Tag der mündlichen Prüfung: 16. März 2010

Inhaltsverzeichnis

Abbildungsverzeichnis.....	III
Tabellenverzeichnis.....	VI
Abkürzungsverzeichnis	VII
1 Einleitung	1
1.1 Die Anatomie des vestibulären Systems.....	3
1.2 Die Wegintegration	8
1.3 Distanzabschätzung durch optischen Fluss.....	13
1.4 Die Zeitwahrnehmung und der Beeinträchtigungseffekt	15
1.5 Die Aufmerksamkeit.....	17
1.6 Die funktionelle Kernspintomographie	19
1.6.1 Der BOLD-Effekt.....	19
1.6.2 Die Datenverarbeitung	21
2 Material und Methoden	27
2.1 Versuche zur vestibulären Wegintegration	27
2.1.1 Untersuchung der vestibulären Wegintegration mit verschiedenen Rotationen.....	28
2.1.2 Untersuchung der vestibulären Wegintegration mit Reproduktionsphase.....	33
2.1.2.1 Auslenkungswinkel 90°, Auslenkungsgeschwindigkeit 10, 15, 20 %/s	33
2.1.2.2 Auslenkungswinkel 180°, Auslenkungsgeschwindigkeit 20, 30, 40 %/s	36
2.2 fMRT-Studie zur visuellen Wegintegration.....	38
2.2.1 Pilotversuche zur fMRT-Studie zur visuellen Wegintegration.....	38
2.2.2 fMRT-Studie zur visuellen Wegintegration.....	45
3 Ergebnisse.....	56
3.1 Versuche zur vestibulären Wegintegration	56
3.1.1 Untersuchung der vestibulären Wegintegration mit verschiedenen Rotationen.....	56
3.1.2 Untersuchung der vestibulären Wegintegration mit Reproduktionsphase.....	61
3.1.2.1 Auslenkungswinkel 90°, Auslenkungsgeschwindigkeit 10, 15, 20 %/s	61
3.1.2.2 Auslenkungswinkel 180°, Auslenkungsgeschwindigkeit 20, 30, 40 %/s	67

3.2	fMRT-Studie zur visuellen Wegintegration.....	75
3.2.1	Pilotversuche zur fMRT-Studie zur visuellen Wegintegration	75
3.2.2	fMRT-Studie zur visuellen Wegintegration.....	82
4	Diskussion	97
4.1	Versuche zur vestibulären Wegintegration	97
4.1.1	Untersuchung der vestibulären Wegintegration mit verschiedenen Rotationen	97
4.1.2	Untersuchung der vestibulären Wegintegration mit Reproduktionsphase	102
4.1.2.1	Auslenkungswinkel 90°, Auslenkungsgeschwindigkeit 10, 15, 20%/s.....	102
4.1.2.2	Auslenkungswinkel 180°, Auslenkungsgeschwindigkeit 20, 30, 40%/s.....	109
4.2	fMRT-Studie zur visuellen Wegintegration.....	113
4.2.1	Pilotversuche zur fMRT-Studie zur visuellen Wegintegration	113
4.2.2	fMRT-Studie zur visuellen Wegintegration.....	115
4.3	Gesamtdiskussion	127
5	Zusammenfassung	132
6	Literaturverzeichnis	135
7	Danksagung	161
8	Lebenslauf	162

Abbildungsverzeichnis

- Abbildung 1.1: Schematische Darstellung des vestibulären Organs des Menschen.
- Abbildung 1.2: Schematische Darstellung der menschlichen Haarsinneszellen in den Otolithen (A) und den Bogengängen (B).
- Abbildung 1.3: Schematische Darstellung eines vestibulären Kernes des Menschen.
- Abbildung 1.4: Schematische Darstellung des Netzwerkes zur Verarbeitung vestibulärer Signale beim Menschen.
- Abbildung 1.5: Schematische Darstellung des Hippocampus mit umliegenden Strukturen des Menschen.
- Abbildung 1.6: Beispiel für einen Zeitverlauf der hämodynamischen Antwort im MRT auf einen Stimulationsblock von 20s Länge.
- Abbildung 1.7: Übersicht über die Verarbeitungsschritte einer fMRT-Auswertung.
- Abbildung 1.8: Beispiel für die Ausgabe der Bewegungskorrektur zu diesem fMRT-Experiment.
- Abbildung 1.9: Beispiel der Wirkungsweise der Bildglättung bei einer transversalen Schicht aus einer fMRT-Zeitserie.
- Abbildung 2.1: Schematische Darstellung des Versuchsaufbaus zu den Experimenten zur Untersuchung der vestibulären Wegintegration im Drehstuhl.
- Abbildung 2.2: Schematische Darstellung erdhorizontaler und erdvertikaler Rotationen.
- Abbildung 2.3: Schematische Darstellung der erdvertikalen Rotationen ohne Drehstuhl mit Erfahrungs- und Reproduktionsphase.
- Abbildung 2.4: Erstes und zweites Versuchsdesign des visuellen Tunnelstimulus. A und C: Kontrollbedingung; B und D: Bedingung „Distanzabschätzung“.
- Abbildung 2.5: Schematische Darstellung des Versuchsaufbaus zum fMRT-Experiment zur Untersuchung der linearen Wegintegration.
- Abbildung 2.6: Versuchsdesign des visuellen Tunnelstimulus während des Trainings.
- Abbildung 2.7: Versuchsablauf der visuellen Stimulation über die Zeit.
- Abbildung 3.1: Mittelwerte der subjektiv abgeschätzten Auslenkungswinkel getrennt für erdhorizontale und erdvertikale Rotationen.

- Abbildung 3.2: Exemplarisches Bewegungsprofil des Drehstuhls eines Probanden während der erdhorizontalen Rotation mit (A) und ohne (B) Kopfrechnen.
- Abbildung 3.3: Exemplarisches Bewegungsprofil des Drehstuhls eines Probanden während der erdvertikalen Rotation mit (A) und ohne (B) Kopfrechnen.
- Abbildung 3.4: Mittelwerte der subjektiv abgeschätzten Auslenkungswinkel in Grad getrennt für die Erfahrungs- und Reproduktionsphase.
- Abbildung 3.5: Mittelwerte der reproduzierten Geschwindigkeiten in Grad/s.
- Abbildung 3.6: Exemplarisches Bewegungsprofil des Drehstuhls eines Probanden während der Kontrollbedingung.
- Abbildung 3.7: Mittelwerte der subjektiv abgeschätzten Auslenkungswinkel in Grad für die Erfahrungsphase.
- Abbildung 3.8: Mittelwerte der reproduzierten Auslenkungswinkel in Grad für die Reproduktionsphase.
- Abbildung 3.9: Mittelwerte der reproduzierten Geschwindigkeiten in Grad/s.
- Abbildung 3.10: Exemplarisches Bewegungsprofil des Drehstuhls eines Probanden während der Kontrollbedingung.
- Abbildung 3.11: Exemplarische Darstellung der Leistung zweier Probanden (A und B) während des Versuches zur Distanzabschätzung mit und ohne Kopfrechnen mit dem ersten Versuchsdesign.
- Abbildung 3.12: Exemplarische Darstellung der Leistung zweier Probanden (A und B) während des Versuches zur Distanzabschätzung mit dem zweiten Versuchsdesign.
- Abbildung 3.13: Exemplarische Darstellung der Leistung zweier Probanden (A und B) während des Versuches zur Distanzabschätzung mit und ohne Kopfrechnen mit dem dritten Versuchsdesign.
- Abbildung 3.14: Exemplarische Darstellung der Leistung zweier Probanden (A und B) während des Versuches zur Distanzabschätzung mit und ohne Kopfrechnen mit dem letzten Versuchsdesign.
- Abbildung 3.15: Darstellung der Haupteffekte des Kopfrechnens.
- Abbildung 3.16: Darstellung des Subtraktionskontrastes Kontrolle mit Kopfrechnen – Kontrolle.
- Abbildung 3.17: Darstellung des Subtraktionskontrastes Distanzabschätzung – Kontrolle.

Abbildung 3.18: Darstellung der Aktivierungen (rot) und der Deaktivierungen (blau) der Interaktionen zwischen den Bedingungen Distanzabschätzung und Kopfrechnen.

Tabellenverzeichnis

- Tabelle 2.1: Überblick über die verschiedenen Stimulusarten (Tunnel).
- Tabelle 2.2: Überblick über die verschiedenen Bedingungen bei den verschiedenen Tunnelversionen.
- Tabelle 3.1: Mittelwerte und Standardabweichungen in Grad für die abgeschätzten Winkel für die erdhorizontale und erdvertikale Rotation mit und ohne Kopfrechnen.
- Tabelle 3.2: Mittelwerte und Standardabweichungen in Grad für die abgeschätzten und reproduzierten Winkel in der Erfahrungs- und Reproduktionsphase getrennt nach Geschwindigkeiten.
- Tabelle 3.3: Mittelwerte und Standardabweichungen in Grad/s für die reproduzierten Geschwindigkeiten.
- Tabelle 3.4: Mittelwerte und Standardabweichungen in Grad für die abgeschätzten und reproduzierten Winkel in der Erfahrungs- und Reproduktionsphase getrennt nach Geschwindigkeiten.
- Tabelle 3.5: Mittelwerte und Standardabweichungen in Grad/s für die reproduzierten Geschwindigkeiten.
- Tabelle 3.6: Statistische Werte zu der Aktivierungskarte des Haupteffektes Kopfrechnen.
- Tabelle 3.7: Statistische Werte zu der Aktivierungskarte des Subtraktionskontrastes Kontrolle mit Kopfrechnen – Kontrolle.
- Tabelle 3.8: Statistische Werte zu der Aktivierungskarte des Subtraktionskontrastes Distanzabschätzung – Kontrolle.
- Tabelle 3.9: Statistische Werte zu der Aktivierungskarte der positiven Interaktion zwischen Distanzabschätzung und Kontrolle.
- Tabelle 3.10: Statistische Werte zu der Aktivierungskarte der negativen Interaktion zwischen Distanzabschätzung und Kontrolle.
- Tabelle 3.11: Beantwortung des Fragebogens der Nachbefragung pro Proband. Aufgeschlüsselt nach Geschlecht und der Sicherheit bei der Distanzabschätzung und beim Kopfrechnen.

Abkürzungsverzeichnis

Abkürzung	Bedeutung
°	Grad
ANOVA	analysis of variance
BNC	Bayonet Neill Concelman
BOLD	blood oxygen level dependency
Corp.	Corporation
EPI	echo planar imaging
et al.	et alteri
FDR	false discovery rate
fMRI	functional magnetic resonance imaging
fMRT	funktionelle Magnetresonanztomographie
FWE	family wise error
hMT+	humanes mediotemporales Areal
Hz	Hertz
Inc.	Incorporation
min	Minute
mm	Millimeter
MNI	Montreal Neurological Institute
MRT	Magnetresonanztomographie
PET	Positronenemissionstomographie
rad	Radiant
SMA	supplementäres Motorareal
s	Sekunde
s.	siehe
SPM	statistical parametric mapping
TR	zeitlicher Abstand zwischen zwei Volumenakquisitionen
VGA	video graphics array

1 Einleitung

Im Rahmen dieser Arbeit wurden die kortikalen Mechanismen der Wegintegration untersucht. Sind in der näheren Umgebung keine visuellen Impulse, z.B. Landmarken vorhanden oder direkte Positionsinformationen verfügbar, orientiert und navigiert der Mensch im Raum mit Hilfe der Wegintegration. Bei der vestibulären Wegintegration z.B. wird die Winkelposition im Raum aus dem Winkelgeschwindigkeitssignal der Bogengänge des vestibulären Systems berechnet. Führt man parallel zur Orientierungsaufgabe eine Doppelaufgabe durch, kann diese die interne Repräsentation der Zeit stören. Mit Hilfe dieses Effektes wurde versucht, in wieweit man durch die Beeinflussung der Zeit, die Berechnung der Raumposition sowohl während der vestibulären als auch der visuellen Wegintegration manipulieren kann.

Im Rahmen dieser Arbeit wurden zwei verschiedene Arten von Versuchen durchgeführt. Der erste Versuch behandelt die vestibuläre Wegintegration mit Hilfe von psychophysischen Methoden und der zweite Versuch beschäftigt sich mit der visuellen Wegintegration, die mit der funktionellen Magnetresonanztomographie untersucht wurde.

Die ersten Versuche betrachten die vestibuläre Wegintegration und der Einfluss einer Doppelaufgabe (Burnside 1971, Wilsoncroft & Stone 1975). Dabei wird die Hypothese getestet, ob eine parallel ausgeführte Doppelaufgabe bei komplexen Raumorientierungsaufgaben nur die Zeitwahrnehmung oder auch die Wahrnehmung der Geschwindigkeit beeinflusst. Glasauer et al. (2007) fanden heraus, dass unabhängig von der Bewegungsmodalität, paralleles Kopfrechnen nur die Wahrnehmung der Zeit beeinflusste. Die reproduzierte Geschwindigkeit zeigte keine Beeinflussung durch die parallel ausgeführte Doppelaufgabe.

Es werden drei psychophysische Experimente zur Winkelabschätzung mit unterschiedlichen Rotationen und Phasen in einem Drehstuhl dargestellt. Das erste Experiment untersuchte den Einfluss der nichträumlichen und nichtzeitlichen Doppelaufgabe Kopfrechnen auf eine 90°-Winkelabschätzung während erdvertikaler und erdhorizontaler Rotationen. Die Ergebnisse dieses Experimentes und die Ergebnisse aus der Studie von Glasauer et al. (2007) führten zu den Folgeexperimenten. Dort wurde der Einfluss der Doppelaufgabe auf die Winkelabschätzung während erdvertikaler Rotationen genauer untersucht. Dazu wurde

das Experiment in zwei Phasen unterteilt, einer Erfahrungsphase, während der die Probanden passiv gedreht wurden und entweder aktiv einen 90°- oder 180°-Winkel abschätzen mussten, und einer Reproduktionsphase, während der die Probanden aktiv die vorher erlebte Bewegung reproduzierten. Um den Einfluss der Doppelaufgabe als Beeinträchtigungseffekt sichtbar machen zu können, mussten die Probanden während unterschiedlicher Phasen des Versuches Kopfrechnen. Dabei wurde untersucht, ob das Kopfrechnen einen Einfluss auf die Distanzabschätzung, die Wahrnehmung der Geschwindigkeit oder die Zeitwahrnehmung hatte.

Die zweite Studie dieser Arbeit behandelt die visuelle Wegintegration und den Einfluss des Kopfrechnens als Doppelaufgabe. Im Rahmen einer funktionellen Kernspin-Studie wurde die lineare Distanzabschätzung mit und ohne Kopfrechnen untersucht. Dabei sollte die Hypothese getestet werden, ob bei der parallelen Ausführung von zwei komplexen, kognitiven Aufgaben, Kopfrechnen und visueller Wegintegration, aufgabenspezifische Areale aktiver oder weniger aktiv sind als bei der alleinigen Bearbeitung und ob eine Interaktion der beiden Aufgaben zu beobachten ist, die weitere Aktivierungen induziert (Fehr et al. 2007, Newman et al. 2007, Wolbers et al. 2007, Sigman & Dehaene 2008).

Ziel war es mögliche Netzwerke zu identifizieren, die für die parallele und einzelne Ausführung der hochkomplexen Aufgaben Distanzabschätzung und Kopfrechnen aktiv waren. Die Umsetzung der Experimente aus dem ersten Teil zur vestibulären Wegintegration in ein fMRT-taugliches Versuchsdesign war technisch nicht möglich, da die Probanden ruhig und unbeweglich auf dem Rücken im Kernspintomographen liegen müssen. Des Weiteren können keinerlei magnetische Versuchsaufbauten in den Raum des Kernspintomographen eingebracht werden. Deswegen wurde die visuelle Wegintegration mit Hilfe des optischen Flusses untersucht. Parallel zur Aufnahme der fMRT-Bilder wurde auch das Antwortverhalten der Probanden während des Experimentes untersucht.

Im Folgenden wird zunächst die Anatomie des vestibulären Systems beschrieben. Danach folgt ein Überblick über die Themen Wegintegration, Distanzabschätzung durch optischen Fluss, Zeitwahrnehmung und Aufmerksamkeit. Des Weiteren wird ein Einblick in die Theorie der funktionellen Magnetresonanztomographie (fMRT) gegeben.

Der Rest der Arbeit ist in folgende Kapitel strukturiert: Material und Methoden, Ergebnisse und Diskussion. Zu jedem dieser Kapitel gibt es Unterkapitel für das

jeweilige Experiment. Zum Schluss wird eine gemeinsame Diskussion und eine Zusammenfassung geliefert.

1.1 Die Anatomie des vestibulären Systems

Das vestibuläre Organ oder auch vestibuläres Labyrinth des Menschen befindet sich beiderseits des Kopfes im Innenohr (s. Abbildung 1.1). Es besteht aus zwei Hauptteilen, den Otolithen und den Bogengängen, und beantwortet die folgenden beiden Fragen „Wo ist oben?“ und „In welche Richtung bewege ich mich?“. Die Otolithen beantworten dabei die erste Frage und bestehen aus zwei Teilen, dem Utriculus und dem Sacculus. Diese beiden Strukturen messen lineare Beschleunigungen von Kopfbewegungen und detektieren die Schwerkraft. Der Utriculus misst horizontale Beschleunigungen, während der Sacculus vertikale Beschleunigung und die Schwerkraft wahrnimmt. Die zweite Frage helfen die Bogengänge zu beantworten. Sie bestehen aus drei zueinander im rechten Winkel stehenden Bogengängen. Diese drei Strukturen messen bei Kopfbewegungen die Winkelbeschleunigung in den drei Raumebenen. Dabei ist jeder Bogengang für eine Raumebene zuständig, es gibt den horizontalen, den anterioren und den posterioren Bogengang. Die Otolithen und die Bogengänge sind wichtig um die Balance und das Gleichgewicht halten zu können und helfen dabei die Körperhaltung zu stabilisieren. Deswegen wird das vestibuläre Organ auch oft Gleichgewichtsorgan genannt (Kandel et al. 2000).



Abbildung 1.1: Schematische Darstellung des vestibulären Organs des Menschen.

Modifiziert nach: Medical Art Service, Medizinische Illustrationen, München.

Die Detektion der Geschwindigkeits- und Beschleunigungssignale erfolgt durch Haarsinneszellen. Diese Sinneszellen sind sowohl in den Otolithen als auch in den Bogengängen lokalisiert (s. Abbildung 1.2). In den Otolithen gibt es eine Lage von Haarsinneszellen, die in den endolymphatischen Spalt hineinragen. Oberhalb des Spaltes liegt eine gelatinöse Schicht, die kleine Steinchen, genannt Otoconia, beinhaltet. Durch lineare Bewegungen des Kopfes werden die Haare der Sinneszellen ausgelenkt. Die schwereren Steinchen in der zähen Substanz bleiben durch die Massenträgheit an ihrem Platz und lösen durch mechanische Vorgänge an den Haaren ein Aktionspotential der Sinneszelle aus. Dabei können die Sinneszellen sowohl de- als auch hyperpolarisiert werden, da die Anordnung der Haare eine bestimmte Vorzugsrichtung der Zelle vorgeben. Dort wo sich das längste Haar befindet, ist die Vorzugsrichtung der Zelle (Kandel et al. 2000).

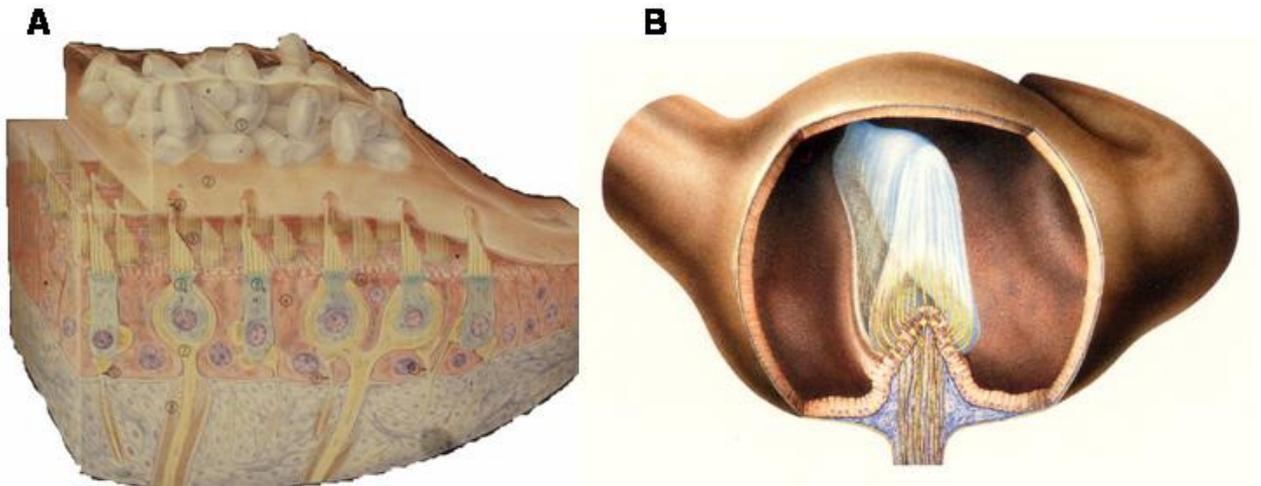


Abbildung 1.2: Schematische Darstellung der menschlichen Haarsinneszellen in den Otolithen (A) und den Bogengängen (B).

Modifiziert nach: Medical Art Service, Medizinische Illustrationen, München.

Bei den Bogengängen sitzen die Haarsinneszellen an der Basis jedes Bogenganges, der Crista ampullaris, und ragen in die Cupula hinein. Die Ampulle ist mit zähflüssiger Endolymphe gefüllt und das gelatinöse Diaphragma der Cupula liegt innerhalb der Ampulle. Wird der Kopf mit drehenden Bewegungen ausgelenkt, bewegt sich die Endolymphe in den Bogengänge und der Ampulle und dehnt die Cupula. Die Haare der Sinneszellen werden durch die verformte Cupula ausgelenkt und die Zelle sendet ein Aktionspotential. Auch diese Sinneszellen haben eine Vorzugsrichtung und können sowohl de- als auch hyperpolarisiert werden.

Das Aktionspotential der Sinneszelle wird über den achten Hirnnerven zu den vestibulären Kernen, die im Hirnstamm liegen, weitergeleitet und dort zum ersten Mal verarbeitet und verschaltet (s. Abbildung 1.3). Dabei sendet jeder Teil des vestibulären Organs zu einem bestimmten Bereich im vestibulären Kern. In den superioren Anteil des vestibulären Kerns projizieren Fasern aus den horizontalen, posterioren und anterioren Bogengängen. Der mediale Teil des vestibulären Kerns erhält ebenfalls Eingänge aus allen drei Bogengängen und aus dem Sacculus und dem Utriculus. In den lateralen Teil des Nucleus projizieren nur die Otolithen. Der inferiore Teil des vestibulären Kerns erhält dagegen nicht nur Eingänge von beiden Otolithen sondern auch vom posterioren Bogengang.

Von den vestibulären Kernen werden die Signale zum Thalamus und weiter zum Großhirn, zur Formatio reticularis, den Augenmuskelkernen, weiteren Kernen im Hirnstamm, dem Kleinhirn oder dem Rückenmark weiterverschaltet. Des Weiteren projizieren die vestibulären Kerne auch reziprok zu einander (Highstein & McCrea 1988, Kandel et al. 2000).

Im Laufe der Weiterverschaltung werden durch Integration mit anderen sensorischen Informationen z.B. visuell und propriozeptiv, aus den Beschleunigungssignalen Geschwindigkeitssignale bis hin zur Positionsinformation. Dabei kann mit Hilfe von Efferenzkopien zwischen eigen-generierter und passiver Bewegung des Kopfes unterschieden werden (Cullen 2004).

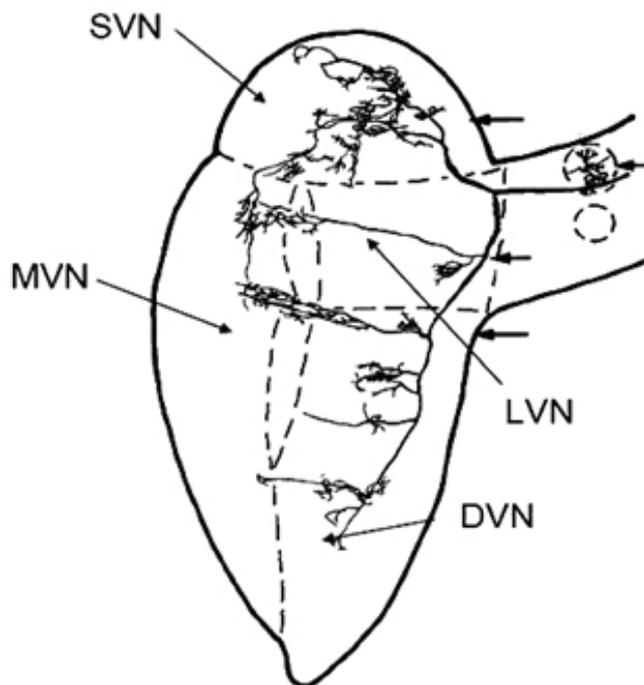


Abbildung 1.3: Schematische Darstellung eines vestibulären Kernes des Menschen.

DVN: dorsaler Part des vestibulären Kernes; LVN: lateraler Part des vestibulären Kernes; MVN: medialer Part des vestibulären Kernes; SVN: superiorer Part des vestibulären Kernes.

Aus: Vortrag von J. Büttner-Ennever, Venedig 2004.

Die kognitive Weiterverarbeitung der vestibulären Signale beim Menschen erfolgt im vestibulären Kortex (s. Abbildung 1.4). Anders als bei den übrigen sensorischen Sinnen, gibt es im zentralen vestibulären System keinen primären oder sekundären Kortex zur Verarbeitung der Impulse. Vielmehr besteht der vestibuläre Kortex aus einem Netzwerk von Gehirnregionen, die über multisensorische Ein- und Ausgänge verfügen. Das Netzwerk besteht aus Regionen, die sich in beiden Hemisphären finden lassen. Dabei besteht eine Dominanz zur kontralateralen Seite der Händigkeit (Dieterich et al. 2003). Folgende Bereiche des Parietallappens sind dabei involviert: der parietoinferiore, parietosuperiore und der supramarginale Gyrus und die parieto-okzipito-temporale Region. Des Weiteren sind die posterioren Anteile des insulären Kortex beteiligt und der frontosuperiore Gyrus und Sulcus und weitere Regionen des Frontallappens (Lobel et al. 1998, 1999, Bense et al. 2001, Suzuki et al. 2001, Dieterich et al. 2003).

Guldin & Gruesser (1998) beschrieben den vestibulären Kortex bei Affen im Bereich des posterioren Endes der Insel und nannten ihn parietoinsulären vestibulären Kortex (PIVC). Diese Region konnte beim Affen als Bereich eingegrenzt werden, in dem die höchste Anzahl an vestibulär innervierten Zellen gefunden wurde. Beim Menschen konnte bisher noch keine solche Region eingegrenzt werden, da dazu zeitlich hoch auflösende Messmethoden benötigt werden, die es in diesem Maße für Experimente mit Menschen noch nicht gibt. Funktionelle Magnetresonanztomographie (fMRT) oder Positronenemissionstomographie (PET) verfügen noch nicht über die benötigte zeitliche Auflösung. Einzelzelleableitungen, wie sie in der Forschung mit Affen benutzt werden und eine hohe zeitliche und räumliche Auflösung haben, sind beim Menschen nicht möglich.

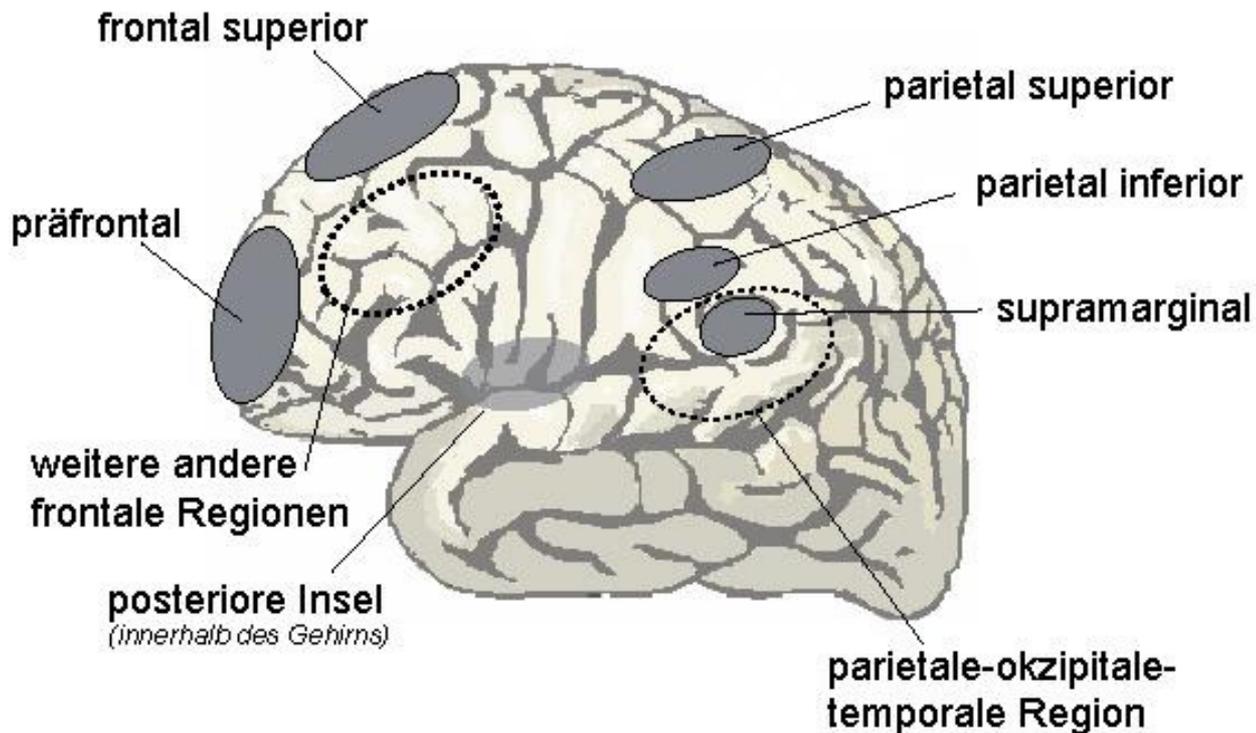


Abbildung 1.4: Schematische Darstellung des Netzwerkes zur Verarbeitung vestibulärer Signale beim Menschen.

1.2 Die Wegintegration

Die Wegintegration ist ein Mechanismus, mit dessen Hilfe sich sowohl Menschen als auch Tiere in ihrer Umwelt bewegen und orientieren können (Mittelstaedt & Mittelstaedt 1980, Etienne & Jeffery 2004, McNaughton et al. 2006). Grundlage der Wegintegration ist die Beobachtung der Eigenbewegung um Veränderungen in der Orientierung und der Position festzustellen. Mathematisch betrachtet, wird die Position während dieses Prozesses von inerten vestibulären und haptischen Signalen über Integration und Vektoraddition berechnet (Mittelstaedt & Mittelstaedt 1980,1982). Das Signal für die Eigenbewegung kann dabei aus verschiedenen sensorischen Quellen kommen, aus dem visuellen, dem vestibulären oder dem propriozeptiven System. Weitere Eingangssignale können Efferenzkopien oder für die Geschwindigkeit inerte Beschleunigungsimpulse aus extravestibulären Schwerkraftrezeptoren sein (Berthoz et

al. 1999, Mittelstaedt 1999). Dabei ergänzen sich diese Eingänge eher, als dass sie mit einander konkurrieren.

Der Mechanismus der Wegintegration ist über das komplette Tierreich verbreitet. Sowohl Vertebraten, z.B. Säugetiere, als auch Invertebraten, z.B. Ameisen und Bienen, bedienen sich dieser automatischen Raumorientierung (Etienne & Jeffery 2004, McNaughton et al. 2006). Sie hilft dabei auf kürzestem Wege nach z.B. der Futtersuche oder der Suche nach einem neuen Versteck für Jungtiere, zur Ausgangsposition, z.B. dem Nest, zurück zu kommen (Wehner & Srinivasan 1981, Collett & Collett 2000, Seidl et al. 2006, Wittlinger et al. 2006). Dabei werden sukzessive kleine Schritte der Bewegung aufaddiert, die dadurch eine gleichmäßige Aktualisierung der Repräsentationen von der Richtung und der Distanz von und zum Startpunkt ermöglichen. Durch das Bereitstellen von Vektoren, die bei vorhergegangenen Exkursionen erstellt wurden und die Umgebung beschreiben, kann Wegintegration als fundamentaler Prozess zur Erstellung von kognitiven Karten gesehen werden. Für diese Prozesse sind wahrscheinlich der Hippocampus, der parietale Kortex und nah gelegene Strukturen verantwortlich (s. Abbildung 1.5). Der Hippocampus stellt eine zentrale Schnittstelle in der Navigation dar, denn er ist unter anderem, im Zusammenspiel mit dem retrosplenialen Kortex, auch für das räumliche Gedächtnis verantwortlich.

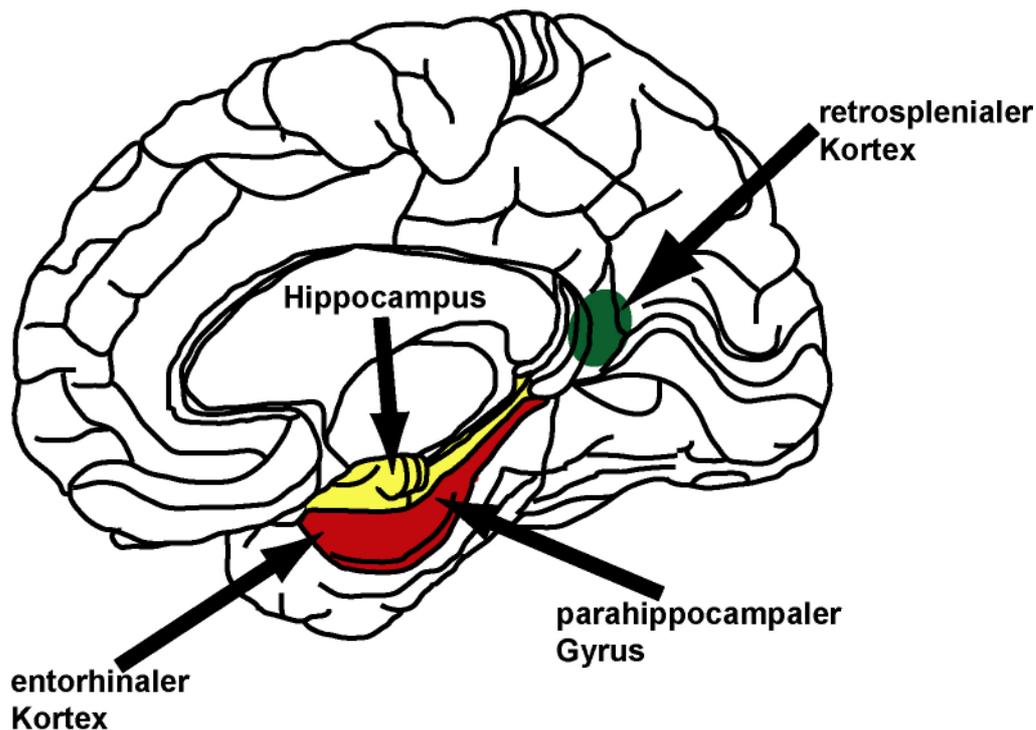


Abbildung 1.5: Schematische Darstellung des Hippocampus mit umliegenden Strukturen des Menschen.

Die Wegintegration verlässt sich auf die akkurate Wahrnehmung der Eigenbewegung. Bei Makaken wurde in mediosuperioren temporalen (MST) und ventralen intraparietalen (VIP) Arealen festgestellt, dass diese Regionen Richtungsinformationen aus optischem Fluss extrahieren können. Dies könnte eine Rolle in der Eigenbewegungsanalyse basierend auf visuellen Hinweisen bedeuten (Bremmer et al. 2002, Duffy et al. 2005).

Wo diese Prozesse der Wegintegration beim Menschen stattfinden, ist noch nicht eindeutig geklärt. Wahrscheinliche Regionen können der retrospleniale Kortex bzw. das posteriore Cingulum sein oder auch der parietale Kortex. Bei der Ratte hingegen ist relativ genau bekannt, in welchen Gehirnbereichen die Wegintegration stattfindet.

Ein Hauptnetzwerk sind die Kopfrichtungszellen (*head direction cells*). Sie wurden in folgenden Gehirnbereichen gefunden: Postsubiculum, Thalamus, Hypothalamus, Hippocampus, retrospleniale, medioentorhinale, parahippocampale und parietale Kortex (Taube et al. 1990, Mizumori & Williams 1993, Chen et al. 1994). Sie geben an in welcher Richtung sich das Tier in seiner Umwelt bewegt. Jede Zelle hat dabei eine Vorzugsrichtung. Man kann sie als den internen Kompass der Ratte ansehen, der durch visuelle Impulse gesetzt und zurückgesetzt werden kann. Das Eingangssignal besteht

aus Winkelbewegungshinweisen und kommt über verschiedene Verarbeitungsschritte aus den Bogengängen des vestibulären Organs oder von visueller Stimulation (Vann & Aggleton 2004).

Weitere wichtige Strukturen sind die Platz/Ortszellen (*place cells*) im Hippocampus, die als der Wegintegrator der Säugetiere bezeichnet wurden (O'Keefe 1976). Jede Zelle feuert, wenn die Ratte sich an einem bestimmten, bevorzugten Punkt befindet. In ihnen ist eine Repräsentation der Umgebung gespeichert, die durch Bewegungsgeschwindigkeit moduliert und geschaffen wurde (O'Keefe et al. 1998, Terrazas et al. 2005). Dies deutet darauf hin, dass diese Zellen direkten Zugang zu Richtungs- und Distanzinformation haben und darüber hinaus über interne Karten und einen Kompass programmiert werden können. Das wiederum würde das Entstehen von Platzfeldern (*place fields*) unterstützen (Alyan & McNaughton 1999). Diese Felder werden im Laufe der Zeit immer genauer und exakter. Sie entsprechen einem bestimmten Teil der Umgebung, in der die Ratte lebt und sich bewegt.

Von welchen Strukturen erhalten diese Zellen ihre Information? Die Information über die Geschwindigkeit kann z.B. aus den Bogengängen kommen, wobei sie als Geschwindigkeitssignal an die vestibulären Kerne gesendet wird, von dort weiterverschaltet wird zum dorsalen Tegmentum, in den Nuclei mammillariae integriert wird und von dort zum Thalamus gesendet wird (Bassett & Taube 2001). Visuelle und Bewegungs-relevante Informationen werden wohl in den *head direction* Arealen verarbeitet. Sie bestehen aus konvergenten kortikalen und subkortikalen Eingängen, wobei die kortikalen Eingänge die visuelle Information transportieren und die subkortikalen für die Bewegungsinformation verantwortlich sind. Mizumori et al. (1999, 2001) schlugen vor, dass diese Informationen mit weiteren Signalen aus dem posterioren parietalen Kortex verarbeitet werden und an den retrosplenialen Kortex geschickt werden. Dort wird dann die visuelle Information aus den geniculostriatalen und tectokortikalen Pfaden integriert und zum Hippocampus geschickt, um die *place fields* zu organisieren. Es gibt aber noch eine andere Möglichkeit auf welchem Weg die visuelle-idiothetische Integration ablaufen könnte. In diesem Fall ist das Postsubiculum involviert. Es bekommt Impulse aus dem anterioren Thalamus, von höherrangigen visuellen Arealen und dem retrosplenialen Kortex.

Die Entdeckung der Gitterzellen (*grid cells*) im entorhinalen Kortex weist darauf hin, dass die zentrale räumliche Information der Wegintegration schon bereits vorgeschaltet vor dem Hippocampus berechnet wird (Hafting et al. 2005).

Enge Verbindungen zwischen dem Hippocampus und Teilen des präfrontalen Kortex (Ferino et al. 1987, Barbas & Blatt 1995) können ein neuronaler Mechanismus sein, der das integrierte räumliche Signal im Arbeitsgedächtnis hält (Lee & Kesner 2003, Jones & Wilson 2005). Die Korrelation zwischen hippocampalem und mediopräfrontalem Feuern der Neurone ist selektiv erhöht, wenn Ratten beispielsweise diese räumliche Information über ihre Startposition nutzen um ihr Verhalten zu steuern (Jones & Wilson 2005). Dies gibt Hinweise darauf, dass präfrontale Aktivität hippocampale Beteiligungen an der Wegintegration komplettiert.

Vestibuläre Information alleine kann ausreichen um die Repräsentation der Position im Raum zu aktualisieren. Während translatorischer Bewegungen im Dunklen, aber reicht der haptische Eingang für die Wegintegration. Wenn der Mensch allerdings Drehungen macht bzw. um die Ecke geht, dann benötigt er zusätzlich vestibuläre Signale um seine Position berechnen zu können (Glasauer et al. 2002).

Dies wurde durch Studien zur passiven Ganzkörperrotation von Probanden nachgewiesen, die entweder ihre Position verbal berichten mussten (Blouin et al. 1995, Jürgens et al. 1999, Marlinsky 1999), sich selber in die Anfangsposition zurückfahren mussten (Metcalfe & Gresty 1992, Brookes et al. 1993, Israël et al. 1995, von Brevern et al. 1997, Siegler 2000, Siegler et al. 2000) oder mit einer Augenbewegung ein vorher gemerktes visuelles Ziel anzeigen mussten (Bloomberg et al. 1991, Israël et al. 1993, 1999).

Die involvierten kortikalen Strukturen für die zentrale Verarbeitung der vestibulären Information für die Orientierung und die Navigation wurden bereits in einigen bildgebenden Studien untersucht. Bottini et al. (1994) z.B. zeigten, dass der temporoparietale Kortex, die Insel, das Putamen und das anteriore Cingulum die zentralen cerebralen Projektionen des vestibulären Systems beim Menschen sind und dass räumliche Disorientierung, verursacht durch unilaterale vestibuläre Stimulation, mit einer asymmetrischen Aktivierung assoziiert ist. Vitte und Kollegen (1996) fanden heraus, dass sowohl die hippocampale Formation als auch der retrospleniale Kortex und das Subiculum durch kalorische Reizung aktiviert werden können. Diese vestibuläre Stimulation lässt vermuten, dass diese Aktivierungen mit räumlicher Disorientierung und einem Gefühl der Eigendrehung einhergehen können. Der parieto-insuläre Kortex spielt bei der räumlichen Verarbeitung und der Verarbeitung von vestibulärer Information ebenfalls eine zentrale Rolle (Brandt & Dieterich 1999).

Die räumliche Aktualisierung ist als ein automatischer Prozess charakterisiert worden, da er unfreiwillig und unbewusst geschieht. Die Bildung einer räumlichen Repräsentation kann nur durch willentliche mentale Anstrengung unterdrückt werden (Robertson & Farrell 2000). Der Prozess ist allerdings nicht in sofern automatisch, als dass er keine Aufmerksamkeitskapazitäten benötigen würde (Logan 1992). Mit Hilfe von Doppelaufgaben kann man unter anderem zeigen, dass die jeweilige Aufgabe bzw. der dahinter liegende Prozess Aufmerksamkeit benötigt.

In Experimenten zur Distanzabschätzung während linearer Bewegungen (Berthoz et al. 1995, Israël et al. 2004), benutzten die Probanden Zeitsignale um die vestibuläre Information zu komplettieren, um mit Hilfe der Wegintegration das Ausmaß ihrer Eigenbewegung zu bewerten. Dabei zählten die Probanden innerlich mit, um ein exaktes Zeitsignal für die Berechnung zu erhalten (Israël et al. 2004).

Wenn die Probanden die Amplitude ihrer Selbstrotation reproduzieren sollten, reproduzierten sie auch die Bewegungsdauer mit der Spitzengeschwindigkeit (Israël et al. 1996, Siegler et al. 2000). Israël und Kollegen schlossen aus diesem Experiment, dass die Zeit automatisch reproduziert wurde. D.h., dass die Wahrnehmung der vestibulär erkannten Bewegungsdauer in der Speicherung der Bewegungskinetik eingebettet ist und nicht unabhängig von der Bewegung verarbeitet werden kann (Israël et al. 2006).

1.3 Distanzabschätzung durch optischen Fluss

Die sensorische Basis des Wissens, wo sich die eigene Position befindet während man sich bewegt, besteht aus propriozeptiven, vestibulären und visuellen Signalen. Der Sehsinn unterstützt dabei die Kenntnis über den Standort der eigenen Position, da er die Relationen zu bekannten Landmarken in der Umwelt bereitstellt (Gillner & Mallot 1998, Judd & Collett 1998), oder indem er visuelle Bewegungshinweise über die Richtung, die Geschwindigkeit und die Dauer einer Bewegung vermittelt. Alle diese Parameter müssen integriert werden, um ein Maß für die zurückgelegte Distanz zu bekommen (Peruch et al. 1997, Bremmer & Lappe 1999, Riecke et al. 2002). Diese Integration ist vergleichbar mit der Integration von vestibulären oder propriozeptiven Eingängen während der vestibulären Wegintegration.

Visuelle Bewegungshinweise unterstützen die Abschätzung der zurückgelegten Distanz, daher kann der Mensch sehr akkurat die Weglänge zweier visuell simulierter Vorwärtsbewegungen unterscheiden. Er kann dies auch, wenn die Geschwindigkeiten zwischen den beiden Bewegungen unterschiedlich schnell sind (Bremmer & Lappe 1999).

Die Fähigkeit visuell zwei Weglängen von einander zu unterscheiden ist nicht trivial, denn der optische Fluss ist mehrdeutig, wenn man nicht über Informationen über die Größenverhältnisse der visuellen Stimulation verfügt. Wenn die Distanzen zu allen visuellen Elementen der Szene mit einem bestimmten Faktor multipliziert werden und dann die Bewegungsgeschwindigkeit mit demselben Faktor, dann bleibt die Geschwindigkeit in Grad/s des optischen Flusses dieselbe. Die Fähigkeit zwei Distanzen von zwei unterschiedlich simulierten Eigenbewegungen zu unterscheiden, gründet auf der Kenntnis der Relationen zwischen den beiden Umgebungen (Lappe et al. 2007).

Klar erkennbare Veränderungen in der Umgebung zwischen zwei aufeinander folgenden Eigenbewegungen können benutzt werden, um die Information aus dem optischen Fluss neu zu skalieren und um eine korrekte Unterscheidung zwischen den Umgebungen treffen zu können (Frenz et al. 2003). Dies impliziert, dass die Abschätzung der Weglänge von einer visuellen Bewegung eher auf dem Schätzwert der eigenen Geschwindigkeit relativ zur Umgebung basiert, als direkt aus dem Muster des optischen Flusses entnommen werden kann. Der Schätzwert der Eigengeschwindigkeit muss aber immer noch aus der Information des optischen Flusses abgeleitet werden.

Mit welchen Mechanismen kann der Mensch Distanzen abschätzen? Der Mensch kann für die Distanzabschätzung mehrere Quellen benutzen. Sie kann entweder statisch oder dynamisch sein (Palmer 1999, Sun et al. 2004).

Wenn die verfügbare visuelle Information statisch ist, kann man den zu Grunde liegenden Mechanismus der Distanzwahrnehmung auch als Tiefenwahrnehmung bezeichnen (Marr 1982, Palmer 1999). Besteht die Information über die Distanzwahrnehmung aus der Abschätzung der virtuell selber zurückgelegten Distanz, dann wurde die dynamische Information aus der Eigenbewegung des Betrachters berechnet (Gibson 1979). Obwohl diese beiden Ansätze zuerst widersprüchlich wirken, so kommen sie doch beide vor, denn Distanzabschätzungen können sowohl als dynamische als auch als statische Information verarbeitet werden. Die Art der

Verarbeitung hängt von der gegebenen Situation und der Wahrnehmung des Betrachters ab (Mossio et al. 2008).

Studien zur Distanzabschätzung stellten die Hypothese auf, dass Menschen nicht nur fähig sind Distanzen durch die Verarbeitung von Informationen aus verschiedenen Quellen abzuschätzen, sondern auch, dass sie abstrakte Repräsentationen der Distanzen erstellen. Dabei ist die Repräsentation der Distanz unabhängig vom wahrgenommenen Kontext in der sie erstellt wurde (Sun et al. 2004, Frenz & Lappe 2005). Wolbers et al. (2007) fanden für die visuelle Wegintegration beim Menschen folgendes kortikales Netzwerk für die Verarbeitung von Eigenbewegungssignalen: der Precuneus, Teile des intraparietalen sulcus, der posteriore mittlere temporale gyrus und einige frontale Areale. Teile des posterioren mittleren temporalen gyrus (MST) und des intraparietalen gyrus (VIP) extrahieren die Richtungsinformation aus dem optischen Fluss, in dem sie die Eigenbewegung aufgrund von visuellen Hinweisen analysieren. Die mediopräfrontalen Aktivierungen wurden dem räumlichen Arbeitsgedächtnis zugeschrieben.

Man kann in diesem Zusammenhang Navigation auch als kognitiven Prozess und die verschiedenen Ausprägungen der Wegintegration als unterstützende Mechanismen dazu auffassen. Bei der Wegintegration sind dann die unterschiedlichen Geschwindigkeits- und Zeitsignale von Bedeutung. Durch Doppelaufgaben und Aufmerksamkeitsverschiebende Prozesse kann der Mechanismus der Wegintegration manipuliert und dadurch weiter untersucht werden. Diese Manipulationen beeinflussen durch die veränderte Zeitwahrnehmung die Raumorientierung und erzeugen somit den Beeinträchtigungseffekt.

1.4 Die Zeitwahrnehmung und der Beeinträchtigungseffekt

Eine akkurate zeitliche Koordinierung ist für eine Reihe von Fähigkeiten wie z.B. dem Musizieren oder Sport zu treiben essentiell. Die neuronale Basis der motorischen Zeitverarbeitung basiert auf einem dopaminergen striato-frontalen Netzwerk, welches z.B. bei Parkinson sensorische und motorische Koordinationsschwächen aufweist und in die Speicherung der anfänglichen Phase der Zeitdauer involviert ist (Harrington &

Haaland 1999). Das Cerebellum dagegen ist in die Gedächtnis und Entscheidungsphasen eingebunden (Gibbon et al. 1997, Ivry & Spencer 2004).

Bildgebungsstudien zur motorischen Steuerung zeigten systematische Aktivierungen in folgendem Netzwerk, das das Striatum, den Thalamus, das Cerebellum und einige kortikale Regionen beinhaltet (Lewis & Miall 2003, Macar et al. 2002). Einige der kortikalen Areale (rechts parietal, dorsolateral präfrontal und anteriores Cingulum) korrelieren mit der Aufmerksamkeit oder dem Arbeitsgedächtnis. Die Aufmerksamkeit spielt dabei eine sehr wichtige Rolle für Zeitaufgaben (Brown 1997). Des Weiteren ist das supplementäre Motorareal (SMA) robust während der Zeitwahrnehmung aktiviert. Die SMA erhält ihre Impulse über die Basalganglien durch thalamische Schaltkreise und ist z.B. in der Speicherung von Zeitdauern involviert (Macar & Vidal 2004). Kommt in der SMA eine Läsion vor, so ist die Zeitwahrnehmung allgemein deutlich verschlechtert (Halsband et al. 1993).

Macar et al. (2002) fanden heraus, dass die SMA sowohl in Aufgaben zur Wahrnehmung allgemein als auch in motorischen Aufgaben involviert und aktiv war. Sie stellten fest, dass die SMA in der Speicherung von jedem zeitlichen Ziel involviert war, denn sie war auch bei komplexen Aufgaben aktiv, die kontrollierte Aufmerksamkeit erfordern.

Der Beeinträchtigungseffekt (*interference effect*) ist eines der am konsistentesten beobachteten Ereignisse in der Zeitwahrnehmungsliteratur. Dieser Effekt bezieht sich auf eine Störung in der Zeitwahrnehmung, die auftritt, wenn Probanden dazu aufgefordert werden eine nichtzeitliche anspruchsvolle Aufgabe auszuführen, während sie ein Zeitintervall abschätzen sollen. Das übliche Ergebnis ist, dass die wahrgenommene Zeit sich verkürzt. Aufgrund von unterschiedlichen Zeitbewertungsmethoden, tritt dieser Effekt entweder als verkürzte verbale Abschätzung auf, oder als längere zeitliche Wiedergabe (Brown 1997). Eine gleichzeitig ausgeführte nichtzeitliche Aufgabe konkurriert dabei mit der Wahrnehmung der Zeit, denn sie zieht Verarbeitungsressourcen von der Zeit weg zur parallel ausgeführten Doppelaufgabe. Schon in den 60er Jahren wurde gezeigt, dass die wahrgenommene Zeit mit einer immer anspruchsvolleren Doppelaufgabe immer kürzer wahrgenommen wird (Smith 1969, Zakay et al. 1983).

Als Doppelaufgaben kommen dabei zwei verschiedene kognitive Aufgaben in Betracht, entweder das Kopfrechnen (Burnside 1971, Wilsoncroft & Stone 1975) oder die

Manipulation der Antwortsicherheit bzw. –unsicherheit der Probanden (Hicks et al. 1976, 1977).

Theoretische Erklärungsansätze für diese Effekte fokussieren sich auf die limitierte Kapazität der Aufmerksamkeit, Zeiteilung durch multitasking und die Verteilung von Verarbeitungsressourcen. Eine wichtige Basis zum Verständnis dieser Effekte ist die bidirektionale Beeinträchtigung. Dabei beeinflussen sich die nichtzeitliche und zeitliche Aufgabe gegenseitig, denn sie konkurrieren um die gleichen Verarbeitungsressourcen im Gehirn. Das führt dazu, dass beide Aufgaben geringere Aufmerksamkeits- und Verarbeitungskapazitäten zur Verfügung haben und folglich inakkurater ausgeführt werden. Wenn man das Kopfrechnen als Doppelaufgabe nimmt um die Zeitabschätzung zu beeinflussen, so wird sowohl die Leistung im Kopfrechnen schwächer als auch die Zeitabschätzung ungenauer (Kantowitz & Knight 1974).

1.5 Die Aufmerksamkeit

Unter dem Begriff ‚Aufmerksamkeit‘ versteht man eine selektive Konzentration auf ein bestimmtes Objekt, einen bestimmten Ort oder ein Ereignis, so dass andere äußere Reize kaum mehr wahrgenommen werden. William James definierte Aufmerksamkeit in *Principles of Psychology* (1980), als einer der ersten, folgendermaßen: „Millionen von Einzelheiten ... werden meinen Sinnen dargeboten und werden doch niemals bewusst erfahrbar. Warum? Weil sie keine Bedeutung für mich besitzen. Mein Erleben ist das, worauf ich mich entschieden habe, meine Aufmerksamkeit zu richten ... Jeder weiß, was Aufmerksamkeit ist. Es ist der Vorgang, bei dem der Geist in klarer und lebendiger Form ein Objekt oder einen Gedankengang aus der Menge gleichzeitig vorhandener Möglichkeiten herausgreift. Fokussierung und Konzentration des Bewusstseins gehören zu ihrem Wesen. Die Aufmerksamkeit beinhaltet das sich Abwenden von einigen Dingen, um mit anderen auf wirkungsvolle Weise umgehen zu können.“

Ein neuronales Netzwerk für die Steuerung von Aufmerksamkeitsprozessen ist der posterio-parietale Kortex (Corbetta et al. 2000) und das fronto-parietale Netzwerk (Giesbrecht et al. 2003). Jedes Areal ist mit verschiedenen Aspekten der Aufmerksamkeit beschäftigt. Die parietale Region wird aktiviert, wenn die Aufmerksamkeit aufgrund von sensorischen Signalen wechselt, unabhängig von einer

Ausführung einer motorischen Handlung. Die frontale Region hingegen ist nur aktiv, wenn die Stimuli auch zu einer Bewegungsantwort führen.

Im letzten Jahrhundert wurde der Begriff Aufmerksamkeit immer detaillierter verwendet, so dass je nach Gesichtspunkt unterschiedliche Kategorien der Aufmerksamkeit aufgestellt werden können. Oft werden Aufmerksamkeitsprozesse nach dem zugehörigen neuronalen Mechanismus geordnet, der entweder Top-down oder Bottom-up kontrolliert wird (Patel & Sathian 2000, Miller & D'Esposito 2005). Ferner gibt es seit jeher eine Reihe von verschiedenen Theorien über den Prozess der Aufmerksamkeit, die verschiedene Kontrollmechanismen und die Hierarchie der dazugehörigen neuronalen Strukturen beschreiben (Moore 2006).

Aufmerksamkeit findet man sowohl bei Prozessen zur Zeit als auch zum Raum. Z.B. fährt man schneller an der Ampel an, wenn der Fokus der Aufmerksamkeit zur Ampel gerichtet ist, wo die Ampel auf grün umspringt, als wenn man in der Gegend umherschaut. Ähnlich sind die Reaktionen viel schneller, wenn man sich auf den Zeitpunkt konzentriert und den Fokus der Aufmerksamkeit darauf richtet, wann die Ampel auf grün schaltet. Schaltet die Ampel eher um, als man es erwartet hat, dann ist die Reaktionszeit verlangsamt und man fährt langsamer und später an der Ampel los. Daraus kann man folgern, dass sowohl räumliche als auch zeitliche Erwartungen das alltägliche Leben optimieren. In experimentellen Versuchsbedingungen hat man visuelle Reaktionstests, die informative und nicht informative Hinweise vor dem Versuchsteil gaben, untersucht. Die Probanden waren dabei signifikant schneller ein Ziel zu detektieren, wenn sie vorher einen räumlichen Hinweis gesehen hatten (Posner et al. 1980). Antwortzeiten sind also schneller, wenn ein Ziel vorher durch ein warnendes Signal, welches konstant bzw. mit einer vorhersehbaren zeitlichen Verzögerung, präsentiert wurde (Niemi & Näätänen 1981).

Die Aufmerksamkeit kann darüber hinaus die Wahrnehmung der Zeit selber beeinflussen. Die Wahrnehmung und Abschätzung der vergangenen Zeit ist ein ubiquitärer und oft unterbewusster Vorgang im alltäglichen Leben. Z.B. weiß man genau, wann man das Lenkrad drehen muss, um einparken zu können oder um eine Kurve zu fahren. Denn die Wahrnehmung der Zeit kann durch die bereitgestellte Aufmerksamkeit zu den Zeit-verbrauchenden Prozessen verändert werden. Je weniger Aufmerksamkeitsressourcen der Zeit zugeteilt werden, desto kürzer ist die wahrgenommene Zeitdauer (Hicks et al. 1976, Zakay 1989, Macar et al. 1994, Brown

1997, Coull 2004). Diese Aufmerksamkeits-basierten Effekte könnten eine Erklärung für die Beeinflussungen durch den *interference effect* sein.

1.6 Die funktionelle Kernspintomographie

In diesem Abschnitt wird eine kurze Einführung in die Grundlagen der funktionellen Kernspintomographie oder auch Magnetresonanztomographie (MRT) gegeben. Dazu werden der BOLD-Effekt (*blood oxygenation level dependent*), der die physikalische Grundlage des Bildkontrastes darstellt, und die verschiedenen Verarbeitungsschritte der Bilddaten bis zur Aktivierungskarte beschrieben. Auf eine detaillierte Darstellung der Funktionsweise der Magnetresonanztomographie wird verzichtet, da sie den Rahmen der Arbeit sprengen würde. Einführungen in die Technik und Funktionsweise der Kernspintomographie findet man bei Krestel (1988), Schild (1990) oder Hendrix (2003).

1.6.1 Der BOLD-Effekt

Die funktionelle Kernspintomographie bedient sich hauptsächlich des BOLD-Effektes. Hierbei wird eine Änderung des MRT-Signals abgebildet, welche durch Veränderungen im Verhältnis von oxygeniertem und desoxygeniertem Hämoglobin im Blut zustande kommt. Diese beiden Versionen des Hämoglobins dienen dabei als körpereigenes Kontrastmittel.

Ist eine Region im Gehirn aktiv, braucht sie Energie. Diese Energie gewinnt sie durch physiologische Prozesse unter anderem in dem sie Sauerstoff verbraucht. Eine erhöhte neuronale Aktivität lässt sich also mit einem erhöhten Sauerstoffverbrauch in Verbindung bringen. Um den erhöhten Sauerstoffverbrauch zu gewährleisten, ist an dieser Stelle ein erhöhter Blutfluss zu beobachten. Durch den Gasaustausch in der Lunge von Kohlendioxid und Sauerstoff, wird an das Hämoglobin in den Erythrocyten Sauerstoff gebunden. Von dort wird es über das Herz zu den Orten des Verbrauchs geleitet. Man kann dabei zwischen Oxyhämoglobin und Desoxyhämoglobin unterscheiden. Oxyhämoglobin hat Sauerstoff gebunden und ist diamagnetisch. Desoxyhämoglobin dagegen hat keinen Sauerstoff gebunden und ist paramagnetisch (Pauling & Coryell 1936). Demzufolge geht eine Änderung der Oxygenierung des Hämoglobins mit einer Veränderung der lokalen Verzerrung eines umgebenden

Magnetfeldes einher. Diese Magnetfelder werden in der MRT zur Gewinnung der Bildinformation genutzt. Daher wirkt sich die Veränderung des Sauerstoffgehaltes im Blut auf die gewonnenen Bildinformation aus.

Bereits 1890 zeigte der Physiologe Arthur Sherrington, dass Stimulationen im Gehirn einen lokal erhöhten Blutfluss verursachen (Jezzard et al. 2001). Als weitere Beobachtung beschrieb er, dass der Anstieg der Sauerstoffversorgung denjenigen des Verbrauches überstieg. Daraus lässt sich folgern, dass eine lokal erhöhte neuronale Aktivität durch dieses Überangebot zu einer erhöhten Konzentration von Oxyhämoglobin, relativ zu Desoxyhämoglobin, führt. Durch die paramagnetische Eigenschaft des Desoxyhämoglobins kommt es zu einer Auslöschung von MRT-Signalen. Dadurch kann man bei einer MRT-Sequenz, die für lokale Suszeptibilitätsänderungen sensitiv ist ($T2^*$ gewichtete Sequenz), eine geringfügige Aufhellung im MRT-Bild (bis zu 4%) in Regionen mit erhöhter neuronaler Aktivität erkennen.

Diese Technik des BOLD-Effektes mit fMRT bildet die neuronale Aktivität nicht direkt ab, sondern nutzt die Sauerstoffsättigung im Blut und den Blutfluss. Physiologisch betrachtet entspricht dies der hämodynamischen Antwort auf die neuronale Aktivität. Abbildung 1.6 zeigt den Zeitverlauf der hämodynamischen Antwort auf einen Stimulationsblock.

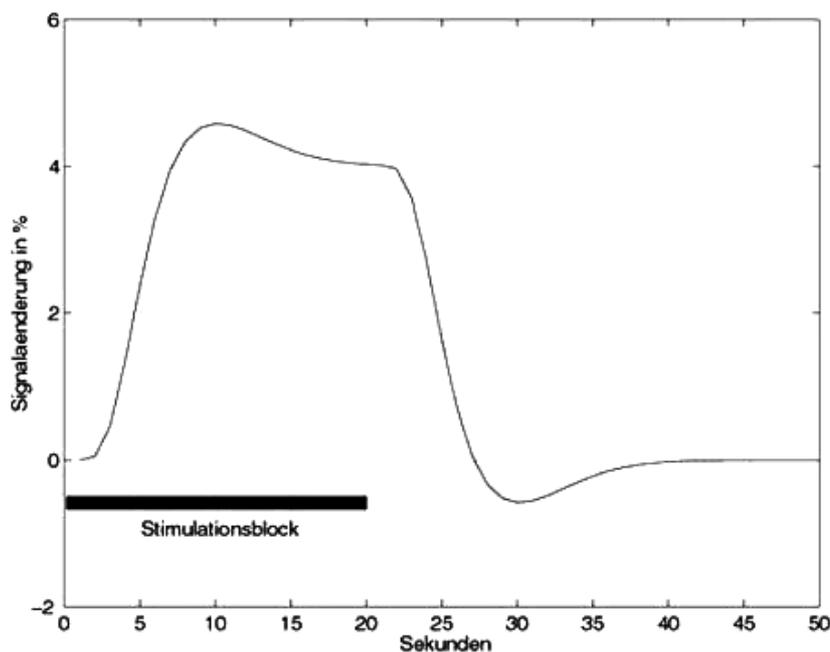


Abbildung 1.6: Beispiel für einen Zeitverlauf der hämodynamischen Antwort im MRT auf einen Stimulationsblock von 20s Länge.

Um ein solches Antwortmodell zu generieren, wird die Rechteckfunktion, die den Stimulationsblock beschreibt, mit einem hinterlegten Modell der Hämodynamik verknüpft (genauer: Faltung mit der hämodynamischen Impulsantwort). Das Modell der erwarteten hämodynamischen Antwort kann schließlich verwendet werden, um in realen Messdaten nach Korrelationen mit dieser Funktion zu suchen.

Aus: Dissertation von Thomas Stephan, München 2005.

1.6.2 Die Datenverarbeitung

Die in der fMRT erhaltenen Signaländerungen sind im Verhältnis zum überlagerten Rauschen relativ schwach, deswegen werden durch mehrere Messwiederholungen und statistische Verfahren die gesuchten Effekte nachgewiesen. Üblicherweise folgt dabei der experimentelle Ablauf der Messung einer Zeitserie. D.h. viele aufeinander folgende fMRT-Bilder werden in einem festen zeitlichen Abstand aufgenommen. Während die Bilder in der Zeitserie aufgenommen werden, wird der zu untersuchende Parameter in verschiedenen Blöcken variiert. Eine visuelle Stimulation z.B. wird abwechselnd mit

Versuchsaufgabe und Kontrollbedingung gezeigt. Die Länge dieser Blöcke liegt typischerweise zwischen 16 und 25 Sekunden, die jedoch abhängig von den Gegebenheiten des Experiments und den Möglichkeiten des verwendeten Tomographen sind. Die Anzahl der Wiederholungen der Blöcke, und damit die Länge der Zeitserie, sind abhängig von dem jeweiligen Experiment, seinen Rahmenbedingungen und der Stimulation. In dieser Arbeit wurde mit einer variablen Blocklänge gearbeitet, da die Probanden subjektiv Distanzen abschätzen mussten. Es wurde dabei darauf geachtet, dass die kürzeste Dauer mindestens drei Bilder betrug, das entspricht ca. 6 Sekunden.

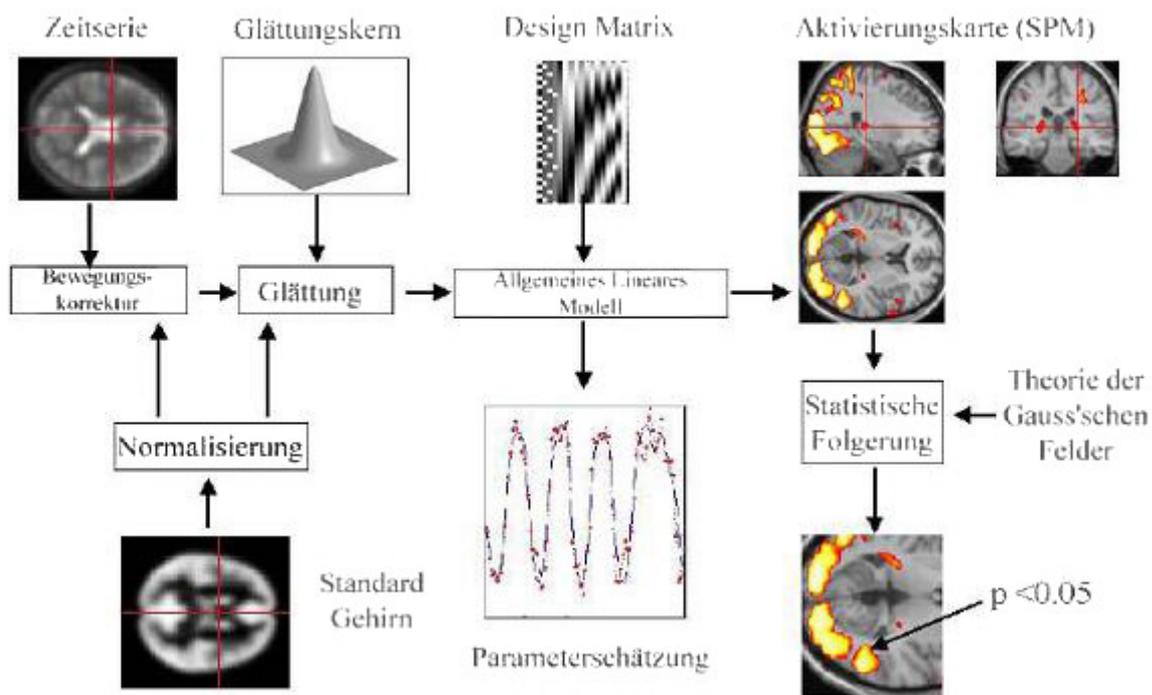


Abbildung 1.7: Übersicht über die Verarbeitungsschritte einer fMRT-Auswertung.

Aus: Dissertation von Thomas Stephan, München 2005.

Die Datenauswertung besteht aus mehreren Schritten (s. Abbildung 1.7; Friston et al. 1995b), die im Folgenden beschrieben werden und z.B. mit Hilfe der Software SPM5 (Wellcome Department of Cognitive Neurology, London, UK) ausgeführt werden können.

Der erste Schritt der Datenauswertung und der Vorverarbeitung ist die Korrektur für Kopfbewegungen. Da während einer Messung von einer oder mehreren Zeitserien, auch bei sorgfältig fixiertem Kopf und hoch motivierten Probanden, Kopfbewegungen unvermeidbar sind, müssen diese Bewegungsänderungen korrigiert werden, damit ein bestimmter Voxel im Gehirn immer derselben Stelle entspricht (s. Abbildung 1.7, „Bewegungskorrektur“; Friston et al. 1995b). Ein Voxel ist dabei ein dreidimensionaler Würfel mit einer vordefinierten Größe (hier $3.5 \times 3.5 \times 3.5 \text{mm}^3$). Der Algorithmus der Bewegungskorrektur versucht, für jeden einzelnen Volumendatensatz der Zeitserie, eine Transformationsmatrix zu errechnen, welche diesen Datensatz bestmöglich auf den ersten Datensatz der Zeitserie abbildet. Diese Transformationsmatrix enthält eine mathematische Beschreibung der nötigen Translationen und Rotationen mit jeweils drei Parametern für die drei Raumachsen, um die Unterschiede zwischen den Bildinhalten zu minimieren. Dieses Verfahren wird allgemein auch als Koregistrierung bezeichnet.

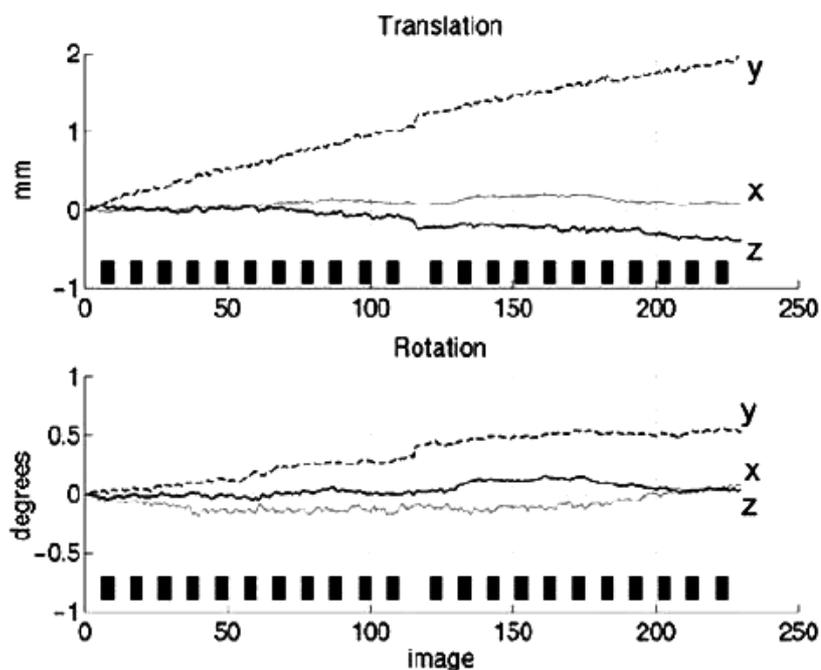


Abbildung 1.8: Beispiel für die Ausgabe der Bewegungskorrektur zu diesem fMRT-Experiment.

Es wurden sechs Bewegungsparameter für die drei Versuchsdurchgänge ermittelt, drei für die Translationen (A) und drei für die Rotationen (B).

Der nächste Schritt in der Auswertung ist die Normalisierung. Damit man nicht nur Aussagen über Einzelpersonen treffen kann, muss man die Daten in einer Gruppenanalyse statistisch untersuchen. Dabei würden die Probandenspezifischen anatomischen Unterschiede der Gehirne stören. Um diese starken Variationen zu vereinheitlichen, wird das jeweilige Gehirn in einen standardisierten Koordinatenraum überführt. Dies wird durch die Normalisierung der Bilddaten auf ein Standardgehirn erreicht (s. Abbildung 1.7, „Normalisierung“; Friston et al. 1995b). Der Algorithmus für die Normalisierung versucht, ähnlich zu dem während der Bewegungskorrektur, die Unterschiede zwischen zwei Bildern zu minimieren. In diesem Fall werden die Unterschiede zwischen dem Bild des Standardgehirns (das *template*) und dem Bild des Probanden minimiert. Da bereits durch die Bewegungskorrektur sichergestellt wurde, dass alle Datensätze eines Probanden in der Lage übereinstimmen, muss dieser Verarbeitungsschritt nicht für jeden, sondern nur für einen repräsentativen Volumendatensatz des Probanden durchgeführt werden. Dafür benutzt man ein Mittelwertbild aus allen, vorher bereits bewegungskorrigierten Bildern der entsprechenden Versuchsperson. Um die Transformation des Mittelwertbildes in den Koordinatenraum des Standardgehirns zu berechnen, wird im Prinzip das gleiche mathematische Verfahren verwendet wie bei der Bewegungskorrektur. Zusätzlich zu den Translationen und Rotationen werden Skalierungen und Scherungen erlaubt, die die Bilder in Übereinstimmung bringen. In bestimmten Grenzen sind auch lokale Verformungen des Bildinhaltes zugelassen. Jede dieser Neuberechnungen der Bildinhalte erfordert Interpolationen der Helligkeitswerte und damit einhergehend einen Informations- und Qualitätsverlust. Deshalb werden die Transformationsparameter der Bewegungskorrektur und der Normalisierung zunächst durch Matrixmultiplikation zu einer einzigen Transformationsmatrix vereinigt. Diese Matrix wird auf die Bilddaten angewendet, um beide Operationen mit nur einer einzigen Bildinterpolation durchführen zu können.

Als letzter Schritt der Vorverarbeitung werden die Bilddaten geglättet (s. Abbildung 1.7, „Glättung“; Friston et al. 1995b). Dieser übliche Verarbeitungsschritt wird durchgeführt, um das Verhältnis von Signal zu Rauschen zu verbessern. Dabei erhält man durch eine stärkere Glättung ein besseres Verhältnis von Signal zu Rauschen zu Gunsten für das Signal, jedoch verliert man gleichzeitig Bildinformationen. Ein weiterer Nebeneffekt der Bildglättung in der fMRT ist das Verwischen von geringfügigen Variabilitäten in der

individuellen funktionellen Anatomie der Versuchspersonen. Aktivierungen, deren Ort zwischen den Versuchspersonen geringfügig variiert, können so in der Gruppenauswertung trotzdem detektiert werden. Die Bildglättung wird durch die Faltung der Bildinhalte mit einem drei-dimensionalen Gaußkern realisiert, wobei die Größe des Gaußkernes in mm die Stärke der Glättung angibt. Je höher die Zahl ist, desto größer ist die Glättung.

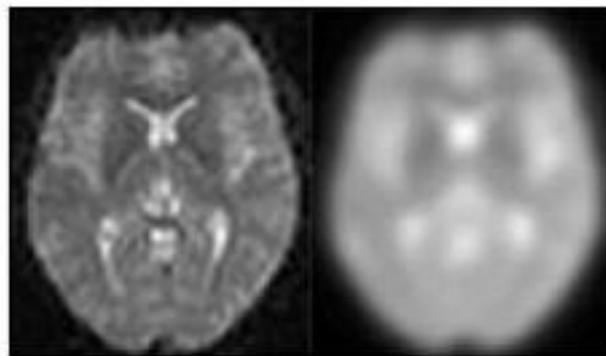


Abbildung 1.9: Beispiel der Wirkungsweise der Bildglättung bei einer transversalen Schicht aus einer fMRT-Zeitserie.

Originalaufnahme (A), mit einem Gaußkern der Größe 12mm geglättete Schicht (B).

Aus: Dissertation von Thomas Stephan, München 2005.

Nachdem die Vorverarbeitung abgeschlossen ist, beginnt die statistische Auswertung der Daten. Zunächst wird jeder Proband einzeln ausgewertet und diese Ergebnisse fließen danach in die Gruppenanalyse (s. Abbildung 1.7, Einzelauswertung und Gruppenanalyse; Friston et al. 1995b).

Die funktionellen Bilddaten werden separat für jede Volumeneinheit (Voxel) statistisch ausgewertet. Man kombiniert ein allgemeines lineares Modell (Friston et al. 1995a) mit einem Satz von Referenzfunktionen und schätzt ab, in wie weit das Signal eines Voxels durch Linearkombinationen der Referenzfunktionen erklärt werden kann (s. Abbildung 1.7, „allgemeines lineares Modell“; Friston et al. 1995b). Die Referenzfunktionen können entweder ein Modell mit Signaländerungen enthalten, die aufgrund der experimentellen Modifikation zu erwarten sind (*covariates of interest*), oder ein Modell mit Störgrößen, die man aus den Daten entfernt haben möchte (*covariates of no interest*, z.B.

Bewegungsparameter). Die Referenzfunktionen werden dazu in die Designmatrix in SPM überführt (s. Abbildung 1.7, „Designmatrix“; Friston et al. 1995a). Jede Referenzfunktion stellt innerhalb der Matrix eine eigene Spalte dar. Das Ergebnis der Berechnungen sind zunächst die abgeschätzten Parameter aus jeder Spalte der Designmatrix, die den Referenzfunktionen entsprechen. Die erhaltenen Parameter können durch die Formulierung von Kontrasten gewichtet werden, um den Einfluss einer experimentellen Bedingung darzustellen und die nicht interessanten Referenzfunktionen auszublenden.

Das Ergebnis der Kontraste wird in Form einer Aktivierungskarte mit T-Werten für jedes Voxel ausgegeben. Diese Karte kann, durch Anwendung von Signifikanzschwellen, unmittelbar zu Schlussfolgerungen herangezogen werden (s. Abbildung 1.7, „Aktivierungskarten“ und „statistische Folgerung“; Friston et al. 1995a). Allerdings ist die direkte Anwendung einer Signifikanzschwelle nur dann zulässig, wenn eine genaue Hypothese zur Anatomie des Ortes, wo die Antwort stattfinden wird, vorliegt. Gibt es keine solche anatomische Hypothese, muss eine andere Signifikanzschwelle benutzt werden. Diese Schwelle korrigiert für multiples Testen, da nicht nur ein einziger statistischer Test durchgeführt wurde, sondern das Ergebnis durch sehr viele, voneinander unabhängige Tests erhalten wurde. In einem typischen fMRT-Experiment würde die Anzahl an unabhängigen Tests der Anzahl an Voxeln pro Messvolumen entsprechen. Bei einer Matrix von 64x64 Voxeln und einer Schichtanzahl von 34 Schichten ergibt dies 139264 Voxel, die pro Proband und Bild ausgewertet werden. Würde man als Schwellenwert für die Betrachtung der Ergebnisse z.B. $p \leq 0.05$ wählen, so dürfte allein zufallsbedingt eine Anzahl von 6963 aktivierten Voxeln entstehen ($139264 * 0.05$), die vielleicht gar keine wirkliche Aktivierung auf Grund der Daten widerspiegeln. Fehlt eine klare anatomische Hypothese bezüglich des zu erwartenden Aktivierungsortes, ist der korrigierte Schwellenwert zu verwenden. Es ist allerdings nicht erforderlich für die gesamte Anzahl der Voxel in einem Volumen zu korrigieren, da die Signale zueinander benachbarter Voxel nicht vollständig voneinander unabhängig sind. Da die Daten vorher geglättet wurden (s. o.) und diese Glätte durch SPM5 automatisch abgeschätzt wird, wird die Größe der *resolution elements* (RESELS) ermittelt, die stets der Größe der Voxelgröße entspricht. Die Korrektur für multiples Testen wird dann aufgrund der ermittelten Anzahl der RESELS durchgeführt (s. Abbildung 1.7, „Theorie der Gauß'schen Felder“; Friston et al. 1995a).

2 Material und Methoden

Dieses Kapitel der Arbeit beschreibt die Materialien und Methoden, die für die Durchführung der Versuche benötigt wurden. Dabei besteht dieses Kapitel aus zwei großen Versuchsblöcken, die jeweils in den Unterkapiteln 2.1 und 2.2 besprochen werden. Der erste Teil der Experimente wurde in einem Drehstuhl (s. Abbildung 2.1) durchgeführt und behandelte die vestibuläre Wegintegration. Der zweite Teil untersuchte die visuelle Wegintegration mit Hilfe der Magnetresonanztomographie (s. Abbildung 2.5).

Für die verschiedenen Experimente wurden jeweils unterschiedliche Probandenkollektive getestet. Bevor das Experiment begann, mussten alle Probanden eine Versuchsanleitung durchlesen und ihr schriftliches Einverständnis zur Versuchsteilnahme geben. Ihnen wurde mitgeteilt, dass sie zu jeder Zeit das Experiment ohne Angabe von Gründen abbrechen können.

Alle Experimente wurden von der zuständigen Ethikkommission genehmigt und folgten den Richtlinien der Deklaration von Helsinki.

2.1 Versuche zur vestibulären Wegintegration

Die Versuche zur vestibulären Wegintegration wurden alle im selben Versuchsaufbau durchgeführt. Die Aufgabe für die Probanden blieb ähnlich, sie mussten einen bestimmten Auslenkungswinkel abschätzen und zu bestimmten Phasen des Experimentes parallel Kopfrechnen. Im ersten Experiment (s. Kapitel 2.1.1) wurde der Einfluss unterschiedlicher Rotationen getestet. Die Ergebnisse daraus führten zu den Folgeexperimenten nur mit erdvertikaler Rotation und zusätzlicher Reproduktionsphase (s. Kapitel 2.1.2)

2.1.1 Untersuchung der vestibulären Wegintegration mit verschiedenen Rotationen

Probanden

In diesem Experiment wurden 10 Probanden (5 weiblich, 5 männlich) getestet. Das Alter der Probanden lag zwischen 22 und 42 Jahren (Durchschnittsalter 29,6 Jahre). Probanden mit senso-motorischen Störungen, welche die Leistung in diesem Experiment beeinflussen würden, wurden im Vorfeld von der Studie ausgeschlossen. Zwei Probanden (jeweils ein weiblicher und ein männlicher) wurden im Laufe der Ergebnisanalyse aufgrund schlechten Antwortverhaltens ausgeschlossen. Sie haben zu oft nicht auf den Knopf gedrückt um ihre subjektive Winkelabschätzung abzugeben.

Versuchsaufbau

Die Probanden wurden in einen Computer-gesteuerten Drehstuhl gesetzt, der sich um zwei Achsen drehen konnte. Der Drehstuhl (Sega R360 servo drive moving system; Sega Corporation, Tokyo, Japan; s. Abbildung 2.1) wurde mit Hilfe eines Computers gesteuert, der eine Verbindung zu einem zweiten Computer im Inneren des Drehstuhls hatte (s. Abbildung 2.1). Auf dem äußeren Computer wurde die Steuersoftware mit Matlab/Simulink (The MathWorks, Natick, MA, USA), programmiert und der Drehstuhl mit Hilfe der Software Sega-Control (Sega Corporation, Tokyo, Japan) gesteuert. Der jeweilige Versuchsablauf wurde über ein Matlab-Script detailliert programmiert und ausgeführt. Auf dem äußeren Computer wurden die Versuchsdaten mit einer Abtastrate von 100 Hz aufgezeichnet. Der zweite Computer im Inneren des Drehstuhls diente für visuelle Stimulationen, der Steuerung der Antwortgeräte und um das Antwortverhalten der Probanden aufzunehmen. Über die Verbindung der Computer tauschten sie die Steuerung und die Daten aus, so dass am Versuchsende alle Daten auf dem äußeren Computer vorhanden waren.

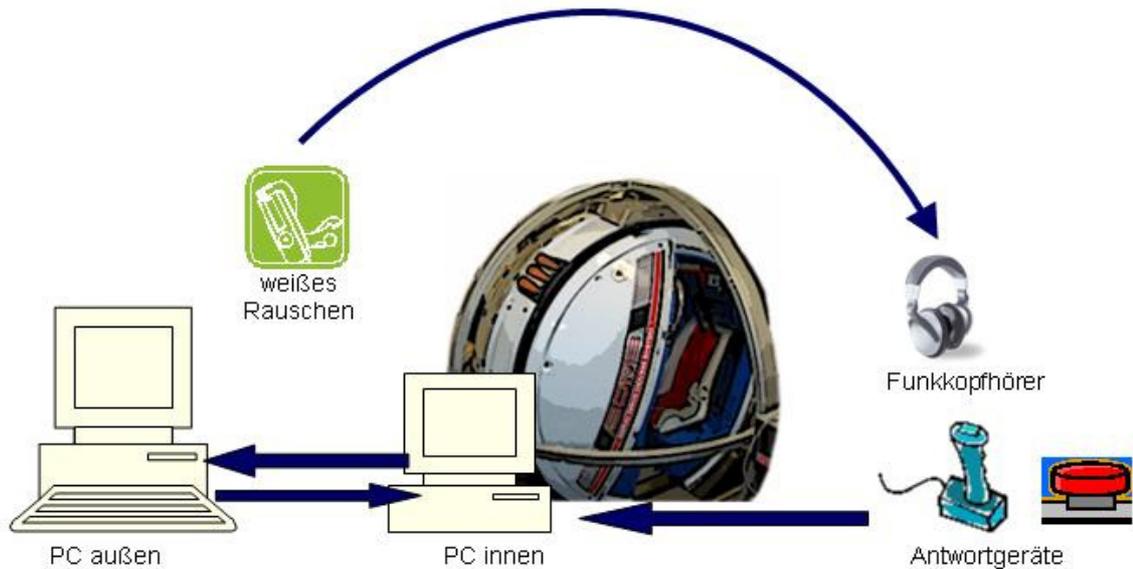


Abbildung 2.1: Schematische Darstellung des Versuchsaufbaus zu den Experimenten zur Untersuchung der vestibulären Wegintegration im Drehstuhl.

Die Probanden wurden in den Drehstuhl gesetzt und der Oberkörper mit einem Überkopfbügel mit integrierten Gurten angeschnallt. Anschließend wurde der Kopf der Probanden mit einem Helm an einem Magneten fixiert. Die Beine und Arme der Probanden wurden nicht fixiert und konnten frei bewegt werden. Ihnen wurde ein Knopf für ihre Antworten in die Hand gegeben, den sie im Laufe des Versuches benutzten. Dieser Knopf war mit dem Computer im Inneren des Drehstuhls verbunden. Damit keine auditorischen Hinweise über die Raumposition zur Verfügung standen, erhielten die Probanden Kopfhörer mit weißem Rauschen. Zusätzlich wurde die Drehstuhlöffnung mit einem schwarzen Tuch verhängt, der Raum abgedunkelt und den Probanden gesagt sie sollten die Augen schließen, damit sie keine visuellen Hinweisreize wahrnahmen. Die Probanden wurden angewiesen sich auf ihr eigenes Körpergefühl zu verlassen.

Versuchsaufgabe

Die Aufgabe der Probanden in diesem Experiment war es, eine 90°-Auslenkung während verschiedener Rotationen per Knopfdruck anzuzeigen. Dazu wurden die Probanden entweder erdhorizontal oder erdvertikal im Drehstuhl passiv gedreht (s. Abbildung 2.2). Während der Drehung um die erdhorizontale Achse saßen die Probanden erst aufrecht und wurden dann nach rechts oder links (rechtes oder linkes

Ohr Richtung Boden) mit konstanter Geschwindigkeit ausgelenkt. Bei den Rotationen um die erdvertikale Achse wurden die Probanden erst auf den Rücken gekippt und von dieser Position aus wurden sie nach rechts oder links mit konstanter Geschwindigkeit in der gleichen Ebene gedreht. Diese Position war die Ausgangsposition für den jeweiligen Versuchsabschnitt mit erdvertikaler Rotation.

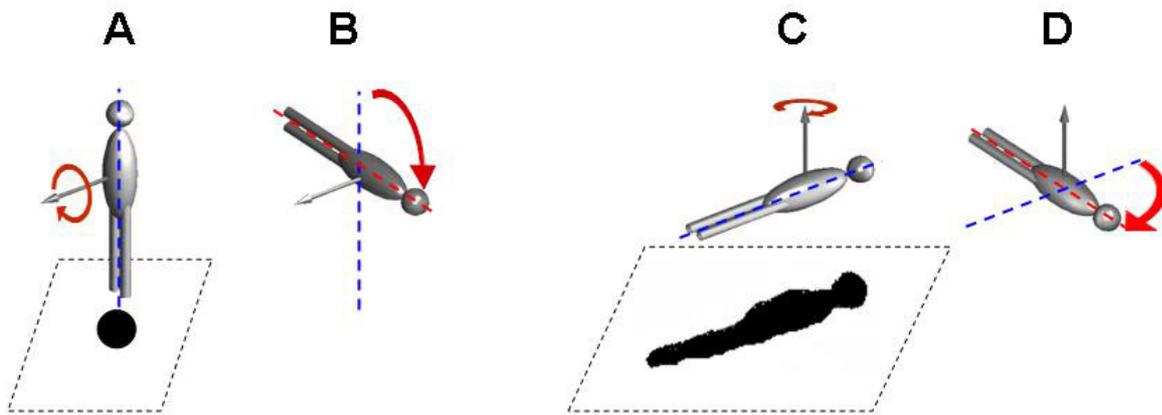


Abbildung 2.2: Schematische Darstellung erdhorizontaler und erdvertikaler Rotationen.

A: Ausgangsposition der erdhorizontalen Rotation; B: Endposition der erdhorizontalen Rotation bei 90°; C: Ausgangsposition der erdvertikalen Rotation; D: Endposition der erdvertikalen Rotation bei 90°; graue Pfeile: Rotationsachse; blaue Pfeile: Drehbewegung um die Rotationsachse; rote Pfeile: Drehbewegung der Probanden; blaue Linie: Anfangsausrichtung der Körperachse; rote Linie: Endausrichtung der Körperachse nach Drehung.

Der Ablauf eines Versuchsabschnitts startete damit, dass der Drehstuhl automatisch anfang sich zu bewegen. Die Rotation des Drehstuhls stoppte erst, wenn die Probanden ihren subjektiven 90°-Auslenkungswinkel per Knopfdruck angezeigt hatten. Daraufhin wurden die Probanden nach einer kurzen Pause wieder in die Mitte zurückgefahren, damit sie wieder von der Anfangsposition anfangen konnten. Der neue Versuchsabschnitt startete mit einer neuen Geschwindigkeit und in eine neue Richtung. Die Probanden wurden mit einem trapezförmigen Geschwindigkeitsprofil, das entweder

10 oder 15%/s als Spitzengeschwindigkeit betrug, beschleunigt und ausgelenkt. Der Drehstuhl beschleunigte mit $20\%/s^2$ auf die gewünschte Geschwindigkeit und behielt diese so lange bei, bis die Probanden auf den Knopf drückten um ihre Winkelabschätzung anzuzeigen. Daraufhin bremste der Drehstuhl ab und blieb stehen.

Der Versuch bestand aus zwei Bedingungen: (i) Kontrolle: die Probanden wurden erdhorizontal oder erdvertikal gedreht und mussten die 90° -Auslenkung subjektiv per Knopfdruck anzeigen; (ii) Doppelaufgabe: die Probanden wurden erdhorizontal oder erdvertikal gedreht, mussten subjektiv die 90° -Auslenkung anzeigen und zusätzlich noch eine Doppelaufgabe ausführen. Diese Doppelaufgabe bestand aus Kopfrechnen. Die Probanden mussten laut von einer dreistelligen Zahl in sieben Schritten rückwärts rechnen.

Das Experiment bestand aus vier Blöcken, den beiden Bedingungen und den beiden Rotationen. Die Richtung und die Geschwindigkeit der Rotation wurden für jeden Block neu randomisiert. Während des gesamten Experiments bekamen die Probanden keine Rückmeldung über die Leistung und Qualität ihres Antwortverhaltens, weder über die Abschätzung des 90° -Winkels noch über die Richtigkeit während des Kopfrechnens.

Auswertung der Daten

Damit das Antwortverhalten der Probanden korrekt ausgewertet werden konnte, wurden folgende Parameter mit einer Abtastrate von 100 Hz während des Versuchs aufgezeichnet:

- die Zeit in Sekunden
- die Koordinaten des Drehstuhls für die Längs- und Querachse in rad
- der Knopfdruck der Probanden als Binärvariable (1=Knopfdruck; 0=kein Knopfdruck)
- die Stuhlbewegung als Binärvariable (1=Stuhlbewegung; 0=keine Stuhlbewegung).

Dieser Datensatz wurde unter Verwendung von Matlab in ein für Statistica 6.1 (Statsoft, Tulsa, OK, USA) lesbares Dateiformat konvertiert. Die Datei für das Statistikprogramm bestand aus dem Mittelwert der Auslenkungswinkel in Grad zum Zeitpunkt des Knopfdrucks aus den vier verschiedenen Versuchsblöcken (Kontrolle erdhorizontal und erdvertikal bzw. Doppelaufgabe erdhorizontal und erdvertikal) mit jeweils den beiden Geschwindigkeiten 10 und 15%/s, die für beide Richtungen zusammengefasst wurden.

Mit Statistica wurden die Daten statistisch mit einer wiederholte-Messungen-ANOVA und post-hoc mit dem Scheffé-Test untersucht.

2.1.2 Untersuchung der vestibulären Wegintegration mit Reproduktionsphase

Während des zweiten Teils der Drehstuhlexperimente zur vestibulären Wegintegration wurden die Probanden ausschließlich erdvertikal gedreht und sie mussten die vorher erlebte Bewegung reproduzieren. Es wurden zwei Experimente mit unterschiedlichen Auslenkungswinkeln durchgeführt, weil der Einfluss der Geschwindigkeit und des Kopfrechnens präziser untersucht werden sollte.

2.1.2.1 Auslenkungswinkel 90°, Auslenkungsgeschwindigkeit 10, 15, 20%/s

Probanden

In diesem Experiment wurden 17 Probanden (6 weiblich, 11 männlich) getestet. Das Alter der Probanden lag zwischen 24 und 48 Jahren (Durchschnittsalter 29,4 Jahre). Probanden mit senso-motorischen Störungen, welche die Leistung in diesem Experiment beeinflussen würden, wurden im Vorfeld von der Studie ausgeschlossen. Ein männlicher Proband wurde im Laufe der Ergebnisanalyse aufgrund fehlerhaften Antwortverhaltens ausgeschlossen. Der Proband reproduzierte die Bewegung jedes Mal in die falsche Richtung.

Versuchsaufbau

Der Versuchsaufbau folgte in großen Teilen dem Aufbau, wie er in Kapitel 2.1.1 beschrieben und in Abbildung 2.1 gezeigt wurde. Als Änderung wurde anstatt eines Knopfes ein Steuerknüppel (Joystick Controller 90JA, Sakae, Kawasaki, Japan) mit integriertem Knopf verwendet.

Versuchsaufgabe

Die Aufgabe der Probanden in diesem Experiment bestand darin, zuerst das Erreichen einer 90°-Auslenkung während erdvertikaler Rotationen per Knopfdruck anzuzeigen und anschließend die soeben erfahrene Bewegung exakt zu reproduzieren (s.

Abbildung 2.3). Bei dieser Rotation wurden die Probanden erst auf den Rücken gekippt und von dieser Position aus wurden sie nach rechts oder links mit konstanter Geschwindigkeit in der gleichen Ebene gedreht. Diese Position war die Ausgangsposition für die jeweiligen Versuchsabschnitte.

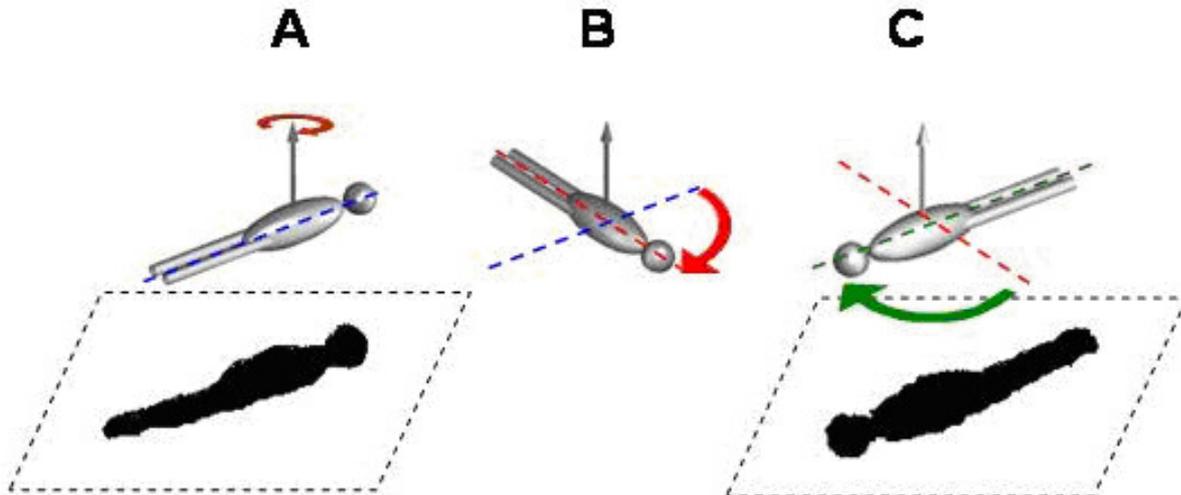


Abbildung 2.3: Schematische Darstellung der erdvertikalen Rotationen ohne Drehstuhl mit Erfahrungs- und Reproduktionsphase.

A: Ausgangsposition des Experimentes; B: Erfahrungsphase bis 90° ; C: Reproduktionsphase der Bewegung bis 180° ; graue Pfeile: Rotationsachse; blaue Pfeile: Drehbewegung um die Rotationsachse; rote Pfeile: Drehbewegung der Probanden während der Erfahrungsphase; grüne Pfeile: Drehbewegung der Probanden während der Reproduktionsphase; blaue Linie: Anfangsausrichtung der Körperachse; rote Linie: Ausrichtung der Körperachse nach der Erfahrungsphase; grüne Linie: Endausrichtung der Körperachse nach der Reproduktionsphase.

Der Versuch bestand aus zwei Phasen: (i) einer Erfahrungsphase und (ii) einer Reproduktionsphase. Während der Erfahrungsphase mussten die Probanden die gleiche Aufgabe ausführen wie in Kapitel 2.1.1 beschrieben. In der Reproduktionsphase steuerten die Probanden aktiv den Drehstuhl mit dem Steuerknüppel und sollten die in Phase 1 erlernte Bewegung exakt in allen ihren Eigenschaften in dieselbe Richtung reproduzieren, so dass sie im Idealfall einen Halbkreis abfuhren. Der Ablauf eines Versuchsabschnitts startete mit Phase 1. Der Drehstuhl startete nach einem akustischen Signal mit seiner Bewegung automatisch und stoppte erst, nachdem die

Probanden subjektiv per Knopfdruck ihren 90°-Auslenkungswinkel angezeigt hatten. Danach folgte eine kurze Pause von drei Sekunden. Nach einem erneuten akustischen Signal mussten die Probanden die vorher erfahrene Bewegung reproduzieren. Dazu steuerten sie aktiv den Drehstuhl mit dem Steuerknüppel in dieselbe Richtung. Am Ende ihrer Reproduktion drückten sie auf den Knopf und wurden passiv in die Mitte zurück gefahren. Danach startete ein neuer Versuchsabschnitt mit einer anderen Geschwindigkeit und in eine andere Richtung. Die Probanden wurden mit einem trapezförmigen Geschwindigkeitsprofil, das entweder 10, 15 oder 20% als Spitzengeschwindigkeit betrug, beschleunigt und ausgelenkt. Der Drehstuhl beschleunigte mit $40\%/s^2$ auf die gewünschte Geschwindigkeit und behielt diese so lange bei, bis die Probanden auf den Knopf drückten um ihre Winkelabschätzung anzuzeigen. Daraufhin bremste der Drehstuhl ab und blieb stehen.

In diesem Experiment gab es zusätzlich zu der oben beschriebenen Kontrollbedingung zwei weitere, bei denen die Probanden entweder während der Erfahrungs-Phase eine Doppelaufgabe bewältigen mussten oder während der Reproduktionsphase. Diese Doppelaufgabe bestand aus Kopfrechnen. Die Probanden mussten laut von einer dreistelligen Zahl in sieben Schritten rückwärts rechnen. In der jeweils anderen Phase mussten die Probanden keine Doppelaufgabe ausführen.

Das Experiment bestand aus zwei Blöcken, den beiden Bedingungen. Die Richtung und die Geschwindigkeit der Rotation wurden für jeden Block neu randomisiert. Während des gesamten Experiments bekamen die Probanden keine Rückmeldung über die Leistung und Qualität ihres Antwortverhaltens, weder über die Abschätzung des 90°-Winkels noch über die Richtigkeit während des Kopfrechnens.

Auswertung der Daten

Damit das Antwortverhalten der Probanden korrekt ausgewertet werden konnte, wurden folgende Parameter mit einer Abtastrate von 100 Hz während des Versuchs aufgezeichnet:

- die Zeit in Sekunden
- die Koordinaten des Drehstuhls für die Längs- und Querachse in Grad jeweils für die Phasen 1 und 2
- der Knopfdruck der Probanden als Binärvariable (1=Knopfdruck; 0=kein Knopfdruck)
- die Soll- und Ist-Geschwindigkeit des Stuhls während Phase 1 und 2 in Grad/s

- die Winkelstellung des Steuerknüppels in Grad/s in Phase 2
- die Vorgabegeschwindigkeit in Grad/s
- der Zustand des Steuerknüppels (1=Bewegung; 0=keine Bewegung)
- die Phase des Experiments.

Dieser Datensatz wurde unter Verwendung von Matlab (The Mathworks, Natick, MA, USA) in ein für Statistica 6.1 (Statsoft, Tulsa, OK, USA) lesbares Dateiformat konvertiert. Die Datei für das Statistikprogramm bestand aus dem Mittelwert der Auslenkungswinkel in Grad zum Zeitpunkt des Knopfdrucks aus den zwei verschiedenen Versuchsblöcken (Kontrolle Phase 1 und 2 bzw. Doppelaufgabe Phase 1 und 2) mit jeweils den Geschwindigkeiten 10, 15 und 20%/s, die für beide Richtungen zusammengefasst wurden. Außerdem wurden die Mittelwerte der reproduzierten Geschwindigkeiten getestet. Mit Statistica wurden die Daten statistisch mit einer wiederholte-Messungen-ANOVA und post-hoc mit dem Scheffé-Test untersucht.

2.1.2.2 Auslenkungswinkel 180°, Auslenkungsgeschwindigkeit 20, 30, 40%/s

Probanden

In diesem Experiment wurden 16 Probanden (7 weiblich, 9 männlich) getestet. Das Alter der Probanden lag zwischen 25 und 38 Jahren (Durchschnittsalter 29,6 Jahre). Probanden mit senso-motorischen Störungen, welche die Leistung in diesem Experiment beeinflussen würden, wurden im Vorfeld von der Studie ausgeschlossen.

Versuchsaufbau

Siehe Kapitel 2.1.2.1 und Abbildung 2.1.

Versuchsaufgabe

Die Aufgabe der Probanden in diesem Experiment war es, eine 180°-Auslenkung während erdvertikaler Rotationen per Knopfdruck anzuzeigen und die vorher erfahrene Bewegung exakt in dieselbe Richtung zu reproduzieren (s. Abbildung 2.3). Der Versuch wurde ähnlich durchgeführt wie in Kapitel 2.2.1.1 beschrieben. Folgende Änderungen wurden durchgeführt: (i) der abzuschätzende Auslenkungswinkel betrug 180°, (ii) die vorgegebenen Auslenkungsgeschwindigkeiten betragen 20, 30 und 40%/s und (iii) die

Probanden mussten eine vierte Versuchsbedingung durchführen, bei der sie während beider Phasen eines Versuchsdurchganges die Doppelaufgabe des Kopfrechnens bewältigen mussten.

Auswertung der Daten

Damit das Antwortverhalten der Probanden korrekt ausgewertet werden konnte, wurden dieselben Parameter wie im vorhergehenden Versuch aufgezeichnet. Es wurden die Werte für die subjektiv geschätzten Auslenkungswinkel in den Phasen 1 und 2 und die reproduzierte Geschwindigkeit in Phase 2 mit Matlab und Statistica, wie in Kapitel 2.2.1.1 beschrieben, untersucht.

2.2 fMRT-Studie zur visuellen Wegintegration

Der zweite große Versuchsteil untersucht die visuelle Wegintegration und gliedert sich in die Pilotversuche zur Magnetresonanzstudie (s. Kapitel 2.2.1) und der funktionalen Magnetresonanzstudie selbst (s. Kapitel 2.2.2). Während der Pilotversuche wurde die visuelle Stimulation für die fMRT-Studie optimiert.

2.2.1 Pilotversuche zur fMRT-Studie zur visuellen Wegintegration

Versuchspersonen

Für diese Experimente wurden pro Stimulus jeweils unterschiedliche Probandenkollektive mit einer verschiedenen Anzahl an Probanden verwendet (s. Tabelle 2.1). Der Altersbereich der Probanden lag zwischen 25 und 45 Jahren. Probanden mit senso-motorischen und visuellen Störungen, welche die Leistung in diesem Experiment beeinflussen würden, wurden von der Studie ausgeschlossen.

Versuchsaufbau

Die Probanden führten den Versuch im Sitzen vor einem Laptop (Precision M60, Dell Incorporation, Frankfurt am Main, Deutschland) in unterschiedlichen Versuchsumgebungen durch (s. Tabelle 2.1 letzte Spalte). Dabei hatten die verschiedenen Probandenkollektive unterschiedliche Versuchsorte. Das erste Kollektiv führte den Versuch am eigenen Arbeitsplatz mit anwesenden Kollegen durch. Die anderen Kollektive in einem abgedunkelten Raum, in dem sie alleine waren und sich völlig auf den Stimulus konzentrieren konnten. Da die Probanden sich am ersten Versuchsort nicht genau genug konzentrieren konnten, wurde die zweite Versuchsumgebung gewählt, damit die Probanden mehr Ruhe hatten.

Tabelle 2.1: Überblick über die verschiedenen Stimulusarten (Tunnel).

	Distanz- abschätzung	Doppel- aufgabe	Distanzen	Geschwin- digkeiten	Indikator für Distanz	Seitenwände des Tunnels	Anzahl an Probanden	Versuchsort
1	ja	ja	3 (8, 12, 16)	5 (1.0, 1.5, 2.0, 2.5, 3.)	Person	Lampen	8	am Arbeitsplatz
2	ja	nein	3 (6, 8, 10)	5 (0.8, 0.9, 1.0, 1.1, 1.2)	Person und Tür	Lampen und Streifen	7	im Seminarraum
3	ja	ja	3 (6, 8, 10)	5 (0.8, 0.9, 1.0, 1.1, 1.2)	Person und Tür	Lampen und Streifen	5	im Seminarraum
4	ja	ja	4 (8, 9, 11, 12)	4 (0.8, 0.9, 1.0, 1.1)	Person und Tür	Lampen und Streifen	6	im Seminarraum

Versuchsaufgabe

Bei diesem Experiment sollten die Probanden Distanzen mit und ohne Doppelaufgabe abschätzen. Dazu saßen sie vor einem Laptop und sahen einen optischen Fluss ohne Eigenbewegung. Dieser Computer-simulierte Tunnel hatte verschiedene Eigenschaften (s. Tabelle 2.1), die im Folgenden beschrieben werden.

In der ersten Tunnelvariante sah man eine stilisierte Person an einer Stelle im Tunnel und die Probanden hatten die Aufgabe, sich diese Stelle zu merken. Der Tunnel fing an sich zu bewegen, die stilisierte Person verschwand und ein schwarzer Nebel legte sich in den Tunnel. Dieser Nebel wurde eingeblendet, damit die Probanden nicht über Landmarken oder sonstige Merkmale zur Orientierung verfügten. Die Probanden sollten auf einen Stoppknopf auf der Laptoptastatur drücken, wenn sie meinten sie seien an der Stelle angekommen, wo sich die stilisierte Person vorher befunden hatte. Dieser Ablauf des Tunnels wurde während der Bedingung „Distanzabschätzung“ gezeigt (s. Abbildung 2.4 B).

Während der Bedingung „Kontrolle“ sah man die stilisierte Person am Ende des Tunnels, der Tunnel fing an sich zu bewegen, der Nebel erschien, aber die stilisierte Person war, im Gegensatz zur Bedingung „Distanzabschätzung“, die ganze Zeit über sichtbar. Wenn der Proband die stilisierte Person soweit erreicht hatte, dass man nur noch den Oberkörper der stilisierten Person sehen konnte, sollte er die Stopptaste drücken (s. Abbildung 2.4 A). Diese beiden Bedingungen gab es mit zusätzlicher paralleler Doppelaufgabe. In diesem Experiment wurde Kopfrechnen als Doppelaufgabe verwendet (s. Kapitel 2.1.1), die Probanden mussten in sieben Schritten von einer dreistelligen Zahl rückwärts rechnen. Nach dem Drücken der Stopptaste wurde nach jedem Kopfrechnen die errechnete Zahl abgefragt. Dazu mussten die Probanden eine vorgegebene Zahl mit der Plus- oder Minustaste auf ihre errechnete Zahl einstellen und mit der Stopptaste bestätigen.

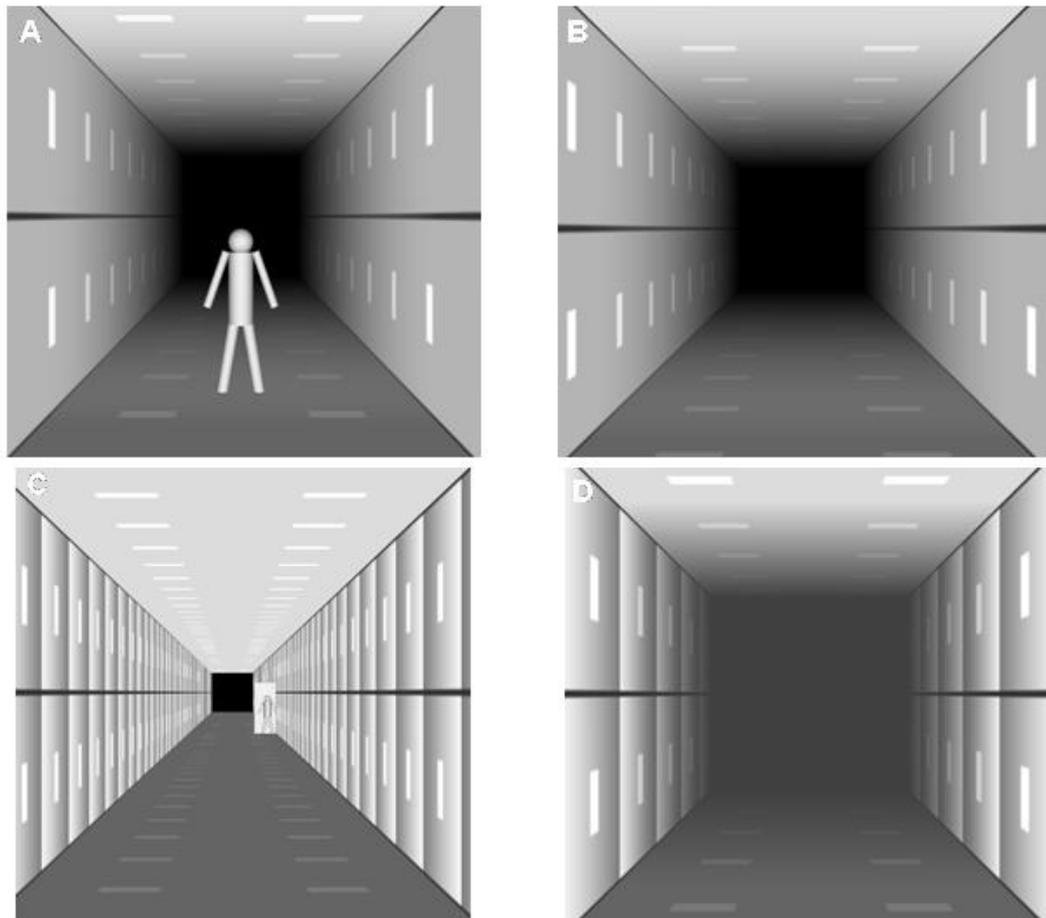


Abbildung 2.4: Erstes und zweites Versuchsdesign des visuellen Tunnelstimulus. A und C: Kontrollbedingung; B und D: Bedingung „Distanzabschätzung“.

Insgesamt gab es zwei Faktoren, „Kontrolle“ und „Distanzabschätzung“, die in Kombination mit der Doppelaufgabe zu folgenden vier Bedingungen führten: (i) Kontrolle, (ii) Distanzabschätzung, (iii) Kontrolle mit Kopfrechnen und (iv) Distanzabschätzung mit Kopfrechnen (s. Tabelle 2.2). Die Bedingungen wurden in dieser Reihenfolge präsentiert und wiederholten sich so lange, bis alle Kombinationen von Distanz und Geschwindigkeit pro Bedingung einmal durchgeführt wurden. Bei dieser ersten Variante gab es drei Distanzen (8, 12, 16 Einheiten (1 Einheit ist die Hälfte der Breite des Monitors und die Tiefe eines Tunnelsegmentes)) und fünf Geschwindigkeiten des Tunnels (1.0, 1.5, 2.0, 2.5, 3.0 Einheiten/s). Kombinationen aus diesen wurden für jede Bedingung getrennt randomisiert (s. Tabelle 2.1). Die acht Probanden (fünf weiblich, drei männlich) führten den Versuch an ihrem eigenen Arbeitsplatz durch.

Tabelle 2.2: Überblick über die verschiedenen Bedingungen bei den verschiedenen Tunnelversionen.

	Distanzabschätzung	Kontrolle
mit Kopfrechnen	Versuch 1, 3, 4	Versuch 1, 3, 4
ohne Kopfrechnen	Versuch 1, 2, 4	Versuch 1, 2, 4

Alle Tunnelversionen hatten folgende Eigenschaften gemeinsam (s. Tabelle 2.1):

- eine stilisierte Person, welche die abzuschätzende Distanz anzeigte
- Lampen an den Tunnelseitenwänden.

Ab der zweiten Stimulusversion verschwand die stilisierte Person seitlich durch eine Tür in der Tunnelwand. Zusätzlich gab es an der Tunnelwand Streifen mit einem Farbübergang von weiß nach schwarz und an der Decke und am Boden waren Lampen zu sehen. Außerdem führten die Probanden den Versuch in einem abgedunkelten Raum und völlig allein durch. Dadurch konnte die visuelle Stimulation besser wirken und die Probanden konnten sich besser konzentrieren (s. Tabelle 2.1).

Ab der zweiten Version des visuellen Stimulus änderte sich der Tunnel wie oben beschrieben. Dies hatte Auswirkungen auf die Aufgabe der Probanden. Während der Bedingung „Kontrolle“ sah man die stilisierte Person zu der aufgeklappten Tür gehen. Es verschwand aber nicht, sondern blieb vor der geöffneten Tür stehen. Dann erschien der schwarze Nebel, der Tunnel setzte sich in Bewegung, und stilisierte Person und Tür waren die ganze Zeit über sichtbar. Wenn der Proband die stilisierte Person soweit erreicht hatte, dass man nur noch den Oberkörper der stilisierten Person mit der Tür dahinter sehen konnte, sollte er die Stopptaste drücken (s. Abbildung 2.4 C). Bei der Bedingung „Distanzabschätzung“ änderte sich die visuelle Stimulation in sofern, als dass die stilisierte Person durch die geöffnete Tür in der Seitenwand verschwand, die Tür zuklappte und sich der Proband diese Stelle merken sollte. Die Tür war nun nicht mehr in der Wand sichtbar. Danach erschien der schwarze Nebel, der Tunnel fing an sich zu bewegen und der Proband sollte die Stopptaste drücken, wenn er die Stelle erreichte, wo die Tür gewesen ist (s. Abbildung 2.4 D). Die Probanden konnten während dieses Versuchsdesigns die Distanz besser abschätzen und empfanden das Versuchsdesign als realistischer.

Während der zweiten Variante des Stimulus testeten wir nur die Distanzabschätzung ohne Kopfrechnen. Wir untersuchten drei Distanzen (6, 8, 10 Einheiten) und fünf

Geschwindigkeiten des Tunnels (0.8, 0.9, 1.0, 1.1, 1.2 Einheiten/s). Es wurden die Distanzen und Geschwindigkeiten in ihren Kombinationsmöglichkeiten randomisiert und die Bedingungen „Kontrolle“ und „Distanzabschätzung“ wurden an sieben Probanden (zwei weiblich, fünf männlich) im abgedunkelten Raum getestet. Die Bedingung „Distanzabschätzung“ wurde in alle Kombinationen getestet, die Bedingung „Kontrolle“ allerdings nur dreimal (s. Tabelle 2.1 und Tabelle 2.2).

Die dritte Version des Stimulus war vom Aussehen der visuellen Stimulation identisch zur zweiten Variante. Lediglich die Aufgabe der Probanden änderte sich. Sie mussten nun parallel zur Distanzabschätzung die Doppelaufgabe Kopfrechnen ausführen. Es wurden drei Distanzen (6, 8, 10 Einheiten) und fünf Geschwindigkeiten des Tunnels (0.8, 0.9, 1.0, 1.1, 1.2 Einheiten/s) untersucht. Es wurden die Distanzen und Geschwindigkeiten in ihren Kombinationsmöglichkeiten randomisiert und die Bedingungen „Kontrolle mit Kopfrechnen“ und „Distanzabschätzung mit Kopfrechnen“ wurden an fünf Probanden (eine weiblich, vier männlich) im abgedunkelten Raum getestet. Wie auch bei Version zwei des Stimulus wurde die Kontrollbedingung dreimal und die Versuchsbedingung voll getestet, um herauszufinden, ob das Versuchsdesign für die Probanden verständlich war und man einen Effekt des Kopfrechnens auf die Distanzabschätzung erkennen konnte (s. Tabelle 2.1 und Tabelle 2.2).

Bei der vierten Variante der Stimulation wurde das Versuchsdesign der Version zwei genutzt und die Probanden mussten alle vier Bedingungen, Kontrolle und Distanzabschätzung mit und ohne Kopfrechnen, mit allen möglichen randomisierten Kombinationen aus Geschwindigkeit und Distanz bearbeiten. Es wurden vier Distanzen (8, 9, 11, 12 Einheiten) und vier Geschwindigkeiten des Tunnels (0.8, 0.9, 1.0, 1.1 Einheiten/s) an sechs Probanden (drei weiblich, drei männlich) im abgedunkelten Raum untersucht (s. Tabelle 2.1 und Tabelle 2.2).

Die Geschwindigkeiten mit denen sich der Tunnel bewegte wurden so gewählt, dass die Probanden das Gefühl hatten in gemütlichem Tempo zu gehen (langsamste Geschwindigkeit) oder zu laufen (schnellste Geschwindigkeit).

Auswertung der Daten

Damit das Antwortverhalten der Probanden korrekt ausgewertet werden konnte, wurden folgende Parameter während des Versuchs aufgezeichnet:

- die Tunnelnummer
- die Geschwindigkeit des Tunnels in Einheiten/s

- die abzuschätzende Distanz in Einheiten
- die Art der Bedingung
- die Position der stilisierten Person in Einheiten
- die subjektiv abgeschätzte Distanz in Einheiten
- die Zeit in Sekunden
- die Ausgangs- sowie die errechnete Zahl.

Dieser Datensatz wurde unter Verwendung von Matlab (The Mathworks, Natick, MA, USA) bearbeitet. Es wurden die Daten getrennt für die jeweiligen Stimulusvarianten und Probandenkollektive untersucht. Auf eine statistische Auswertung wurde verzichtet und die Daten werden rein deskriptiv beschrieben und dargestellt. Die durchgehenden Linien in den jeweiligen Graphen sind Regressionsgeraden durch die Datenpunkte, die die Distanzabschätzung der Probanden darstellen.

2.2.2 fMRT-Studie zur visuellen Wegintegration

Versuchspersonen

Bei diesem Experiment wurden 27 Probanden untersucht (16 weibliche, 11 männliche). Der Altersbereich der Probanden lag zwischen 21 und 70 Jahren (Durchschnittsalter 29 Jahre). Probanden mit senso-motorischen, neurologischen oder visuellen Störungen, welche die Leistung in diesem Experiment beeinflussen würden, wurden von der Studie ausgeschlossen. Ebenso Personen, die Metallteile in ihrem Körper hatten, da diese mit dem Magnetfeld des Tomographen interagieren würden. Personen mit frischen Tätowierungen, Herzschrittmachern und schwangere Frauen wurden ebenfalls ausgeschlossen.

Bevor das Experiment begann, mussten die Probanden eine Versuchsanleitung durchlesen, einen Fragebogen zur Händigkeit (Auswahl von 10 Fragen (Salmaso & Longoni, 1985) aus den von Oldfield vorgeschlagenen 20 Fragen des „Handedness Inventory“ (Oldfield, 1971)) ausfüllen, wurden über die Risiken der Kernspintomographie aufgeklärt und mussten ihr schriftliches Einverständnis zur Versuchsteilnahme geben. Außerdem wurde ihnen gesagt, dass sie zu jeder Zeit das Experiment abbrechen können. Nach der Messung mussten die Probanden einen Fragebogen zum Experiment ausfüllen, in dem sie ihre Erfahrungen während des Versuchs beschreiben mussten.

Zwei Probanden (jeweils ein weiblicher und ein männlicher) wurden von der Analyse der Daten ausgeschlossen. Die weibliche Probandin aufgrund eines pathologischen Befundes im frontalen Kortex und der männliche Proband aufgrund von Datenverlust der fMRT-Bilder. Bei drei Probanden konnten nur zwei von drei Versuchsdurchgängen ausgewertet werden, da der Kernspintomograph wegen technischer Probleme nicht alle Bilder aufgenommen hatte. Bei einem Probanden fehlte im Schichtpaket, während der funktionellen Datenakquisition, eine Schicht. Er wurde genau wie die anderen Probanden ausgewertet.

Versuchsaufbau

Die Probanden mussten zwei verschiedene Experimente durchführen. Das erste war ein Training im Sitzen vor einem Laptop (Precision M60, Dell Incorporation, Frankfurt am Main, Deutschland) im Kontrollraum des Kernspintomographen, das zweite

Experiment fand im Inneren des 3Tesla-Tomographen (Signa HDx 3.0T, GE Healthcare, München, Deutschland) als Hauptexperiment statt.

Die Trainingsphase der Probanden wurde genauso durchgeführt wie in Kapitel 2.2.1 beschrieben. Allerdings saßen die Probanden nicht in einem abgedunkelten Raum für sich alleine, sondern im Kontrollraum des Kernspintomographen.

Der Versuchsaufbau für das Hauptexperiment im Kernspintomographen ist in Abbildung 2.5 in Form eines schematischen Schaltplanes gezeigt. Die visuelle Stimulation des Versuchs wurde vom Stimulationslaptop (Precision M60, Dell Incorporation, Frankfurt am Main, Deutschland) im Kontrollraum via VGA-Kabel über einen Beamer (Christie LX40, Christie Digital Systems, Mönchengladbach, Deutschland), der außerhalb des Kernspintomographenzimmers war, über Umlenkspiegel auf eine Milchglas-Leinwand im Inneren der Röhre des Tomographen projiziert. Die Probanden lagen auf dem Rücken in der Röhre und konnten über einen Spiegel, der an der Kopfspule befestigt war, den visuellen Stimulus sehen.

Der Stimulationslaptop war über ein BNC-Kabel direkt mit der Steuerung des Tomographen im Technikraum verbunden und bekam TTL-Signale über einen Parallelport zum Starten des Stimulus. Diese Startsignale bezeichneten jeweils den Anfang einer Volumenakquisition und wurden vom Stimulationslaptop aufgezeichnet. Die Bedienkonsole des Tomographen im Kontrollraum stand in direktem Kontakt zur Steuerung im Technikraum. Über das Starten der Sequenz zur Aufnahme der funktionellen Bilder wurde das Experiment gestartet. Diese Art von Triggerung, das der Tomograph über das TTL-Startsignal mit dem Stimulationslaptop kommuniziert, nennt man interne Triggerung.

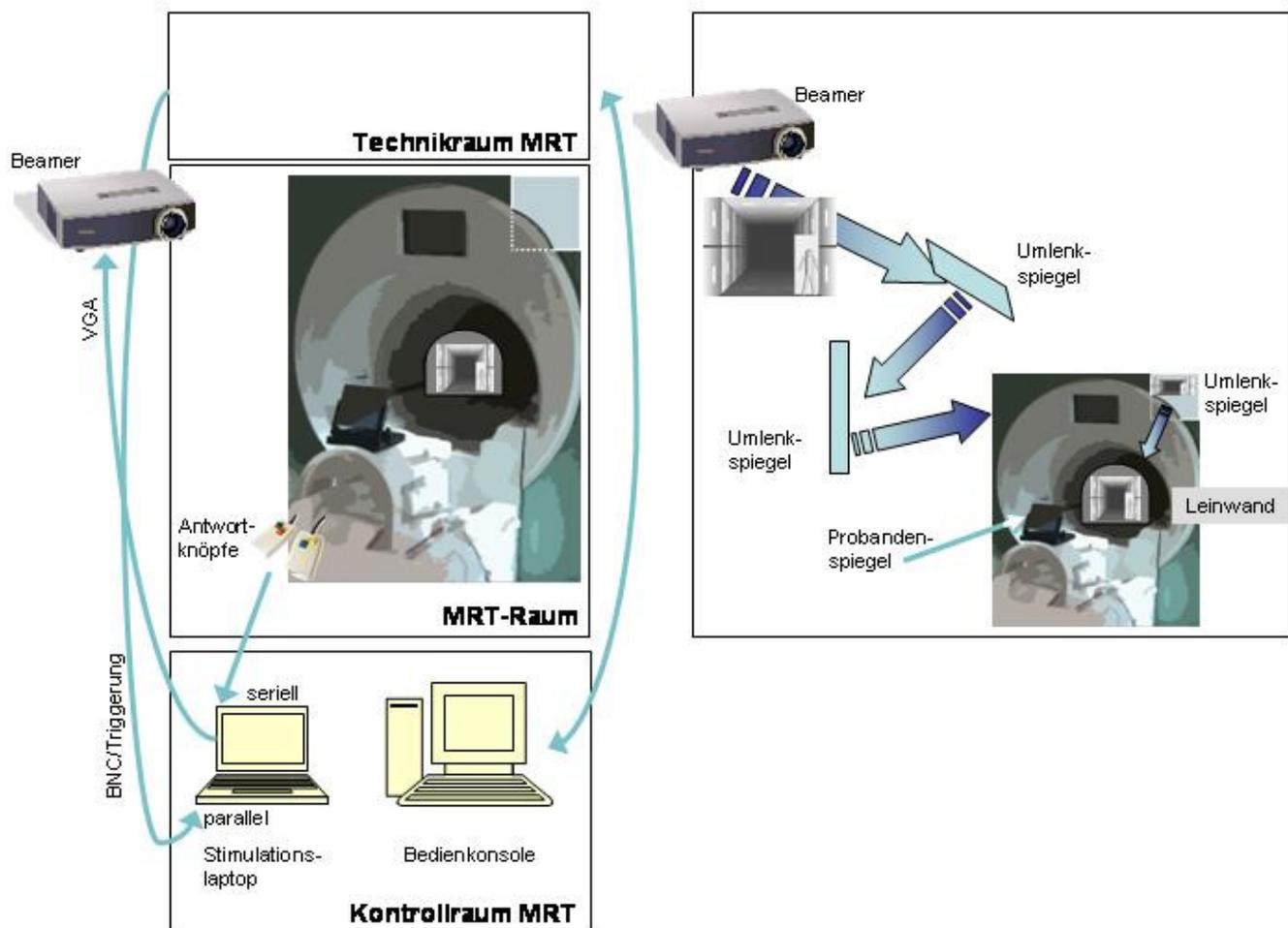


Abbildung 2.5: Schematische Darstellung des Versuchsaufbaus zum fMRT-Experiment zur Untersuchung der linearen Wegintegration.

Die Probanden trugen Ohropax und Kopfhörer gegen die Geräusche des Tomographen und in ihren Händen hatten sie Knöpfe (Lumina LP-400, Cedrus Corporation, San Pedro, CA USA) mit denen sie ihre Antworten gaben. Die Antwortsignale der Knöpfe wurden an den Stimulationslaptop über einen seriellen Port gesendet und dort aufgezeichnet. Des Weiteren hatten die Probanden einen Panikball auf dem Bauch liegen, mit dem sie das Experiment abbrechen konnten, falls ihnen unwohl wurde. Der Panikball erzeugte im Kontrollraum ein akustisches Signal. Der Proband konnte außerdem während der Pausen zwischen den Versuchsdurchgängen mit dem Experimentator im Kontrollraum über fest installierte Mikrophone und Lautsprecher kommunizieren.

Versuchsaufgabe

Bei diesem Experiment sollten die Probanden Distanzen mit und ohne Doppelaufgabe abschätzen. Sie sahen einen beweglichen Computer-simulierten Tunnel mit einer stilisierten Person, welche die abzuschätzende Distanz anzeigte (s. Kapitel 2.2.1). Damit die Probanden mit dem Stimulus vertraut wurden, gab es, vor dem eigentlichen Versuch im Kernspintomographen, ein Training für die Probanden.

Trainingsphase

In der Trainingstunnelvariante sah man, nach dem Drücken der Stopptaste auf der Laptoptastatur, farbkodierte Balken, die dem Probanden eine Rückmeldung über seine Distanzabschätzung gaben. Sie waren dabei räumlich angeordnet. Der grüne Balken zeigte dabei die Position der stilisierten Person zum Zeitpunkt des Knopfdruckes an, der blaue Balken die ursprüngliche Position der stilisierten Person im Tunnel und der rote Balken die Position des Probanden. Idealerweise sollten also der grüne und der rote Balken auf einer Höhe sein (s. Abbildung 2.6).

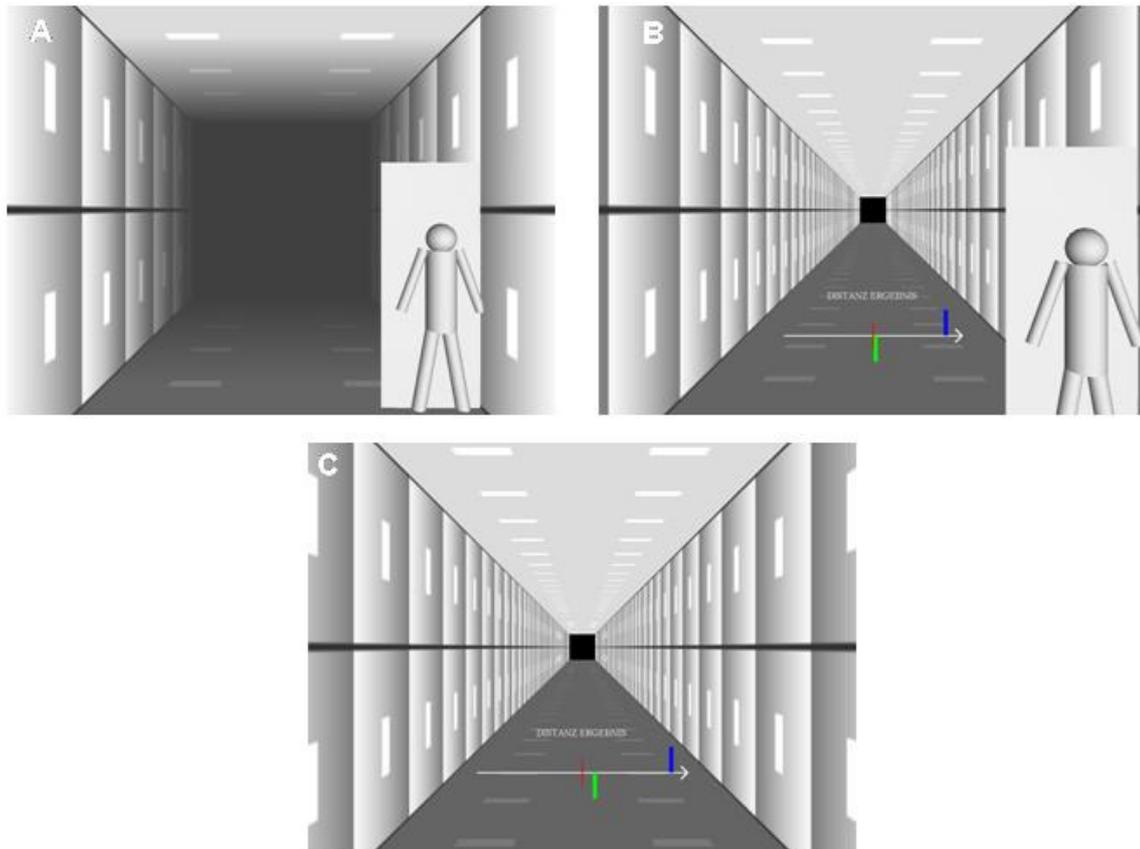


Abbildung 2.6: Versuchsdesign des visuellen Tunnelstimulus während des Trainings.

A und B: Kontrollbedingung; C: Bedingung „Distanzabschätzung“; grün: Position der stilisierten Person zum Zeitpunkt des Knopfdruckes; blau: ursprüngliche Position der stilisierten Person im Tunnel; rot: Position des Probanden.

Das Training bestand wie in Kapitel 2.2.1 beschrieben ebenfalls aus den 4 Bedingungen (s. Tabelle 2.2 Versuch 4). Die Bedingungen wurden in zufälliger Reihenfolge präsentiert und wiederholten sich bis die Probanden sicher waren und die Versuchsaufgabe verstanden hatten. Als feste Reihenfolge wurde allerdings immer abwechselnd eine Aufgabe ohne Kopfrechnen und eine Aufgabe mit Kopfrechnen getestet. Bei diesem Versuch wurden vier Distanzen (8, 9, 11, 12 Einheiten (1 Einheit ist die Hälfte der Breite des Monitors und die Tiefe eines Tunnelsegmentes)) und drei Geschwindigkeiten des Tunnels (0.8, 0.9, 1.05 Einheiten/s) untersucht. Kombinationen aus diesen wurden für jede Bedingung getrennt randomisiert. Die Probanden führten den Versuch für ca. 10 Minuten im Kontrollraum des Kernspintomographen durch.

Experiment im Kernspintomographen

Die im Kernspintomographen getestete Tunnelvariante (s. Abbildung 2.4) war mit der Trainingsversion bezüglich der Aufgabenstellung identisch. Die Probanden sahen den Stimulus allerdings als eine Projektion über den Spiegel im Inneren des Kernspintomographen und sie hatten MRT-kompatible Antwortknöpfe in ihren Händen. In der linken Hand hatten sie eine rote Stopptaste und in ihrer rechten Hand eine Bedieneinheit bestehend aus zwei Tasten, mit welchen die errechnete Zahl durch in-, bzw. dekrementieren um eins einstellbar war (s. Abbildung 2.5). Nach jeder Versuchsaufgabe in der die Probanden Kopfrechnen sollten, mussten sie ihre errechnete Zahl mit Hilfe der Knöpfe von einer vorgegebenen Zahl einstellen und bestätigen. Die Information über ihre Antwort in Form der bunten Balken, gab es in diesem Experiment nicht. Es wurden die vier Bedingungen, die vier Distanzen und die drei Geschwindigkeiten in allen Kombinationen randomisiert getestet. Wie in der Trainingsphase mussten die Probanden abwechselnd Kopfrechnen oder nicht Kopfrechnen. Beispiele für den Versuchsablauf sind der Abbildung 2.7 zu entnehmen. Insgesamt absolvierten die Probanden drei Versuchsdurchgänge à 18 Minuten.

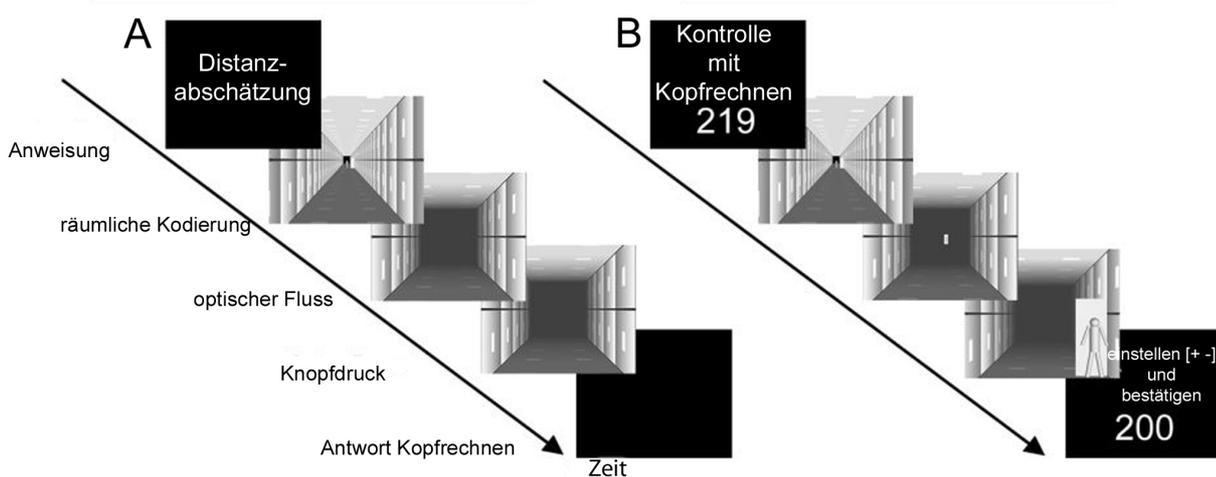


Abbildung 2.7: Versuchsablauf der visuellen Stimulation über die Zeit.

A: Bedingung „Distanzabschätzung“; B: Kontrollbedingung.

Akquisition der Daten

Damit das Antwortverhalten der Probanden korrekt ausgewertet werden konnte, wurden unterschiedliche Parameter sowohl für die funktionelle Kernspintomographie als auch für die psychophysischen Daten aufgezeichnet. Im Folgenden werden diese Parameter beschrieben.

Funktionelle Kernspintomographie

Die funktionellen Daten des Experiments wurden auf einem 3Tesla Kernspintomographen (Signa HDx 3.0T, GE Healthcare, München, Deutschland) mit einer T2*-gewichteten Gradientenechosequenz (*echoplanar imaging*; EPI) erhoben. Während dieser Sequenz wurden 34 Schichten mit einer Schichtdicke von 3.5mm und einem zeitlichen Abstand der Volumenakquisitionen (TR) von 2.04s gemessen. Das Gesichtsfeld (*field of view*) betrug 240mm und die Matrix enthielt 64x64 Voxel. Daraus resultiert eine Voxelgröße von 3.5x3.5x3.5mm³. Insgesamt wurden 525 Volumen pro Versuchsdurchgang aufgenommen. Die ersten fünf Bilder jeder Zeitserie wurden verworfen, um die Messung nicht durch T1 Sättigungseffekte zu verfälschen. Insgesamt dauerte ein Versuchsdurchgang 18.01min. Als Versuchsdesign wurde das Blockdesign ausgewählt, bei dem abwechselnd die Bedingungen gezeigt wurden.

Die Daten wurden in folgender Reihenfolge erhoben: zuerst wurde ein *Localizer* gefahren, danach der *Asset*, darauf folgte dreimal die oben beschriebene Sequenz für das Experiment, und zum Schluss wurden zwei anatomische Aufnahmen gemacht.

Die Daten der einzelnen Messungen wurden pro Proband verschlüsselt in einen Ordner gespeichert. Danach wurden sie pro Proband als Paket komprimiert und zur Analyse auf einen Server überspielt.

Verhaltensdaten

Folgende Parameter zur späteren Auswertung wurden während des Versuchs auf dem Stimulationslaptop in zwei verschiedenen Dateien aufgezeichnet.

In der Log-Datei wurden folgende Parameter gespeichert:

- die Tunnelnummer
- die Geschwindigkeit in Einheiten/s
- die abzuschätzende Distanz in Einheiten
- die Art der Bedingung
- die Position der stilisierten Person in Einheiten

- die subjektiv abgeschätzte Distanz in Einheiten
- die Zeit in Sekunden
- die Signale des seriellen und parallelen Ports
- die Ausgangs- sowie die errechnete Zahl.

In der Protokoll-Datei wurden folgende Parameter gespeichert:

- die Zeit in Sekunden
- der Zeitpunkt in s wann eine neuer Tunnel startete
- welche Phase des Tunnels gezeigt wurde oder ob ein Volumen aufgenommen wurde
- die fortlaufende Nummer der Volumen/Bilder des Gehirns
- aktuelle Phase des Tunnels
- was die nächste Phase des Tunnels sein wird
- die fortlaufende Anzahl an absolvierten Tunneln
- die subjektiv abgeschätzte Distanz der Probanden in Einheiten
- die vorgegebene Distanz in Einheiten
- die Geschwindigkeit des Tunnels in Einheiten/s
- der Code für die jeweilige Geschwindigkeit
- welche Bedingung (Kontrolle oder Distanzabschätzung)
- ob die Probanden Kopfrechnen mussten oder nicht
- die Anfangszahl für das Kopfrechnen
- die vom Probanden errechnete Zahl.

Sowohl die Log-Datei als auch die Protokoll-Datei wurden für jeden Probanden und jeden Versuchsdurchgang anonymisiert gespeichert.

Nach der Bilddatenakquisition mussten die Probanden einen Fragebogen zum Versuch ausfüllen. Darin mussten sie beantworten, ob sie Probleme hatten die Distanz abzuschätzen oder Kopfzurechnen, wie sicher sie sich bei der Distanzabschätzung und beim Rechnen waren und ob sie irgendwelche Strategien entwickelt hatten, wie sie die Aufgabe gelöst haben.

Auswertung der Daten

Für die Auswertung der Kernspindaten wurde die Matlab Toolbox SPM5 (Statistical Parametric Mapping; Wellcome Department of Cognitive Neurology, London, UK) benutzt. Um die aufgenommenen Daten aller Probanden statistisch auszuwerten und

vergleichen zu können, müssen sie vorher vorverarbeitet werden. Dabei werden Bewegungen des Kopfes korrigiert und die individuellen Gehirne der Probanden auf ein Standardgehirn genormt. Die jeweiligen Schritte für die Vorverarbeitung und die statistische Analyse werden im Folgenden genauer beschrieben.

Die Vorverarbeitung der Daten wurde für jeden der 25 Probanden einzeln ausgeführt. Im ersten Schritt wurden die komprimierten Dateien von jedem Probanden entpackt und in das 3D-nifti-Dateiformat konvertiert, um sie in SPM5 vorverarbeiten zu können. Danach wurde im Filmmodus kontrolliert, wie stark sich die Probanden bewegt haben. In einem weiteren Schritt wurde getestet, ob durch den Tomographen Artefakte in den Bildern eines jeden Volumens pro Proband verursacht wurden. Im nächsten Schritt („*realignment*“) wurden Bewegungen korrigiert. Das erste Bild eines jeden Versuchsdurchganges wurde dafür als Grundlage genommen und die restlichen 524 Bilder wurden an diesem Bild durch Verschiebungen und Interpolationen (mit einem 2mm³-Kernel) ausgerichtet. Anschließend wurden die Bilddaten auf ein Standardgehirn normalisiert (Friston et al., 1995b). Hierzu wurde eine Vorlage des Montreal Neurological Institutes (MNI) verwendet, welche in SPM5 enthalten ist. Alle in dieser Arbeit aufgeführten stereotaktischen Koordinaten beziehen sich also auf den MNI-Koordinatenraum, der dem im Talairach-Atlas verwendeten ähnlich ist (Talairach & Tournoux, 1988). Während der Normalisierung wurden die Bilddaten auf eine Auflösung von 3.5x3.5x3.5mm³ interpoliert. Um hochfrequentes Rauschen zu unterdrücken, sowie geringfügige Variabilitäten der Gehirnanatomie zwischen den Probanden zusätzlich zu kompensieren, wurden die Bilddaten vor der statistischen Auswertung mit einem Gauß'schen Filter geglättet. Hierzu wurde für die Einzelauswertung eine Filtergröße von 8mm verwendet. Zusätzlich wurde der Nullpunkt des Koordinatenraumes bei der anterioren Kommissur für jeden Probanden festgelegt.

Nachdem die Schritte zur Vorverarbeitung für jeden Probanden korrekt durchgeführt wurden, wurde mit SPM5 zuerst jeder Proband einzeln statistisch ausgewertet (*fixed effects model*) und danach wurde eine Gruppenanalyse durchgeführt (*random effects model*). Dazu wurden statistische Aktivierungskarten (*statistical parametric maps*, SPM) für jedes Voxel separat berechnet. Hierzu verwendet SPM5 das in Kapitel 1.6.2 besprochene allgemeine lineare Modell und eine hämodynamische Modellierung der Stimulationsperioden des Experiments (Friston et al., 1995a). Da als Versuchsdesign

das Blockdesign genommen wurde, mussten die aufgenommenen Volumen den Versuchsbedingungen zugeordnet werden. Dazu wurde die Protokoll-Datei eines jeden Probanden genutzt, um aus ihr mit Hilfe von Matlab eine Designmatrix zu erstellen. Es wurden folgende Parameter zur Auswertung herangezogen:

- die Zeit in Sekunden
- der Zeitpunkt in Sekunden wann ein neuer Tunnel startete
- welche Phase des Tunnels gezeigt wurde
- die fortlaufende Nummer der Volumen
- die vorgegebene Distanz in Einheiten
- die Geschwindigkeit des Tunnels in Einheiten/s
- welche Bedingung (Distanzabschätzung oder Kontrolle, mit Kopfrechnen oder ohne).

Diese Parameter flossen als *names* (welche Bedingung), *onsets* (welches Volumen zu welcher Startzeit des Tunnels aufgenommen wurde) und *durations* (wie lange der Tunnel dauerte und wie viele Volumen in der Zwischenzeit aufgenommen wurden) als Spalten neben den Bewegungsparametern in die Designmatrix ein.

Zur Erstellung der Aktivierungskarten wurde zum einen die Funktion Faktoranalyse (*factorial design*) von SPM5 benutzt und zum anderen wurden eigene Kontraste definiert. Daraus entstanden zwei F-Kontraste, einer für die Bewegungsparameter und einer für jede Bedingung. Außerdem wurden T-Kontraste für die einzelnen Bedingungen „Kontrolle“, „Kontrolle mit Kopfrechnen“, „Distanzabschätzung“ und „Distanzabschätzung mit Kopfrechnen“ und die beiden Haupteffekte „Distanzabschätzung“ und „Kopfrechnen“ und deren Interaktion berechnet.

Um eine Aussage über alle Probanden treffen zu können, wurde eine Gruppenauswertung durchgeführt. Dazu wurden die Daten, aus den in der Einzelauswertung erhaltenen Kontraste, der einzelnen Probanden zunächst auf ein repräsentatives Bild pro Proband und Bedingung reduziert (*condition image*). Diese Bilder der verschiedenen Probanden wurden dann in einem zweiten Schritt mit SPM5 ausgewertet, um die Aktivierungskarten für die Gruppen zu erhalten. Dieser zweistufige Ansatz ermöglicht es, nicht nur Aussagen über die untersuchte Personengruppe zu machen, sondern auch über die Gesamtpopulation, aus der die Probanden rekrutiert worden sind (*random effects model*; Frison & Pocock, 1992, Woods, 1996). Über lineare Kontraste erzeugten wir Aktivierungskarten für die Haupteffekte „Distanzabschätzung“ und „Kopfrechnen“, jeweils verglichen mit der dazugehörigen

Ruhebedingung (Subtraktionsanalyse). Weitere Kontraste testeten auf den Anstieg und Abfall des BOLD-Signals für die Interaktion der Aufgabe Distanzabschätzung mit der parallelen Doppelaufgabe Kopfrechnen. Des Weiteren wurde mit einer Korrelationsanalyse getestet, ob es einen Unterschied zwischen den Geschlechtern gab. Dafür wurden drei Kontraste erstellt, ein Kontrast testete beide Aufgaben zusammen und dann jeweils einer getrennt für die beiden Aufgaben. Außerdem wurde mit Hilfe der Korrelationsanalyse untersucht, ob die Sicherheit, mit der die Probanden die Aufgabe ausführten, Auswirkungen auf ihre Gehirnaktivierungen hatte. Dies wurde für die Distanzabschätzung und das Kopfrechnen getrennt getestet.

Alle Aktivierungen unter einem Schwellenwert von $p=0.05$ (korrigiert für multiples Testen, FDR) wurden als statistisch signifikant angesehen. Falls die erhaltenen Aktivierungstrauben allerdings zu groß waren, wurde zusätzlich noch mit der FWE-Methode (*family wise error rate*, $p \leq 0.05$) getestet, um die Aktivierungen besser gegeneinander abgrenzen zu können.

Die erhaltenen Aktivierungen wurden mit Hilfe von MRICro und dessen anatomischen sowie Brodmann-Areale bestimmenden Standardgehirnen bestimmt. Weitere Informationen zu den einzelnen Arealen wurden aus dem Lehrbuch „Neuroanatomie. Struktur und Funktion“ von M. Trepel (2003, 3. Auflage. Urban & Fischer. München, Jena) entnommen und mit Hilfe des Internets, unter anderen Wikipedia und Pub Med, vertieft.

3 Ergebnisse

Dieser Teil der Arbeit beschreibt die Ergebnisse aus den zwei großen Versuchsblöcken in den jeweiligen Unterkapiteln 3.1 und 3.2. Im ersten Teil werden die Ergebnisse der Experimente mit Drehstuhl für die vestibuläre Wegintegration gezeigt und im zweiten Teil werden die Resultate für die visuelle Wegintegration und der MRT besprochen.

3.1 Versuche zur vestibulären Wegintegration

Die Versuche zur vestibulären Wegintegration wurden alle im selben Versuchsaufbau durchgeführt, die zugrunde liegende Fragestellung variierte dabei. Die Aufgabe für die Probanden blieb ähnlich, sie mussten einen bestimmten Auslenkungswinkel abschätzen und zu bestimmten Phasen des Experimentes parallel Kopfrechnen. Im ersten Experiment (s. Kapitel 2.1.1) wurde der Einfluss unterschiedlicher Rotationen getestet. Die Ergebnisse daraus führten zu den Folgeexperimenten nur mit erdvertikaler Rotation und zusätzlicher Reproduktionsphase (s. Kapitel 2.1.2)

3.1.1 Untersuchung der vestibulären Wegintegration mit verschiedenen Rotationen

Allgemein kann zu diesem Experiment gesagt werden, dass die Probanden den 90°-Auslenkungswinkel bei beiden Geschwindigkeiten und Rotationen deutlich unterschätzt haben (s. Abbildung 3.1 und Tabelle 3.1).

Bei der erdhorizontalen Rotation ohne Kopfrechnen, während die Probanden in der Ausgangsposition aufrecht saßen, schätzten sie den Auslenkungswinkel näher an 90° als bei der erdvertikalen Rotation ohne Kopfrechnen, bei der sich die Ausgangsposition auf dem Rücken befand. Bei der erdhorizontalen Rotation ohne Kopfrechnen drückten sie bei einem Auslenkungswinkel bei $61.3 \pm 12.5^\circ$ (10°/s) und $63.9 \pm 11.6^\circ$ (15°/s) auf den

Knopf; mussten sie zeitgleich Kopfrechnen, drückten die Probanden bei $58.5 \pm 9.8^\circ$ (10%/s) und $68.6 \pm 10.5^\circ$ (15%/s). Wurden die Probanden erdvertikal gedreht drückten sie ohne Kopfrechnen bereits bei $48.6 \pm 16.7^\circ$ (10%/s) und $57.3 \pm 20.2^\circ$ (15%/s) auf den Knopf. Wenn sie parallel dazu Kopfrechnen mussten, drückten sie später auf den Knopf, der Auslenkungswinkel lag dann bei $59.5 \pm 20.3^\circ$ und $74.2 \pm 22.2^\circ$.

Tabelle 3.1: Mittelwerte und Standardabweichungen in Grad für die abgeschätzten Winkel für die erdhorizontale und erdvertikale Rotation mit und ohne Kopfrechnen.

Rotation	Bedingung	10%/s	15%/s
erdhorizontal	Kontrolle	61.3 ± 12.5	63.9 ± 11.6
	Kopfrechnen	58.5 ± 9.8	68.6 ± 10.5
erdvertikal	Kontrolle	48.6 ± 16.7	57.3 ± 20.2
	Kopfrechnen	59.5 ± 20.3	74.2 ± 22.2

Die statistische Auswertung mit einer 3-Wege wiederholte-Messungen ANOVA enthielt folgende Ergebnisse: das Kopfrechnen an sich hatte einen signifikanten Einfluss auf die Aufgabe der Abschätzung des Auslenkungswinkels ($F(1,7)=18.21$; $p=0.004$), die Art der Rotation war nicht signifikant ($F(1,7)=0.48$; $p=0.509$) und die Geschwindigkeit hatte einen hochsignifikanten Effekt mit $F(1,7)=29.51$; $p<0.001$.

Die Interaktion Kopfrechnen X Rotation war statistisch signifikant ($F(1,7)=8.05$; $p=0.025$).

Dies bedeutet für die erdhorizontale Rotation, dass das parallele Kopfrechnen keinen signifikanten Einfluss auf das Antwortverhalten der Probanden ausübte. Des Weiteren hatte auch die Geschwindigkeit keine Auswirkungen auf die Leistung der Probanden.

Im Gegensatz dazu konnte bei der erdvertikalen Rotation ein signifikanter Einfluss der parallelen Doppelaufgabe nachgewiesen werden (post hoc Scheffé-Test $p=0.023$). Das Kopfrechnen beeinflusste also die Abschätzung des Auslenkungswinkels. Diesen Effekt konnte man sowohl bei der Geschwindigkeit 10%/s als auch bei der etwas schnelleren Geschwindigkeit 15%/s erkennen.

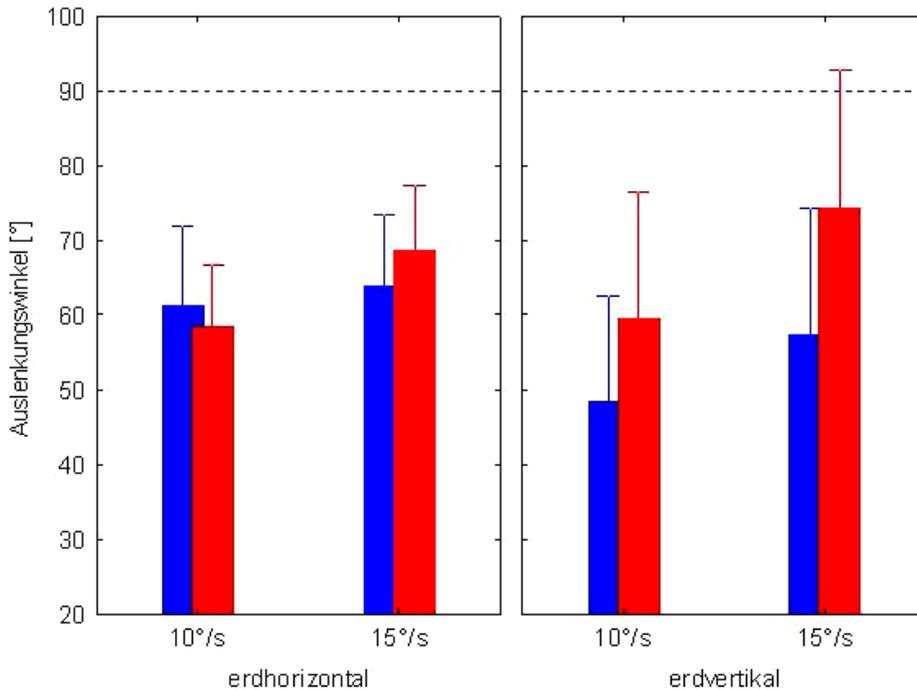


Abbildung 3.1: Mittelwerte der subjektiv abgeschätzten Auslenkungswinkel getrennt für erdhorizontale und erdvertikale Rotationen.

Blau: ohne Kopfrechnen; rot: mit Kopfrechnen; gestrichelte Linie: 90°-Auslenkungswinkel.

In Abbildung 3.2 sieht man beispielhaft das Antwortverhalten eines Probanden anhand der Rohdaten für die erdhorizontale Rotation mit (A) und ohne (B) Kopfrechnen. Die roten Linien zeigen den Bewegungsverlauf des Drehstuhls in der roll-Ebene in Grad, die schwarzen Kreise stellen den Knopfdruck des Probanden dar. Man kann erkennen, dass das Antwortverhalten, für beide Geschwindigkeiten unabhängig davon ob der Proband Kopfrechnet oder nicht, ähnlich ist. Es lassen sich für die Bedingung mit Kopfrechnen nur für die erste Antwort einen etwas verzögerten Knopfdruck erkennen. Danach unterscheiden sich die Antworten des Probanden mit oder ohne Kopfrechnen nicht mehr voneinander.

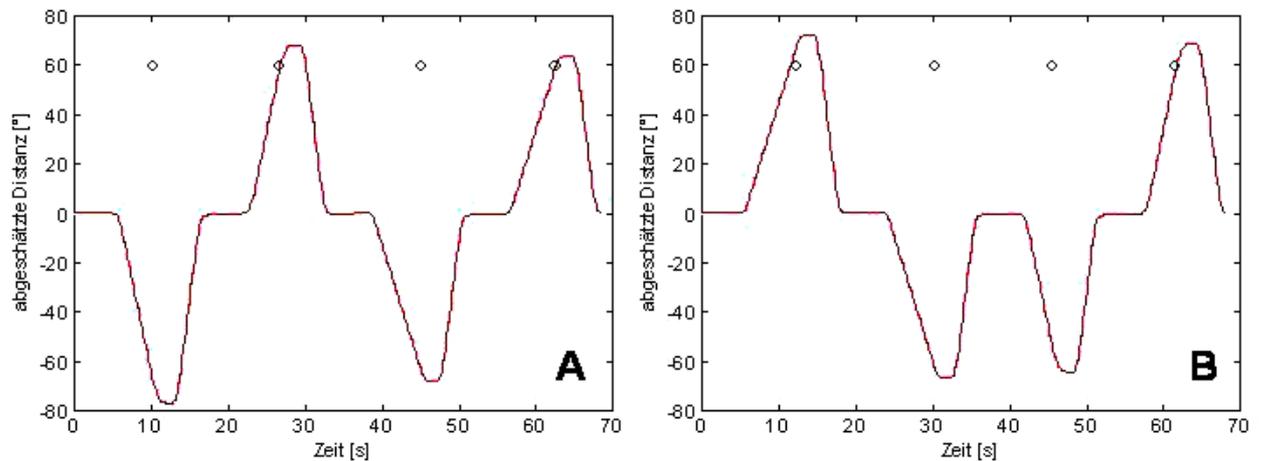


Abbildung 3.2: Exemplarisches Bewegungsprofil des Drehstuhls eines Probanden während der erdhorizontalen Rotation mit (A) und ohne (B) Kopfrechnen.

Rot: roll-Bewegung des Drehstuhls in Grad; schwarze Kreise: Knopfdruck.

Abbildung 3.3 zeigt das Antwortverhalten eines Probanden anhand der Rohdaten für die erdvertikale Rotation mit (A) und ohne (B) Kopfrechnen. Die Linien zeigen den Bewegungsverlauf des Drehstuhls in Grad in der roll- (rot) und pitch-Ebene (blau). Die schwarzen Kreise stehen für den Knopfdruck des Probanden. Man kann erkennen, dass das Antwortverhalten für die beiden Geschwindigkeiten und ob der Proband Kopfrechnet (A) oder nicht (B) unterschiedlich ist. Die parallele Doppelaufgabe hat einen verlängernden Einfluss auf die subjektive Winkelabschätzung.

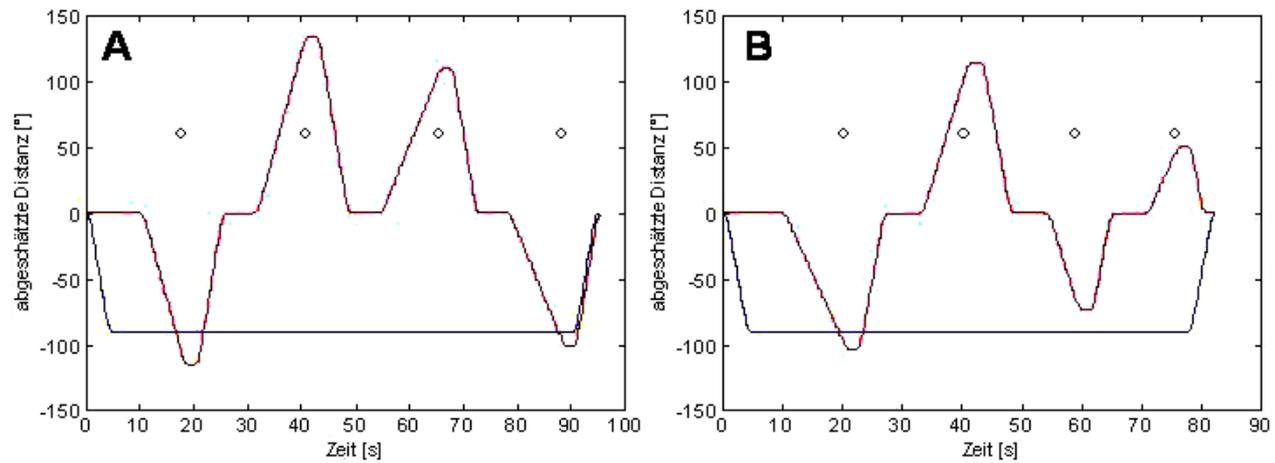


Abbildung 3.3: Exemplarisches Bewegungsprofil des Drehstuhls eines Probanden während der erdvertikalen Rotation mit (A) und ohne (B) Kopfrechnen. Blau: pitch-Bewegung des Drehstuhls in Grad; rot: roll-Bewegung des Drehstuhls in Grad; schwarze Kreise: Knopfdruck.

3.1.2 Untersuchung der vestibulären Wegintegration mit Reproduktionsphase

Während des zweiten Teils der Drehstuhlexperimente zur vestibulären Wegintegration wurden die Probanden ausschließlich erdvertikal gedreht und sie mussten die vorher erlebte Bewegung reproduzieren. Es wurden zwei Experimente mit unterschiedlichen Auslenkungswinkeln durchgeführt, weil der Einfluss der Geschwindigkeit und des Kopfrechnens präziser untersucht werden sollte. Im Folgenden werden die Ergebnisse für jedes Experiment getrennt von einander beschrieben.

3.1.2.1 Auslenkungswinkel 90°, Auslenkungsgeschwindigkeit 10, 15, 20%/s

Allgemein kann man zu diesem Experiment sagen, dass die Probanden eine Geschwindigkeitsabhängigkeit in ihrem Antwortverhalten zeigten. Je schneller die Geschwindigkeit war, desto später drückten sie auf den Knopf um ihre subjektive Auslenkungsabschätzung anzuzeigen (s. Tabelle 3.2). Diesen Effekt konnte man mit und ohne Kopfrechnen während beider Phasen des Experiments beobachten. Allerdings war die Geschwindigkeitsabhängigkeit während der Reproduktionsphase nicht mehr so stark ausgeprägt (s. Abbildung 3.4).

Die Abschätzung des 90°-Auslenkungswinkels war bei allen drei Geschwindigkeiten zu kurz. Sowohl während der Erfahrungs- als auch während der Reproduktionsphase drückten die Probanden den Knopf bevor sie den 90°-Auslenkungswinkel erreichten. Diesen Effekt konnte man ohne Kopfrechnen in beiden Phasen des Experiments beobachten.

Wenn die Probanden allerdings in der Erfahrungsphase parallel zur Distanzabschätzung Kopfrechnen sollten, drückten sie später auf den Knopf und fuhren für die Geschwindigkeiten 15 ($90.9 \pm 37.5^\circ$) und 20%/s ($108.7 \pm 48.8^\circ$) bis zu und weiter als 90°.

Mussten die Probanden während der Reproduktionsphase Kopfrechnen, schätzten sie den Winkel fast genau auf 90° ab: bei 10%/s waren es 90.6±46.1°, bei 15%/s 87.6±40.4° und für 20%/s waren es 83.1±35.3° (s. Tabelle 3.2 und Abbildung 3.4).

Tabelle 3.2: Mittelwerte und Standardabweichungen in Grad für die abgeschätzten und reproduzierten Winkel in der Erfahrungs- und Reproduktionsphase getrennt nach Geschwindigkeiten.

Bedingung	Phase	10%/s	15%/s	20%/s
Kontrolle	Erfahrung	54.3±25.0	66.6±23.7	74.3±24.5
	Reproduktion	60.4±26.9	66.1±29.2	75.7±28.2
Kopfrechnen	Erfahrung	61.9±23.2	90.9±37.5	108.7±48.8
Erfahrung/KRE	Reproduktion	74.7±29.9	81.5±36.1	81.4±30.7
Kopfrechnen	Erfahrung	53.0±22.5	63.4±18.6	83.5±32.4
Reproduktion/KRR	Reproduktion	90.6±46.1	87.6±40.4	83.1±35.3

Allgemein kann man sagen, dass das Kopfrechnen einen signifikanten Effekt auf die Winkelabschätzung hatte ($F(2,28)=7.24$; $p=0.003$) und dass die zwei Phasen des Experimentes keine Auswirkung auf das Verhalten der Probanden hatten ($F(1,14)=0.22$; $p=0.649$). Die Interaktion Bedingung X Phase X Geschwindigkeit war hochsignifikant ($F(4,56)=4.76$; $p=0.002$) und wurde mit dem post hoc Scheffé-Test weiter untersucht. Dabei wurde getestet, ob es Unterschiede innerhalb der Bedingungen zwischen den Phasen gab und ob die Bedingungen an sich sich von einander unterscheiden.

Innerhalb der Kontrollbedingung ließen sich keine Unterschiede für die einzelnen Geschwindigkeiten zwischen den beiden Phasen finden.

Wenn parallel zur Distanzabschätzung in der Erfahrungsphase die Doppelaufgabe ausgeführt werden sollte (KRE), hatte dies einen signifikanten Einfluss auf die Leistung der Probanden bei der Geschwindigkeit 20%/s ($p<0.001$). Die anderen Geschwindigkeiten dieser Bedingung wiesen keine signifikanten Unterschiede auf.

Bei der dritten Bedingung, bei der die Probanden während der Reproduktionsphase Kopfrechnen mussten (KRR), konnte nur für die Geschwindigkeit 10%/s ein statistisch signifikanter Unterschied ($p<0.001$) festgestellt werden.

Daraufhin wurde untersucht, ob das Kopfrechnen einen Einfluss innerhalb der Phasen auf das Antwortverhalten der Probanden hatte. Zwischen der Kontroll- und der KRE-Bedingung wurden signifikante Unterschiede während der Erfahrungsphase nur für die Geschwindigkeit 20%/s ($p < 0.001$) gefunden. Während der Reproduktionsphase konnten keine Unterschiede festgestellt werden.

Vergleicht man die Kontrollbedingung mit der KRR-Bedingung, so stellt man fest, dass während der Erfahrungsphase keine Unterschiede vorhanden sind. Während der Reproduktionsphase ist ein statistisch signifikanter Unterschied bei der langsamsten Geschwindigkeit 10%/s ($p = 0.004$) zu beobachten.

Als letztes wurden die beiden Bedingungen mit Kopfrechnen (KRE und KRR) gegeneinander getestet. Während der Erfahrungsphase gibt es signifikante Unterschiede zwischen den beiden schnelleren Geschwindigkeiten 15%/s ($p = 0.01$) und 20%/s ($p = 0.01$). Untersucht man das Antwortverhalten der Probanden während der Reproduktionsphase, so kann man keinerlei Unterschied zwischen den Bedingungen erkennen.

Die oben beschriebenen statistischen Effekte sind in Abbildung 3.4 dargestellt. Es wurden die Mittelwerte der Winkelabschätzung über alle Probanden für jede Bedingung gegen die drei Geschwindigkeiten dargestellt. Die blauen Balken (Kontrolle) stellen die Kontrollbedingung ganz ohne Kopfrechnen dar, die roten Balken (KRE) stehen für die Bedingung, bei der die Probanden während der Erfahrungsphase die Doppelaufgabe ausführen mussten und die grünen Balken (KRR) repräsentieren die Bedingung, bei der die Probanden während der Reproduktionsphase Kopfrechnen mussten. Die gestrichelte Linie zeigt den 90°-Auslenkungswinkel an, bei dem die Probanden hätten drücken sollen.

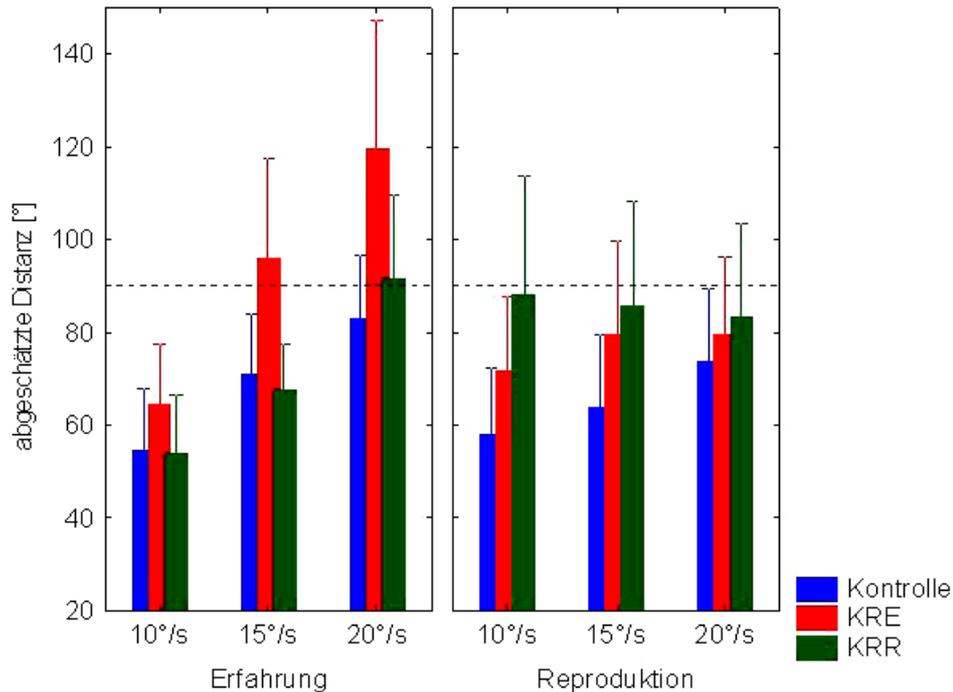


Abbildung 3.4: Mittelwerte der subjektiv abgeschätzten Auslenkungswinkel in Grad getrennt für die Erfahrungs- und Reproduktionsphase.

Blau: ohne Kopfrechnen; rot: mit Kopfrechnen während der Erfahrungsphase; grün: mit Kopfrechnen während der Reproduktionsphase; gestrichelte Linie: 90°-Auslenkungswinkel.

Die Mittelwerte für die reproduzierten Geschwindigkeiten sind in Abbildung 3.5 dargestellt. Die blauen Balken (Kontrolle) stellen die Kontrollbedingung ganz ohne Kopfrechnen dar, die roten Balken (KRE) stehen für die Bedingung, bei der die Probanden während der Erfahrungsphase die Doppelaufgabe ausführen mussten und die grünen Balken (KRR) repräsentieren die Bedingung, bei der die Probanden während der Reproduktionsphase Kopfrechnen mussten. Die gestrichelte Linie zeigt die optimale Reproduktion der vorher erlebten Geschwindigkeit. Wie man an der gestrichelten Linie erkennen kann, haben die Probanden die Geschwindigkeit 10%/s ohne Kopfrechnen überschätzt und mit $13.0 \pm 5.4\%$ reproduziert. Die beiden schnelleren Geschwindigkeiten wurden annähernd korrekt mit $14.4 \pm 6.8\%$ und $19.7 \pm 7.8\%$ wiedergegeben. Mussten die Probanden während der Erfahrungsphase Kopfrechnen, erlebten sie die Geschwindigkeiten 10%/s und 15%/s sehr viel schneller und reproduzierten sie mit $17.4 \pm 9.4\%$ und $19.4 \pm 8.4\%$. Die Geschwindigkeit 20%/s wurde

auch bei dieser Bedingung annähernd korrekt wahrgenommen und reproduziert ($21.4 \pm 10.5\%$). Mussten die Probanden während der Reproduktion der Bewegung allerdings Kopfrechnen, so reproduzierten sie die Geschwindigkeiten einheitlich für alle Geschwindigkeiten ähnlich. 10% wurden mit $17.7 \pm 11.3\%$ wiedergegeben, 15% mit $19.5 \pm 12.5\%$ und 20% mit 18.6 ± 12.0 (s. Abbildung 3.5 und Tabelle 3.3).

Tabelle 3.3: Mittelwerte und Standardabweichungen in Grad/s für die reproduzierten Geschwindigkeiten.

Bedingung	Phase	10% <i>s</i>	15% <i>s</i>	20% <i>s</i>
Kontrolle	Reproduktion	13.0 ± 5.4	14.4 ± 6.8	19.7 ± 7.8
KRE	Reproduktion	17.4 ± 9.4	19.4 ± 8.4	21.4 ± 10.5
KRR	Reproduktion	17.7 ± 11.3	19.5 ± 12.5	18.6 ± 12.0

Bei der statistischen Analyse der reproduzierten Geschwindigkeiten ergab sich ein signifikanter Effekt für das Kopfrechnen ($F(2,28)=3.52$; $p=0.043$) und die Geschwindigkeit ($F(2,28)=26.53$; $p<0.001$) bei der 3-Wege wiederholte-Messungen ANOVA. Die Interaktion von Bedingung und Geschwindigkeit war ebenfalls statistisch signifikant ($F(4,56)=4.33$; $p=0.004$).

Signifikante Unterschiede ergaben sich beim Vergleich von Kontrolle und KRE für die Geschwindigkeit 15%*s* ($p=0.004$). Der Vergleich der Kontrollbedingung mit KRR ergab signifikante Unterschiede für 10%*s* ($p=0.042$) und 15%*s* ($p=0.015$).

Die Untersuchung des Vergleiches der Bedingungen KRE und KRR ergab keine Unterschiede für die verschiedenen reproduzierten Geschwindigkeiten.

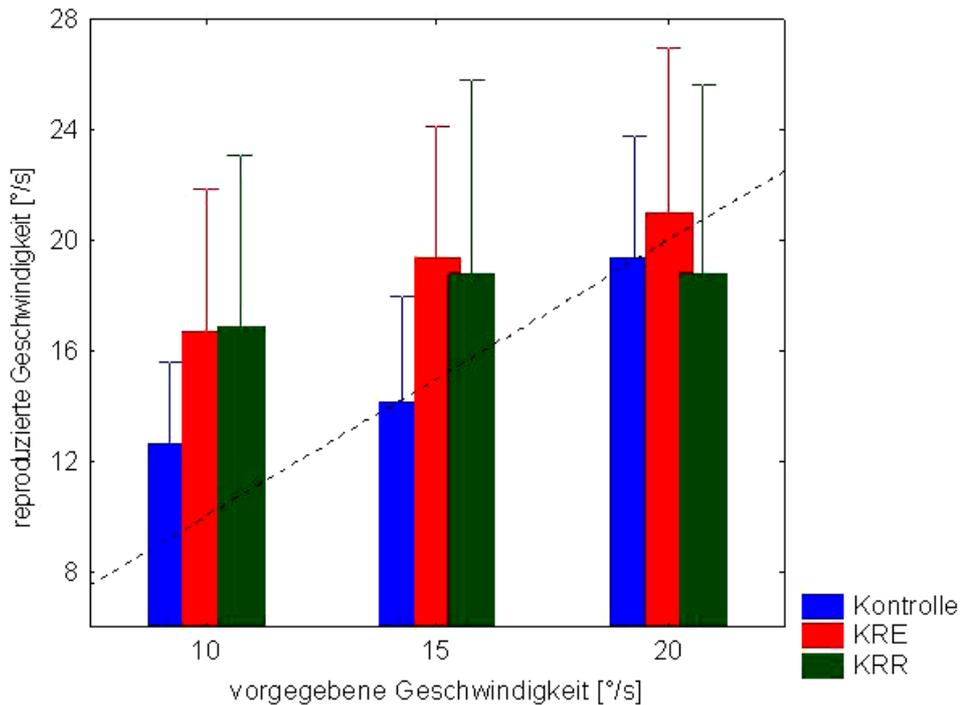


Abbildung 3.5: Mittelwerte der reproduzierten Geschwindigkeiten in Grad/s.

Blau: ohne Kopfrechnen; rot: mit Kopfrechnen während der Erfahrungsphase; grün: mit Kopfrechnen während der Reproduktionsphase; gestrichelte Linie: vorher erlebte Geschwindigkeit.

Das Antwortverhalten der Probanden für dieses Experiment ist exemplarisch in der Abbildung 3.6 an Hand der Rohdaten gezeigt. Man kann die Leistung eines Probanden während der Kontrollbedingung ohne Kopfrechnen sehen. Es ist der Ablauf des Experimentes gegen die Zeit aufgetragen. Die rote Linie zeigt dabei die Bewegung des Drehstuhls. Man kann hier die beiden Phasen jedes Versuchsabschnittes erkennen. Die erste Steigung entspricht der Erfahrungsphase, danach folgt ein Plateau, welches die Pause darstellt, und die zweite Steigung zeigt die Reproduktionsphase in der die Probanden den Drehstuhl selber steuern. Man kann erkennen, dass diese beiden ansteigenden Flanken ungefähr gleich lang sind. Die abfallende Flanke entspricht der Rückdrehung des Drehstuhls in die Mittelposition. Die blaue Linie zeigt die Geschwindigkeit an, mit der der Drehstuhl gerade fährt. Die schwarzen Kreise zeigen die Knopfdrücke an, wann die Probanden gedrückt haben.

Auf die grafische Darstellung der anderen Bedingungen wurde verzichtet, da sie keine weitere Information bereithalten würden.

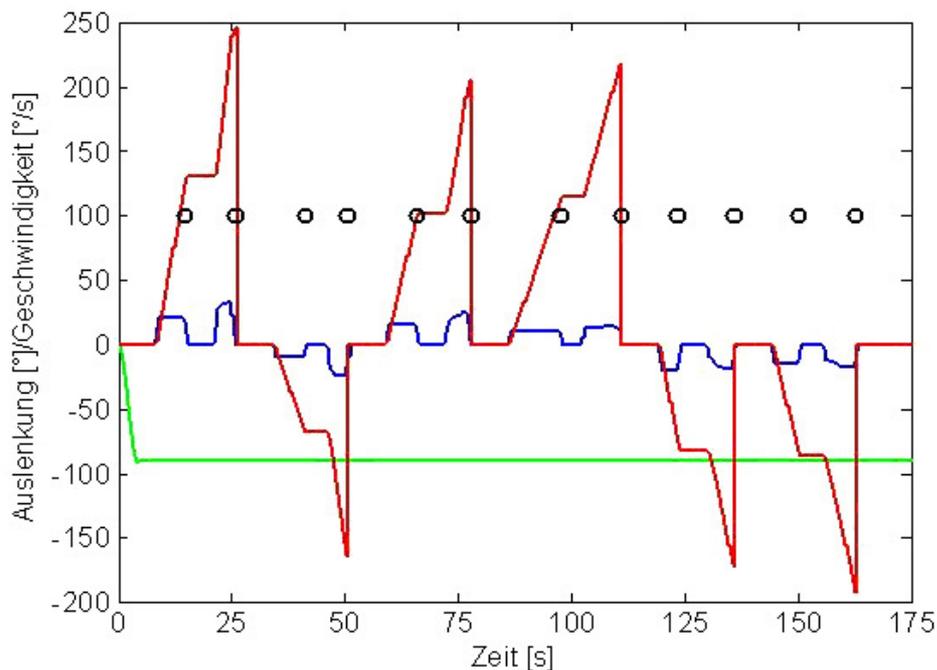


Abbildung 3.6: Exemplarisches Bewegungsprofil des Drehstuhls eines Probanden während der Kontrollbedingung.

Blau: Geschwindigkeit des Drehstuhls in Grad/s; rot: roll-Bewegung des Drehstuhls in Grad; grün: pitch-Bewegung des Drehstuhls in Grad; schwarze Kreise: Knopfdruck.

3.1.2.2 Auslenkungswinkel 180°, Auslenkungsgeschwindigkeit 20, 30, 40°/s

Allgemein kann man zu diesem Experiment sagen, dass die Probanden, außer bei der Kontrollbedingung, eine Geschwindigkeitsabhängigkeit in ihrem Antwortverhalten zeigten. Je schneller die Geschwindigkeit war, desto später drückten sie auf den Knopf um ihre subjektive Auslenkungsabschätzung anzuzeigen (s. Tabelle 3.4 und Abbildung 3.7). Diesen Effekt konnte man mit und ohne Kopfrechnen während beider Phasen des Experiments beobachten. Allerdings war die Geschwindigkeitsabhängigkeit während der Reproduktionsphase nicht mehr vorhanden (s. Abbildung 3.8).

Die Abschätzung des 180°-Auslenkungswinkels war bei allen drei Geschwindigkeiten meist zu kurz. Sowohl während der Erfahrungs- als auch während der Reproduktionsphase drückten die Probanden den Knopf oft bevor sie den 180°-Auslenkungswinkel erreichten (s. Tabelle 3.4 und Abbildung 3.7).

Diesen Effekt konnte man für die Kontrollbedingung in beiden Phasen des Experiments beobachten. Wenn die Probanden allerdings in der Erfahrungsphase parallel zur Distanzabschätzung Kopfrechnen sollten, drückten sie später auf den Knopf und fuhren für die Geschwindigkeiten 30 %s ($183.0 \pm 58.8^\circ$) und 40 %s ($202.4 \pm 56.9^\circ$) bis zu und weiter als 180° . Mussten die Probanden während der Reproduktionsphase Kopfrechnen, schätzten sie den Winkel länger als 180° ab: bei 20 %s waren es $196.3 \pm 75.5^\circ$, bei 30 %s $204.9 \pm 73.1^\circ$ und für 40 %s waren es $224.8 \pm 100.7^\circ$. Bei der vierten Bedingung, bei der die Probanden während beider Phasen Kopfrechnen mussten, kann man erkennen, dass während der Erfahrungsphase eine leichte Geschwindigkeitsabhängigkeit zu erkennen war, während der Reproduktionsphase allerdings nicht. Bis auf die langsamste Geschwindigkeit während der Erfahrungsphase (20 %s $160.7 \pm 55.1^\circ$), wurde bei allen anderen Geschwindigkeiten in beiden Phasen Winkel über 180° abgeschätzt. Zwischen $190.0 \pm 65.6^\circ$ für 30 %s während der Erfahrungsphase bis zu $208.7 \pm 65.6^\circ$ bei 20 %s während der Reproduktionsphase (s. Tabelle 3.4, Abbildung 3.7 und Abbildung 3.8).

Tabelle 3.4: Mittelwerte und Standardabweichungen in Grad für die abgeschätzten und reproduzierten Winkel in der Erfahrungs- und Reproduktionsphase getrennt nach Geschwindigkeiten.

Bedingung	Phase	20 %s	30 %s	40 %s
Kontrolle	Erfahrung	119.1 ± 28.7	140.3 ± 39.5	139.5 ± 43.3
	Reproduktion	144.6 ± 42.1	141.2 ± 42.8	150.8 ± 42.4
Kopfrechnen	Erfahrung	135.3 ± 42.3	183.0 ± 58.8	202.4 ± 56.9
	Reproduktion	164.7 ± 46.3	167.0 ± 54.6	163.6 ± 40.0
Erfahrung/KRE	Erfahrung	126.9 ± 39.5	159.0 ± 40.1	170.7 ± 51.8
	Reproduktion	196.3 ± 75.5	204.9 ± 73.1	224.8 ± 100.7
Reproduktion/KRR	Erfahrung	160.7 ± 55.1	190.0 ± 65.6	205.8 ± 60.3
	Reproduktion	208.7 ± 65.6	201.0 ± 83.3	205.5 ± 63.7

Im Folgenden werden zuerst die Ergebnisse aus der 3-Wege wiederholte-Messungen ANOVA für die Winkelabschätzung getrennt nach den Phasen und danach diejenigen für die reproduzierten Geschwindigkeiten besprochen.

Für die abgeschätzten Winkel während der Erfahrungsphase kann man festhalten, dass das Kopfrechnen in den verschiedenen Phasen einen signifikanten Effekt auf die Winkelabschätzung hatte (KRE $F(1,15)=25.33$; $p<0.001$; KRR $F(1,15)=8.71$; $p=0.010$). Die dreifach-Interaktion KRR X KRE X Geschwindigkeit war hochsignifikant ($F(2,30)=6.16$; $p=0.006$).

Für die Kontrollbedingung ließ sich feststellen, dass die verschiedenen Geschwindigkeiten keinen Einfluss auf die Winkelabschätzung hatten, denn die abgeschätzten Winkel unterschieden sich nicht.

Bei der Bedingung KRR konnte man allerdings beobachten, dass sich die langsame Geschwindigkeit von den beiden schnellen Geschwindigkeiten unterschied (20%/s zu 30%/s $p=0.045$; 20%/s zu 40%/s $p=0.001$).

Mussten die Probanden nur während der Erfahrungsphase Kopfrechnen (KRE) trat derselbe Effekt auf wie für die Bedingung KRR. Nur das Antwortverhalten für die langsame Geschwindigkeit unterschied sich von denen für die schnelleren Geschwindigkeiten (20%/s zu 30%/s $p<0.001$; 20%/s zu 40%/s $p<0.001$).

Bei der Bedingung KRB war nur das Antwortverhalten zwischen 20%/s und 40%/s signifikant unterschiedlich ($p=0.001$).

Die oben beschriebenen statistischen Effekte für die Erfahrungsphase sind in Abbildung 3.7 dargestellt. Es wurden die Mittelwerte der Winkelabschätzung über alle Probanden für jede Geschwindigkeit gegen die vier Bedingungen dargestellt. Die blauen Balken zeigen die Winkelabschätzung für die Geschwindigkeit 20%/s, die roten Balken stehen für die Geschwindigkeit 30%/s und die grünen Balken repräsentieren die Geschwindigkeit 40%/s. Die gestrichelte Linie zeigt den 180°-Auslenkungswinkel an, bei dem die Probanden hätten drücken sollen.

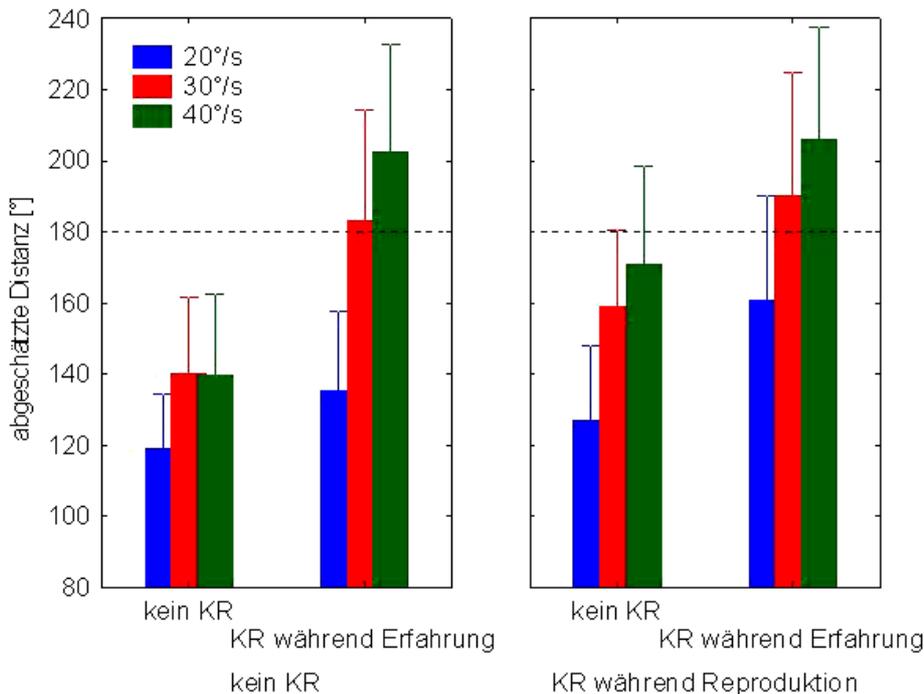


Abbildung 3.7: Mittelwerte der subjektiv abgeschätzten Auslenkungswinkel in Grad für die Erfahrungsphase.

Blau: 20 %s; rot: 30 %s; grün: 40 %s; gestrichelte Linie: 180°-Auslenkungswinkel.

Für die Reproduktionsphase wurden für die reproduzierten Winkel ein statistisch signifikanter Effekt für das Kopfrechnen während der Reproduktionsphase erhalten (KRR $F(1,15)=16.03$; $p=0.001$). Des Weiteren konnte ein signifikanter Effekt für die Interaktion KRR X KRE festgestellt werden ($F(1,15)=4.95$; $p=0.042$).

Die Probanden reproduzierten die Winkel für alle Geschwindigkeiten und alle Bedingungen gleich. Die post hoc-Analyse ergab keinerlei statistisch signifikante Unterschiede.

Vergleicht man die Bedingungen miteinander so lassen sich folgende Unterschiede erkennen. Kontrolle und KRR unterscheiden sich bei den schnellen Geschwindigkeiten 30 %s ($p=0.027$) und 40 %s ($p=0.005$), Kontrolle und KRB dagegen bei der langsamen (20 %s $p=0.025$) und mittleren (30 %s $p=0.049$) Geschwindigkeit.

Vergleicht man das Antwortverhalten der Probanden für die Bedingungen KRE und KRR so erhält man einen Unterschied zwischen der schnellen Geschwindigkeit von $p=0.040$.

Bei den übrigen Kombinationen Kontrolle & KRE, KRE & KRB und KRR & KRB konnten keine statistisch signifikanten Unterschiede festgestellt werden.

Die beschriebenen statistischen Effekte für die Reproduktionsphase sind in Abbildung 3.8 dargestellt. Es wurden die Mittelwerte der Winkelabschätzung über alle Probanden für jede Geschwindigkeit gegen die vier Bedingungen dargestellt. Die blauen Balken zeigen die Winkelabschätzung für die Geschwindigkeit 20%/s, die roten Balken stehen für die Geschwindigkeit 30%/s und die grünen Balken repräsentieren die Geschwindigkeit 40%/s. Die gestrichelte Linie zeigt den 180°-Auslenkungswinkel an, den die Probanden hätten reproduzieren sollen.

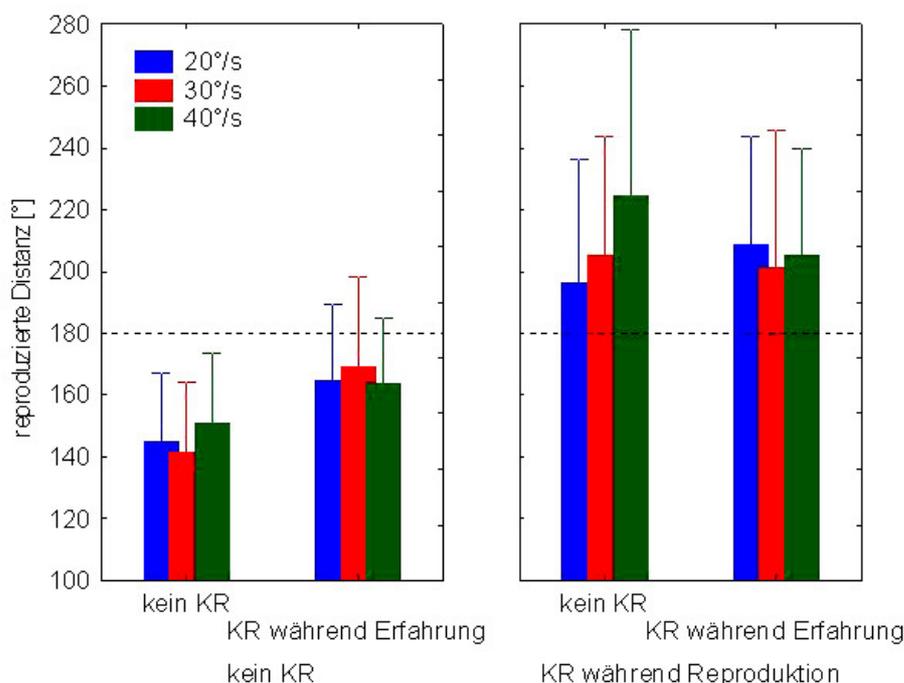


Abbildung 3.8: Mittelwerte der reproduzierten Auslenkungswinkel in Grad für die Reproduktionsphase.

Blau: 20%/s; rot: 30%/s; grün: 40%/s; gestrichelte Linie: 180°-Auslenkungswinkel.

Die Mittelwerte für die reproduzierten Geschwindigkeiten sind in Abbildung 3.9 dargestellt. Die blauen Balken stellen die langsamste Geschwindigkeit 20%/s dar, die roten Balken stehen für die Geschwindigkeit 30%/s und die grünen Balken repräsentieren die Geschwindigkeit 40%/s.

Anhand der Balken kann man erkennen, dass die Probanden die Geschwindigkeit 20 %s in allen Bedingungen überschätzt und mit durchschnittlich 26 %s reproduziert haben. Die mittlere Geschwindigkeiten 30 %s wurden annähernd korrekt mit durchschnittlich 28 %s wiedergegeben. Die schnellste Geschwindigkeit 40 %s wurde unterschätzt und mit durchschnittlich 31 %s reproduziert.

Mussten die Probanden während der Reproduktionsphase nicht Kopfrechnen, reproduzierten sie die Geschwindigkeiten mit einer höheren Geschwindigkeit. Während der Kontrollbedingung kann man eine Abstufung der reproduzierten Geschwindigkeiten erkennen. Bei der Bedingung KRE wurden die Geschwindigkeiten alle gleich reproduziert.

Mussten die Probanden während der Reproduktionsphase Kopfrechnen, reproduzierten sie die Geschwindigkeiten langsamer als ohne Kopfrechnen mit einer leichten Abstufung in der Schnelligkeit (s. Abbildung 3.9 und Tabelle 3.5).

Tabelle 3.5: Mittelwerte und Standardabweichungen in Grad/s für die reproduzierten Geschwindigkeiten.

Bedingung	Phase	20 %s	30 %s	40 %s
Kontrolle	Reproduktion	25.5±6.4	28.4±6.7	33.9±8.1
KRE	Reproduktion	31.0±11.1	33.5±10.9	33.1±9.2
KRR	Reproduktion	24.3±10.4	27.5±9.4	28.9±7.3
KRB	Reproduktion	26.9±6.8	27.4±7.0	30.0±7.9

Bei der statistischen Analyse der reproduzierten Geschwindigkeiten ergab sich ein signifikanter Effekt für das Kopfrechnen während der Erfahrungsphase (KRE $F(1,15)=10.01$; $p=0.006$) und für die Geschwindigkeit ($F(2,30)=10.02$; $p=0.001$) bei der 3-Wege wiederholte-Messungen ANOVA.

Der post hoc Scheffé-Test zeigte nur einen statistisch signifikanten Unterschied in der Geschwindigkeitsreproduktion. Dieser Unterschied ($p=0.028$) war in der Kontrollbedingung zwischen der reproduzierten Geschwindigkeit für 20 %s und der für 40 %s. Alle anderen reproduzierten Geschwindigkeiten in allen Bedingungen sind statistisch gesehen identisch.

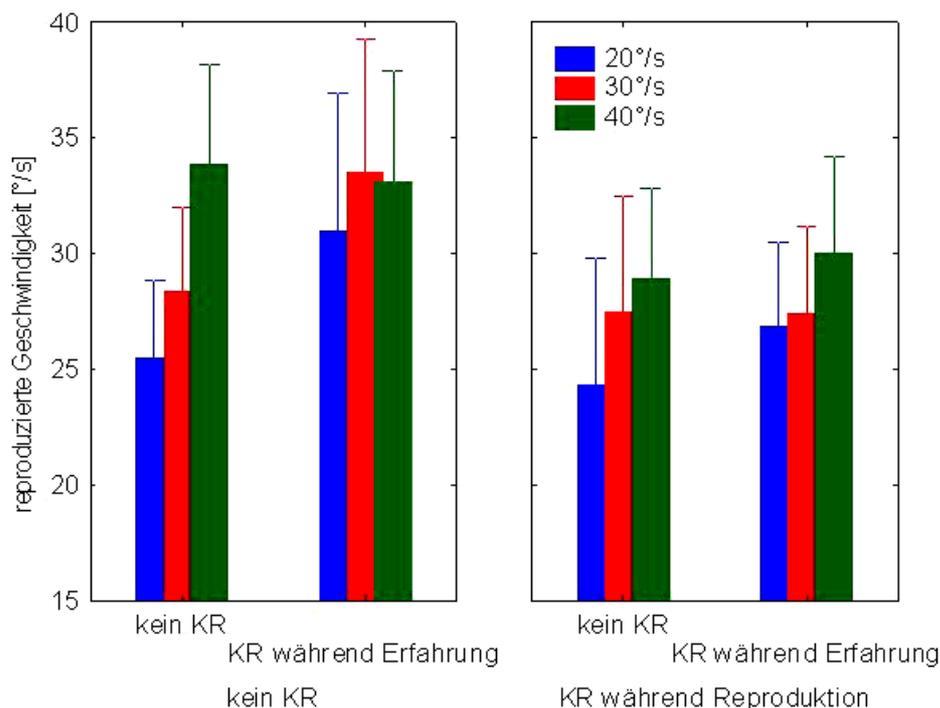


Abbildung 3.9: Mittelwerte der reproduzierten Geschwindigkeiten in Grad/s.

Blau: 20°/s; rot: 30°/s; grün: 40°/s.

Das Antwortverhalten der Probanden ist exemplarisch in der Abbildung 3.10 an Hand der Rohdaten gezeigt. In der ersten Abbildung kann man die Leistung eines Probanden während der Kontrollbedingung ohne Kopfrechnen sehen. Es ist der Ablauf des Experimentes gegen die Zeit aufgetragen. Die rote Linie zeigt dabei die Bewegung des Drehstuhls. Man kann hier die beiden Phasen jedes Versuchsabschnittes erkennen. Die erste Steigung entspricht der Erfahrungsphase, danach folgt ein Plateau, welches die Pause darstellt, und die zweite Steigung zeigt die Reproduktionsphase in der die Probanden den Drehstuhl selber steuern. Man kann erkennen, dass diese beiden ansteigenden Flanken ungefähr gleich lang sind. Die abfallende Flanke entspricht der Rückdrehung des Drehstuhls in die Mittelposition. Die blaue Linie zeigt die Geschwindigkeit an, mit der der Drehstuhl gerade fährt. Die Kreise zeigen die Knopfdrücke an, wann die Probanden gedrückt haben.

Auf die grafische Darstellung der anderen Bedingungen wurde verzichtet, da sie keine weitere Information bereithalten würden.

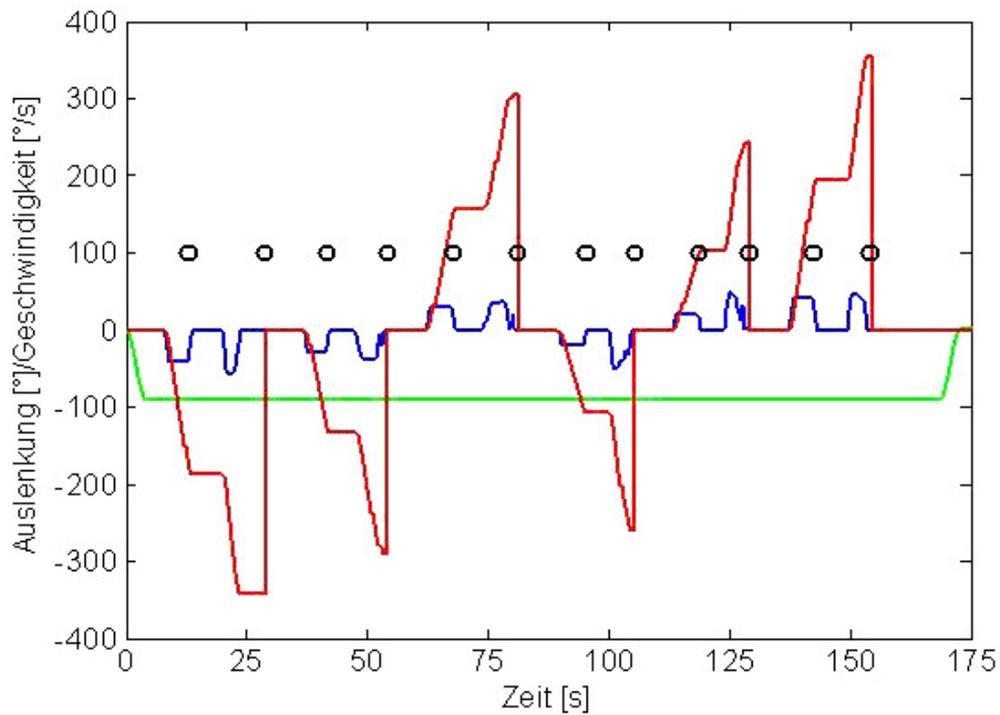


Abbildung 3.10: Exemplarisches Bewegungsprofil des Drehstuhls eines Probanden während der Kontrollbedingung.

Blau: Geschwindigkeit des Drehstuhls in Grad/s; rot: roll-Bewegung des Drehstuhls in Grad; grün: pitch-Bewegung des Drehstuhls in Grad; schwarze Kreise: Knopfdruck.

3.2 fMRT-Studie zur visuellen Wegintegration

In diesem Kapitel werden die Ergebnisse für den zweiten großen Versuchsteil, der visuelle Wegintegration besprochen. Es gliedert sich in die Pilotversuche zur Magnetresonanzstudie (s. Kapitel 2.2.1) und der funktionalen Magnetresonanzstudie selbst (s. Kapitel 2.2.2). Während der Pilotversuche wurde die visuelle Stimulation für die fMRT-Studie optimiert.

3.2.1 Pilotversuche zur fMRT-Studie zur visuellen Wegintegration

Ziel dieser Experimente war es ein Versuchsdesign zu finden und zu optimieren mit dem man eine fMRT-Studie durchführen konnte. Diese Experimente waren Vorversuche, die rein deskriptiv betrachtet worden sind, um den Aufwand relativ gering zu halten.

In diesem Abschnitt wird exemplarisch das Antwortverhalten von zwei Probanden zu jedem der vier Versuchsdesigns gezeigt und beschrieben. Es sind die abgeschätzten Distanzen gegen die abzuschätzenden, vorgegebenen Distanzen aufgetragen. Die Kreise bedeuten die Aufgabe Distanzabschätzung und die Quadrate stellen die Kontrollbedingung dar. Es wurden keine Mittelwerte berechnet und auch keine Statistik durchgeführt, da dieser Versuch rein deskriptiv bewertet wurde.

Das erste Beispiel (s. Abbildung 3.11 A) für den ersten Tunneltyp zeigt, dass der Proband die Distanzen zu kurz geschätzt hat (blaue Linie), das Kopfrechnen allerdings einen verlängernden Effekt auf die Distanzabschätzung hatte (rote Linie). Die Linien für die beiden Kontrollbedingungen (grün und schwarz) liegen auf einer Höhe, da das Männchen die ganze Zeit über sichtbar war und der Knopfdruck immer an der gleichen Stelle erfolgte, an der das Männchen die ganze Zeit über stand.

Das zweite Beispiel (s. Abbildung 3.11 B) zeigt das Antwortverhalten eines Probanden, der bei der Distanzabschätzung ohne Kopfrechnen (blaue Linie) nicht erkannt hat, dass es verschiedene Distanzen abzuschätzen gab, denn die Gerade verläuft parallel zur x-

Achse. Interessanterweise hatte es der Proband aber bei der Bedingung mit Kopfrechnen gemerkt (rote Linie). Die Gerade besitzt nun eine Steigung. Wie bei dem vorhergehenden Probanden beschrieben, liegen auch hier die Kontrollbedingungen auf der gleichen Höhe.

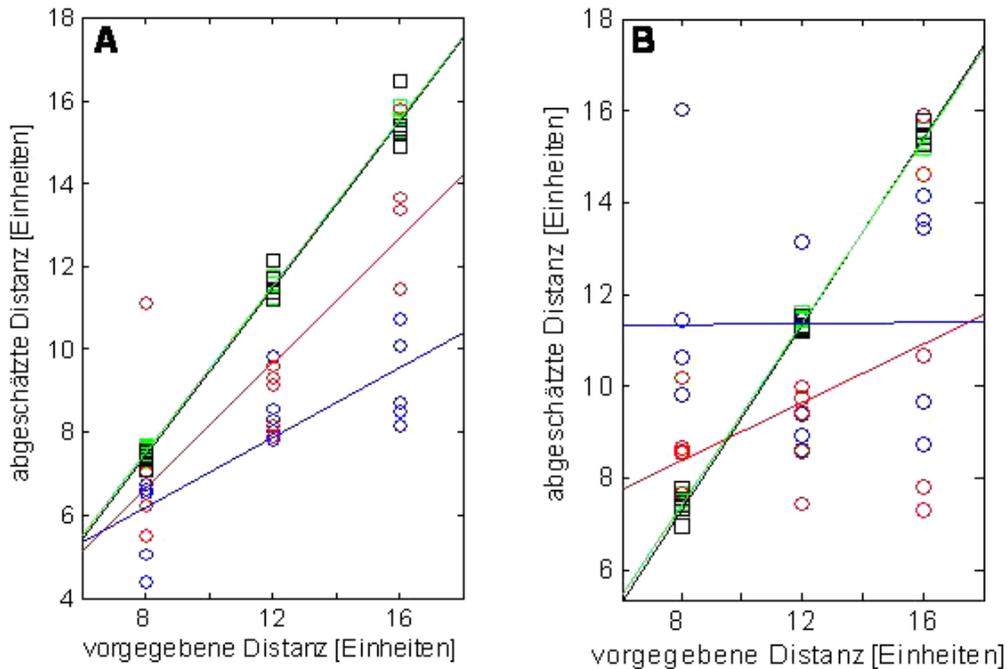


Abbildung 3.11: Exemplarische Darstellung der Leistung zweier Probanden (A und B) während des Versuches zur Distanzabschätzung mit und ohne Kopfrechnen mit dem ersten Versuchsdesign.

Blau: Distanzabschätzung ohne Kopfrechnen; rot: Distanzabschätzung mit Kopfrechnen; grün: Kontrolle ohne Kopfrechnen; schwarz: Kontrolle mit Kopfrechnen.

Das erste Versuchsdesign hatte eine stilisierte Person als Markierung für die abzuschätzende Distanz. Die Zeitpunkte an dem die Person verschwand und wann der Tunnel anfang sich zu bewegen waren für die Probanden nicht klar verständlich. Außerdem fanden die Probanden es merkwürdig, dass die Person einfach so, ohne einen erkennbaren Grund verschwand. Wenn sie während der Kontrollbedingung sichtbar war, sah es so aus, als ob die Person fliegen würde. Die Probanden hatten darüber hinaus Schwierigkeiten die Geschwindigkeiten richtig wahrzunehmen und

einzuschätzen. Alle diese Gründe, warum die Leistung und die Wahrnehmung der Probanden nicht gut waren, könnten damit zusammenhängen, dass die Probanden den Versuch an ihrem Arbeitsplatz durchgeführt haben. Sie konnten sich wahrscheinlich nicht richtig konzentrieren, da die Kollegen um sie herum geredet haben, und den Stimulus nicht richtig auf sich wirken lassen. Das Antwortverhalten der Probanden war sehr variabel und die meisten Probanden konnten entweder die Distanzen nicht richtig abschätzen oder das Kopfrechnen zeigte keinen Effekt auf ihre Distanzabschätzung. Ein paar Probanden berichteten danach, dass sie nicht gewusst haben, wo sie sich befinden und orientierungslos waren. Sie haben demnach wohl auf gut Glück die Distanzen abgeschätzt und nicht bewusst gemerkt, dass es sowohl unterschiedliche Distanzen als auch unterschiedliche Geschwindigkeiten in der Tunnelbewegung gab. Aus diesen Gründen wurde das Design des Tunnels nach den Vorschlägen der Probanden modifiziert und weiterentwickelt (s. Kapitel 2.2.1).

Für das zweite Versuchsdesign wurde das Layout des visuellen Stimulus folgendermaßen verändert: Die Person verschwand nicht mehr einfach so, sondern ging durch eine Tür aus dem Tunnel heraus. Während der Kontrollbedingung blieb die Person vor der geöffneten Tür stehen. Um den Geschwindigkeitseindruck zu verbessern, wurden zusätzlich zu den Lampen noch Streifen mit einem Farbverlauf von hell nach dunkel an die Wände gebracht. Die dritte Verbesserung war, dass die Probanden alleine in einem abgedunkelten Raum saßen und den Versuch durchführten. Dadurch konnten sie sich besser auf den visuellen Stimulus fokussieren und die Aufgabe konzentrierter ausführen. Die Probanden berichteten, dass der Stimulus eine bessere Wirkung auf sie hatte und sie wirklich fühlten, als ob sie durch den Tunnel gehen würden und nicht, dass der Tunnel auf sie zukommt. Diese bessere subjektive Empfindung spiegelte sich auch in den Versuchsdaten wieder. Die Probanden konnten die Distanzen besser abschätzen und merkten auch, dass es verschiedene Geschwindigkeiten gab. Sie berichteten, dass der Versuch nun intuitiver zu bearbeiten war. Es wurden komplett andere Versuchspersonen getestet als beim ersten Vorversuch, um eine mögliche Verquickung sowohl der Versuchsdesigns als auch der vorgefassten Meinung der Probanden zu verhindern.

Die nächste Abbildung zeigt wieder beispielhaft das Antwortverhalten für die getesteten Probanden. Bei diesem Experiment sollten die Probanden nur die Kontrollbedingung und die Distanzabschätzung ausführen. Sie mussten nicht parallel Kopfrechnen, da

getestet werden sollte, ob sich diese Stimulusvariante für die Distanzabschätzung eignete und in wie weit die Probanden nun die Distanzen korrekt abschätzen konnten.

Das erste Beispiel für diesen Versuch zeigt, dass die blaue Linie, für die Bedingung Distanzabschätzung, und die grüne Linie, für die Bedingung Kontrolle, bei den abgeschätzten Distanzen sich von der Steigung her ähnlicher sind (s. Abbildung 3.12 A) als bei der vorhergegangenen Tunnelvariante (s. Abbildung 3.11 A).

Auch das Beispiel des zweiten Probanden (s. Abbildung 3.12 B) zeigt ein besseres Antwortverhalten als das der Probanden bei der ersten Tunnelvariante. Wie im vorher beschriebenen Beispiel haben sich die Steigungen der Geraden von der Kontrollbedingung und der Distanzabschätzung für die abgeschätzten Distanzen angenähert.

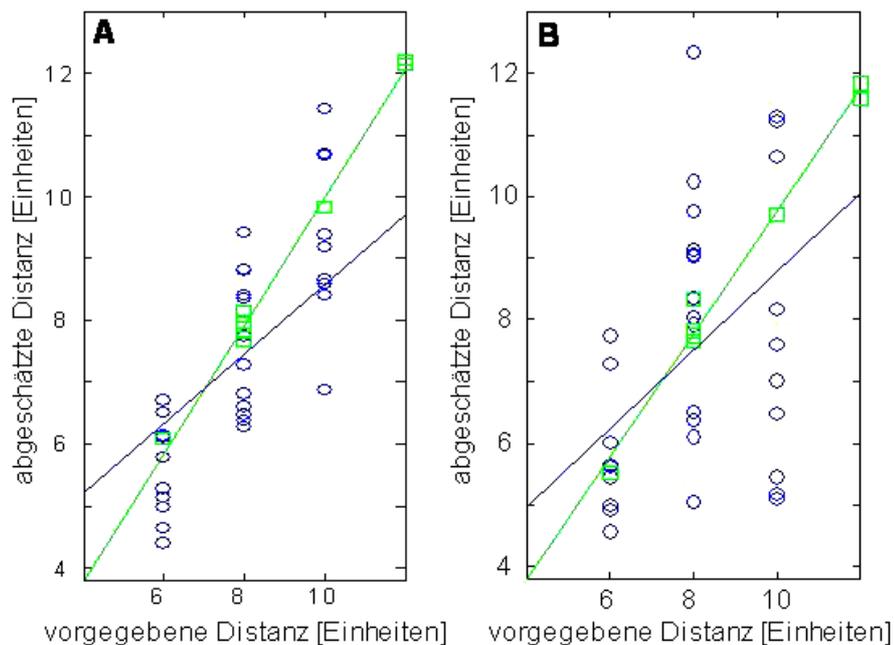


Abbildung 3.12: Exemplarische Darstellung der Leistung zweier Probanden (A und B) während des Versuches zur Distanzabschätzung mit dem zweiten Versuchsdesign.

Blau: Distanzabschätzung ohne Kopfrechnen; grün: Kontrolle ohne Kopfrechnen.

Während des dritten Versuchsdesigns wurde getestet, ob die Probanden die Distanzen immer noch korrekt abschätzen konnten, wenn sie parallel dazu eine Doppelaufgabe ausführen mussten. Es wurde dasselbe Versuchsdesign benutzt wie beim zweiten Vorversuch. Bei den meisten Probanden gab es eine Beeinflussung in der Distanzabschätzung durch das Kopfrechnen. Bei drei Probanden einen verlängernden und bei jeweils einem Probanden einen verkürzenden oder kaum einen Einfluss. Es wurden fast dieselben Versuchspersonen getestet wie im zweiten Vorversuch, um sicher zustellen, ob das Versuchsdesign auch wirklich verständlich war. Das Versuchsdesign funktionierte also sowohl für die Distanzabschätzung (Versuchsdesign zwei) als auch für die Distanzabschätzung kombiniert mit der Doppelaufgabe Kopfrechnen (Versuchsdesign drei).

Am ersten Beispiel (s. Abbildung 3.13 A) kann man erkennen, dass das Kopfrechnen einen verlängernden Effekt sowohl auf die Distanzabschätzung als auch auf die benötigte Zeit hatte. Die rote Gerade für die Distanz für die Bedingung Distanzabschätzung mit Kopfrechnen liegt oberhalb derjenigen für die Kontrollbedingung.

Das Antwortverhalten des Probanden im zweiten Beispiel (s. Abbildung 3.13 B) weist nicht so einen ausgeprägten Effekt des Kopfrechnen auf wie im ersten Beispiel dieses Versuches. Die Distanzabschätzung wurde durch das Kopfrechnen kaum beeinflusst. Einen leichten Einfluss kann man bei der Distanz 6 erkennen, da wurde später gedrückt.

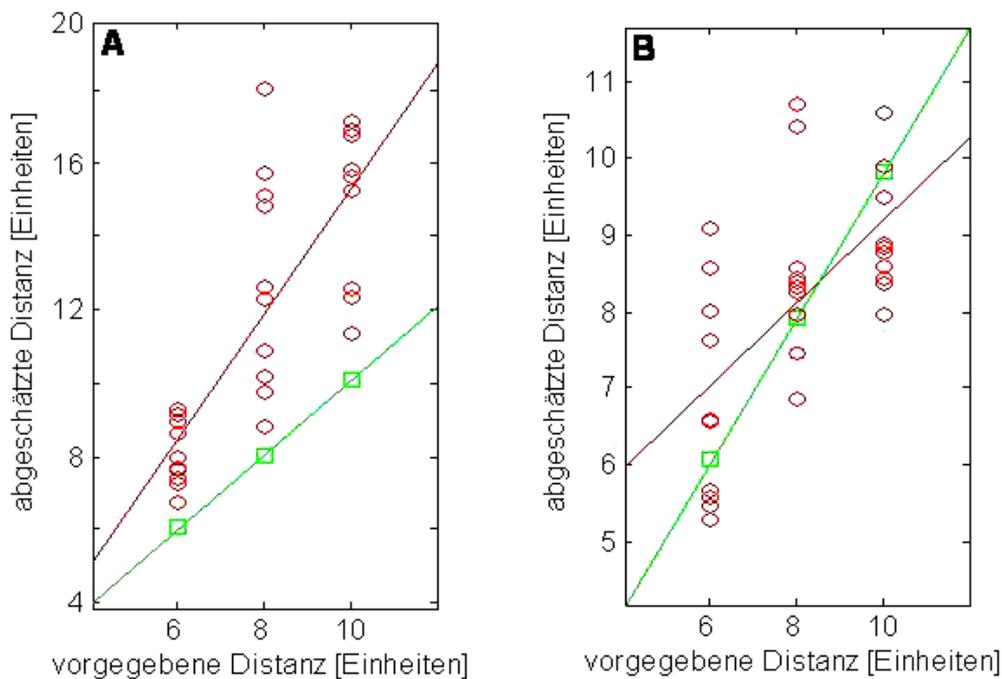


Abbildung 3.13: Exemplarische Darstellung der Leistung zweier Probanden (A und B) während des Versuches zur Distanzabschätzung mit und ohne Kopfrechnen mit dem dritten Versuchsdesign.

Rot: Distanzabschätzung mit Kopfrechnen; grün: Kontrolle ohne Kopfrechnen.

Nachdem die vorhergegangenen Versuche gezeigt hatten, dass die Tunnelvariante für die Probanden besser geeignet war die Distanz abzuschätzen, wurde ein Durchgang mit für die fMRT-Studie optimierten Distanzen und Geschwindigkeiten mit diesem Versuchsdesign mit allen Bedingungen und allen Kombinationen durchgeführt. Es wurden für diesen Vorversuch die Probanden rekrutiert, die auch schon das erste Versuchsdesign ausgetestet hatten. Man konnte erkennen, dass vier von den sechs Probanden einen Effekt durch das Kopfrechnen aufwiesen und nur zwei Probanden nicht. Das neue Versuchsdesign war für alle Probanden besser verständlich und ihr Antwortverhalten hatte sich verbessert. Die Probanden berichteten, dass die Lösung der Aufgabe einfacher und intuitiver war.

Das erste Beispiel (s. Abbildung 3.14 A) für dieses Experiment zeigt, dass der Proband die Distanz ohne Kopfrechnen zu kurz geschätzt hat (blaue Linie). Bei der Bedingung Distanzabschätzung mit Kopfrechnen kann man einen klaren Effekt des Kopfrechnens auf die Distanzabschätzung erkennen. Der Proband hat später auf den Knopf gedrückt,

um anzuzeigen, dass er an der Stelle angekommen ist, an der das Männchen durch die Tür verschwunden ist.

Im Antwortverhalten des zweiten Probanden (s. Abbildung 3.14 B) kann man erkennen, dass die Distanzabschätzung ohne Kopfrechnen zu kurz ist. Die Steigungen der Geraden von Distanzabschätzung und Kontrolle sind fast gleich, aber für die Distanzabschätzung nach unten verschoben. Das Kopfrechnen hat einen klaren Einfluss auf den Probanden, denn er hat nicht gemerkt, dass verschiedene Distanzen getestet wurden (rote Linie).

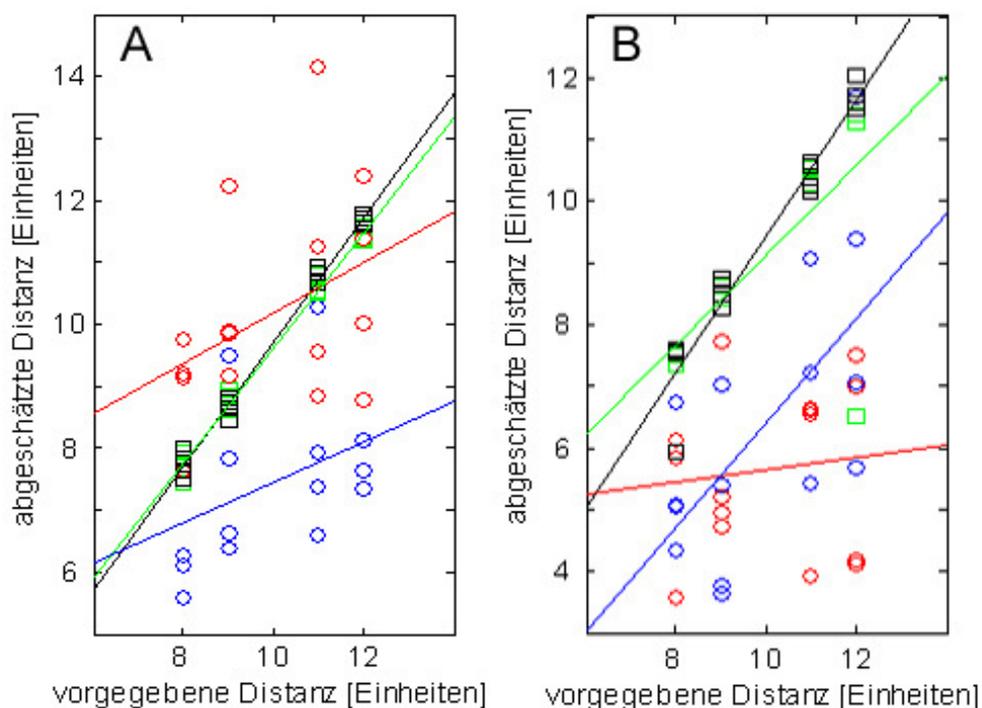


Abbildung 3.14: Exemplarische Darstellung der Leistung zweier Probanden (A und B) während des Versuches zur Distanzabschätzung mit und ohne Kopfrechnen mit dem letzten Versuchsdesign.

Blau: Distanzabschätzung ohne Kopfrechnen; rot: Distanzabschätzung mit Kopfrechnen; grün: Kontrolle ohne Kopfrechnen; schwarz: Kontrolle mit Kopfrechnen.

3.2.2 fMRT-Studie zur visuellen Wegintegration

Im Folgenden werden die erhaltenen Aktivierungen aus der Kernspinstudie besprochen. Dargestellt werden die funktionellen Karten mit einem Signifikanzniveau von $p \leq 0.05$ (korrigiert für multiples Testen (FDR)) und ihre statistisch korrespondierenden Werte in tabellarischer Form.

Als erstes wurde der Kontrast zu den Haupteffekten des Kopfrechnens untersucht (s. Abbildung 3.15 und Tabelle 3.6). Mit einer Signifikanzschwelle von $p \leq 0.05$ FDR-korrigiert wurden bilaterale Aktivierungen in den Gyri parietoinferiores (Brodmann Areal (BA) 40) und angularis (BA 39) und im Cerebellum erhalten. Aktivierungen in der linken Hemisphäre fanden sich im primären Motokortex (BA 6), der SMA (BA 6) und im temporoinferioren Gyrus (BA 21). Da durch diese Auswertung nicht alle Aktivierungsareale korrekt voneinander getrennt erkannt wurden, wurde eine zusätzliche Aktivierungskarte mit einer FWE-korrigierten Schwelle ($p \leq 0.05$ *family wise error rate* (FWE)) angefertigt. Dadurch wurden folgende weitere Aktivierungsareale erhalten, die bis auf die Insel alle auf der linken Seite lagen, die Aktivierungen in der Insel (BA 47) waren bilateral. Linksseitig aktiviert waren zusätzlich folgende Areale: der frontoinferiore Gyrus mit seinen Teilgebieten Operculum (BA 44) und pars triangularis (BA 48), der frontosuperiore Gyrus (BA 6) und die mittleren frontalen (BA 46) und okzipitalen (BA 19) Gyri. Des Weiteren wurden als subkortikale Strukturen das Striatum, das Pallidum und der Thalamus als aktivierte Regionen angezeigt.

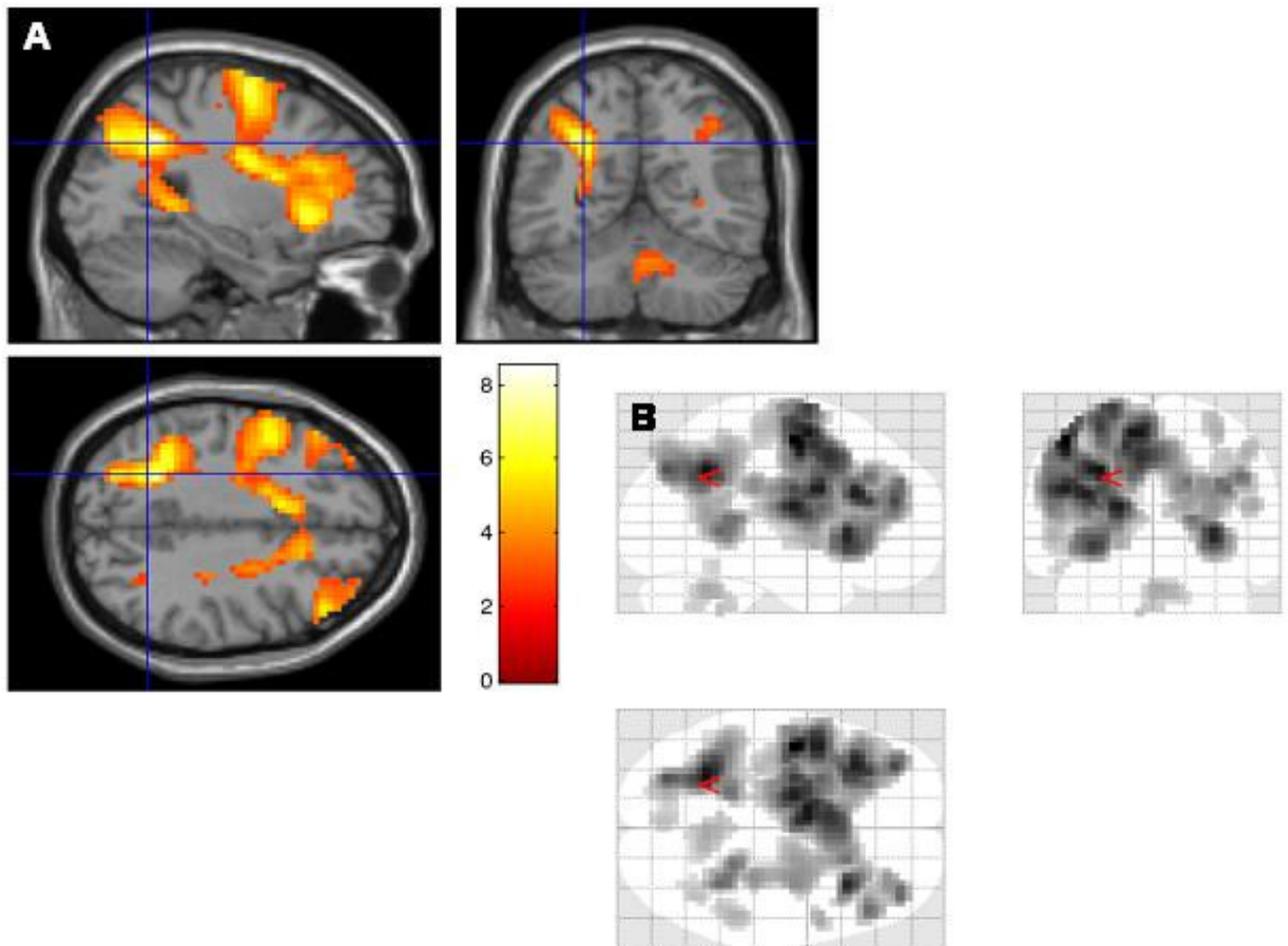


Abbildung 3.15: Darstellung der Haupteffekte des Kopfrechnens.

A: Überlagerung auf ein Standardgehirn; B: Darstellung aller Aktivierungen in einem Glasgehirn.

Die funktionellen Karten der Gruppenauswertung wurden auf ein Signifikanzniveau von $p \leq 0.05$ (korrigiert für multiples Testen (FDR)) erzeugt und auf ein Standardgehirn überlagert.

Tabelle 3.6: Statistische Werte zu der Aktivierungskarte des Haupteffektes Kopfrechnen.

Clustergröße [voxel]	FWE	FDR	T- Wert	Clusterort [mm]	Areal	Brodmann Areal
4102	0.000	0.000	8.48	-46 -7 56	Gyrus praecentralis	6
	0.001	0.000	7.77	-28 -52 38	parietoinferiorer Gyrus	40
	0.001	0.000	7.74	-7 0 60	SMA	6
80	0.880	0.005	4.06	4 -52 -28	Vermis	
	0.999	0.015	3.36	-4 -46 -38	Cerebellum	
23	0.882	0.005	4.06	52 7 18	Rolandisches Operculum	6
41	0.960	0.007	3.83	35 -4 60	Gyrus praecentralis	6
55	0.969	0.007	3.79	49 -38 49	parietoinferiorer Gyrus	40
31	0.999	0.014	3.41	38 -56 46	Gyrus angularis	39
7	1.000	0.026	3.03	-49 -49 -18	temporoinferiorer Gyrus	21

Um weitere Einblicke in die Effekte des Kopfrechnens zu erhalten wurde der Subtraktionskontrast Kontrolle mit Kopfrechnen – Kontrolle erstellt (s. Abbildung 3.16 und Tabelle 3.7). Zuerst wurden die aktivierten Areale mit einem Signifikanzniveau von $p \leq 0.05$ (FDR) untersucht. Dabei wurden folgende Aktivierungen erhalten, die fast ausschließlich in der linken Hemisphäre zu finden waren: der Gyrus praecentralis (BA 6, 44), der parietoinferiore Gyrus (BA 40, 19), der frontosuperiore Gyrus (BA 6) der temporoinferiore Gyrus (BA 20) und der Thalamus. Bilateral aktiviert war hingegen das Cerebellum. Da die Aktivierungsareale mit dieser Auswertemethode zu groß gerieten, wurden sie noch einmal strenger statistisch ausgewertet (Signifikanzniveau von $p \leq 0.05$ (FWE)), um klarer definierte Aktivierungen zu erhalten. Hierbei wurden folgende zusätzliche Aktivierungen gefunden: bilateral die Insel (BA 47, 48) und linksseitig der frontoinferiore pars triangularis (BA 48) und das mittlere Cingulum.

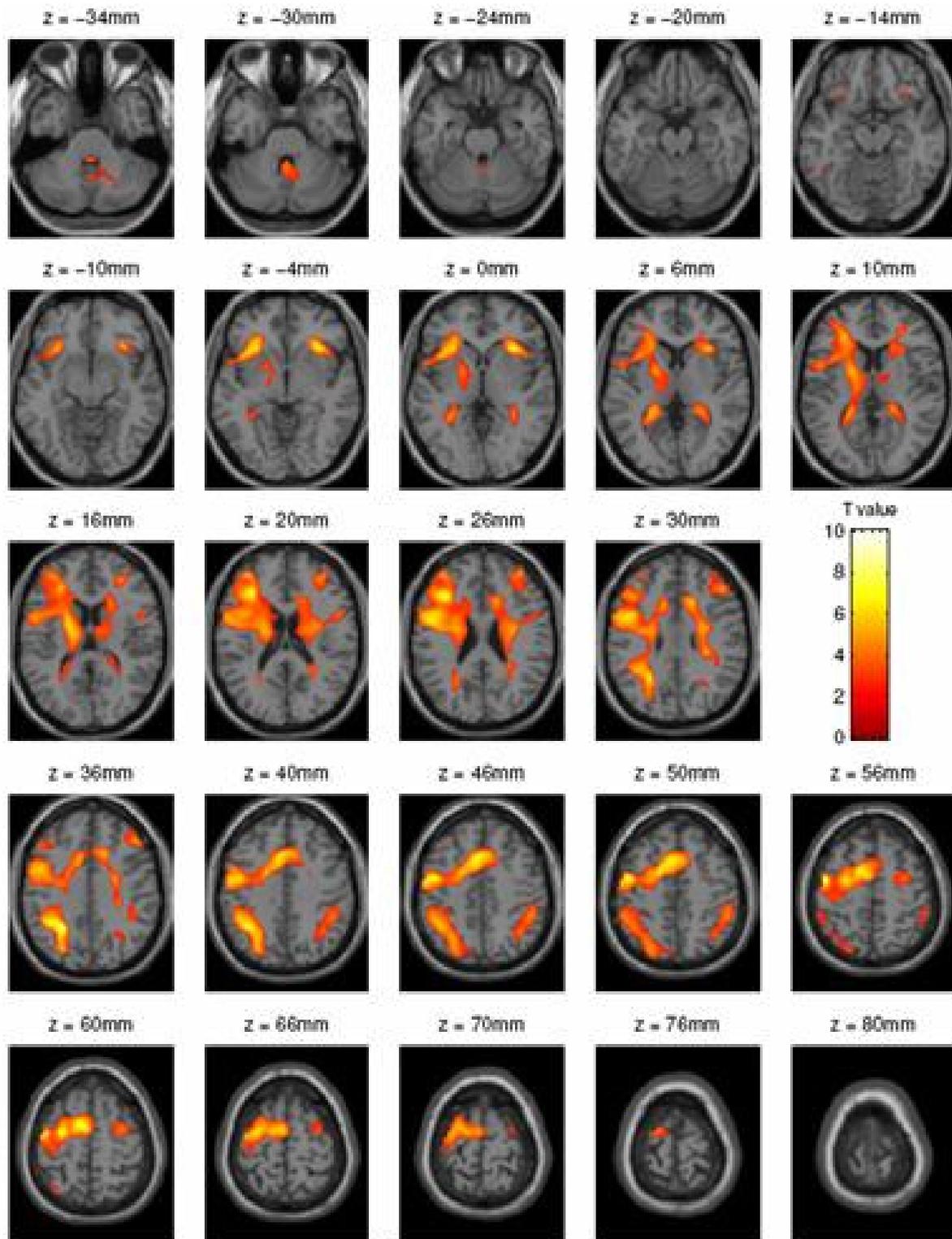


Abbildung 3.16: Darstellung des Subtraktionskontrastes Kontrolle mit Kopfrechnen – Kontrolle.

Die funktionellen Karten der Gruppenauswertung wurden auf ein Signifikanzniveau von $p \leq 0.05$ (korrigiert für multiples Testen (FDR)) erzeugt und auf ein Standardgehirn überlagert.

Tabelle 3.7: Statistische Werte zu der Aktivierungskarte des Subtraktionskontrastes Kontrolle mit Kopfrechnen – Kontrolle.

Clustergröße [voxel]	FWE	FDR	T- Wert	Clusterort [mm]	Areal	Brodmann Areal
5146	0.000	0.000	9.91	-46 -7 56	Gyrus praecentralis	6
	0.000	0.000	9.09	-28 -52 38	parietoinferiorer Gyrus	40
	0.000	0.000	8.08	-28 -7 63	frontosuperiorer Gyrus	6
134	0.612	0.002	4.49	0 -49 -32	Cerebellum	
	0.896	0.004	4.03	-7 -46 -42	Cerebellum	
	0.998	0.011	3.44	4 -60 -38	Vermis	
8	1.000	0.026	2.97	-46 -49 -14	temporoinferiorer Gyrus	20
3	1.000	0.029	2.90	-4 -28 7	Thalamus	
1	1.000	0.049	2.59	18 -70 -32	Cerebellum	

Als nächster Schritt wurde der Haupteffekt für die Distanzabschätzung untersucht. Allerdings fanden sich dort nur Aktivierungen mit einer unkorrigierten Signifikanzschwelle von $p < 0.001$. Die meisten aktivierten Areale lagen in der weißen Substanz. Zwei Areale, die nicht in der weißen Substanz lagen, die allerdings auch Artefakte bzw. falsch-positive Aktivierungen sein können, wurden im linken frontoinferioren Orbital und im rechten mittleren frontalen Gyrus gefunden.

Um genauere Aussagen über etwaige Aktivierungsmuster treffen zu können, wurde der Subtraktionskontrast Distanzabschätzung – Kontrolle untersucht ($p \leq 0.05$ (FDR)); s. Abbildung 3.17 und Tabelle 3.8). Bilaterale Aktivierungen fanden sich in der Insel (BA 47, 48) und im Gyrus praecentralis (BA 6). Nur linksseitig aktiviert wurde die SMA (BA 6). Auf der rechten Seite waren der mittlere frontale Gyrus (BA 46), das mittlere Cingulum (BA 32) und das frontoinferiore Orbital (BA 48) aktiviert. Der mittlere frontale Gyrus und das frontoinferiore Orbital waren auch beim Haupteffekt für die Distanzabschätzung aktiv.

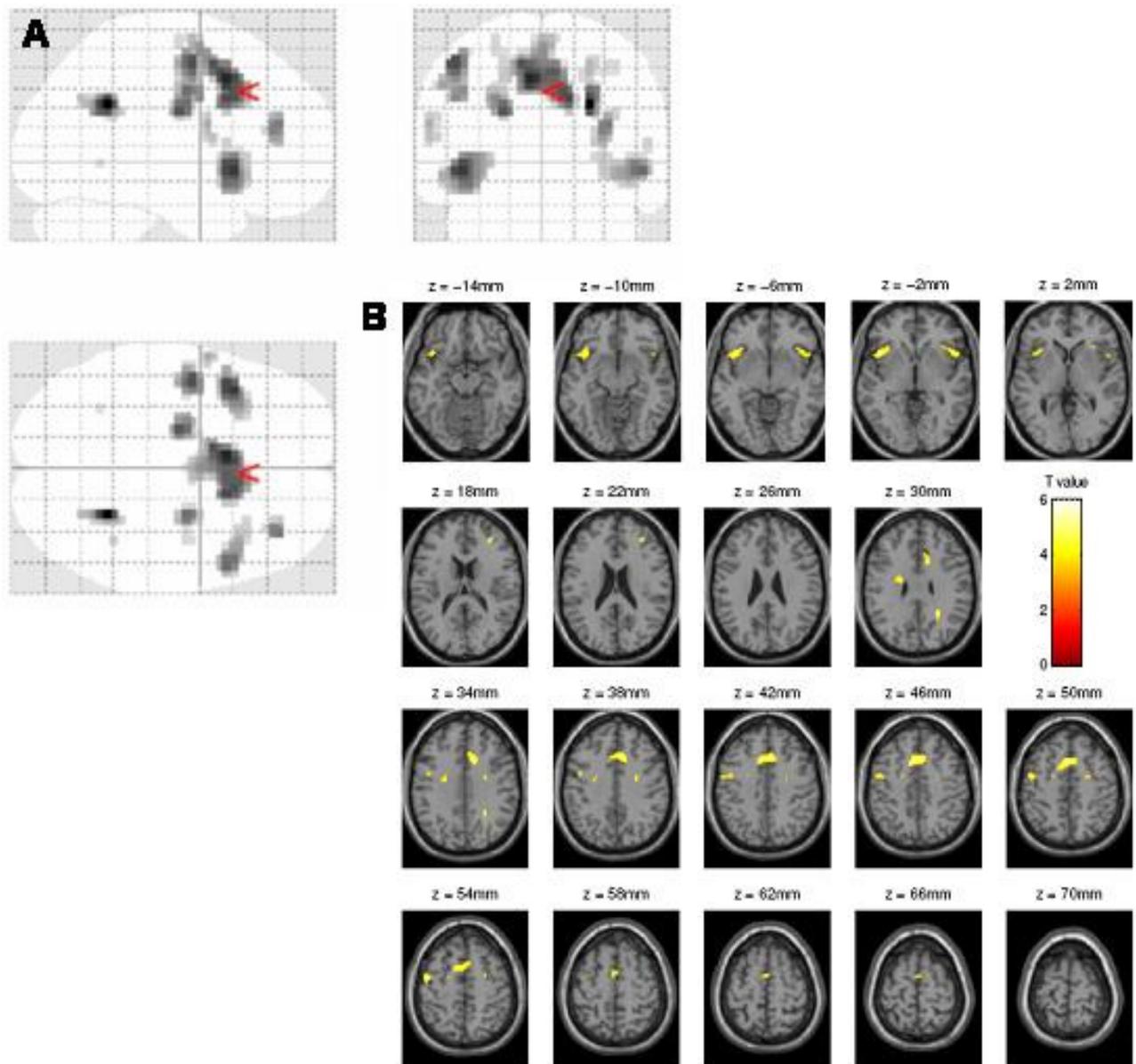


Abbildung 3.17: Darstellung des Subtraktionskontrastes Distanzabschätzung – Kontrolle.

A: Darstellung aller Aktivierungen in einem Glasgehirn; B: Darstellung der Aktivierungen in transversalen Schichten.

Die funktionellen Karten der Gruppenauswertung wurden auf ein Signifikanzniveau von $p \leq 0.05$ (korrigiert für multiples Testen (FDR)) erzeugt und auf ein Standardgehirn überlagert.

Tabelle 3.8: Statistische Werte zu der Aktivierungskarte des Subtraktionskontrastes Distanzabschätzung – Kontrolle.

Clustergröße [voxel]	FWE	FDR	T- Wert	Clusterort [mm]	Areal	Brodmann Areal
29	0.047	0.023	5.96	24 -49 32	weiße Substanz	
192	0.122	0.023	5.46	-7 14 46	SMA	32
	0.244	0.023	5.08	14 14 35	Cingulum	
	0.271	0.023	5.02	-10 7 52	SMA	6
95	0.177	0.023	5.26	-42 18 -4	Insel	47/48
59	0.264	0.023	5.03	-46 -4 52	Gyrus praecentralis	6
	0.665	0.025	4.38	-46 0 35	Gyrus praecentralis	6
	0.831	0.028	4.12	-52 -7 42	Gyrus praecentralis	4/6
53	0.297	0.023	4.96	-21 -10 28	weiße Substanz	
	0.960	0.040	3.79	-18 -4 49	weiße Substanz	
	0.985	0.045	3.64	-24 -10 63	Gyrus praecentralis	6
69	0.413	0.023	4.75	52 14 -4	frontoinferiores Orbital	48
	0.973	0.042	3.72	32 24 4	Insel	47/48
	0.982	0.045	3.66	56 14 10	frontoinferiores Operculum	48
39	0.437	0.023	4.71	24 -7 38	weiße Substanz	
	0.927	0.034	3.91	24 -4 49	weiße Substanz	
	0.989	0.047	3.60	35 -7 52	Gyrus praecentralis	6
19	0.522	0.024	4.58	35 42 21	mittlerer frontaler Gyrus	46
9	0.870	0.030	4.04	-60 4 21	Gyrus praecentralis	6
2	0.982	0.045	3.67	38 -46 24	weiße Substanz	41
1	0.993	0.049	3.55	-32 -52 0	Gyrus lingualis	37

Um herauszufinden, ob die beiden Aufgaben gleiche Strukturen im Gehirn benutzten oder ob sie sich gegenseitig beeinflussten wurden die Interaktionen untersucht (s. Abbildung 3.18, Tabelle 3.9 und Tabelle 3.10). Mit Hilfe dieses Kontrastes konnten

Aktivierungen (rot) und Deaktivierungen (blau) bestimmt werden. Dabei zeigen die Aktivierungskarten für die Aktivierung (rot) diejenigen Areale an, die zusätzlich aktiv waren, wenn beide Aufgaben parallel ausgeführt werden mussten. Diese Areale errechneten sich aus denjenigen Arealen, die zusätzlich aktiv waren, als die Summe der aktivierten Areale, wenn jede Aufgabe für sich alleine ausgeführt werden musste. Folgende Aktivierungen wurden dabei beobachtet die eher einen Schwerpunkt auf der rechten Hemisphäre hatten. Bilateral aktivierte Areale fanden sich im Sulcus calcarinus (BA 17), im angularen Gyrus (BA 39) und im frontosuperioren Gyrus (BA 8, 9). Aktivierungen in der rechten Hemisphäre wurden im Cuneus (BA 18), im frontosuperiomedialen Gyrus (BA 8, 10) und im retrosplenialen Kortex (BA 23, 30) gefunden.

Tabelle 3.9: Statistische Werte zu der Aktivierungskarte der positiven Interaktion zwischen Distanzabschätzung und Kontrolle.

Clustergröße [voxel]	FWE	FDR	T- Wert	Clusterort [mm]	Areal	Brodmann Areal
223	0.010	0.012	6.63	14 35 60	frontosuperior medialer Gyrus	8
	0.118	0.020	5.38	24 38 49	frontosuperior Gyrus	9
	0.226	0.021	5.02	21 46 35	frontosuperior Gyrus	9
329	0.041	0.013	5.93	-18 49 32	frontosuperior Gyrus	9
	0.270	0.021	4.92	-18 24 60	frontosuperior Gyrus	8
	0.378	0.023	4.71	-21 35 56	frontosuperior Gyrus	8
106	0.107	0.020	5.43	56 -63 28	Gyrus angularis	39
	0.287	0.021	4.88	56 -63 38	Gyrus angularis	39
47	0.497	0.023	4.52	-52 -66 32	Gyrus angularis	39
14	0.544	0.023	4.45	10 -98 0	Sulcus calcarinus	17
	0.654	0.025	4.29	21 -98 0	Sulcus calcarinus	18
136	0.690	0.026	4.24	4 -46 24	posteriores Cingulum	30
	0.810	0.029	4.05	10 -42 35	mittleres Cingulum	23
	0.868	0.031	3.94	0 -60 28	retrosplenial	23
14	0.837	0.031	4.00	4 -91 24	Cuneus	18
5	0.959	0.037	3.69	-7 -94 4	Sulcus calcarinus	17
1	0.990	0.044	3.48	10 60 14	frontosuperior medialer Gyrus	10
1	0.996	0.049	3.35	0 28 14	weiße Substanz	

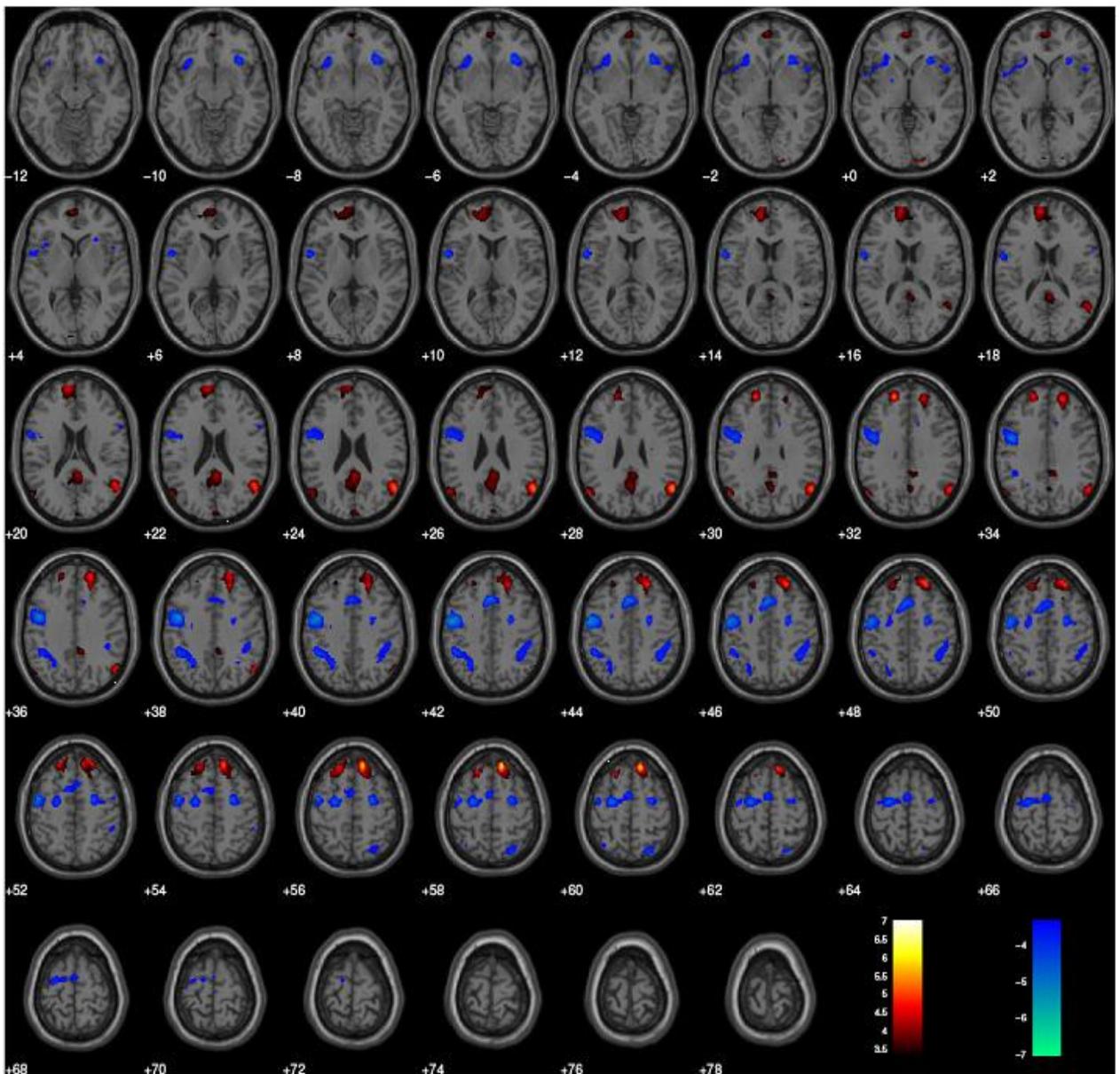


Abbildung 3.18: Darstellung der Aktivierungen (rot) und der Deaktivierungen (blau) der Interaktionen zwischen den Bedingungen Distanzabschätzung und Kopfrechnen.

Die funktionellen Karten der Gruppenauswertung wurden auf ein Signifikanzniveau von $p \leq 0.05$ (korrigiert für multiples Testen (FDR)) erzeugt und auf ein Standardgehirn überlagert.

Die Deaktivierungen aus der Interaktion sind in Abbildung 3.12 blau dargestellt (s. Tabelle 3.10). Dies sind Areale, die bei der alleinigen Ausführung der Aufgabe Distanzabschätzung oder Kopfrechnen aktiv waren, bei der parallelen Ausführung der

Aufgaben während der Doppelaufgabe jedoch weniger aktiv waren, als wenn die Aufgaben alleine ausgeführt werden mussten. Sie zeigten eine leichte Tendenz zur linken Hemisphäre. Folgende Areale waren bilateral weniger aktiv: der parietosuperiore Gyrus (BA 7), der parietoinferiore Gyrus (BA 40), der Gyrus praecentralis (BA 6) und das frontoinferiore Orbital (BA 47). Geringere Aktivierungen der rechten Hemisphäre fanden sich im frontoinferioren Operculum (BA 44/48), im mittleren frontalen Gyrus (BA 46), im Gyrus supramarginalis (BA 2, 40) und im angularen Gyrus (BA 7, 40). Linksseitig waren geringere Aktivierungen im Gyrus postcentralis (BA 4), im mittleren frontalen Orbital (BA 47), im Cerebellum und den subkortikalen Strukturen des Pallidums und Putamens zuerkennen.

Tabelle 3.10: Statistische Werte zu der Aktivierungskarte der negativen Interaktion zwischen Distanzabschätzung und Kontrolle.

Clustergröße [voxel]	FWE	FDR	T- Wert	Clusterort [mm]	Areal	Brodmann Areal
798	0.081	0.021	5.58	-52 -7 42	Gyrus postcentralis	4
	0.085	0.021	5.56	-49 -4 52	Gyrus praecentralis	6
	0.104	0.021	5.45	-46 0 38	Gyrus praecentralis	6
144	0.193	0.021	5.11	24 -7 56	Gyrus praecentralis	6
	0.983	0.037	3.55	52 -4 52	Gyrus praecentralis	6
	0.989	0.038	3.49	38 -7 49	Gyrus praecentralis	6
93	0.532	0.024	4.46	32 24 -7	frontoinferiores Orbital	47
	0.724	0.028	4.19	49 14 0	frontoinferiores Operculum	48
153	0.561	0.024	4.42	-46 -46 42	parietoinferiorer Gyrus	40
	0.797	0.029	4.07	-28 -52 38	parietoinferiorer Gyrus	40
	0.951	0.035	3.72	-24 -66 46	parietosuperiorer Gyrus	7
37	0.662	0.027	4.28	28 -70 60	parietosuperiorer Gyrus	7
158	0.759	0.028	4.13	38 -49 46	parietoinferiorer Gyrus	40
	0.871	0.032	3.93	46 -38 46	Gyrus supramarginalis	2/40
	0.990	0.039	3.47	32 -56 38	Gyrus angularis	7/40
13	0.965	0.035	3.66	63 14 21	frontoinferiores Operculum	6/44
8	0.975	0.036	3.60	-21 0 0	Pallidum	
	0.999	0.047	3.23	-21 4 10	Putamen	
4	0.994	0.041	3.41	-38 46 -7	frontoinferiores Orbital	47
2	0.998	0.046	3.27	-24 -63 -42	Cerebellum	
1	0.999	0.046	3.26	32 35 14	weiße Substanz	
1	0.999	0.046	3.24	38 0 32	weiße Substanz	
3	0.999	0.047	3.22	42 52 10	mittlerer frontaler Gyrus	46
1	0.999	0.048	3.19	-32 -52 0	weiße Substanz	

Des Weiteren wurden verschiedene Korrelationsanalysen zur Sicherheit der Probanden während der Ausführung des Experiments und zu möglichen Unterschieden zwischen den Geschlechtern durchgeführt.

Bei der Korrelationsanalyse zur Sicherheit der Probanden wurden die Antworten der Probanden aus der Nachbefragung herangezogen. Die Analysen wurden getrennt für die beiden Aufgaben Distanzabschätzung und Kopfrechnen durchgeführt. Es wurde untersucht, inwieweit sich die Probanden sicher waren, wie sie die Distanzen abgeschätzt hatten oder wie sicher sie sich beim Kopfrechnen waren. Es konnten keine Sicherheits- bzw. Unsicherheitsbezogene Aktivierungen mit einer statistisch vertretbaren Schwelle gefunden werden. Die gefundenen Aktivierungen waren zum großen Teil in der weißen Substanz und es könnte sich um falsch-positive Aktivierungen handeln. Von einer bildlichen Darstellung wurde deshalb Abstand genommen.

Tabelle 3.11: Beantwortung des Fragebogens der Nachbefragung pro Proband. Aufgeschlüsselt nach Geschlecht und der Sicherheit bei der Distanzabschätzung und beim Kopfrechnen.

w=weiblich; m=männlich; 1=unsicher; 2=mittel; 3=sicher.

Proband	Geschlecht	Sicherheit	
		Distanzabschätzung	Kopfrechnen
1	w	1	2
2	m	2	2
3	m	1	3
4	w	3	2
5	m	1	2
6	m	2	2
7	w	1	2
8	w	2	2
9	w	1	2
10	w	3	3
11	m	2	3
12	w	2	3
13	w	1	2
14	w	1	2
15	m	1	3
16	w	1	1
17	w	2	2
18	m	2	2
19	w	2	2
20	w	2	2
21	w	2	2
22	m	2	2
23	m	2	3
24	w	2	3
25	m	1	2
26	w	1	2
27	m	1	3

Bei der Korrelationsanalyse zu den Unterschieden zwischen den Geschlechtern wurden keine auswertbaren Ergebnisse erzielt. Es wurden drei Analysen durchgeführt. Bei der ersten wurden Männer und Frauen ohne die Berücksichtigung der Aufgaben gegeneinander getestet, die zweite Analyse beinhaltete nur die Distanzabschätzung und bei der dritten Analyse wurde das Kopfrechnen mit einbezogen. Bei allen diesen Analysen konnten keine Unterschiede zwischen den Geschlechtern erkannt werden, da die Areale auf den Aktivierungskarten eher falsch-positiven Aktivierungen entsprechen, als wirklichen Aktivierungen. Von einer bildlichen Darstellung wurde deshalb Abstand genommen.

4 Diskussion

4.1 Versuche zur vestibulären Wegintegration

Dieses Kapitel der Arbeit diskutiert die Ergebnisse der vestibulären Wegintegration und den Einfluss einer Doppelaufgabe (Burnside 1971, Wilsoncroft & Stone 1975). Dabei wird die Hypothese erörtert, ob eine parallel ausgeführte Doppelaufgabe bei komplexen Raumorientierungsaufgaben nur die Zeitwahrnehmung oder auch die Wahrnehmung der Geschwindigkeit beeinflusst. Glasauer et al. (2007) fanden heraus, dass unabhängig von der Bewegungsmodalität bei der Erfahrung und Reproduktion einer Bewegung, paralleles Kopfrechnen die reproduzierte Distanz beeinflusste. Die reproduzierte Geschwindigkeit zeigte keine Beeinflussung durch die parallel ausgeführte Doppelaufgabe. Daraus schlossen Glasauer et al., dass die Wahrnehmung der Zeitdauer beeinflusst worden war.

4.1.1 Untersuchung der vestibulären Wegintegration mit verschiedenen Rotationen

Die Ergebnisse in diesem Versuch zeigen einen statistisch signifikanten Unterschied zwischen den Antwortverhalten der Probanden während der zwei applizierten Rotationen. Wurden die Probanden erdhorizontal ausgelenkt, hatte die parallele Doppelaufgabe keinen Einfluss auf ihre Orientierung. Wurden die Probanden dagegen erdvertikal ausgelenkt, beeinflusste die Doppelaufgabe die Abschätzung des 90°-Winkels im Raum (s. Abbildung 3.1).

Die meisten Probanden erreichten die 90° als Auslenkungswinkel nicht, sondern drückten eher auf den Knopf. Dabei war die Art der Rotation nicht ausschlaggebend. Diese Beobachtung wurde auch bei anderen Versuchen gemacht und dort als *range effect* beschrieben (Bloomberg et al. 1991, Israël et al. 1997, Poulton 1979). In ähnlichen Experimenten zur Raumorientierung fanden Yardley et al. (2002) ebenfalls eine zu kurze Abschätzung des Auslenkungswinkels einer vorher erfahrenen

Auslenkung. Sie beobachteten diesen Effekt sowohl während kontinuierlicher Kontrolle der eigenen Person im Raum, als auch während einer Repositionierung der Probanden. Um die eigene Position im Raum zu berechnen, wenn keine visuellen Landmarken vorhanden sind, die einem die Orientierung erleichtern und als Merkmal zur Aktualisierung der eigenen Position im Raum dienen, muss man den Mechanismus der Wegintegration benutzen (Mittelstaedt & Mittelstaedt 1980, Etienne & Jeffery 2004). Dieser Prozess ist die Transformation von Eigengeschwindigkeit im Raum zu einer Abschätzung der zurückgelegten Distanz. In diesem Experiment wurde die vestibuläre Wegintegration untersucht. Das Geschwindigkeitssignal für diese Art der Wegintegration wird dabei von den Bogengängen des vestibulären Systems als Winkelgeschwindigkeit zur Verfügung gestellt. Das Geschwindigkeitssignal wird über die Zeit integriert um die aktuelle Position zu erhalten.

In Experimenten zur Zeitwahrnehmung (Brown 1997, Casini & Macar 1997) konnte gezeigt werden, dass eine nicht-zeitliche Aufgabe eine zeitliche Aufgabe beeinflusst. In diesem Experiment hat eine nicht-zeitliche und nicht-räumliche Aufgabe, das Kopfrechnen, die vestibuläre Wegintegration und somit die Winkelabschätzung beeinflusst.

In diesem Experiment wurden untrainierte Probanden getestet, die keinerlei Erfahrung mit dem Umgang des Drehstuhls aufwiesen. Ein Einsatz von trainierten Probanden, die mit dem Drehstuhl und den damit verbundenen sensomotorischen und propriozeptiven Impulsen sehr vertraut sind, könnte eine bessere Winkelabschätzung zur Folge haben und dadurch eine Vermeidung des range effects. Des Weiteren wurde den Probanden keine Rückmeldung über ihre Winkelabschätzung gegeben. Die Probanden mussten sich ganz auf ihre eigenen sensomotorischen und propriozeptiven Impulse verlassen und ihre Position im Raum bestimmen. Die Probanden erhielten keinen Anhaltspunkt, wie sich ein exakter 90° -Winkel während einer erdhorizontalen oder erdvertikalen Rotation anfühlt.

Vergleicht man dieses Experiment mit Gangexperimenten mit einer zielgerichteten Aufgabe (Glasauer et al. 1994), so kann bei diesem Experiment nicht in diesem Sinne von einer zielgerichteten Aufgabe gesprochen werden. Bei Gangexperimenten sieht man sein Ziel vorher oder ist sogar bis zu diesem Punkt vorher schon einmal gegangen. Das Antwortverhalten der Probanden bei diesen Gangexperimenten ist sehr konstant und genau. Sie stellen sich vor, wie sie bis zu dem geforderten Punkt gehen und überlegen darüber hinaus, wie es sich angefühlt hat, bis zu diesem Punkt zu gehen. Mit

diesen beiden Anhaltspunkten gleichen sie dann ihre aktuelle Position im Raum ab und bestimmen wann sie an der geforderten Distanz im Raum angekommen sind (Glasauer et al. 2009).

Während dieses Experimentes, hatten die Probanden ebenfalls eine Zielaufgabe. Sie sollten einen 90° -Winkel abschätzen. Da sie vorher aber nicht erlebten, wie sich die Auslenkung bis 90° anfühlte und auch keinen Zielpunkt sahen, war die Herangehensweise der Probanden eine andere. Die Probanden mussten sich noch viel mehr auf ihre sensomotorischen Impulse verlassen, da sie keinen Vergleich zu einem vorher erlebten Ereignis hatten.

Zielgerichtete Gangexperimente haben gezeigt, dass die Doppelaufgabe Kopfrechnen den klassischen verlängernden Effekt, der auch aus der Zeitwahrnehmung bekannt ist, ausübt (Glasauer et al. 2009). Die Doppelaufgabe beeinflusste während der Gangexperimente dem zu Folge den Prozess der Wegintegration. Derselbe Effekt wurde auch in diesem Experiment für die erdvertikale Rotation gefunden.

Die Probanden lagen während der erdvertikalen Rotation auf dem Rücken und konnten, anders als bei der erdhorizontalen Rotation, über die Otolithen keine Schwerkraftsänderung detektieren. Es war kein direktes Positionssignal vorhanden. Um nun die Position im Raum zu berechnen, mussten die Probanden den Mechanismus der Wegintegration benutzen. Durch das Kopfrechnen wurde sehr wahrscheinlich die interne Zeitwahrnehmung und –repräsentation gestört und die Berechnung der Position im Raum wurde somit beeinflusst. Durch die veränderte Berechnung der Position kann sich das spätere Drücken des Knopfes während der Winkelabschätzung erklären lassen.

Während der erdhorizontalen Rotation dagegen, saßen die Probanden aufrecht und wurden nach rechts oder links unten ausgelenkt. Durch diese Kippung wurde propriozeptive Information bereitgestellt und die Otolithen im vestibulären Organ konnten Schwerkraftsänderungen detektieren. Diese Schwerkraftsänderungen können bei langsamen Bewegungen direkt als Positionsinformation genutzt werden. Bei diesem Experiment kann man beobachten, dass die Probanden diese Positionsinformation auch direkt nutzen, da das parallele Kopfrechnen keinen Einfluss auf die Winkelabschätzung und die Orientierung im Raum hatte. Die Probanden mussten folglich die Wegintegration nicht benutzen, um ihre Position im Raum zu bestimmen.

Untersucht man den Einfluss der Doppelaufgabe auf das Antwortverhalten der Probanden ein wenig genauer, so zeigte ein Proband von acht keinen Effekt der

parallelen Doppelaufgabe in seinem Antwortverhalten während der erdvertikalen Drehung. Vier Probanden wurden leicht bis mittel von der Doppelaufgabe bei ihrer Winkelabschätzung beeinflusst. Die übrigen drei Probanden waren stark vom parallelen Kopfrechnen in ihrer Antwort beeinflusst. Während der erdhorizontalen Drehung ließ sich, wie bereits oben beschrieben, keinerlei Effekt erkennen.

Woher können nun die verschiedenen Effekte der Doppelaufgabe auf die Probanden kommen? Dies scheint mit unterschiedlichen Arten der Verarbeitung des Experimentes zusammen zu hängen. Einige Probanden lösen die Aufgabe, in dem sie sich nur auf ihr Zeitsignal verlassen ohne es zu überprüfen. Dies führt im Antwortverhalten zu einer Überschätzung des Auslenkungswinkels, da sie das ungeprüfte, gestörte Zeitsignal für die Wegintegration benutzen.

Eine kürzlich veröffentlichte Studie von Mossio et al. (2008) beschreibt ähnliche Beobachtungen für Distanzabschätzungen mit optischem Fluss. Sie untersuchten die unterschiedlichen Möglichkeiten eine Distanzabschätzungsaufgabe zu lösen, in dem man sich nur auf die Zeitsignale verlässt. Dabei entdeckten sie, dass es eine Gruppe von Probanden gab, die das Geschwindigkeitssignal des optischen Flusses durch die Vorwärtsbewegung direkt integrieren konnten. Bei dieser Probandengruppe konnte kein Effekt des Kopfrechnens beobachtet werden. Diese Argumente könnten auch für die Ergebnisse in diesem Experiment für den Probanden ohne Einfluss des Kopfrechnens stimmen. Offen bleibt die Frage, wie dieser Proband sein Positionssignal berechnete. Da das Experiment im Dunklen stattfand, können visuelle Geschwindigkeitssignale ausgeschlossen werden. Die einzige Quelle, die Geschwindigkeitsinformationen in diesem Experiment zur Verfügung stellen und die die Probanden intern und sensorisch nutzen konnte, sind die Bogengänge. Die Probanden mit mittlerer bis starker Beeinflussung durch das Kopfrechnen, berechneten ihre Raumposition klassisch mit Hilfe der Wegintegration. Allerdings ist das Probandenkollektiv mit acht Probanden zu klein, um eine definitive Aussage über die Strategie der Aufgabenlösung zu treffen.

Eine mögliche weitere Erklärung des Probandenverhaltens basiert auf Aufmerksamkeit. Dadurch, dass die Probanden eine parallele Doppelaufgabe ausführen müssen, muss die Aufmerksamkeit geteilt oder verschoben werden. Komplizierte Orientierungsaufgaben benötigen hoch komplexe kognitive Denkprozesse um richtig gelöst zu werden. Auf der anderen Seite beansprucht das Kopfrechnen auch hoch komplexe kortikale Areale um korrekt ausgeführt zu werden. Deswegen muss die Aufmerksamkeit eines jeden Probanden während dieser Aufgaben von der einen zur

anderen Aufgabe hin und her geschoben werden. Dadurch kann die Aufgabe, die gerade einen Teil der Aufmerksamkeit abgegeben hat, nicht mehr so korrekt ausgeführt werden, als könnte sie über die komplette Aufmerksamkeit verfügen. In diesem Experiment können diese Aufmerksamkeitsverschiebungen beobachtet werden. Werden die Probanden erdvertikal gedreht und sie müssen parallel zur Winkelabschätzungsaufgabe Kopfrechen, drücken sie später den Knopf als ohne Kopfrechnen. Die Aufmerksamkeitsverschiebung führt also zu einer verlängerten Winkelabschätzung. Yardley et al. (2002) fanden in ihrer Studie ähnliche Effekte und argumentieren, dass diese Effekte auftreten, da die Probanden individuelle Unterschiede aufweisen (Marlinsky 1999, Siegler 2000) und unterschiedliche, sich ändernde Geschwindigkeiten des Stimulus dafür verantwortlich sein könnten (von Brevern et al. 1997, Siegler 2000).

Bisher kann man nicht sagen, woher der Effekt der unterschiedlichen Winkelabschätzungen herrührt. Ist eine gestörte interne Repräsentation der Zeit, unterschiedliche Arten der Zeitverarbeitung, nicht korrekt gespeicherte Geschwindigkeitsprofile oder Aufmerksamkeitsverschiebungen in höher geordneten kognitiven Prozessen die Ursache.

Um einen Teil dieser Fragen beantworten zu können, wurden die weiteren Experimente zur vestibulären Wegintegration durchgeführt (s. Kapitel 2.1.2, 3.1.2 und 4.1.2).

4.1.2 Untersuchung der vestibulären Wegintegration mit Reproduktionsphase

Die Ergebnisse des vorhergegangenen Experimentes (s. Kapitel 3.1.1 und 4.1.1) und die Ergebnisse aus der Studie von Glasauer et al. (2007) führten zu den nun diskutierten Experimenten. Hier wurde der Einfluss der Doppelaufgabe auf die Winkelabschätzung während erdvertikaler Rotationen genauer untersucht. Dazu wurde das Experiment in zwei Phasen unterteilt, einer Erfahrungsphase, während der die Probanden passiv gedreht wurden und entweder aktiv einen 90°- oder 180°-Winkel abschätzen mussten, und einer Reproduktionsphase, während der die Probanden aktiv die vorher erlebte Bewegung reproduzierten. Um den Einfluss der Doppelaufgabe als Beeinträchtigungseffekt sichtbar machen zu können, mussten die Probanden während unterschiedlicher Phasen des Versuches Kopfrechnen. Dabei wurde untersucht, ob das Kopfrechnen einen Einfluss auf die Distanzabschätzung, die Wahrnehmung der Geschwindigkeit oder die Zeitwahrnehmung hatte.

4.1.2.1 Auslenkungswinkel 90°, Auslenkungsgeschwindigkeit 10, 15, 20%/s

Die Ergebnisse in diesem Versuch zeigen einen statistisch signifikanten Unterschied in dem Antwortverhalten der Probanden abhängig davon, ob sie während der zwei Phasen Kopfrechnen mussten oder nicht (s. Abbildung 3.4 und Abbildung 3.5).

Die Probanden bekamen als Versuchsaufgabe den 90°-Winkel abzuschätzen und danach die erlebte Bewegung so exakt wie möglich zu reproduzieren. Es wurde bewusst vermieden, die Probanden auf etwaige Eigenschaften der Bewegung hinzuweisen. Sie sollten sich auf ihr subjektives Empfinden, d.h. ihre propriozeptiven und somatosensorischen Eingänge verlassen. Da die Probanden keine Rückmeldungen über ihr Antwortverhalten bekamen und ihnen vorher auch nicht gezeigt wurde, wie sich ein exakter 90°-Winkel anfühlt, mussten sie sich auf ihre eigene Wahrnehmung und Abschätzung sowohl während der Abschätzung des Winkels während der Erfahrungsphase als auch bei der Reproduktion des Winkels verlassen. Die Probanden

hatten vor dem Experiment Gelegenheit die Steuerung des Drehstuhls per Steuerknüppel so lange zu üben, bis sie sich sicher fühlten. Die Probanden erhielten keine Gelegenheit die Winkelabschätzungsaufgabe mit Kopfrechnen zu trainieren.

Während der Kontrollbedingung kann man erkennen, dass die Probanden ihre subjektiv abgeschätzten 90° für jede Geschwindigkeit genauso reproduzieren wie sie sie wahrgenommen und abgeschätzt haben. Die abgeschätzten und reproduzierten Winkel entsprachen subjektiv für die Probanden 90° , real lagen sie allerdings zwischen ca. 54° und 74° (s. Abbildung 3.4 und Abbildung 3.5). Diese Unterschätzung des Auslenkungswinkels könnte man mit dem „*range effect*“ erklären (Bloomberg et al. 1991, Israël et al. 1997, Poulton 1979). Die gefundenen Effekte für diese Bedingung und die weiteren Bedingungen des Versuches sind mit denjenigen aus dem vorher besprochenen Experiment (s. Kapitel 4.1.1) für die erdvertikale Rotation vergleichbar und werden deswegen nicht komplett wiederholt.

Das Kopfrechnen während der Erfahrungsphase hatte einen Einfluss auf die vestibuläre Wegintegration und folglich auf das Antwortverhalten der Probanden während der schnelleren Geschwindigkeiten. Die Probanden schätzten den Winkel weiter ab und drückten später auf den Knopf. Man kann einen ähnlichen Effekt wie bei der Zeitwahrnehmung den „*interference effect*“ finden. Dort beeinflusst eine nicht-zeitliche Aufgabe die Wahrnehmung der Zeit (Brown 1997, Casini & Macar 1997, Israël et al. 2006). In diesem Experiment beeinflusst die nicht-zeitliche und nicht-räumliche Doppelaufgabe Kopfrechnen das Antwortverhalten der Probanden. Betrachtet man die reproduzierten Winkel der Bedingung Kopfrechnen während der Erfahrungsphase (KRE), so kann man keine statistisch signifikanten Unterschiede zwischen Kontrolle und KRE feststellen. Man kann aber erkennen, dass die reproduzierten Winkel bei KRE für die Geschwindigkeiten 10 und 15%/s größer sind als bei der Kontrolle. Dies könnte man mit einer veränderten Geschwindigkeitswahrnehmung in Zusammenhang bringen. Denn betrachtet man die reproduzierten Geschwindigkeiten, so kann man erkennen, dass bei KRE die Geschwindigkeiten 10 und 15%/s zu schnell wiedergegeben wurden (s. Abbildung 3.4 und Abbildung 3.5).

Dies kann man dadurch erklären, dass die Probanden durch die kontinuierliche Bestimmung der eigenen Position im Raum und das gleichzeitige Kopfrechnen so in Anspruch genommen waren, dass sie dem Parameter Geschwindigkeit der Bewegung keine oder nicht genügend Aufmerksamkeit schenken konnten. Dieser Aspekt der Reproduktion konnte also nicht zufrieden stellend bearbeitet werden und die Probanden

orientierten sich anscheinend an der schnellsten Geschwindigkeit um die Bewegung zu reproduzieren. Die Probanden nahmen unterschwellig verschiedene Geschwindigkeiten wahr, richteten sich aber nach der schnellsten Geschwindigkeit 20%/s und stufen sie für die Geschwindigkeit 10%/s nach unten ab.

Sollten die Probanden erst in der Reproduktionsphase Kopfrechnen (KRR), so kann man erkennen, dass während der ersten Phase die Winkelabschätzung genauso war wie während der Kontrollbedingung.

In der Reproduktionsphase unterscheiden sich die Kontroll- und die KRR-Bedingung für die beiden langsamen Geschwindigkeiten 10 und 15%/s. Hier kann man wie auch bei KRE einen möglichen Einfluss des Kopfrechnens auf die Winkelabschätzung erkennen. Die unterschiedlichen Geschwindigkeiten scheinen bei der Reproduktionsphase bei KRR keinen Einfluss auf die Distanzabschätzung gehabt zu haben. Für alle drei Geschwindigkeiten wurde ein ähnlicher Winkel wiedergegeben. Auch diese Reproduktion kann man erklären, indem man die reproduzierten Geschwindigkeiten betrachtet. Die unterschiedlichen Geschwindigkeiten sind alle gleich mit ca. 18%/s reproduziert worden und deswegen sind auch die reproduzierten Winkel um 87° gleich (s. Abbildung 3.4 und Abbildung 3.5). Die Probanden haben wahrscheinlich die unterschiedlichen Geschwindigkeiten nicht richtig wahrgenommen. Es könnte allerdings sein, dass die Probanden die unterschiedlichen Geschwindigkeiten in der Erfahrungsphase bemerkt haben, aber in der Reproduktionsphase mit der Steuerung des Drehstuhls, der Bestimmung der Position im Raum und dem Kopfrechnen zu beschäftigt waren, um der Geschwindigkeit die nötige Aufmerksamkeit bereit zu stellen. Vor über 30 Jahren wurde in Experimenten zur Zeitwahrnehmung gezeigt, dass Kopfrechnen während der Erfahrung eines Zeitintervalls zu einer Unterschätzung der reproduzierten Dauer führt (Burnside 1971, Wilsoncroft & Stone 1975). Sollten die Probanden allerdings während der Reproduktion der vorher erfahrenen Zeitdauer Kopfrechnen, so überschätzten sie die reproduzierte Dauer.

Glasauer et al. (2007) fanden ähnliche Effekte während der Reproduktion vorher erlebter Bewegungen und deren Distanzen. Sie konnten eine systematische Beeinflussung der Bewegungsreproduktion bei verschiedenen Arten von Bewegungen durch Kopfrechnen nachweisen. Dabei wurde die Wahrnehmung des Geschwindigkeitsprofils von der Doppelaufgabe nicht beeinflusst, diejenige der Distanz und der Dauer des Stimulus allerdings schon.

Diese Ergebnisse sind ähnlich wie bei der Studie von Israël et al. (2006). Auch bei ihnen wurde die Geschwindigkeitswahrnehmung nicht beeinflusst, denn die Probanden reproduzierten die Plateaugeschwindigkeit und –dauer korrekt. Die Strategie von dieser Art der Bewegungsreproduktion braucht keine Wegintegration als Orientierungsprozess, sondern lediglich eine zeitlich korrekte Wiedergabe des Geschwindigkeitsprofils. Wird also nur das Geschwindigkeitsprofil gespeichert, so kann man annehmen, dass die Doppelaufgabe die interne Repräsentation der Zeitdauer genauso beeinflusst wie diejenige der Zeitwahrnehmung.

Die gestörte Zeitwahrnehmung beim Speichern (KRE) oder Abrufen (KRR) der Bewegung führt zu den oben beschriebenen Effekten bei der Reproduktion der Distanz. Wenn allerdings das Distanzprofil gespeichert werden würde, dann würde die Doppelaufgabe die gespeicherte Dauer der Bewegung und den Prozess der Wegintegration an sich beeinflussen. Um eine vorher erlebte Eigenbewegung zu reproduzieren, kann die Wegintegration zusammen mit der gespeicherten Spur der Distanzinformation genutzt werden.

In diesem Experiment zeigte das Antwortverhalten der Probanden, dass sie die Geschwindigkeitsprofile vielleicht nicht korrekt gespeichert haben. Die Probanden haben die Spitzengeschwindigkeit des trapezförmigen Geschwindigkeitsprofils nicht korrekt reproduziert. Diese Ergebnisse widersprechen den Resultaten von Glasauer et al. (2007). Vielleicht konnten die Probanden der Geschwindigkeit nicht so viel Aufmerksamkeit beimessen, weil sie parallel dazu ihre Position im Raum aktiv beobachten und aktualisieren mussten um den 90°-Winkel korrekt abschätzen zu können. Diese Ergebnisse können deshalb nicht die Hypothese aus der Arbeit von Glasauer et al. (2007) untermauern, dass eine gestörte Zeitwahrnehmung gleich zu setzen ist mit einer gestörten Raumwahrnehmung und somit Zeit und Raum gleich sind. Mehrere frühere Experimente geben Hinweise darauf, dass perzeptuell Zeit und Raum voneinander abhängig sind (Walsh 2003). Vor kurzem zeigte die Arbeitsgruppe um Morrone et al. (2005), dass die weit verbreitete räumliche Kompression um den Anfangszeitpunkt bei Sakkaden mit einer zeitlichen Kompression von gleichzeitigen anderen Ereignissen zu diesem Zeitpunkt begleitet ist. Diese gegenseitige Abhängigkeit von wahrgenommener Zeit und Raum wird durch folgende weitere Arbeiten unterstützt, die gemeinsame Verarbeitungsprozesse von zeitlicher und räumlicher Information beschreiben, z.B. im Hippocampus (Redish et al. 2000, Kesner & Hopkins 2001,

Burgess et al. 2002, Hölscher 2003), in kortikalen Motorarealen (Macar et al. 2002), im parietalen Kortex (Berthoz 1997, Walsh 2003), oder im Cerebellum (Gibbon et al. 1997). In diesem Experiment mussten die Probanden laufend ihre Position mit Hilfe der Wegintegration im Raum neu bestimmen. Diese Berechnungen werden auch im normalen Alltag durchgeführt, wenn wir uns in der Umwelt bewegen. Während dieser alltäglichen Orientierung und Navigation, werden im Gehirn fortwährend neue Trajektorien kalkuliert, die unsere aktuelle Position beschreiben. Diese Berechnung der Trajektorien steht unter sensorischer Kontrolle und ist eine Kombination von kinetischem Abgleich und einer steten Abschätzung der eigenen Position.

Bei Versuchen zur Reproduktion vorher erlebter Bewegungen mit Blinden und Sehenden wurde herausgefunden, dass die Lösung der Aufgabe „reproduziere die Bewegung in dieselbe Richtung“ als eine Aufgabe wahrgenommen wurde, die auch im Alltag ausgeführt wird und durch räumliche Reorientierung, ein korrektes Positionssignal und der darauf folgenden mentale Berechnungen gelöst wurde. Weiterhin sind die räumlichen Auslenkungen der Probanden für das Antwortverhalten wichtig. Die Probanden bearbeiten diese Art von Aufgabe in dem sie räumliche kognitive Mechanismen und ihr räumliches Arbeitsgedächtnis zur Orientierung im Raum nutzen (Seemungal et al. 2007). Wenn die Verarbeitung von Raumorientierung mit Hilfe dieser Mechanismen passiert, dann kann man auch den Effekt des Kopfrechnens auf das Antwortverhalten der Probanden erklären, denn die Kapazitäten und die verfügbare Aufmerksamkeit im Gehirn sind begrenzt und müssen aufgeteilt werden.

Den Aspekt der Aufmerksamkeit untersuchten schon Yardley et al. (1999 und 2002) in Versuchen zur Raumorientierung. Die Ausführungen für diesen Versuch (Kapitel 3.1.2.1) entsprechen in weiten Teilen denen des Versuches 3.1.1 (s. Kapitel 4.1.1). In diesem Versuch ist die kognitive Beanspruchung allerdings höher als im vorher besprochenen Experiment. Die Probanden mussten nicht nur ihre Position im Raum aktiv kontrollieren und aktualisieren, sondern auch dem kompletten Bewegungsablauf Aufmerksamkeit zuteilen, da sie diesen in der Reproduktionsphase mit der Position im Raum zusammen wiedergeben mussten. Sie mussten also in ihrem Arbeitsgedächtnis sowohl die Raumposition als auch den Bewegungsablauf speichern. Im Versuch 3.1.1 mussten die Probanden lediglich ihre aktuelle Raumposition bestimmen und sie nicht für eine weitere Phase des Experimentes in ihrem Arbeitsgedächtnis speichern.

Der Ansatz von Mossio et al. (2008) über die Beeinflussung der Probanden durch eine Doppelaufgabe soll für diesen Versuch ebenfalls untersucht werden. Hier zeigte ein

Proband von 15 keinen Effekt der parallelen Doppelaufgabe in seinem Antwortverhalten sowohl während der Erfahrungs- als auch während der Reproduktionsphase. Fünf Probanden wurden stark von der Doppelaufgabe in beiden Phasen bei ihrer Winkelabschätzung beeinflusst. Die restlichen neun Probanden wurden unterschiedlich stark vom parallelen Kopfrechnen während der zwei Phasen beeinflusst.

Mossio und Kollegen berichteten von ca. 35% ihrer Probanden, die durch die Doppelaufgabe beeinflusst wurden. Der Großteil ihrer Probanden jedoch nicht. In diesem Experiment kann man allerdings eine andere Tendenz beobachten, etwa zwei Drittel der Probanden zeigten einen Einfluss des Kopfrechnens auf ihr Antwortverhalten. Diese unterschiedlichen Effekte des Kopfrechnens kann man vielleicht dadurch erklären, dass die gewählte Doppelaufgabe in diesem Experiment schwieriger war als bei Mossio et al. Kontinuierlich in 7er-Schritten von einer dreistelligen Zahl zu subtrahieren ist schwieriger, als von einer zweistelligen Zahl in 4er-Schritten rückwärts rechnen zu müssen.

Diese Beobachtung bestätigten die Probanden in der Nachbefragung. Tendenziell hatten sie Schwierigkeiten parallel Kopfzurechnen und die Bewegung zu reproduzieren. Betrachtet man ihre Kopfrechenleistung genauer, so kann man erkennen, dass eine kürzere Reproduktionsleistung mit einer schlechteren Kopfrechenleistung einhergeht. Viele Probanden berichteten nach dem Versuch, dass ihnen die Bedingung KRR als die mit der höchsten Anforderung vor kam, sie nicht immer genau wussten wo sie sich befanden und ihnen somit die Bewältigung die meisten Probleme bereitete.

Eine klare Aussage über die von Mossio et al. (2008) getroffenen Annahmen können für dieses Experiment nicht getroffen werden, da das Probandenkollektiv mit 15 Probanden für eine Aufspaltung in mehrere Untergruppen nicht groß genug ist.

Woher können nun die verschiedenen Effekte der Doppelaufgabe auf die Probanden kommen? Dies scheint mit unterschiedlichen Arten der Verarbeitung des Experimentes zusammen zu hängen, wie sie schon in Kapitel 4.1.1 diskutiert wurden.

Einige Probanden lösen die Aufgabe, in dem sie sich nur auf ihr Zeitsignal verlassen ohne es zu überprüfen, ob es richtig ist. Dies führt im Antwortverhalten mit gleichzeitigem Kopfrechnen zu einer Überschätzung des Auslenkungswinkels, da sie das ungeprüfte gestörte Zeitsignal für die Wegintegration benutzen.

Weitere Fragen sind, wie die Probanden mit Einfluss der Doppelaufgabe ihr Positionssignal berechneten, ob sie sich meistens auf eine veränderte innere,

ungeprüfte Zeitempfindung verließen, oder ob ein Einfluss einer zu hoch reproduzierten Geschwindigkeit zu erkennen ist.

Die Beantwortung dieser Fragen benötigt weitere Experimente mit anderen Fragestellungen und Analysen. Da das Antwortverhalten der Probanden sehr variabel ist, kann man diese Variabilität vielleicht mit hoch trainierten Probanden und sehr präzisen Anweisungen an die Versuchsteilnehmer minimieren. In diesem Versuch gab es keine trainierten Probanden und die Versuchsanweisung an die Probanden war sehr allgemein gehalten.

Das Antwortverhalten der Probanden zeigt, dass sie die Bewegungen so reproduziert haben, wie sie sie subjektiv wahrgenommen haben. Außerdem, dass das Kopfrechnen als Doppelaufgabe während der vestibulären Wegintegration ähnliche Effekte auslösen kann, wie eine nicht-zeitliche Aufgabe während Zeitwahrnehmungsexperimenten. Die Geschwindigkeitsabhängigkeit der Probandenantworten lässt daher vermuten, dass die Probanden den Weg abschätzen während sie ihn reproduzieren.

Um einen Teil dieser Fragen zu beantworten, wurde das zweite Experiment mit Reproduktionsphase zur vestibulären Wegintegration durchgeführt (s. Kapitel 2.1.2.2, 3.1.2.2 und 4.1.2.2).

4.1.2.2 Auslenkungswinkel 180°, Auslenkungsgeschwindigkeit 20, 30, 40 %s

Um die nicht abschließend geklärten Fragen aus Kapitel 4.1.2.1 beantworten zu können, wurde dieses Experiment durchgeführt. Hier wurden die Probanden mit der schnellsten Geschwindigkeit aus dem vorhergegangenen Experiment, die hier als langsamste gewählt wurde, ausgelenkt. Damit die Zeitintervalle lang genug blieben um parallel die Doppelaufgabe auszuführen, wurde der Winkel auf 180° verlängert.

Die Ergebnisse in diesem Versuch zeigen einen statistisch signifikanten Unterschied in dem Antwortverhalten der Probanden abhängig davon, ob sie während der zwei Phasen Kopfrechnen mussten oder nicht.

Die Probanden bekamen als Versuchsaufgabe den 180°-Winkel abzuschätzen und danach die erfahrene Bewegung so exakt wie möglich zu reproduzieren. Es wurde bewusst vermieden, die Probanden auf etwaige Eigenschaften der Bewegung hinzuweisen. Sie sollten sich auf ihr subjektives Empfinden verlassen. Da die Probanden keine Rückmeldungen über ihr Antwortverhalten bekamen und ihnen vorher auch nicht gezeigt wurde, wie sich ein exakter 180°-Winkel anfühlt, mussten sie sich auf ihre eigene Wahrnehmung und Abschätzung sowohl während der Abschätzung des Winkels während der Erfahrungsphase als auch bei der Reproduktion des Winkels verlassen.

Die gefundenen Effekte für dieses Experiment sind mit denjenigen aus den vorher besprochenen Experimenten (s. Kapitel 4.1.1 und 4.1.2.1) vergleichbar und werden deswegen nicht en detail wiederholt und besprochen.

Während der Kontrollbedingung kann man erkennen, dass die abgeschätzten und reproduzierten Winkel subjektiv für die Probanden 180° entsprachen, real lagen sie allerdings kürzer zwischen 120° und 150°.

Das Antwortverhalten der Probanden während dieses Experimentes unterschied sich nicht von demjenigen im Experiment 3.1.2.1. Die Geschwindigkeitsabhängigkeit im Antwortverhalten war immer noch vorhanden, obwohl die höheren Geschwindigkeiten gewählt worden waren, bei denen im vorher beschriebenen Versuch keine Unterschiede zwischen den Bedingungen mehr aufgetreten waren.

Zusätzlich wurde in diesem Experiment die Bedingung KRB, Kopfrechnen während beider Phasen, getestet. Das Antwortverhalten der Probanden zeigt, dass das Kopfrechnen in beiden Phasen die Wegintegration beeinflusst und zu längeren Abschätzungen des Auslenkungswinkels als bei der Kontrollbedingung führt. Die reproduzierten Geschwindigkeiten unterscheiden sich nicht von denen der anderen Bedingungen und liegen kaum abgestuft im selben Bereich.

In diesem Experiment zeigte ein Proband von 16 keinen Effekt der parallelen Doppelaufgabe in seinem Antwortverhalten, sowohl während der Erfahrungs- als auch während der Reproduktionsphase. Sechs Probanden wurden stark von der Doppelaufgabe in beiden Phasen bei ihrer Winkelabschätzung beeinflusst. Die restlichen neun Probanden wurden unterschiedlich stark vom parallelen Kopfrechnen während der zwei Phasen beeinflusst. Tendenziell hatten die Probanden mehr Schwierigkeiten parallel Kopfzurechnen und die Bewegung zu reproduzieren. Anders als beim vorhergehenden Versuch erbrachten die Probanden sehr konstante Rechenleistungen während aller Bedingungen. Es gab allerdings Unterschiede zwischen den Geschwindigkeiten. War die Geschwindigkeit langsamer, so rechneten die Probanden tendenziell mehr.

In diesem Experiment wurden die Probanden ebenfalls mehr vom Kopfrechnen beeinflusst, als Mossio et al. (2008) es in ihrer Studie beschreiben. Die Probanden zeigten ein ähnliches Antwortverhalten wie im vorhergegangenen Experiment zur Reproduktion eines 90°-Winkels. Auch hier könnte die Annahme zutreffen, dass die verwendete Kopfrechenaufgabe schwieriger war als bei Mossio und Kollegen und die Probanden einer höheren kognitiven Belastung ausgesetzt waren und somit der Raumorientierung nicht so viele Kapazitäten zur Verfügung stellen konnten.

Analog zu den vorhergegangenen Experimenten, kann man auch für diesen Versuch keine Klassifizierung der Probanden in verschiedene Gruppen vornehmen, da das Probandenkollektiv zu klein ist.

Viele Probanden berichteten nach dem Versuch, dass ihnen die Bedingungen KRR und KRB als die mit den höchsten Anforderungen vor kamen, sie nicht immer genau wussten wo sie sich befanden und ihnen die Lösung der Aufgabe die meisten Probleme bereitete.

In diesem Experiment war das Antwortverhalten der Probanden ebenfalls sehr variabel und die aufgeworfenen Fragen aus dem vorhergegangenen Experiment konnten nicht eindeutig geklärt werden.

Das Antwortverhalten der Probanden zeigt, dass sie die Bewegungen so reproduziert haben, wie sie sie subjektiv wahrgenommen haben.

Des Weiteren kann das Kopfrechnen als Doppelaufgabe während der vestibulären Wegintegration ähnliche Effekte auslösen, wie eine nicht-zeitliche Aufgabe während Zeitwahrnehmungsexperimenten. Das Kopfrechnen während beider Phasen hat sowohl die Winkelabschätzung als auch die Reproduktion der Geschwindigkeiten beeinflusst. Bei der Winkelabschätzung führte die parallele Doppelaufgabe zu einer verlängerten Winkelabschätzung bei der Erfahrung und der Reproduktion.

Bei der Wiedergabe der Geschwindigkeiten lässt sich durch die Doppelaufgabe ein anderer Effekt beobachten, die Geschwindigkeiten werden mit Kopfrechnen langsamer wiedergegeben als ohne Kopfrechnen. Im 90°-Reproduktionsexperiment gab es keinen Unterschied in der Geschwindigkeitswiedergabe wann die Probanden die Doppelaufgabe ausführen sollten. Die reproduzierten Geschwindigkeiten für KRE und KRR waren gleich.

Die Geschwindigkeitsabhängigkeit der Probandenantworten während der Erfahrungsphase ist immer noch vorhanden. Die Probanden hatten im vorherigen Experiment die Geschwindigkeit 20%/s gut wahrgenommen und die Winkelabschätzungsaufgabe mit 90° sehr gut gelöst. Die Annahme, dass die Geschwindigkeiten im ersten Reproduktionsexperiment zu niedrig waren und somit nicht richtig wahrgenommen werden konnten, ließ sich durch dieses Experiment somit nicht bestätigen.

Allerdings orientierten sich die Probanden bei diesem Experiment nicht an der höchsten Geschwindigkeit wie bei der 90°-Reproduktion, sondern eher an der mittleren Geschwindigkeit 30%/s. Durch die falsche, fast gleiche Geschwindigkeitswahrnehmung wurde dadurch der reproduzierte Winkel innerhalb einer Bedingung auch immer gleich wiedergegeben. Wurde dabei parallel Kopfgerechnet, wurde der 180°-Winkel länger reproduziert als ohne Kopfrechnen (s. Abbildung 3.10).

Auch in diesem Experiment wurden untrainierte Probanden getestet, die zum Teil schon in den vorherigen Experimenten teilgenommen hatten. Die Versuchsanweisung an die Probanden war ebenfalls relativ allgemein gehalten. Diese Versuchsbedingungen wurden extra nicht geändert, damit die beiden Reproduktionsexperimente miteinander vergleichbar blieben. Vielleicht kann man die Variabilität in der Probandenantwort mit hoch trainierten Probanden und sehr präzisen Versuchsdurchführungen für die Teilnehmer minimieren.

Eine weitere Vermutung liegt nahe, dass die Probanden in den Reproduktionsexperimenten zu vielen Aspekten gleichzeitig Aufmerksamkeit zukommen lassen mussten. Die Probanden mussten kontinuierlich ihre Raumposition bestimmen und aktualisieren um zu wissen, ob sie schon den gefragten Winkel erreicht haben. Des Weiteren mussten sie die Kinetik der Bewegung beobachten, da sie diese Eigenschaften während der Reproduktion wiedergeben sollten. Als dritte Aufgabe mussten die Probanden zusätzlich die Doppelaufgabe ausführen.

Die ähnliche Reproduktion der Geschwindigkeiten mit einer Tendenz zur Wiedergabe der mittleren Geschwindigkeit lässt die Vermutung zu, dass die Probanden der Geschwindigkeit nicht so viel Aufmerksamkeit gewidmet haben, wie ihrer Positionsbestimmung im Raum oder dem Kopfrechnen. Während der Kontrollbedingung haben die Probanden die verschiedenen Geschwindigkeiten gespürt. Für die weiteren Bedingungen haben sie wahrscheinlich die mittlere Geschwindigkeit gewählt und sie dann etwas schneller oder langsamer reproduziert, um eine Abstufung der Geschwindigkeiten zu erreichen. Diese Abstufung war allerdings nicht stark genug ausgeprägt um Unterschiede erkennbar werden zu lassen.

4.2 fMRT-Studie zur visuellen Wegintegration

Dieser zweite Teil der Experimente bestand aus der Kernspinstudie, um die Wegintegration mit visueller Information zu untersuchen. Aufgrund technischer Restriktionen der MRT mussten die kortikalen Mechanismen der Wegintegration mit visueller Information getestet werden und konnten nicht mit dem vestibulären Stimulus aus dem ersten Teil untersucht werden.

Während der Pilotversuche wurde die visuelle Stimulation für die fMRT-Studie erarbeitet und versucht den Effekt der Doppelaufgabe zu reproduzieren.

4.2.1 Pilotversuche zur fMRT-Studie zur visuellen Wegintegration

Ziel dieser Experimente war es ein Versuchsdesign zu finden und zu optimieren mit dem man eine fMRT-Studie durchführen konnte. Diese Experimente waren Pilotversuche, die rein deskriptiv betrachtet worden sind, um den Aufwand relativ gering zu halten.

Da das erste Versuchsdesign für die Probanden unintuitiv und schwer zu verarbeiten war (s. Kapitel 2.2.1 und 3.2.1), wurde das Design verbessert. Es wurden sowohl die Geschwindigkeiten mit denen sich der Tunnel bewegte, als auch die Distanzen, die die Probanden abschätzen sollten, auf intuitivere physiologische Bereiche angepasst. D.h. die Geschwindigkeiten sollten langsam gehen, normal gehen und schnelleres gehen widerspiegeln. Das zweite Versuchsdesign erhielt weiterhin eine Tür, durch die die stilisierte Person verschwand (Distanzabschätzung) bzw. davor stehen blieb (Kontrolle) und einen Farbverlauf an der Wand, um die Geschwindigkeitswahrnehmung zu verbessern.

Die Ergebnisse der letzten beiden Pilotversuchen zeigten einen ähnlichen Effekt der parallelen Doppelaufgabe wie bei einer Studie von Mossio et al. (2008). Die Abschätzung einer Distanz oder die Navigation in einem optischen Fluss kann durch eine parallele Doppelaufgabe verändert werden. Es kann aber auch sein, dass die Doppelaufgabe keinen Einfluss auf das Antwortverhalten der Probanden hat. Um sich

bei diesem Experiment orientieren und den Weg abschätzen zu können, müssen die Probanden einen Mechanismus benutzen, den man visuelle Wegintegration nennt. Um ihre Position im Tunnel bestimmen zu können, müssen die Probanden ein Zeitsignal und Geschwindigkeitssignal zur Berechnung benutzen. Das Zeitsignal erhalten sie aus ihrer inneren Zeitrepräsentation und das Geschwindigkeitssignal über die Bewegung des Tunnels als Signal auf der Retina. Durch die parallele Doppelaufgabe kann nun die interne Zeitwahrnehmung gestört werden (Brown 1997) und wenn dieses gestörte Zeitsignal ohne Überprüfung für die Wegintegration benutzt wird, kann es zu einer falschen Positionsbestimmung kommen. Manche Probanden allerdings können laut Mossio et al. (2008) das retinale Geschwindigkeitssignal ohne zu Hilfenahme der Zeit integrieren, um ihre Raumposition zu bestimmen. Bei diesen Versuchspersonen hat demzufolge das Kopfrechnen keinen Einfluss auf ihr Antwortverhalten, da sie das gestörte Zeitsignal nicht verwenden.

Glasauer et al. (2007) zeigten in ihrer Studie, dass bei Versuchen zur vestibulären Wegintegration der Interferenz-Effekt nach Brown in der Kombination mit Kopfrechnen auftrat. Sie zeigten, dass der Effekt bei verschiedenen Bewegungsarten zu beobachten war. Sie untersuchten die reproduzierten Distanzen, Dauern und Geschwindigkeiten und fanden heraus, dass die länger reproduzierte Geschwindigkeit mit der längeren Dauer der Bewegung zusammen hing. Die reproduzierte Geschwindigkeit dagegen wurde ohne Beeinflussung des Kopfrechnens korrekt wiedergegeben. Die Probanden bestimmten demzufolge ihre Position im Raum mit Hilfe des Mechanismus der Wegintegration und benutzen das gestörten Zeitsignals, um ihre aktuelle Position im Raum zu berechnen.

Die Pilotversuche drei und vier legen die Vermutung nahe, dass die meisten Probanden auch hier durch das Kopfrechnen in ihrer Zeitwahrnehmung gestört wurden. Allerdings gab es Probanden, die kaum einen Effekt des Kopfrechnens zeigten. Diese könnten also ihre Distanzabschätzungsaufgabe ähnlich wie bei Mossio et al (2008) beschrieben ausgeführt haben, indem sie direkt das Geschwindigkeitssignal von der Retina integrierten, ohne die interne Zeitrepräsentation zu benutzen.

Das Probandenkollektiv ist allerdings zu klein um eine ebenso ausführlich Analyse des Antwortverhaltens durchzuführen wie Mossio et al. (2008) es taten. Man kann erkennen, dass ähnlich wie bei den Experimenten zur vestibulären Wegintegration (s. Kapitel 2.1, 3.1, 4.1), bei den meisten Probanden das Kopfrechnen die Distanzabschätzung beeinflusste.

4.2.2 fMRT-Studie zur visuellen Wegintegration

Diese Kapitel diskutiert die visuelle Wegintegration und den Einfluss des Kopfrechnens als Doppelaufgabe im Rahmen einer funktionellen Kernspin-Studie. Es wurde die lineare Distanzabschätzung mit und ohne Kopfrechnen untersucht. Dabei sollte die Hypothese getestet werden, ob bei der parallelen Ausführung von zwei komplexen, kognitiven Aufgaben, Kopfrechnen und visueller Wegintegration, erhöhte koordinative Aktivität auftritt und ob es weniger aktive aufgabenspezifische Areale gibt.

Das Experiment zur fMRT-Studie bestand aus den sehr komplexen Aufgaben Distanzabschätzung und/oder Kopfrechnen, die eine komplexe visuelle und multimodale Verarbeitung benötigten. Die Ergebnisse zeigen die für Kopfrechnen typischen Gehirnareale, diejenigen für lineare Distanzabschätzung, für Wegintegration und für die Ausführung von Doppelaufgaben. Des Weiteren zeigen die Ergebnisse, dass die beiden Aufgaben, Distanzabschätzung und Kopfrechnen, sich gegenseitig beeinflussen. Man kann zudem auch erkennen, dass für die jeweilige Einzelaufgabe wichtige Gehirnareale bei paralleler Ausführung der beiden Aufgaben weniger aktiv sind.

Der Kontrast für die Haupteffekte des Kopfrechnens und der Subtraktionskontrast Kontrolle mit Kopfrechnen - Kontrolle (s. Abbildung 3.15, Abbildung 3.16, Tabelle 3.6 und Tabelle 3.7) zeigten eine Tendenz zu linksseitigen Aktivierungen. Viele gefundene Aktivierungen sind dem Bereich der Motorik zuzuordnen. Sie liegen im primären Motorkortex, dem supplementären Motor Areal (SMA), dem Cerebellum und in dem Brodmann Areal (BA) 6. Sie spiegeln die motorische Komponente während der Aufgabe wider. Einerseits mussten die Probanden Knopfdrücke ausführen und andererseits kann es auch von der Vorstellung des Gehens herrühren (Wolbers & Büchel 2005, Bakker et al. 2008).

Im parietalen Kortex gab es weitere starke Aktivierungen in den Arealen um die BAs 39 und 40, die bilateral aktiviert waren. In der BA 39, dem Gyrus angularis, werden visuelle Impulse verknüpft und die Zuordnung zu sprachlichen Begriffen hergestellt. In der BA 40, dem parietoinferioren Kortex, hingegen wird Aufmerksamkeit aufrechterhalten und

somatosensorische und taktile Reize verarbeitet. Diese beiden Regionen sind während vieler sehr verschiedener Aufgaben aktiv und scheinen eine Art Schnittstelle zwischen den unterschiedlichsten Aufgaben zu sein (Zhang D et al. 2004, Avillac et al. 2005).

Im Temporallappen war die BA 21 aktiv, die der ventralen Bahn zur Verarbeitung visueller Impulse zu geschrieben wird. Die ventrale Bahn dient zur Erkennung von Objekten bzw. für die Farb-, Muster- und Formwahrnehmung („Was-Strom“) (Ungerleider & Mishkin 1982, Goodale & Milner 1992).

Der insuläre Kortex mit der BA 47 war bei diesem Kontrast ebenfalls aktiv. Dieses Gehirnareal dient besonders der sensorischen und vestibulären Verarbeitung und war bilateral aktiviert (Brandt & Dieterich 1999).

Weitere Aktivierungen im frontalen Kortex, dem so genannten Assoziationskortex, hatten höher kognitive Aufgaben, wie zum Beispiel die Aufmerksamkeit aufrechtzuerhalten (BA 46, dorsolateraler präfrontaler Kortex), die kognitive Kontrolle des Gedächtnisses zu sein und multitasking Aufgaben auszuführen (BA 48, retrosubiculäres Areal), semantische Aufgaben zu bearbeiten (BA 44, pars opercularis, Teil des Broca Areal) oder das Arbeitsgedächtnis (BA 46). Die Aktivierungen der BA 48 und BA 46 zeigen, dass beide Aufgaben, Distanzabschätzung und Kopfrechnen ausgeführt wurden und sie durch diese Gehirnareale kontrolliert wurden (Levy & Goldman-Rakic 2000).

Subkortikale Aktivierungen fanden sich in den Basalganglien und dem Thalamus. Diese Gehirnstrukturen sind für die Motorik, die sensorische Integration, Aufmerksamkeit und Wachsamkeit zuständig (Trepel 2003).

Die Aktivierung aller dieser Areale zeigt nicht nur Kopfrechenspezifische Aktivierungen, sondern auch Areale, die für die Distanzabschätzung verantwortlich sind. Vergleicht man diese Aktivierungen mit der Literatur, so findet man für das Kopfrechnen Übereinstimmungen im frontalen Kortex, im parietalen Lappen, dem Thalamus mit den Basalganglien und dem Cerebellum (Fehr et al. 2007).

Fehr et al. (2007) fanden außerdem Aktivierungen im medialen frontalen Gyrus und im Precuneus. Da die Übereinstimmungen nicht komplett sind, kann an der unterschiedlichen Aufgabenstellung liegen. Bei Fehr et al. rechneten die Probanden nur mit ein- oder zweistelligen Zahlen eine Rechenoperation, wobei bei diesem Experiment die Probanden in 7-er Schritten von einer dreistelligen Zahl kontinuierlich rückwärts rechneten und somit nicht nur zehnerübergreifende Rechenoperationen durchführen mussten, sondern auch hunderterübergreifende. Des Weiteren mussten sich die

Probanden ihre vorher errechnete Zahl merken, um weiter rechnen zu können und um am Ende ihre errechnete Zahl einstellen zu können.

Kopfrechnen im Allgemeinen, also unabhängig von der Grundrechenart, findet im inferioren parietalen Kortex und vor allem in frontalen Regionen statt (Roland & Friberg 1985, Burbaud et al. 1995, Dehaene et al. 1996, Rückert et al. 1996, Cowell et al. 2000, Menon et al. 2000, Rickard et al. 2000, Kawashima et al. 2004). Die Aktivierung der Basalganglien spiegelt dabei den Rhythmus wieder. Dieser Rhythmus kann bei diesem Experiment zum einen vom optischen Fluss der visuellen Stimulation herrühren oder durch das rhythmische Zählen zu Stande gekommen sein.

Was ist den nun das zu Grunde liegende anatomische Substrat für Kopfrechnen? Die Verarbeitung des Kopfrechnens basiert auf einem Netzwerk, welches eigentlich für Fingerbewegungen verantwortlich war und noch ist (Houdé & Tzourio-Mazoyer 2003). Mit Fingerzählen wird Kindern in der Schule beigebracht, wie man einfache Rechenoperationen ausführen kann. Deswegen sieht man Aktivierungen in den Basalganglien und im Motokortex. Des Weiteren werden als anatomische Substrate das Arbeitsgedächtnis und das numerische Wissen für die Verarbeitung der Rechenprozesse beschrieben (Gruber et al. 2001, Dehaene et al. 2004, Kong et al. 2005). Gehirnareale, die dem Arbeitsgedächtnis zu geschrieben werden können, waren auch bei dieser Studie aktiv, z.B. die BA 46.

Als nächstes wurde der Kontrast zu den Haupteffekten der Distanzabschätzung betrachtet. Bei diesem Kontrast werden alle Bedingungen in denen Distanzabschätzung vorkommt genommen und eine statistische Aktivierungskarte errechnet. Bei dieser Berechnung werden auch die Bedingungen mit Kopfrechnen berücksichtigt. Durch die robusten Aktivierungen während des Kopfrechnens ist nicht auszuschließen, dass etwaige interessante Aktivierungen der Distanzabschätzung durch das Kopfrechnen überlagert wurden und somit nicht zu erkennen waren.

Daraufhin wurde der Subtraktionskontrast Distanzabschätzung – Kontrolle genauer untersucht (s. Abbildung 3.17 und Tabelle 3.8). Die im Kontrast Haupteffekte gefunden unkorrigierten Aktivierungen im frontalen Kortex wurden auch im Subtraktionskontrast gefunden. Die BA 46, sie liegt im mittleren frontalen Lappen, ist ein Teil des Arbeitsgedächtnisse und für die Aufrechterhaltung der Aufmerksamkeit verantwortlich (Levy & Goldman-Rakic 2000). Die BA 48 liegt im frontoinferioren Orbital und zum Teil im insulären Kortex. Der Teil der BA 48, der im frontoinferioren Orbital liegt, beinhaltet

den Assoziationskortex und die Fähigkeit Entscheidungen zu treffen und Belohnung auszusprechen. Zusätzlich ist er, wie auch die Insel für die sensorische Integration verantwortlich.

Des Weiteren waren das mittlere Cingulum aktiv, welches in die Prozesse für Entscheidung und Fehlervermeidung involviert ist (Posner & DiGirolamo 1998, Allman et al. 2001, Nieuwenhuis et al. 2001).

Und die SMA, sie ist für die Vorbereitung von Bewegungen zu ständig und spielt auch eine Rolle in der Wahrnehmung und Abschätzung von Zeitdauern (Macar et al. 2002, 2006, Coull et al. 2008). Coull et al. (2008) fanden heraus, dass die SMA eine fundamentale Rolle in der Zeiteinteilung einer Dauer des Stimulus besitzt, der aktuell präsentiert wird. Macar et al. (2006) zeigten, dass die Aktivität der SMA erhöht ist, wenn man sie im funktionalen Zusammenhang als ein Maß an Aufmerksamkeit ansieht, die während einer Doppelaufgabe der zeitlichen Aufgabe zugemessen wird. Darüber hinaus ist die SMA oft während kontinuierlicher rhythmischer Sequenzen aktiv. Dies könnte eine Mitwirkung in Langzeitgedächtnisprozessen bedeuten (Jantzen et al. 2002, Elsinger et al. 2003, Lewis et al. 2004, Cesara et al. 2005). Kontinuierliche rhythmische Sequenzen sahen die Probanden als visuelle Stimulation während dieses Experimentes, denn der optische Fluss bestand aus wiederkehrenden Motiven an der Wand, um den Probanden eine Geschwindigkeitswahrnehmung zu ermöglichen.

Die Aktivierung der SMA und vor allem ihre Rolle in der Abschätzung von Zeitdauern ist wichtig für dieses Experiment, weil die Probanden ein Gefühl dafür haben müssen, wie weit sie sich bewegt haben und wo sie ungefähr sind, um nicht an der falschen Stelle zu drücken, um ihre zurückgelegte Distanz abzuschätzen.

Dieses Netzwerk an aktivierten Arealen würde eine gute Basis für die Distanzabschätzung bilden. Es gibt Areale, die sich mit Zeitdauern und der Integration von sensorischen Signalen beschäftigen, dann gibt es Regionen die mit Aufmerksamkeit und Arbeitsgedächtnis zu tun haben, sie stellen die notwendigen Ressourcen zur Bearbeitung zur Verfügung. Es gibt weiter aktive Gebiete, die noch abstraktere Aufgaben erfüllen, nämlich diejenige eine Entscheidung zu treffen oder Fehler zu vermeiden. Bin ich am richtigen Ort? Ist hier die Person durch die Tür gegangen? Kann ich schon auf Stopp drücken? Die aktivierten Regionen helfen also diese Fragen zu beantworten und eine Entscheidungsbasis aufzustellen.

Ähnliche Versuche zur visuellen Wegintegration, bei denen ein Winkel abgeschätzt werden musste woher man gekommen war, zeigten kortikale Netzwerke die mit denen

bei Nagern und nicht humanen Affen gefundenen vergleichbar sind (Wolbers et al. 2007). Sie fanden Aktivierungen im Precuneus, im intraparietalen Sulcus, im mittleren temporalen Gyrus und in frontalen Arealen. Dabei stellten sie fest, dass die visuelle Wegintegration eng an das Zusammenspiel von Eigenbewegungsverarbeitung in hMT+, höher kognitiven räumlichen Prozessen im Hippocampus und dem räumlichen Arbeitsgedächtnis im mediopräfrontalen Kortex gebunden ist.

Vergleicht man diese Ergebnisse mit denen aus dieser Studie, so kann man Gemeinsamkeiten und Unterschiede im Aktivierungsmuster erkennen. Die Gemeinsamkeiten lassen sich mit einem ähnlichen Versuchsdesign erklären und die Unterschiede mit verschiedenen Auswertemethoden. Für die Ergebnisse dieser Studie wurden keine ROI-Analyse (*region of interest*) oder andere weitergehende Analysen, wie z.B. die parametrische Analyse, gemacht.

Menschen können zuverlässig ihre Eigenbewegungsgeschwindigkeit aus optischem Fluss extrahieren um daraus Rückschlüsse auf die zurückgelegte Distanz zu ziehen oder sie zu reproduzieren (Bremmer & Lappe 1999). Diese Vorgänge sind für die Wegintegration wichtig. Sie werden kontinuierlich durch die Überprüfung der Distanz- und Richtungshinweise aus der Eigenbewegung bereitgestellt. Bei der Verarbeitung erhält der Hippocampus diese Geschwindigkeitssignale, er integriert sie und kann somit das Ausmaß der translatorischen Eigenbewegung abschätzen (Wolbers et al. 2007).

Bei diesem Experiment kann man ohne weitergehende gezielte Analyse eine Aktivität des Hippocampus nicht erkennen. Dies könnte zum einen daran liegen, dass dieses Experiment keine komplexen dreidimensionalen Aufgaben getestet hat und deswegen der Hippocampus als höher komplexe Verarbeitungsschnittstelle nicht gebraucht wird und zum anderen daran, weil der Hippocampus ein schwierig zu detektierendes BOLD-Signal besitzt, welches ohne Einzelanalyse kaum zu detektieren ist. Eine weitere Möglichkeit ist, dass der Hippocampus bereits durch die Kontrollbedingung aktiv wird und in den weiteren bisherigen Analysen herausgerechnet wird.

Bei Nagetieren hat man gefunden, dass der Hippocampus schon hoch integrierte Ortsignale empfängt (Hafting et al. 2005). Diese Signale stammen aus der Zusammenführung von Distanz- und Richtungssignalen in den entorhinalen Gitterzellen (*grid cells*). Die Gitterzellen feuern sofort, wenn das Tier in eine neue Umgebung eintritt und vermitteln universelle räumliche Maße (McNaughton et al. 2006). Die Platzzellen hingegen werden von einer Vielzahl von top-down gesteuerten kognitiven Prozessen inklusive der Aufmerksamkeit beeinflusst (Kentros et al. 2004).

Frühere Studien haben gezeigt, dass es starke Verbindungen zwischen dem Hippocampus und Teilen des präfrontalen Kortex gibt (Ferino et al. 1987, Barbas & Blatt 1995). Diese Verbindungen scheinen ein neuronaler Mechanismus zu sein, der das integrierte räumliche Signal im Arbeitsgedächtnis hält (Lee & Kesner 2003, Jones & Wilson 2005). Bei Ratten ist die Korrelation der Feuerraten zwischen Hippocampus und mediopräfrontalem Kortex selektiv erhöht, wenn sie die räumliche Information über ihren Startpunkt brauchen um ihr Verhalten zu steuern (Jones & Wilson 2005). Präfrontale Aktivität komplettiert dabei die Beteiligung des Hippocampus während der Wegintegration.

In dieser Studie waren für die visuelle Wegintegration die Strukturen für das räumliche Arbeitsgedächtnis und für die Aufmerksamkeit im präfrontalen Kortex aktiv. Das aktivierte Netzwerk für die Distanzabschätzung zeigt robuste Aktivierungen dieser Netzwerke. Wie auch schon oben angemerkt sind weitere, detaillierte Analysen erforderlich, um alle Vorgänge während der Distanzabschätzung zu detektieren. Diese Auswertung sollte ROI-Analysen, parametrische Analyse und Korrelationsanalysen, mit den Verhaltensdaten zusammen, beinhalten (Wolbers et al. 2007).

Nach dem die einzelnen Aufgaben jede für sich beobachtet und untersucht wurden, wurde die Interaktion von Distanzabschätzung und Kopfrechnen betrachtet (s. Abbildung 3.18). Dabei werden alle Bedingungen statistisch untersucht und Aktivierungskarten für diejenigen Areale erstellt, die zusätzlich aktiv sind, als wenn man die Aktivierungen von beiden Bedingungen alleine summiert (s. Tabelle 3.9), oder weniger aktiv sind als bei der Bearbeitung der Bedingung alleine (s. Tabelle 3.10).

Bei der Aktivierungskarte für die zusätzlich aktiven Regionen kann man erkennen, dass es im präfrontalen Bereich Aktivierungen gibt, die bei beiden Bedingungen alleine nicht vorhanden waren. Des Weiteren gibt es eine Tendenz der Aktivierungen zur rechten Seite (s. Abbildung 3.18 rot eingefärbte Regionen).

Zusätzlich aktivierte Areale befinden sich bilateral im sulcus calcarinus (BA 17), der den primären visuellen Kortex darstellt, im Gyrus angularis (BA 39), der für die Verknüpfung visueller Impulse und die Zuordnung von Dingen zu sprachlichen Begriffen verantwortlich ist, und in frontosuperioren Regionen (BA 8 und 9). Diese Regionen liegen zum Teil in den frontalen Augenfeldern und sind zuständig für Unsicherheit (Volz et al. 2005). Je unsicherer man ist, desto größer ist die Aktivität in der BA 8.

Rechtsseitige Aktivierungen finden sich im sekundären visuellen Kortex (BA 18) und im frontosuperioren medialen Kortex (BA 10). Der BA 10 kommt dabei die Kernfunktion der kognitiven Verzweigung zu. D.h., dass eine vorher absolvierte Aufgabe in einer Art Schwebezustand gehalten wird, um für die aktuelle Aufgabe abgerufen werden zu können, um diese dann zu komplettieren oder auszuführen. Viele der menschlichen komplexen Verhaltensmuster und mentalen Aktivitäten benötigen parallele Verarbeitung für multiple Aufgaben. Damit diese simultanen Aufgaben ausgeführt werden können, spielt der mediale präfrontale Kortex eine generelle koordinierende Rolle (Koechlin & Hyafil 2007).

Des Weiteren ist der retrospleniale Kortex (BA 23 und 30) rechtsseitig aktiv. Vor allem der rechte retrospleniale Kortex ist in Orientierung und Navigation involviert und projiziert zum rechten Hippocampus. Der linke retrospleniale Kortex ist für Gedächtnis zuständig und projiziert in den linken Hippocampus. Der retrospleniale Kortex hat weitere Verbindungen zu präfrontalen Arealen (Goldman-Rakic et al. 1984, Morris et al. 1999, Kobayashi & Amaral 2000), dem Parahippocampus (Suzuki & Amaral 1994), dem Presubiculum und dem entorhinalen Kortex (Vogt et al. 2000, Maguire 2001).

Die Aktivierungen für diesen Kontrast könnten ein Netzwerk ergeben, in dem in den parietalen Regionen die Verknüpfungen und Assoziationen aus den frontalen und präfrontalen Netzwerken implementiert werden und zu den ausführenden Regionen weitergegeben werden. Durch die verstärkte Aktivierung des Assoziationskortex werden höher geordnete Areale aktiv, die komplexe und abstrakte Denkprozesse steuern, z.B. die gleichzeitige Ausführung von zwei völlig verschiedenen Aufgaben, wie Distanzabschätzung und Kopfrechnen.

Sigman und Dehaene (2008) fanden für eine visuell-auditorische Doppelaufgabe ein bilaterales parieto-präfrontales Netzwerk, welches mit der psychologischen Refraktärzeit korreliert und ein weiteres bilaterales Netzwerk, welches aus dem posterioren parietalen Kortex, dem prämotorischen Kortex, der SMA, dem anterioren Teil der Insel und dem Cerebellum bestand. Dieses Netzwerk war aktiv, wenn beide Aufgaben als Doppelaufgabe ausgeführt wurden. Des Weiteren schlossen sie, dass es eine Koexistenz von seriellen und parallelen Prozessen während der Ausführung von kognitiven Aufgaben gibt.

Teile dieser Netzwerke sind auch in diesem Experiment aktiviert worden. Der Gyrus angularis ist Teil des posterioren parietalen Kortex und die BA 8, 9 und 10 liegen im präfrontalen Kortex. Die Kontraste für die einzelnen Aufgaben zeigten allerdings schon

Aktivierungen im prämotorischen Kortex, der SMA, der Insel und auch des Cerebellums, so dass sie bei der Interaktion nicht dargestellt werden.

Der präfrontale Kortex spielt dabei eine zentrale Rolle in der strategischen Kontrolle von Aufmerksamkeit und wurde in vielen weiteren Studien mit unterschiedlichsten Doppelaufgaben beschrieben (D'Esposito et al. 1995, Dreher & Grafman 2003, Loose et al. 2003, Szameitat et al. 2002, Thomsen et al. 2004).

Wolbers et al. (2007) berichten ebenfalls über präfrontale Aktivierungen in ihrer Studie zur visuellen Wegintegration. Sie fanden ein Netzwerk bestehend aus hMT+, welche Eigenbewegungssignale verarbeitet, und höher geordneten räumlichen Prozessen im Hippocampus und dem räumlichen Arbeitsgedächtnis im medialen präfrontalen Kortex. Weiterhin zeigten sie, dass eine erhöhte Aktivität im medialen präfrontalen Kortex ein besseres Versuchsergebnis in den Verhaltensdaten widerspiegelte.

Die Areale, die weniger aktiv waren, wurden sowohl für die Lösung jeder Aufgabe einzeln benötigt, als auch für die Lösung beider Bedingungen zur gleichen Zeit. Es gibt allerdings auch weniger aktive Areale, die vorher bei keinem Kontrast gefunden wurden. Dies könnte daran liegen, dass die betrachteten Aktivierungsfelder für jede Aufgabe einzeln zu groß waren und dadurch diese Areale übersehen wurden (s. Abbildung 3.18 blau eingefärbte Regionen).

Weniger aktive Regionen, die für die Bearbeitung der Bedingung Distanzabschätzung benötigt wurden, wurden an folgenden Orten gefunden: bilateral die BA 6, der primäre Motorkortex, das frontoinferiore Orbital mit der BA 47, und rechtsseitig der mittlere frontale Gyrus mit der BA 46. Darüber hinaus Teile der BA 48 im frontoinferiorem Operculum.

Weniger aktive Areale, die dem Kopfrechnen zu geschrieben werden können, fanden sich in Arealen die für die Motorik zu ständig sind, z.B. primärer Motorkortex, das Cerebellum und Teile der Basalganglien. Des Weiteren fanden sich weniger aktive Areale im parietalen Kortex in der BA 40 und im Gyrus angularis und frontal im mittleren frontalen Gyrus.

Es gab drei Regionen die weniger aktiv waren, die sowohl für die Distanzabschätzung wichtig sind, als auch für das Kopfrechnen. Dazu gehören der Motokortex mit der SMA zusammen, der mittlere frontale Gyrus und das frontoinferiore Operculum. Dass das frontoinferiore Operculum weniger aktiv war, ist in sofern von Bedeutung, weil es unter anderem für multitasking und Fehlervermeidung zuständig ist (Taylor et al. 2007). Dies

könnte eine Erklärung für schlechtere Distanzabschätzungsleistung sein und auch mit begrenzten Kapazitäten für die Verarbeitung der beiden parallelen Aufgaben.

Vier Areale waren weniger aktiv, die vorher nicht gefunden worden waren. Diese Areale sind im parietosuperioren Kortex, im primären sensorischen Kortex, im Gyrus supramarginalis und im mittleren frontalen Orbital. Diese Areale sind für die visuomotorische Koordination und die Objektlokalisierung in Relation zum Körper (BA 7), die primäre und sekundäre sensorische Verarbeitung (BAs 2 und 4) und für Belohnung verantwortlich (s. Abbildung 3.18 blau eingefärbte Regionen).

Die weniger aktiven Areale wichtiger und zentraler Regionen sowohl für jede Bedingung einzeln, als auch im Zusammenspiel, hat Auswirkungen auf das Verhalten der Probanden. Durch diese weniger aktiven Areale kann man schlechtere Leistungen in der Distanzabschätzung und des Kopfrechnens erklären. Durch eine detaillierte Analyse der Kernspindaten mit den Verhaltensdaten zusammen könnten diese Effekte besser erklärt und untermauert werden. Viele weniger aktive Areale, denen höhere kognitive Fähigkeiten zugesprochen werden können, haben mit Aufmerksamkeit und der Verknüpfung von verschiedenen sensorischen Modalitäten zu tun.

Die gegenseitige Abhängigkeit von kortikalen Netzwerken hat etwas mit der Menge der Aktivität zu tun, die jedes System auslöst, wenn es entweder jede Aufgabe alleine ausführt oder als Doppelaufgabe zur gleichen Zeit (Just et al. 2001). Wenn es eine Doppelaufgabe ausführen muss, dann ist die Aktivität geringer. Diesen Aspekt kann man auch in diesem Versuch erkennen. Teile der kortikalen Netze sowohl für die Distanzabschätzung als auch für das Kopfrechnen, sind bei der Ausführung der Doppelaufgabe weniger aktiv, als bei der Ausführung alleine.

Die zusätzliche präfrontale Aktivität dient dabei der Kontrolle und der Koordination der simultan ausgeführten Aufgaben (Frith 2000, Jonides et al. 2002, Thomsen et al. 2004). Dabei gibt es z.B. einen Wettbewerb um Ressourcen für die Verarbeitung von sensorischen Signalen, wenn diese Signale von der gleichen Modalität stammen (Loose et al. 2003).

Ein weiteres Argument für begrenzte Verarbeitungsressourcen fanden Newman et al. (2007) in ihrer Studie zu Doppelaufgaben. Sie fanden ebenfalls weniger aktive Regionen in den Arealen, die für ihre spezielle Aufgabe wichtig waren. Sie argumentieren, dass die gegenseitige Abhängigkeit zwischen den kortikalen Arealen und Netzwerken mit der zur Verfügung stehenden Aktivität an einem bestimmten Zeitpunkt zusammenhängt. Sie begründen dies mit Ansprüchen an kortikale

Ressourcen die gemeinsam während der Ausführung der kognitiven Aufgabe gestellt werden.

Der superiore parietale Kortex spielt eine wesentliche Rolle bei der top-down gesteuerten Kontrolle der Aufmerksamkeit und in der Detektion von Verhaltensrelevanten Stimulusereignissen (Kastner & Ungerleider 2000, Corbetta & Shulman 2002).

Der inferiore parietale Kortex ist wichtig für Prozesse, die mit der Abrufung vorher gespeicherter Ereignisse zu tun haben. Die Aktivität im inferioparietalen Kortex ist eng mit der erfolgreichen Erinnerung verbunden (Vilberg & Rugg 2008). Auf dieses Experiment bezogen, bedeutet eine starke Aktivität im inferioren parietalen Kortex, dass die Probanden sich erinnern, wo das Männchen war oder welche Zahl sie errechnet hatten um sie später einzustellen.

Des Weiteren ist der inferioparietale Kortex wichtig für die Kontrolle der visuellräumlichen Aufmerksamkeit, die Aufmerksamkeit in eine andere Region oder auf eine andere Sache zu lenken, die zeitweise Speicherung von phonologischer und visueller Information, der Organisation von Bewegungssequenzen und der top-down gesteuerten Kontrolle des Arbeitsgedächtnisses (Culham & Valyear 2006, Husain & Nachev 2006, Jackson & Husain 2006).

Außerdem kann der inferiore parietale Lappen als Modalitäten unabhängiger „Aufmerksamkeits-Kreis-Brecher“ gesehen werden (Corbetta & Shulman 2002, Astafiev et al. 2006). Dieser Mechanismus ist für die Reorientierung der Aufmerksamkeit zu einem potentiell relevanten Stimulusereignis verantwortlich. Die erfolgreiche Abrufung einer gespeicherten Begebenheit ist ein Aufmerksamkeit benötigendes internes Ereignis. Dieses Ereignis entzieht der Umgebung die Aufmerksamkeit und fokussiert sie auf den Inhalt der abzurufenden Begebenheit (Rugg & Henson 2002, Wagner et al. 2005).

Eine weitere Eigenschaft des dorsalen inferioparietalen Kortex ist die Aufrechterhaltung und Fokussierung der Aufmerksamkeit auf die Inhalte des Arbeitsgedächtnisses (Ravizza et al. 2004). Die abgerufene Information wird im Arbeitsgedächtnis genauso gehalten, wie diese Information aus der Umgebung abgerufen wurde. Dieser Vorgang benötigt dieselben Kontrollprozesse, die auch die Repräsentation externer Stimuli im Arbeitsgedächtnis halten.

Der inferioparietale Kortex ist darüber hinaus eine Oberfläche, die zwischen episodischem Gedächtnis und den ausführenden Systemen die Prozesse überwacht

und eine Art Kontrolle darstellt (Vilberg & Rugg 2008). Dieses Netzwerk kann temporär komplexe multimodale Informationen repräsentieren (Baddeley 2000), denn es gibt anatomische Verbindungen in dieser Region, die direkt und indirekt mit der hippocampalen Formation und dem mediotemporalen Kortex verknüpft sind (Vincent et al. 2006). Dieses Netzwerk steht wiederum in enger Verbindung zum präfrontalen Kortex, der aktiver ist, wenn er multimodale Information im Arbeitsgedächtnis speichern muss (Prabhakaran et al. 2000, Zhang T et al. 2004).

Diese beschriebenen Netzwerke sind zum Teil auch in dieser Studie aktiv gewesen und geben Hinweise auf mögliche Verarbeitungsschritte in der menschlichen visuellen Wegintegration. Des Weiteren sind sowohl aufgabenspezifische Hirnareale gefunden worden, die für die Distanzabschätzung und das Kopfrechnen relevant sind, als auch solche die für die Koordination der parallelen Ausführung der beiden Aufgaben zuständig sind.

Darüber hinaus sind weitere Analysen der Daten notwendig um tiefer gehende Einblicke in diese komplexen Ver- und Bearbeitungsvorgänge zu bekommen. Dies können ROI-Analysen für die Regionen des Hippocampus, der hMT+, des entorhinalen und retrosplenialen Kortex oder auch parametrische Analysen sein.

Die Korrelationsanalysen zur Untersuchung der Parameter Sicherheit beim Kopfrechnen und bei der Distanzabschätzung und ob es geschlechtsspezifische Unterschiede gab, ergaben keine statistisch relevanten Resultate.

Es konnte kein signifikanter Effekt des Gefühls der Sicherheit bzw. Unsicherheit auf das Verhalten der Probanden festgestellt werden. Sowohl für das Kopfrechnen als auch für die Distanzabschätzung konnten keine subjektiven Einflüsse detektiert werden. Allerdings könnten weitere Auswertungen zusammen mit den Verhaltensdaten neue Aspekte hervorbringen, die statistisch relevante Ergebnisse liefern.

Die Untersuchung, ob das Geschlecht einen Einfluss auf das Kopfrechnen, die Distanzabschätzung und beide Aufgaben zusammen hatte, zeigten ebenfalls keine Unterschiede im Antwortverhalten bzw. in den gefundenen Aktivierungen des Gehirns. Es machte auch keinen Unterschied wie man die Gruppen gegeneinander testete.

Der vermeintliche Geschlechterunterschied während Raumnavigation und Orientierung kann, im Rahmen dieses Experimentes, für die lineare Wegintegration mit Doppelaufgabe nicht aufrechterhalten werden. Dies könnte daran liegen, dass das Experiment nicht aus einer komplexen Navigationsaufgabe in einem dreidimensionalen

Raum bestand, sondern die Probanden anhand eines geraden Tunnels eine Distanz abschätzen mussten.

4.3 Gesamtdiskussion

Die Versuche zur vestibulären Wegintegration zeigten, dass die Art der Rotation, erdhorizontal oder erdvertikal mit zusätzlicher Doppelaufgabe Kopfrechnen, einen Einfluss auf die Wahrnehmung der Raumorientierung der Probanden hatte. Wurden die Probanden erdhorizontal ausgelenkt, hatte die parallele Doppelaufgabe keinen Einfluss auf ihre Orientierung. Wurden die Probanden dagegen erdvertikal gedreht, beeinflusste die Doppelaufgabe die Abschätzung des 90°-Winkels im Raum (s. Kapitel 3.1.1 und Abbildung 3.1).

Die Probanden lagen während der erdvertikalen Rotation auf dem Rücken und konnten, anders als bei der erdhorizontalen Rotation, über die Otolithen keine Schwerkraftsänderung detektieren. Es war kein direktes Positionssignal vorhanden. Um nun die Position im Raum zu berechnen, mussten die Probanden den Mechanismus der Wegintegration benutzen. Durch das Kopfrechnen wurde sehr wahrscheinlich die interne Zeitwahrnehmung und –repräsentation gestört und die Berechnung der Position im Raum wurde somit beeinflusst. Durch die veränderte Berechnung der Position kann sich das spätere Drücken des Knopfes während der Winkelabschätzung erklären lassen.

Während der erdhorizontalen Rotation dagegen, saßen die Probanden aufrecht und wurden nach rechts oder links unten ausgelenkt. Durch diese Kippung konnten die Otolithen im vestibulären Organ Schwerkraftsänderungen detektieren. Diese Schwerkraftsänderungen können bei langsamen Bewegungen direkt als Positionsinformation genutzt werden. Bei diesem Experiment kann man beobachten, dass die Probanden diese Positionsinformation auch direkt nutzen, da das parallele Kopfrechnen keinen Einfluss auf die Winkelabschätzung und die Orientierung im Raum hatte. Die Probanden mussten folglich die Wegintegration nicht benutzen, um ihre Position im Raum zu bestimmen.

Bei den weiteren Versuchen zur vestibulären Wegintegration mit Reproduktionsphase ließ sich ebenfalls ein Effekt der Doppelaufgabe Kopfrechnen erkennen (s. Kapitel 3.1.2). Im ersten Reproduktionsexperiment mit einem abzuschätzenden Winkel von 90° und den langsameren Geschwindigkeiten zeigte das Antwortverhalten der Probanden, dass sie die Geschwindigkeitsprofile nicht korrekt gespeichert hatten (s. Kapitel 3.1.2.1,

Abbildung 3.4 und Abbildung 3.5). Die Probanden reproduzierten die Spitzengeschwindigkeit des trapezförmigen Geschwindigkeitsprofils nicht korrekt und zeigten eine Geschwindigkeitsabhängigkeit in ihrem Antwortverhalten mit Tendenz zur schnellsten Geschwindigkeit.

Das Antwortverhalten der Probanden während des zweiten Reproduktionsexperimentes unterschied sich nicht von demjenigen des ersten (s. Kapitel 3.1.2.2, Abbildung 3.7, Abbildung 3.8 und Abbildung 3.9). Die Geschwindigkeitsabhängigkeit im Antwortverhalten war immer noch vorhanden, obwohl die höheren Geschwindigkeiten gewählt worden waren, bei denen im vorher beschriebenen Versuch keine Unterschiede zwischen den Bedingungen mehr aufgetreten waren. Weiterhin zeigte das Antwortverhalten der Probanden, dass sie die Bewegungen so reproduziert haben, wie sie sie subjektiv wahrgenommen haben.

Die Ergebnisse zu den Reproduktionsexperimenten widersprechen den Resultaten von Glasauer et al. (2007). Sie zeigten in ihrer Studie, dass der Interferenz-Effekt nach Brown in der Kombination mit Kopfrechnen auftrat und er bei verschiedenen Bewegungsarten zu beobachten war. Sie untersuchten die reproduzierten Distanzen, Dauern und Geschwindigkeiten und fanden heraus, dass die länger reproduzierte Distanz mit der längeren Dauer der Bewegung zusammen hing. Die reproduzierte Geschwindigkeit dagegen wurde ohne Beeinflussung des Kopfrechnens korrekt wiedergegeben. Die Probanden bestimmten demzufolge ihre Position im Raum mit Hilfe des Mechanismus der Wegintegration und benutzen das gestörte Zeitsignal, um ihre aktuelle Position im Raum zu berechnen. Die hier gefundenen Effekte lassen sich vielleicht dadurch erklären, dass die Probanden durch die kontinuierliche Bestimmung der eigenen Position im Raum und das gleichzeitige Kopfrechnen so in Anspruch genommen waren, dass sie dem Parameter Geschwindigkeit der Bewegung keine oder nicht genügend Aufmerksamkeit schenken konnten. Dieser Aspekt der Reproduktion konnte also nicht zufrieden stellend bearbeitet werden. Diese Ergebnisse können deshalb nicht die Hypothese aus der Arbeit von Glasauer et al. (2007) untermauern, dass eine gestörte Zeitwahrnehmung gleich zu setzen ist mit einer gestörten Raumwahrnehmung und somit Zeit und Raum gleich sind.

Bei Versuchen zur Reproduktion vorher erlebter Bewegungen mit Blinden und Sehenden wurde herausgefunden, dass die Lösung der Aufgabe „reproduziere die Bewegung in dieselbe Richtung“ durch echte räumliche Reorganisation, ein korrektes Positionssignal und mentale Berechnungen erhalten wurde. Weiterhin sind die

räumlichen Auslenkungen der Probanden für das Antwortverhalten wichtig. Die Probanden bearbeiten diese Art von Aufgabe in dem sie räumliche kognitive Mechanismen und ihr räumliches Arbeitsgedächtnis zur Orientierung im Raum nutzen (Seemungal et al. 2007). Wenn die Verarbeitung von Raumorientierung mit Hilfe dieser Mechanismen passiert, dann kann man auch den Effekt des Kopfrechnens auf das Antwortverhalten der Probanden erklären, denn die Kapazitäten und die verfügbare Aufmerksamkeit im Gehirn sind begrenzt und müssen aufgeteilt werden.

Eine weitere Vermutung liegt nahe, dass die Probanden in den Reproduktionsexperimenten zu vielen Aspekten gleichzeitig Aufmerksamkeit zukommen lassen mussten. Die Probanden mussten kontinuierlich ihre Raumposition bestimmen und aktualisieren um zu wissen, ob sie schon den gefragten Winkel erreicht haben. Des Weiteren mussten sie die Kinetik der Bewegung beobachten, da sie diese Eigenschaften während der Reproduktion wiedergeben sollten. Als dritte Aufgabe mussten die Probanden zusätzlich die Doppelaufgabe ausführen. Die Winkelabschätzung war eine sehr komplizierte Orientierungsaufgabe, die hoch komplexe kognitive Denkprozesse benötigt, um richtig gelöst zu werden. Das Kopfrechnen beansprucht ebenfalls hoch komplexe kortikale Areale um korrekt ausgeführt zu werden. Deswegen muss die Aufmerksamkeit eines jeden Probanden während dieser Aufgaben von der einen zur anderen Aufgabe hin und her geschoben werden. Dadurch kann die Aufgabe, die gerade einen Teil der Aufmerksamkeit abgegeben hat, nicht mehr so korrekt ausgeführt werden, als könnte sie über die komplette Aufmerksamkeit verfügen. Die Aufmerksamkeitsverschiebung könnte also zu einer verlängerten Winkelabschätzung führen (s. Kapitel 2.1, 3.1, 4.1; Yardley et al. 2002).

Um die dahinter liegenden kortikalen Prozesse der Wegintegration und den Einfluss der Doppelaufgabe besser verstehen zu können, wurde versucht ein Versuchsdesign zu entwickeln, welches die Eigenschaften der Experimente zur vestibulären Wegintegration in ein MRT-kompatibles Experiment transferiert. Dazu wurde auf die visuelle Wegintegration zurückgegriffen und diese mit der Doppelaufgabe Kopfrechnen kombiniert (s. Kapitel 2.2, 3.2, 4.2).

Das Versuchsdesign bestand aus den sehr komplexen Aufgaben Distanzabschätzung und Kopfrechnen, die eine komplexe visuelle und multimodale Verarbeitung benötigen. Die Ergebnisse zeigen die für Kopfrechnen typischen Gehirnareale (s. Abbildung 3.15,

Abbildung 3.16, Tabelle 3.6 und Tabelle 3.7; Fehr et al. 2007), diejenigen für lineare Distanzabschätzung und Wegintegration (s. Abbildung 3.17 und Tabelle 3.8; Wolbers et al. 2007) und für die Ausführung von Doppelaufgaben (Sigman und Dehaene 2008). Des Weiteren zeigen die Ergebnisse, dass die beiden Aufgaben, Distanzabschätzung und Kopfrechnen, sich gegenseitig beeinflussen (s. Abbildung 3.18, Tabelle 3.9 und Tabelle 3.10). Man kann zudem auch erkennen, dass für die jeweilige Einzelaufgabe wichtige Gehirnareale bei paralleler Ausführung der beiden Aufgaben weniger aktiv sind.

Als mögliche Schaltstelle für die verschiedenen Verarbeitungen der Aufgaben kann der retrosplenialen Kortex in Betracht gezogen werden. Vor allem der rechte retrospleniale Kortex ist in Orientierung und Navigation involviert und projiziert unter anderem zum rechten Hippocampus. Der linke retrospleniale Kortex ist für Gedächtnis zuständig und projiziert in den linken Hippocampus. Darüber hinaus verfügt der retrospleniale Kortex über weitere Verbindungen zu präfrontalen Arealen (Goldman-Rakic et al. 1984, Morris et al. 1999, Kobayashi & Amaral 2000), dem Parahippocampus (Suzuki & Amaral 1994), dem Presubiculum und dem entorhinalen Kortex (Vogt et al. 2000, Maguire 2001).

Die gegenseitige Abhängigkeit von kortikalen Netzwerken hat etwas mit der Menge der Aktivität zu tun, die jedes System auslöst, wenn es entweder jede Aufgabe alleine ausführt oder als Doppelaufgabe zur gleichen Zeit (Just et al. 2001). Wenn es eine Doppelaufgabe ausführen muss, dann ist die Aktivität geringer. Diesen Aspekt kann man auch in diesem Versuch erkennen. Teile der kortikalen Netze sowohl für die Distanzabschätzung als auch für das Kopfrechnen, sind bei der Ausführung der Doppelaufgabe weniger aktiv, als bei der Ausführung alleine.

Die zusätzliche präfrontale Aktivität dient dabei der Kontrolle und der Koordination der simultan ausgeführten Aufgaben (Frith 2000, Jonides et al. 2002, Thomsen et al. 2004). Dabei gibt es z.B. einen Wettbewerb um Ressourcen für die Verarbeitung von sensorischen Signalen, wenn diese Signale von der gleichen Modalität stammen (Loose et al. 2003).

Ein weiteres Argument für begrenzte Verarbeitungsressourcen fanden Newman et al. (2007) in ihrer Studie zu Doppelaufgaben. Sie fanden ebenfalls weniger aktive Regionen in den Arealen, die für ihre spezielle Aufgabe wichtig waren. Sie argumentieren, dass die gegenseitige Abhängigkeit zwischen den kortikalen Arealen und Netzwerken mit der zur Verfügung stehenden Aktivität an einem bestimmten

Zeitpunkt zusammenhängt. Sie begründen dies mit Ansprüchen an kortikale Ressourcen die gemeinsam während der Ausführung der kognitiven Aufgabe gestellt werden.

Der superiore parietale Kortex spielt eine wesentliche Rolle bei der top-down gesteuerten Kontrolle der Aufmerksamkeit und in der Detektion von Verhaltensrelevanten Stimulusereignissen (Kastner & Ungerleider 2000, Corbetta & Shulman 2002).

Der inferioparietale Kortex ist darüber hinaus eine Oberfläche, die zwischen episodischem Gedächtnis und den ausführenden Systemen die Prozesse überwacht und eine Art Kontrolle darstellt (Vilberg & Rugg 2008). Dieses Netzwerk kann temporär komplexe multimodale Informationen repräsentieren (Baddeley 2000), denn es gibt anatomische Verbindungen in dieser Region, die direkt und indirekt mit der hippocampalen Formation und dem mediotemporalen Kortex verknüpft sind (Vincent et al. 2006). Dieses Netzwerk steht wiederum in enger Verbindung zum präfrontalen Kortex, der aktiver ist, wenn er multimodale Information im Arbeitsgedächtnis speichern muss (Prabhakaran et al. 2000, Zhang T et al. 2004).

Bisher konnte nicht abschließend gezeigt werden, woher der Effekt der unterschiedlichen Winkelabschätzungen während der psychophysischen Experimente im Drehstuhl zur vestibulären Wegintegration herrührt. Folgende Punkte könnten eine Rolle spielen: eine gestörte interne Repräsentation der Zeit, unterschiedliche Arten der Zeitverarbeitung, nicht korrekt gespeicherte Geschwindigkeitsprofile oder Aufmerksamkeitsverschiebungen in höher geordneten kognitiven Prozessen.

Die gefundenen Aktivierungen für die fMRT-Studie könnten ein Netzwerk ergeben, in dem in den parietalen Regionen die Verknüpfungen und Assoziationen aus den frontalen und präfrontalen Netzwerken implementiert werden und zu den ausführenden Regionen weitergegeben werden. Durch die verstärkte Aktivierung des Assoziationskortex werden höher geordnete Areale aktiv, die komplexe und abstrakte Denkprozesse steuern, z.B. die gleichzeitige Ausführung von zwei völlig verschiedenen Aufgaben, wie Distanzabschätzung und Kopfrechnen.

Wie bereits oben erwähnt wurde, könnten gut trainierte Probanden, detaillierte definierte Versuchsanleitungen und ausgefeiltere Versuchsdesigns zu mehr und weiteren Einblicken in die Zusammenhänge der zeitlichen und räumlichen Orientierung und Wegintegration verhelfen.

5 Zusammenfassung

Im Rahmen dieser Arbeit wurde der Mechanismus zur Wegintegration beim Menschen untersucht. Bei der Wegintegration wird die Position im Raum mit Hilfe eines Zeitsignals und eines Geschwindigkeitssignals durch Integration berechnet. Glasauer et al. (2007) fanden heraus, dass die Wegintegration bei verschiedenen sensorischen Modalitäten durch eine parallel ausgeführte Doppelaufgabe beeinflusst werden kann. Sie zeigten, dass eine parallel zur Orientierungsaufgabe bearbeitete Doppelaufgabe die interne Repräsentation der Zeit stört, aber nicht die Wahrnehmung der Geschwindigkeit. Ziel dieser Arbeit war es, weitere unterstützende Argumente für diese These zu finden.

Im ersten Teil der Experimente wurde die Wegintegration mit vestibulärer Information untersucht. Dazu wurde zuerst getestet, ob die Doppelaufgabe Einfluss auf die 90°-Winkelabschätzung und die Art der Drehung, erdhorizontal oder –vertikal, hatte. Bei erdhorizontalen Rotationen wird über die Otolithen Positionsinformation direkt durch die Schwerkraftsänderungen vermittelt. Diese wurde dann entsprechend von den Probanden im Experiment genutzt. Das gleichzeitige Kopfrechnen hatte demzufolge keinen Einfluss auf die Winkelabschätzung. Bei der erdvertikalen Drehung, bei der keine Schwerkraftsänderungen detektiert werden können, muss die Position mit Hilfe der Wegintegration berechnet werden. Das Kopfrechnen hatte hier erwartungsgemäß einen signifikant verlängernden Einfluss auf die Winkelabschätzung. Es konnte daher angenommen werden, dass die Zeitrepräsentation durch die Doppelaufgabe beeinflusst worden war.

Bei den nachfolgenden, beiden Experimenten wurden daher Winkelabschätzungen nur mit erdvertikalen Drehungen untersucht. Zusätzlich mussten die Probanden bei diesen Experimenten die vorher erfahrene Bewegung mit und ohne Doppelaufgabe in ihren Eigenschaften reproduzieren während dessen die Probanden einen 90°-Winkel abschätzen mussten. Dabei ließ sich klar beobachten, dass das Kopfrechnen einen signifikanten Einfluss auf das Antwortverhalten der Probanden, sowohl während der Winkelabschätzung als auch während der Reproduktion der Bewegung, hatte. Es konnte allerdings nicht genau geklärt werden, inwieweit sowohl die Zeitrepräsentation als auch die Wahrnehmung der Geschwindigkeit beeinflusst worden war. Denn die Probanden konnten die Distanz für die schnellste Geschwindigkeit 20%/s mit und ohne Kopfrechnen sehr gut reproduzieren. Daraufhin wurde ein weiteres Experiment

durchgeführt, während dessen die Probanden mit der schnellsten Geschwindigkeit aus dem vorhergegangenen Experiment, hier als langsamste gewählt, ausgelenkt wurden. Damit die Zeitintervalle lang genug blieben um parallel die Doppelaufgabe auszuführen, wurde der Winkel auf 180° verlängert. Die Probanden zeigten ähnliche Leistungen wie im vorhergegangenen Experiment. Allerdings tendierten sie in diesem Versuch eher dazu, die mittlere Geschwindigkeit als zu reproduzierende Geschwindigkeit auch für die schneller und langsamere zu nehmen. Daher konnte nicht genau abschließend geklärt werden, ob nur die Zeitrepräsentation beeinflusst wurde oder auch die Wahrnehmung der Geschwindigkeit.

Der zweite Teil der Experimente bestand aus der Kernspinstudie, um die Wegintegration mit visueller Information zu untersuchen. Aufgrund technischer Restriktionen der MRT mussten die kortikalen Mechanismen der Wegintegration mit visueller Information getestet werden und konnten nicht mit dem vestibulären Stimulus aus dem ersten Teil untersucht werden.

Während der Vorversuche wurde die visuelle Stimulation für die fMRT-Studie erarbeitet und versucht den Effekt der Doppelaufgabe zu reproduzieren. Der Versuch bestand aus einer Distanzabschätzung in einem Computer-simulierten Tunnel, der mittels optischen Flusses dem Probanden eine lineare Bewegung vermittelte. An verschiedenen Stellen im Tunnel wurde den Probanden eine stilisierte Person gezeigt, welche durch die Wand des Tunnels verschwand. Aufgabe der Probanden war es, sich diese Stelle entsprechend zu merken und auf einen Stopp-Knopf zu drücken, sobald sie glaubten an die entsprechende Stelle gelangt zu sein. Diese Aufgabe wurde sowohl mit und ohne Kopfrechnen, als auch mit sichtbarer und nicht sichtbarer (Kontrollbedingung) Person durchgeführt.

Für die Distanzabschätzung wurden folgende bilaterale Aktivierungen, mit einer Tendenz zur linken Seite, erhalten: die Insel, frontale Regionen und Teile des Cingulums. Für die parallele Ausführung beider Aufgaben konnten bei der Interaktion sowohl aktivere Areale als auch weniger aktive Regionen gefunden werden. Die aktiveren Areale waren bilateral mit einer Tendenz zur rechten Hemisphäre in frontalen, präfrontalen, parietalen und okzipitalen Regionen und im retrosplenialen Kortex. Die weniger aktiven Regionen waren sowohl wichtig für die Distanzabschätzung als auch für das Kopfrechnen und konnten einseitig rechts oder links als auch bilateral beobachtet werden: frontale und parietale Regionen, im Cerebellum und den subkortikalen Strukturen des Pallidums und Putamens.

Abschließend kann festgehalten werden, dass die Ergebnisse der Experimente zur vestibulären Wegintegration nicht die Hypothese aus der Arbeit von Glasauer et al. (2007) unterstützen konnten, dass sehr wahrscheinlich eher die Beeinflussung der Doppelaufgabe auf die interne Repräsentation der Zeit eine Rolle spielt als eine Beeinflussung der reproduzierten Geschwindigkeit. Die Ergebnisse zur visuellen Wegintegration zeigen Aktivierungen in wichtigen Netzwerken zur Wegintegration und der parallelen Ausführung mehrerer Aufgaben und unterstützen die bisherigen Hypothesen.

6 Literaturverzeichnis

Allman JM, Hakeem A, Erwin JM, Nimchinsky E, Hof P (2001)

The anterior cingulate cortex: The evolution of an interface between emotion and cognition.

Ann N Y Acad Sci. 935:107-117.

Alyan S & McNaughton BL (1999)

Hippocampectomized rats are capable of homing by path integration.

Behav Neurosci. 113:19-31.

Astafiev SV, Shulman GL, Corbetta M (2006)

Visuospatial reorienting signals in the human temporo-parietal junction are independent of response selection.

Eur J Neurosci. 23:591-596.

Avillac M, Denève S, Olivier E, Pouget A, Duhamel JR (2005)

Reference frames for representing visual and tactile locations in parietal cortex.

Nat Neurosci. 8:941-949.

Baddeley A (2000)

The episodic buffer: a new component of working memory?

Trends Cogn Sci. 4:417-423.

Bakker M, De Lange FP, Helmich RC, Scheeringa R, Bloem BR, Toni I (2008)

Cerebral correlates of motor imagery of normal and precision gait.

Neuroimage. 41:998-1010.

Barbas H & Blatt GJ (1995)

Topographically specific hippocampal projections target functionally distinct prefrontal areas in the rhesus monkey.

Hippocampus. 5:511-533.

Bassett JP & Taube JS (2001)

Neural correlates for angular head velocity in the rat dorsal tegmental nucleus.

J Neurosci. 21:5740-5751.

Bense S, Stephan T, Yousry TA, Brandt T, Dieterich M (2001)

Multisensory cortical signal increases and decreases during vestibular galvanic stimulation (fMRI).

J Neurophysiol. 85:886-899.

Berthoz A (1997)

Parietal and hippocampal contribution to topokinetic and topographic memory.

Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci. 352:1437-1448.

Berthoz A, Israël I, Georges-François P, Grasso R, Tsuzuku T (1995)

Spatial memory of body linear displacement: what is being stored?

Science. 269:95-98.

Berthoz A, Amorim MA, Glasauer S, Grasso R, Takei Y, Viaud-Delmon I (1999)

Dissociation between distance and direction during locomotor navigation.

In: Golledge RG (ed), Wayfinding behavior. Baltimore MD, Johns Hopkins University Press. 328-348.

Bloomberg J, Melvill Jones G, Segal B (1991)

Adaptive modification of vestibularly perceived rotation.

Exp Brain Res. 84:47-56.

Blouin J, Vercher JL, Gauthier GM, Paillard J, Bard C, Lamarre Y (1995)

Perception of passive whole-body rotations in the absence of neck and body proprioception.

J Neurophysiol. 74:2216-2219.

Bottini G, Sterzi R, Paulesu E, Vallar G, Cappa SF, Erminio F, Passingham RE, Frith CD, Frackowiak RS (1994)

Identification of the central vestibular projections in man: a positron emission tomography activation study.

Exp Brain Res. 99:164-169.

Brandt T & Dieterich M (1999)

The vestibular cortex. Its locations, functions, and disorders.

Ann N Y Acad Sci. 871:293-312.

Bremmer F & Lappe M (1999)

The use of optical velocities for distance discrimination and reproduction during visually simulated self motion.

Exp Brain Res. 127:33-42.

Bremmer F, Duhamel JR, Ben Hamed S, Graf W (2002)

Heading encoding in the macaque ventral intraparietal area (VIP).

Eur J Neurosci. 16:1554-1568.

Brookes GB, Gresty MA, Nakamura T, Metcalfe T (1993)

Sensing and controlling rotational orientation in normal subjects and patients with loss of labyrinthine function.

Am J Otol. 14:349-351.

Brown SW (1997)

Attentional resources in timing: interference effects in concurrent temporal and nontemporal working memory tasks.

Percept Psychophys. 59:1118-1140.

Burbaud P, Degreze P, Lafon P, Franconi JM, Bouligand B, Bioulac B, Caille JM, Allard M (1995)

Lateralization of prefrontal activation during internal mental calculation: a functional magnetic resonance imaging study.

J Neurophysiol. 74:2194-2200.

Burgess N, Maguire EA, O'Keefe J (2002)

The human hippocampus and spatial and episodic memory.

Neuron. 35:625-641.

Burnside W (1971)

Judgement of short time intervals while performing mathematical tasks.

Percept Psychophys. 9:404-406.

Casini L & Macar F (1997)

Effects of attention manipulation on judgments of duration and of intensity in the visual modality.

Mem Cognit. 25:812-818.

Cesara A, Hagberg GE, Bianciardi M, Sabatini U (2005)

Visually cued motor synchronization: modulation of fMRI activation patterns by baseline condition.

Neurosci Lett. 373:323-337.

Chen LL, Lin LH, Green EJ, Barnes CA, McNaughton BL (1994)

Head-direction cells in the rat posterior cortex. I. Anatomical distribution and behavioral modulation.

Exp. Brain Res. 101:8-23.

Collett M & Collett TS (2000)

How do insects use path integration for their navigation?

Biol Cybern. 83:245-259.

Corbetta M, Kincade JM, Ollinger JM, McAvoy MP, Shulman GL (2000)

Voluntary orienting is dissociated from target detection in human posterior parietal cortex.

Nat Neurosci. 3:292-297.

Corbetta M & Shulman GL (2002)

Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain.

Nat Rev Neurosci. 3:201-215.

Coull JT (2004)

fMRI studies of temporal attention: allocating attention within, or towards, time.

Cogn Brain Res. 21:216-226.

Coull JT, Nazarian B, Vidal F (2008)

Timing, Storage, and Comparison of Stimulus Duration Engage Discrete Anatomical Components of a Perceptual Timing Network.

J Cogn Neurosci. 2008 May 5. [Epub ahead of print]

Cowell SF, Egan GF, Code C, Harasty J, Watson JD (2000)

The functional neuroanatomy of simple calculation and number repetition: A parametric PET activation study.

Neuroimage. 12:565-573.

Culham JC & Valyear KF (2006)

Human parietal cortex in action.

Curr Opin Neurobiol. 16:205-212.

Cullen KE (2004)

Sensory signals during active versus passive movement.

Curr Opin Neurobiol. 14:698-706.

Dehaene S, Tzourio N, Frak V, Raynaud L, Cohen L, Mehler J, Mazoyer B (1996)

Cerebral activations during number multiplication and comparison: a PET study.

Neuropsychologia. 34:1097-1106.

Dehaene S, Molko N, Cohen L, Wilson AJ (2004)

Arithmetic and the brain.

Curr Opin Neurobiol. 14:218-224.

D'Esposito M, Detre JA, Alsop DC, Shin RK, Atlas S, Grossman M (1995)

The neural basis of the central executive system of working memory.

Nature. 378:279-281.

Dieterich M, Bense S, Lutz S, Drzezga A, Stephan T, Bartenstein P, Brandt T (2003)

Dominance for vestibular cortical function in the non-dominant hemisphere.

Cereb Cortex. 13:994-1007.

Dreher JC & Grafman J (2003)

Dissociating the roles of the rostral anterior cingulate and the lateral prefrontal cortices in performing two tasks simultaneously or successively.

Cereb Cortex. 13:329-339.

Duffy CJ, Page WK, Froehler MT (2005)

Posterior cortical processing of self-movement cues: MSTDd's role in Papez's circuit for navigation and orientation.

In: Head direction cells and the neural mechanisms of spatial orientation (Wiener JM, Taube JS, eds) pp 319-345 Cambridge, MA: MIT.

Elsinger CL, Rao SM, Zimelman JL, Reynolda NC, Blindauer KA, Hoffmann RG (2003)

Neural basis for impaired time reproduction in Parkinson's disease: an fMRI study.

J Int Neuropsychol Soc. 9:1088-1098.

Etienne AS & Jeffery KJ (2004)

Path integration in mammals.

Hippocampus. 14:180-192.

Fehr T, Code C, Herrmann M (2007)

Common brain regions underlying different arithmetic operations as revealed by conjunct fMRI-BOLD activation.

Brain Res. 1172:93-102.

Ferino F, Thierry AM, Glowinski J (1987).

Anatomical and electrophysiological evidence for a direct projection from Ammon's horn to the medial prefrontal cortex in the rat.

Exp Brain Res. 65:421-426.

Frenz H, Bremmer F, Lappe M (2003)

Discrimination of travel distances from 'situated' optic flow.

Vision Res. 43:2173-2183.

Frenz H & Lappe M (2005)

Absolute travel distance from optic flow.

Vision Res. 45:1679-1692.

Frison L & Pocock SJ (1992)

Repeated measures in clinical trials: analysis using mean summary statistics and its implications for design.

Stat Med. 11:1685-1704.

Friston KJ, Holmes AP, Worsley KJ, Poline JB, Frith C, Frackowiak RSJ (1995a)

Statistical Parametric Maps in Functional Imaging: A General Linear Approach.

Human Brain Mapping, 2:189-210.

Friston KJ, Ashburner J, Frith C, Poline JB, Heather JD, Frackowiak RSJ (1995b)

Spatial Registration and Normalization of Images.

Human Brain Mapping, 2:165-189.

Frith CD (2000)

The role of dorsolateral prefrontal cortex in the selection of action as revealed by functional imagine.

In: Monsell S & Driver J (eds), Control of cognitive processes XVII ed, Cambridge MA: MIT Press. 549-566.

Gibbon J, Malapani C, Dale CL, Gallistel C (1997)

Toward a neurobiology of temporal cognition: advances and challenges.

Curr Opin Neurobiol. 7:170-184.

Gibson JJ (1979)

The ecological approach to visual perception.

Boston: Houghton Mifflin.

Giesbrecht B, Woldorff MG, Song AW, Mangun GR (2003)

Neural mechanisms of top-down control during spatial and feature attention.

Neuroimage. 19:496-512.

Gillner S, Mallot HA (1998)

Navigation and acquisition of spatial knowledge in a virtual maze.

J Cogn Neurosci. 10:445-463.

Glasauer S, Amorim MA, Vitte E, Berthoz A (1994)

Goal-directed linear locomotion in normal and labyrinthine-defective subjects.

Exp Brain Res. 98:323-335.

Glasauer s, Amorim MA, Viaud-Delmon I, Berthoz A (2002)

Differential effects of labyrinthine dysfunction on distance and direction during blindfolded walking of a triangular path.

Exp Brain Res. 145:489-497.

Glasauer S, Schneider E, Grasso R, Ivanenko YP (2007)

Space-time relativity in self-motion reproduction.

J Neurophysiol. 97:451-461.

Glasauer S, Stein A, Günther AL, Flanagin VL, Jahn K, Brandt T (2009)

The effect of dual tasks in locomotor path integration.

Ann N Y Acad Sci. 1164:201-205.

Goldman-Rakic PS, Selemon LD, Schwartz ML (1984)

Dual pathways connecting the dorsolateral prefrontal cortex with the hippocampal formation and parahippocampal cortex in the rhesus monkey.

Neuroscience. 12:719-743.

Goodale MA & Milner AD (1992)

Separate visual pathways for perception and action.

Trends Neurosci. 15:20-25.

Gruber O, Indefrey P, Steinmetz H, Kleinschmidt A (2001)

Dissociating neural correlates of cognitive components in mental calculation.

Cereb Cortex. 11:350-359.

Guldin WO & Grüsser OJ (1998)

Is there a vestibular cortex?

Trends Neurosci. 21:254-259.

Hafting T, Fyhn M, Molden S, Moser MB, Moser EI (2005)

Microstructure of a spatial map in the entorhinal cortex.

Nature. 436:801-806.

Halsband U, Ito N, Tanji J, Freund HJ (1993)

The role of premotor cortex and the supplementary motor area in the temporal control of movement in man.

Brain. 116:243-266.

Harrington DL & Haaland KY (1999)

Neural underpinnings of temporal processing: a review of focal lesion, pharmacological, and functional imaging research.

Rev Neurosci. 10:91-116.

Hendrix A (2003)

Magnete, Spins und Resonanzen. Eine Einführung in die Grundlagen der Magnetresonanztomographie.

Siemens AG, Erlangen.

Hicks RE, Miller GW, Kinsbourne M (1976)

Prospective and retrospective judgments of time as a function of amount of information processed.

Am J Psychol. 89:719-730.

Hicks RE, Miller GW, Gaes G, Bierman K (1977)

Concurrent processing demands and the experience of time-in-passing.

Am J Psychol. 90:431-446.

Highstein SM & McCrea RA (1988)

The anatomy of the vestibular nuclei.

Rev Oculomot Res. 2:177-202.

Hölscher C (2003)

Time, space and hippocampal functions.

Rev Neurosci. 14:253-284.

Houdé O & Tzourio-Mazoyer N (2003)

Neural foundations of logical and mathematical cognition.

Nat Rev Neurosci. 4:507-514.

Husain M & Nachev P (2006)

Space and the parietal cortex.

Trends Cogn Sci. 11:30-36.

Israël I, Fetter M, Koenig E (1993)

Vestibular perception of passive whole-body rotation about horizontal and vertical axes in humans: goal-directed vestibulo-ocular reflex and vestibular memory-contingent saccades.

Exp Brain Res. 96:335-346.

Israël I, Silverling D, Koenig E (1995)

Self-rotation estimate about the vertical axis.

Acta Otolaryngologica (Stockholm). 15:3-8.

Israël I, Bronstein A, Kanayama R, Faldon M, Gresty MA (1996)

Visual and vestibular factors influencing vestibular "navigation".

Exp Brain Res. 112:411-419.

Israël I, Grasso R, Georges-Francois P, Tsuzuku T, Berthoz A (1997)

Spatial memory and path integration studied by self-driven passive linear displacement.

I. Basic properties.

J Neurophysiol. 77:3180-3192.

Israël I, Ventre-Dominey J, Denise P (1999)

Vestibular information contributes to update retinotopic maps.

Neuroreport. 10:3479-3483.

Israël I, Capelli A, Sablé D, Laurent C, Lecoq C, Bredin J (2004)

Multifactorial interactions involved in linear self-transport distance estimate: a place for time.

Int J Psychophysiol. 53:21-28.

Israël I, Siegler I, Rivaud-Péchoux S, Gaymard B, Leboucher P, Ehrette M, Berthoz A, Pierrot-Deseilligny C, Flash T (2006).

Reproduction of self-rotation duration.

Neurosci Lett. 402:244-248.

Ivry RB & Spencer RM (2004)

The neural representation of time.

Curr Opin Neurobiol. 14:225-232.

Jackson SR & Husain M (2006)

Visuomotor functions of the posterior parietal cortex.

Neuropsychologia. 44:2589-2593.

James W (1980)

Principles of Psychology

Jantzen KJ, Steinberg FL, Kelso JA (2002)

Practice-dependent modulation of neural activity during human sensorimotor coordination: a functional Magnetic Resonance Imaging study.

Neurosci Lett. 332:205-209.

Jezzard P, Matthews PM, Smith SM (2001)

Functional MRI.

Oxford University press. New York

Jones MW & Wilson MA (2005)

Theta rhythms coordinate hippocampal-prefrontal interactions in a spatial memory task.

PLoS Biol. 3:e402.

Jonides J, Badre D, Curtis C, Thompson-Schill SL, Smith EE (2002)

Mechanisms of conflict resolution in prefrontal cortex.

In: Studd DT & Knight RT (eds), The frontal lobes. Oxford: Oxford University Press. 233-245.

Judd SPD & Collett TS (1998)

Multiple stored views and landmark guidance in ants.

Nature. 392:710-714.

Jürgens R, Boss T, Becker W (1999)

Estimation of self-turning in the dark: comparison between active and passive rotation.
Exp Brain Res. 128:491-504.

Just MA, Carpenter PA, Keller TA, Emery L, Zajac H, Thulborn KR (2001)

Interdependence of nonoverlapping cortical systems in dual cognitive tasks.
Neuroimage. 14:417-426.

Kandel ER, Schwartz JH, Jessell TM (2000)

Principles of Neural Science. Chapter 40 The vestibular system.
McGraw-Hill Medical. 4:801-815.

Kantowitz BH & Knight JL (1974)

Testing tapping time-sharing.
J Exp Psychol. 103:331-336.

Kastner S & Ungerleider LG (2000)

Mechanisms of visual attention in the human cortex.
Annu Rev Neurosci. 23:315-341.

Kawashima R, Taira M, Okita K, Inoue K, Tajima N, Yoshida H, Sasaki T, Sugiura M, Watanabe J, Fukuda H (2004)

A functional MRI study of simple arithmetic--a comparison between children and adults.
Brain Res Cogn Brain Res. 18:227-233.

Kentros CG, Agnihotri NT, Streater S, Hawkins RD, Kandel ER (2004)

Increased attention to spatial context increases both place field stability and spatial memory.
Neuron. 42:283-295.

Kesner RP & Hopkins RO (2001)

Short-term memory for duration and distance in humans: role of the hippocampus.
Neuropsychology. 15:58-68.

Koboyashi Y & Amaral DG (2000)

Macaque monkey retrosplenial cortex: I. three-dimensional and cytoarchitectonic organization.

J Comp Neurol. 426:339-365.

Koechlin E & Hyafil A (2007)

Anterior prefrontal function and the limits of human-decision making.

Science. 318:594-598.

Kong J, Wang C, Kwong K, Vangel M, Chua E, Gollub R (2005)

The neural substrate of arithmetic operations and procedure complexity.

Brain Res Cogn Brain Res. 22:397-405.

Krestel E (1988)

Bildgebende Systeme für die medizinische Diagnostik.

Siemens AG, Berlin, München.

Lappe M, Jenkin M, Harris LR (2007)

Travel distance estimation from visual motion by leaky path integration.

Exp Brain Res. 180:35-48.

Lee I & Kesner RP (2003)

Time-dependent relationship between the dorsal hippocampus and the prefrontal cortex in spatial memory.

J Neurosci. 23:1517-1523.

Levy R & Goldman-Rakic PS (2000)

Segregation of working memory functions within the dorsolateral prefrontal cortex.

Exp Brain Res. 133:23-32.

Lewis PA & Miall RC (2003)

Distinct systems for automatic and cognitively controlled time measurement: evidence from neuroimaging.

Curr Opin Neurobiol. 13:250-255.

Lewis PA, Wing AM, Pope PA, Praamstra P, Miall RC (2004)

Brain activity correlates differentially with increasing temporal complexity of rhythms during initialisation, synchronisation, and continuation phases of paced finger tapping. *Neuropsychologia*. 42:1301-1312.

Lobel E, Kleine JF, Bihan DL, Leroy-Willig A, Berthoz A (1998)

Functional MRI of galvanic vestibular stimulation. *J Neurophysiol*. 80:2699-2709.

Lobel E, Kleine JF, Leroy-Willig A, Van de Moortele PF, Le Bihan D, Grüsser OJ, Berthoz A (1999)

Cortical areas activated by bilateral galvanic vestibular stimulation. *Ann N Y Acad Sci*. 871:313-323.

Logan GD (1992)

Attention and preattention in theories of automaticity. *Am J Psychol*. 105:317-339.

Loose R, Kaufmann C, Auer DP, Lange KW (2003)

Human prefrontal and sensory cortical activity during divided attention tasks. *Hum Brain Mapp*. 18:249-259.

Macar F, Grondin S, Casini L (1994)

Controlled attention sharing influences time estimation. *Mem Cognit*. 22:673-686.

Macar F, Lejeune H, Bonnet M, Ferrara A, Pouthas V, Vidal F, Maquet P (2002)

Activation of the supplementary motor area and of attentional networks during temporal processing. *Exp Brain Res*. 142:475-485.

Macar F & Vidal F (2004)

Event-related potentials as indices of time processing: a review. *J Psychophysiol*. 18:89-104.

Macar F, Coull J, Vidal F (2006)

The supplementary motor area in motor and perceptual time processing: fMRI studies.
Cogn Process. 7:89-94.

Maguire EA (2001)

The retrosplenial contribution to human navigation: a review of lesion and neuroimaging findings.
Scand J Psychol. 42:225-238.

Marlinsky VV (1999)

Vestibular and vestibulo-proprioceptive perception of motion in the horizontal plane in blindfolded man--II. Estimations of rotations about the earth-vertical axis.
Neuroscience. 90:395-401.

Marr D (1982)

Vision.
San Francisco: Freeman.

McNaughton BL, Battaglia FP, Jensen O, Moser EI, Moser MB (2006)

Path integration and the neural basis of the 'cognitive map'.
Nat Rev Neurosci. 7:663-678.

Menon V, Rivera SM, White CD, Glover GH, Reiss AL (2000)

Dissociating prefrontal and parietal cortex activation during arithmetic processing.
Neuroimage. 12:357-365.

Metcalf T & Gresty MA (1992)

Self-controlled reorienting movements in response to rotational displacements in normal subjects and patients with labyrinthine disease.
Ann N Y Acad Sci. 656:695-698.

Miller BT & D'Esposito M (2005)

Searching for "the top" in top-down control.
Neuron. 48:535-538.

Mittelstaedt H (1999)

The role of the otoliths in perception of the vertical and in path integration.

Ann N Y Acad Sci. 871:334-344.

Mittelstaedt ML & Mittelstaedt H (1980)

Homing by path integration in a mammal.

Naturwissenschaften. 67: 566-567.

Mittelstaedt ML & Mittelstaedt H (1982)

Homing by path integration.

In: Papi F & Wallraff HG (eds), Avian Navigation, Springer Verlag, Berlin & Heidelberg. 290-297.

Mizumori SJ & Williams JD (1993)

Directionally selective mnemonic properties of neurons in the lateral dorsal nucleus of the thalamus of rats.

J. Neurosci. 13:4015–4028.

Mizumori SJ, Ragozzino KE, Cooper BG, Leutgeb S (1999)

Hippocampal representational organization and spatial context.

Hippocampus. 9:444-451.

Mizumori SJ & Leutgeb S (2001)

Directing place representation in the hippocampus.

Rev Neurosci. 12:347-63.

Moore T (2006)

The neurobiology of visual attention: finding sources.

Curr Opin Neurobiol. 16:159-165.

Morris R, Pandya DN, Petrides M (1999)

Fiber system linking the mid-dorsolateral frontal cortex with the retrosplenial/presubicular region in the rhesus monkey.

J Comp Neurol. 407:183-192.

Morrone MC, Ross J, Burr D (2005)

Saccadic eye movements cause compression of time as well as space.
Nat Neurosci. 8:950-954. Comment in: Nat Neurosci. 2005 8:850-851.

Mossio M, Vidal M, Berthoz A (2008)

Traveled distances: new insights into the role of optic flow.
Vision Res. 48:289-303.

Newman SD, Keller TA, Just MA (2007)

Volitional control of attention and brain activation in dual task performance.
Hum Brain Mapp. 28:109-117.

Niemi P & Näätänen R (1981)

Foreperiod and simple reaction time.
Psychol Bull. 89:133-162.

Nieuwenhuis S, Ridderinkhof KR, Blom J, Band GP, Kok A (2001)

Error-related brain potentials are differentially related to awareness of response errors:
evidence from an antisaccade task.
Psychophysiology. 38:752-760.

O'Keefe J (1976)

Place units in the hippocampus of the freely moving rat.
Exp Neurol. 51:78-109.

O'Keefe J, Burgess N, Donnett JG, Jeffery KJ, Maguire EA (1998)

Place cells, navigational accuracy, and the human hippocampus.
Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci. 353:1333-1340.

Oldfield R (1971)

The assessment and analysis of handedness. The Edinburgh Inventory.
Neuropsychologia. 9:97-113.

Palmer SE (1999)

Vision Science: Photons to phenomenology.

Cambridge, MA: The MIT Press.

Patel GA & Sathian K (2000)

Visual search: bottom-up or top-down?

Front Biosci. 5:169-193.

Pauling L & Coryell CD (1936)

The Magnetic Properties and Structure of Hemoglobin, Oxyhemoglobin and Carbonmonoxyhemoglobin.

Proc Natl Acad Sci U S A. 22:210-216.

Peruch P, May M, Wartenberg F (1997)

Homing in virtual environments: Effects of field of view and path layout.

Perception. 26:301-311.

Posner MI, Snyder CR, Davidson BJ (1980)

Attention and the detection of signals.

J Exp Psychol. 109:160-174.

Posner MI & DiGirolamo GJ (1998)

Executive attention: Conflict, target detection, and cognitive control.

In R. Parasuraman (Ed.), The Attentive Brain: MIT Press.

Poulton EC (1979)

Models for biases in judging sensory magnitude.

Psychological Bulletin. 86:777-803.

Prabhakaran V, Narayanan K, Zhao Z, Gabrieli JD (2000)

Integration of diverse information in working memory within the frontal lobe.

Nat Neurosci. 3:85-90.

Ravizza SM, Delgado MR, Chein JM, Becker JT, Fiez JA (2004)

Functional dissociations within the inferior parietal cortex in verbal working memory. *Neuroimage*. 22:562-573.

Redish AD, Rosenzweig ES, Bohanick JD, McNaughton BL, Barnes CA (2000)

Dynamics of hippocampal ensemble activity realignment: time versus space. *J Neurosci*. 20:9298-9309.

Rickard TC, Romero SG, Basso G, Wharton C, Flitman S, Grafman J (2000)

The calculating brain: an fMRI study. *Neuropsychologia*. 38:325-335.

Riecke BE, van Veen HAHC, Bühlhoff HH (2002)

Visual homing is possible without landmarks: a path integration study in virtual reality. *Presence*. 11:443-473.

Robertson IH & Farrell MJ (2000)

The automatic updating of egocentric spatial relationships and its impairment due to right posterior cortical lesions. *Neuropsychologia*. 38:585-595.

Roland PE & Friberg L (1985)

Localization of cortical areas activated by thinking. *J Neurophysiol*. 53:1219-1243.

Rückert L, Lange N, Partiot A, Appollonio I, Litvan I, Le Bihan D, Grafman J (1996)

Visualizing cortical activation during mental calculation with functional MRI. *Neuroimage*. 3:97-103.

Rugg MD & Henson RNA (2002)

Episodic memory retrieval: An (event-related) functional neuroimaging perspective. In: Parker AE, Wilding EL & Bussey T (eds), *The cognitive neuroscience of memory encoding and retrieval*. Psychology Press.

Salmaso D & Longoni AM (1985)

Problems in the assessment of hand preference.

Cortex. 21:533-549.

Schild HH (1990)

MRI made easy.

Schering AG, Berlin.

Seemungal BM, Glasauer S, Gresty MA, Bronstein AM (2007)

Vestibular perception and navigation in the congenitally blind.

J Neurophysiol. 97:4341-4356.

Seidl T, Knaden M, Wehner R (2006)

Desert ants: is active locomotion a prerequisite for path integration?

J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol. 192:1125-1131.

Siegler I (2000)

Idiosyncratic orientation strategies influence self-controlled whole-body rotations in the dark.

Cognitive Brain Res. 9:205-207.

Siegler I, Viaud-Delmon I, Israël I, Berthoz A (2000)

Self-motion perception during a sequence of whole-body rotations in darkness.

Exp Brain Res. 134:66-73.

Sigman M & Dehaene S (2008)

Brain mechanisms of serial and parallel processing during dual-task performance.

J Neurosci. 28:7585-7898.

Smith NC (1969)

The effect on time estimation of increasing the complexity of a cognitive task.

J General Psychol. 81:231-235.

Stephan T (2005)

Untersuchung frequenzabhängiger Hirnaktivierungen in der funktionellen Kernspintomographie des Menschen während galvanischer Stimulation.
Dissertation. München.

Sun HJ, Campos JL, Young M, Chan GS, Ellard CG (2004)

The contributions of static visual cues, nonvisual cues, and optic flow in distance estimation.
Perception. 33:49-65.

Suzuki M, Kitano H, Ito R, Kitanishi T, Yazawa Y, Ogawa T, Shiino A, Kitajima K (2001)

Cortical and subcortical vestibular response to caloric stimulation detected by functional magnetic resonance imaging.
Brain Res Cogn Brain Res. 12:441-449.

Suzuki WA & Amaral DG (1994)

Perirhinal and parahippocampal cortices of the macaque monkey: cortical afferents.
J Comp Neurol. 350:497-533.

Szameitat AJ, Schubert T, Müller K, von Cramon DY (2002)

Localization of executive functions in dual-task performance with fMRI.
J Cogn Neurosci. 14:1184-1199.

Talairach J & Tournoux P (1988)

Co-planar stereotactic atlas of the human brain.
Thieme, Stuttgart, New York.

Taube JS, Muller RU, Ranck JB Jr (1990)

Head-direction cells recorded from the postsubiculum in freely moving rats. II. Effects of environmental manipulations.
J Neurosci. 10:436-447.

Taylor SF, Stern ER, Gehring WJ (2007)

Neural systems for error monitoring: recent findings and theoretical perspectives.
Neuroscientist. 13:160-172.

Terrazas A, Krause M, Lipa P, Gothard KM, Barnes CA, McNaughton BL (2005)

Self-motion and the hippocampal spatial metric.
J Neurosci. 25:8085-96.

Thomsen T, Rimol LM, Erslund L, Hugdahl K (2004)

Dichotic listening reveals functional specificity in prefrontal cortex: an fMRI study.
Neuroimage. 21:211-218.

Trepel M (2003)

Neuroanatomie. Struktur und Funktion.
3. Auflage. Urban & Fischer. München, Jena.

Ungerleider LG & Mishkin M (1982)

Two cortical visual systems.
In: Ingle DG, Goodale MA & Mansfield RJQ (eds), Analysis of visual behaviour.
Cambridge, MA: MIT Press. 549-586.

Vann SD & AggletonJP (2004)

Testing the importance of the retrosplenial guidance system: effects of different sized retrosplenial cortex lesions on heading direction and spatial working memory.
Behav Brain Res. 155:97-108.

Vilberg KL & Rugg MD (2008)

Memory retrieval and the parietal cortex: a review of evidence from a dual-process perspective.
Neuropsychologia. 46:1787-1799.

Vincent JL, Snyder AZ, Fox MD, Shannon BJ, Andrews JR, Raichle ME, Buckner RL (2006)

Coherent spontaneous activity identifies a hippocampal-parietal memory network.
J Neurophysiol. 96:3517-3531.

Vitte E, Derosier C, Caritu Y, Berthoz A, Hasboun D, Soulié D (1996)

Activation of the hippocampal formation by vestibular stimulation: a functional magnetic resonance imaging study.
Exp Brain Res. 112:523-526.

Vogt BA, Absher JR, Bush G (2000)

Human retrosplenial cortex: where is it and is it involved in emotion?
Trends Neurosci. 23:195-197.

Volz KG, Schubotz RI, von Cramon DY (2005)

Variants of uncertainty in decision-making and their neural correlates.
Brain Res. Bull. 67: 403–412.

von Brevern M, Faldon ME, Brookes GB, Gresty MA (1997)

Evaluating 3D semicircular canal function by perception of rotation.
Am J Otol. 18:484-493.

Wagner AD, Shannon BJ, Kahn I, Buckner RL (2005)

Parietal lobe contributions to episodic memory retrieval.
Trends Cogn Sci. 9:445-453.

Walsh V (2003)

A theory of magnitude: common cortical metrics of time, space and quantity.
Trends Cogn Sci. 7:483-488.

Wehner R & Srinivasan MV (1981)

Searching behavior of desert ants, genus *Cataglyphis* (Formicidae, Hymenoptera).
J Comp Physiol Psychol. 142:315-338.

Wilsoncroft WE & Stone JD (1975)

Information processing and estimation of short time intervals.

Percept Mot Skills. 41:192-194.

Wittlinger M, Wehner R, Wolf H (2006)

The ant odometer: stepping on stilts and stumps.

Science. 312:1965-1967.

Wolbers T & Büchel C (2005)

Dissociable retrosplenial and hippocampal contributions to successful formation of survey representations.

J Neurosci. 25:3333-3340.

Wolbers T, Wiener JM, Mallot HA, Büchel C (2007)

Differential recruitment of the hippocampus, medial prefrontal cortex, and the human motion complex during path integration in humans.

J Neurosci. 27:9408-9416.

Woods RP (1996)

Modeling for intergroup comparison of imaging data.

NeuroImage. 4:84-94.

Yardley L, Gardner M, Lavie N, Gresty M (1999)

Attentional demands of perception of passive self-motion in darkness.

Neuropsychologia. 37:1293-1301.

Yardley L, Papo D, Bronstein A, Gresty M, Gardner M, Lavie N, Luxon L (2002).

Attentional demands of continuously monitoring orientation using vestibular information.

Neuropsychologia. 40:373-383.

Zakay D (1989)

Subjective time and attentional resource allocation: An integrated model of time estimation.

In: Levin I & Zakay D (eds), Time and human cognition: A life-span perspective. Amsterdam, Elsevier. 365-397.

Zakay D, Nitzan D, Glicksohn J (1983)

The influence of task difficulty and external tempo on subjective time estimation.

Percept Psychophys. 34:451-456.

Zhang D, Zhang X, Sun X, Li Z, Wang Z, He S, Hu X (2004)

Cross-modal temporal order memory for auditory digits and visual locations: An fMRI study.

Human Brain mapping. 22:280-289.

Zhang T, Heuer HW, Britten KH (2004)

Parietal area VIP neuronal responses to heading stimuli are encoded in head-centered coordinates.

Neuron. 42:993-1001.

7 Danksagung

Herrn Prof. Dr. Dr. Thomas Brandt, FRCP danke ich herzlich für die Bereitstellung des interessanten Themas.

Bei Herrn Prof. Dr. Benedikt Grothe bedanke ich mich herzlich für die Bereitschaft mein Doktorvater zu sein.

Herrn Prof. Dr. Hans Straka danke ich für die Übernahme des Korreferates.

Bei Herrn PD Dr. Stefan Glasauer bedanke ich mich sehr für seine kompetente und zeitintensive Betreuung sowohl während der Durchführung und Planung der Versuche als auch während des Verfassens dieser Arbeit.

Für die gute Atmosphäre und die Unterstützung im Forschungshaus möchte ich mich bei Frau Dr. Isolde von Bülow und Frau Maj-Catherine Botheroyd herzlich bedanken. Des Weiteren danke ich Stanislav Bardins, Klaus Bartl, Hans Hintermaier, Dr. Ulrich Nuding und Dr. Thomas Stephan, für ihre Hilfsbereitschaft. Und Sabine Esser, Dr. Virginia Flanagan, Dr. Olympia Kremmyda und Dr. Jennifer Ladda danke ich für anregende Diskussionen und Vorschläge im Rahmen dieser Arbeit.

Bei meinem Mann Stephan Dresel und meiner Familie möchte ich mich herzlich für die Unterstützung während dieser Arbeit bedanken.

8 Lebenslauf

Anna L. Dresel geb. Günther

Wissenschaftlicher Werdegang und Erfolge

- Publikationen:**
- Guenther A, Bartl K, Nauderer J, Schneider E, Huesmann A, Brandt T, Glasauer S (2009). Modality-dependent indication of the subjective vertical during combined linear and rotational movements. *Ann N Y Acad Sci.* 1164:376-379.
 - Glasauer S, Stein A, Günther AL, Flanagin VL, Jahn K, Brandt T (2009). The effect of dual tasks in locomotor path integration. *Ann N Y Acad Sci.* 1164:201-205.
 - Guenther AL, Schmidt SI, Laatsch H, Fotso S, Ness H, Ressmeyer AR, Poeggeler B, Hardeland R. (2005). Reactions of the melatonin metabolite AMK (N1-Acetyl-5-methoxykynuramine) with reactive nitrogen species: Formation of novel compounds, 3-acetamidomethyl-6-methoxycinnolinone and 3-nitro-AMK. *J Pineal Res.* 39:251-60.
- Promotion:** Aug 2005 – Mar 2010; „Kortikale Mechanismen der Wegintegration beim Menschen“; davon Aug 2005 – Jul 2008 Stipendiatin im DFG GRK 1091 „Orientierung und Bewegung im Raum“ an der Ludwig-Maximilians-Universität München
- Studium:** Okt 2001 – Apr 2005 Hauptstudium an der Georg-August-Universität Göttingen; „Nicht-enzymatischer Stoffwechsel des Melatonin-Metaboliten N1-Acetyl-5-methoxykynuramin (AMK)“ Diplomarbeit März 2005
Okt 1999 – Sep 2001 Grundstudium an der Universität Bayreuth