

Aus dem Institut für Klinische Neurowissenschaften und Medizinische Psychologie

Direktor: Prof. Dr. Alfons Schnitzler

**Neurophysiologische Korrelate
visueller und verbaler
Bewegungsrepräsentation**

Habilitationsschrift

zur Erlangung der Venia Legendi für das Fach
Klinische Neurowissenschaften und Medizinische Psychologie
an der Hohen Medizinischen Fakultät
der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf

Vorgelegt von

Dr. rer. nat. Katja Biermann-Ruben

Düsseldorf 2015

Eidesstattliche Erklärung:

Ich versichere an Eides statt, dass ich die vorliegende Habilitationsschrift ohne unerlaubte Hilfe angefertigt habe und dass das benutzte Schrifttum vollständig erwähnt wurde. Ethische Grundsätze sowie die Empfehlungen zur Sicherung guter wissenschaftlicher Praxis wurden eingehalten. Diese Habilitationsschrift wurde bislang keiner anderen Fakultät vorgelegt.

Dr. rer. nat. Katja Biermann-Ruben

Düsseldorf, November 2015

Inhaltsverzeichnis

1	Zusammenfassung	3
2	Einleitung	4
	Definition der Bewegungsrepräsentation	4
	Motorische Vorbereitung von Bewegungen	5
	Visuelle Verarbeitung von Bewegung	5
	Spiegelneuronensystem	6
	Bewegung in Wörtern und Grounded Cognition	7
	Magnetenzephalographie	8
3	Eigene Arbeiten	10
	Beobachtung und Imitation von Bewegungen	10
	Imitation und Bewegung beim Tourette Syndrom	15
	Verarbeitung von Aktionsverben	20
	Interferenz zwischen Sprachverarbeitung und Motorik	27
4	Resümee und Ausblick	31
5	Literatur	34
6	Abkürzungsverzeichnis	41
7	Danksagung	42
8	Originalarbeiten	43

1 Zusammenfassung

Meine Habilitation spannt einen Bogen von der visuellen Verarbeitung von Bewegungen über Untersuchungen zum Spiegelneuronensystem zur sprachlichen Verarbeitung von Bewegungen. Bei den vorgestellten Studien wird zumeist die Magnetenzephalographie angewendet, bei der nicht-invasiv die Hirnaktivität der Probanden gemessen wird, während diese eine Aufgabe bearbeiten. Als Verhaltensmaße werden darüber hinaus Reaktionszeiten ausgewertet, und in einer Studie werden die Probanden zur Evaluation des Verhaltens videografiert. Vorwiegend werden gesunde Teilnehmer untersucht, in einigen Studien auch Patienten mit einer Tic-Bewegungsstörung, dem Tourette-Syndrom.

Die Studien zur Beobachtung und Imitation von Bewegungen legen eine Beteiligung des linken okzipitalen visuellen Bewegungsareals sowie des rechten temporalen Sulcus bei der Vermittlung des Reaktionsvorteils für die Imitation biologischer Bewegungen nahe. Als Einflussfaktor für den Reaktionsvorteil erweist sich dabei die Simultaneität von Beobachtung und Ausführung der Bewegung. Bei Patienten mit Tourette-Syndrom steht zudem im Unterschied zu Kontrollprobanden die Reaktionshemmung durch inkongruente Bewegungen im Vordergrund. Im Kontext mit einer daraufhin experimentell untersuchten Tendenz zu Echophänomenen bei Tourette-Patienten wird dies als Mechanismus zur kompensatorischen Reaktionsunterdrückung diskutiert. Darüber hinaus zeigt sich die sensomotorische Bewegungsrepräsentation von Tourette-Patienten hinsichtlich der somatosensorischen Rückmeldung verstärkt, und je stärker diese ausgeprägt ist, desto weniger Tics zeigen die Patienten. Die Studien zur verbalen Bewegungsrepräsentation werden methodisch über neurophysiologische Maße der Repräsentation eigener Bewegungen und inhaltlich über die Annahme eines gemeinsamen kognitiven Konzepts mit den vorherigen Arbeiten verbunden. Meine Studien legen eine Beteiligung des motorischen Kortex an verbaler Bewegungsrepräsentation nahe, was anhand evozierter Felder und anhand oszillatorischer Aktivität dargelegt wird.

Sensomotorische und visuelle Repräsentationen von Bewegung im menschlichen Gehirn sind modalitätsspezifisch. Das sprachliche Konzept einer Bewegung beinhaltet Teile der motorischen Repräsentation, und bedient sich möglicherweise entsprechend der Wortbedeutung auch anderer Modalitäten. Die Untersuchung der Kommunikation verschiedener Repräsentationen von Bewegung mit Blick auf Erwerb und Verlust von Sprache und dem Ziel therapeutischer Intervention bildet ein weites Feld von Forschungsfragen, die sich an meine Arbeiten anschließen.

2 Einleitung

Definition der Bewegungsrepräsentation

Wie sind Bewegungen beim Menschen neuronal repräsentiert? Zur Klärung dieser Frage ist es zunächst notwendig zu definieren, welche Art der Bewegungsrepräsentation untersucht werden soll: Bewegungen können selbst ausgeführt und gespürt werden und Bewegungen können bei anderen beobachtet werden, viele Bewegungen sind überdies mit einem Geräusch verbunden. Gleichzeitiges Wahrnehmen und konkordantes Ausführen ist Imitation. Man kann sich eine Bewegung auch vorstellen, ohne dass es dafür äußere Reize gibt und ohne dass von außen bei demjenigen, der sich die Bewegung vorstellt, eine Bewegung zu beobachten ist – dies ist Imagination. Zu guter Letzt gibt es Symbole, die Bewegung implizieren: unsere Sprache, z. B. in Form von Tätigkeitswörtern. Inwieweit werden die Hirnregionen, die an der Verarbeitung tatsächlich ausgeführter oder beobachteter Bewegungen beteiligt sind, auch für die Verarbeitung von Tätigkeitswörtern rekrutiert? Die visuelle und verbale Bewegungsrepräsentation näher zu beleuchten, ist Gegenstand der vorliegenden Habilitation.

Die oben dargelegten, abstrakten Überlegungen sollen am Beispiel der Bewegung *winken* illustriert werden. Die Tätigkeit *winken* bedeutet “[...] *die erhobene Hand [...] zum Gruß oder als Zeichen für jemanden hin- und herbewegen*” (Bünting & Karatas, 1996). *Winken* kann man tun – diese Repräsentation von *winken* wird hier als *motorische Bewegungsrepräsentation* bezeichnet. Die Ausführung des Winkens verursacht eine über die Haut, Muskeln und Gelenke vermittelte Rückmeldung und damit eine Repräsentation, die hier als *somatosensorische Bewegungsrepräsentation* bezeichnet werden soll. *Winken* kann man auch bei einer anderen Person beobachten - diese Repräsentation von *winken* wird hier als *visuelle Bewegungsrepräsentation* bezeichnet. Beim Imitieren von Winken gibt es sowohl visuelle, als auch motorische (und sensorische) Anteile der Bewegungsrepräsentation. *Winken* kann überdies, wie hier, als geschriebenes Wort gelesen oder als gesprochenes Wort gehört werden – die darauf erfolgende neuronale Aktivierung und damit die zugehörige neuronale Repräsentation wird hier als *verbale Bewegungsrepräsentation* bezeichnet. Eine Tätigkeit, die zudem ein

Geräusch verursacht, kann nach hier verwendeter Nomenklatur auch eine *akustische Bewegungsrepräsentation* besitzen - *winken* macht allerdings für gewöhnlich kein Geräusch. Im Folgenden werden Befunde zur *motorischen, visuellen und verbalen Bewegungsrepräsentation* genauer dargestellt.

Motorische Vorbereitung von Bewegungen

Alle Bewegungen, so auch die unterschiedlichen Arten des Winkens, werden durch Aktivierungen in verschiedenen Arealen des motorischen Systems begleitet. Wie auch bei anderen Bewegungen der Hände sowie der Arme ist beim Akteur kurz vor Beginn und während der Bewegung eine Aktivierung des kontralateralen primären Motorkortex in der Region des sogenannten *hand knobs* zu verzeichnen (Salmelin, Forss, Knuutila, & Hari, 1995; Sanes, Donoghue, Thangaraj, Edelman, & Warach, 1995). Der *hand knob* ist eine Hirnstruktur des präzentralen Gyrus und damit des primären Motorkortex, die bei axialer Ansicht die Form eines umgekehrten Omega hat, makroskopisch sichtbar und eine typische anatomische Landmarke des menschlichen Gehirns ist (Yousry et al., 1997). Seit den elektrischen Stimulationsuntersuchungen von Penfield und Kollegen ist diese Region als eines der neuronalen Korrelate der Steuerung von Handbewegungen bekannt (Penfield, 1947). Diese Region spielt in meiner Arbeit eine besondere Rolle – in mehreren Studien wird die Aktivierung dieser Region mit unterschiedlichen Paradigmen im Hinblick auf Bewegungsrepräsentation untersucht. Selbstverständlich sind weitere prä- und supplementärmotorische sowie subkortikale Regionen ebenfalls an der Steuerung von Bewegungen beteiligt (Grillner, 2003), diese Areale sind nicht im Fokus meiner Habilitation.

Visuelle Verarbeitung von Bewegung

Eine Person, die eine andere Person dabei beobachtet, wie sie winkt, sich selbst jedoch nicht bewegt, hat im Moment der Beobachtung ebenfalls eine Repräsentation der Bewegung. Diese ist zunächst visuell und wird in der weiteren Reizverarbeitung als *winken* erkannt. Areale für die Analyse visueller Bewegung wurden im okzipitalen

Kortex beschrieben und synonym als Area MT (Tootell et al., 1995), V5 (Zeki et al., 1991) oder hOc5 (Malikovic et al., 2007) bezeichnet. Eine Läsion in dieser Region führt zur zerebralen Bewegungsblindheit, der Akinetopsie (Zeki, 1991). Eine weitere kortikale Region, die in die Analyse visueller, biologischer Bewegung involviert ist, ist der superiore Temporalkortex (Allison, Puce, & McCarthy, 2000), in manchen Untersuchungen mit rechtsseitiger Dominanz (E. Grossman et al., 2000).

Die Untersuchungen zum sogenannten *Spiegelneuronensystem* stellen eine Verknüpfung dieser beiden Bewegungsrepräsentationen her – der selbst ausgeführten Bewegung auf der einen und der beobachteten Bewegung auf der anderen Seite.

Spiegelneuronensystem

Die ersten Untersuchungen zum Spiegelneuronensystem wurden an Makaken mit Hilfe von Einzelzelleableitungen durchgeführt. Hier zeigte sich, dass in der Area F5 im ventralen prämotorischen Kortex des Affen Neurone sowohl bei der Ausführung eigener Bewegungen, als auch bei der Beobachtung einer Bewegung eines anderen Affen oder des Versuchsleiters feuerten (di Pellegrino, Fadiga, Fogassi, Gallese, & Rizzolatti, 1992; Gallese, Fadiga, Fogassi, & Rizzolatti, 1996; Rizzolatti, Fadiga, Gallese, & Fogassi, 1996). Ein analoges oder ähnliches Spiegelneuronensystem beim Menschen zu finden, versuchten zahlreiche Studien mit funktioneller Bildgebung (Buccino et al., 2001; Buccino et al., 2004; Decety, Chaminade, Grezes, & Meltzoff, 2002; Grafton, Arbib, Fadiga, & Rizzolatti, 1996; Iacoboni et al., 2001; Iacoboni et al., 1999; Koski, Iacoboni, Dubeau, Woods, & Mazziotta, 2003; Koski et al., 2002; Nishitani & Hari, 2000, 2002); einen Überblick geben Iacoboni & Dapretto (2006). Die Ergebnisse deuten darauf hin, dass ventrale prämotorische sowie parietale Areale in Verbindung mit superioren temporalen Arealen möglicherweise das neuronale System für den Abgleich von Beobachtung und Imitation konstituieren. Auf der Verhaltensebene zeigt sich, dass Menschen schneller und korrekter reagieren, wenn sie eine Bewegung imitieren, als wenn sie dieselbe Bewegung auf ein anderes Signal hin ausführen sollen (Bertenthal, Longo, & Kosobud, 2006; Brass, Bekkering, Wohlschläger, & Prinz, 2000).

Bewegung in Wörtern und Grounded Cognition

Fraglich ist, ob die verbale Repräsentation der Tätigkeit *winken* bezeichnet durch das Wort *winken* in Teilen der Repräsentation der ausgeführten oder der beobachteten Bewegung *winken* gleicht. Dieser Gedanke wurde und wird in der wissenschaftlichen Theorie der *embodied cognition* oder *grounded cognition* (Barsalou, 2008; Kiefer & Barsalou, 2013) untersucht und favorisiert und kann als Verbindung zum Spiegelneuronensystem verstanden werden. Historisch, vor allem durch Patientenbefunde bedingt, wurde in den Neurowissenschaften die Sprachverarbeitung zunächst vornehmlich den *Sprachzentren*, dem Broca-Areal und dem Wernicke-Areal zugeschrieben. Diese Areale, die in der Regel im linkshemisphärischen inferior-frontalen oder posterior-temporalen Lobus lokalisiert sind, werden zusammen mit der ebenfalls schon frühzeitig als wichtig erachteten Verbindung dieser beiden Areale, dem Fasciculus arcuatus, im Wernicke-Lichtheim-Geschwind-Modell dargestellt (Hagoort, 2013). Es scheint nicht effizient, Anteile der Repräsentation ein und desselben Konzepts im Gehirn, d.h. die sensorische und motorische Repräsentation, losgelöst von den symbolischen Schriftzeichen und dem phonologischen Muster zu etablieren. Möglicherweise ist das Prinzip der Hebb'schen Synapse "cells that fire together wire together" als grundlegendes Prinzip für *Lernen* hier nicht einschlägig (Hebb, 1949), aber es könnte ein vergleichbares physiologisches Prinzip auf übergeordneter struktureller und funktioneller Organisation des Gehirns dazu dienen, Repräsentationen miteinander zu verknüpfen. Eine getrennte Repräsentation symbolischer Sprache und sensomotorischer Repräsentation scheint ebenfalls nicht plausibel, wenn der Erwerb der Muttersprache berücksichtigt wird: ein Kind lernt Begriffe für Dinge und Tätigkeiten, indem es diese Dinge und Tätigkeiten sieht, sie sensomotorisch erfasst und zugleich von einer der Sprache mächtigen Person benannt bekommt.

Viele experimentelle Arbeiten und auch Befunde von Patienten deuten darauf hin, dass sensorische Systeme und das motorische System an der Verarbeitung von Sprache beteiligt sind (Bak, O'Donovan, Xuereb, Boniface, & Hodges, 2001; M. Grossman et al., 2008; Hauk, Johnsrude, & Pulvermüller, 2004; Hauk & Pulvermüller, 2011; Kemmerer, Castillo, Talavage, Patterson, & Wiley, 2008; Rüschemeyer, Brass, & Friederici, 2007; Willems, Toni, Hagoort, & Casasanto, 2009). Inwiefern diese Repräsentationen nötig für das Verstehen von Sprache sind, bleibt Gegenstand der

Diskussion. Einige Daten von Patienten mit neurologischen Erkrankungen deuten darauf hin, dass der Verlust der sensomotorischen Repräsentation mit einer Einschränkung der Sprachverarbeitung einher geht: bei Patienten mit amyotropher Lateralsklerose (ALS) degeneriert das periphere und zentrale motorische Nervensystem (Maragakis & Rothstein, 2007), während sensorische Systeme und kognitive Fähigkeiten weitgehend erhalten bleiben. In einer Studie zum Verstehen von Tätigkeiten wurde festgestellt, dass das Wissen um Tätigkeiten bei diesen Patienten mit dem Grad der Degeneration des motorischen Systems abnimmt, während das Wissen um Objekte erhalten bleibt (M. Grossman et al., 2008). Patienten, die an einer anderen Erkrankung des motorischen Systems leiden, der Parkinson'schen Erkrankung (PD), weisen ebenfalls eine Veränderung der Sprachverarbeitung auf (Herrera, Rodriguez-Ferreiro, & Cuetos, 2012). PD ist eine Erkrankung des extrapyramidalmotorischen Systems mit vornehmlicher Beteiligung der Basalganglien, bei der Neurone der Substantia Nigra degenerieren infolge dessen das dopaminerge Transmittersystem betroffen ist und es zu einer Abnahme des Transmitters Dopamin kommt (Gálvez-Jiménez, 2007). Bei der Benennung von gezeichneten Tätigkeiten (picture naming task) mit einem hohen Maß an Bewegung, z. B. *graben*, machen PD-Patienten im Vergleich zu Kontrollprobanden mehr Fehler als bei Tätigkeiten mit einem geringen Maß an Bewegung, z. B. *schlafen* (Herrera et al., 2012).

Die im folgenden berichteten eigenen Arbeiten verknüpfen die Themen *Beobachtung und Ausführung einfacher Bewegungen, Einfluss beobachteter Bewegungen auf eigene Bewegungen bei Gesunden und bei Tourette-Patienten mit Lesen von Bewegungswörtern (Verben) und Einfluss von Bewegungswörtern auf eigene Bewegungen*. Die Studien 2, 3 und 4 sind Verhaltensstudien, in den fünf weiteren Studien 1, 5, 6, 7 und 8 wurde die Methode der Magnetenzephalographie verwendet.

Magnetenzephalographie

Die Magnetenzephalographie ist eine nicht-invasive Methode zur Erfassung kleinster Magnetfelder, die durch Aktivität des Gehirns entstehen. Die zeitliche Auflösung der Messung liegt im Bereich von Millisekunden bei einer räumlichen Auflösung bis zu

einem Quadratcentimeter. Für die Studien 1 und 5 wurde ein 122-Kanal Ganzkopf-Gerät (Neuromag-122TM, Finnland) verwendet, die jüngsten Studien 6, 7 und 8 wurden mit dem 306-Kanal Ganzkopf-Folgemodell desselben Herstellers (Vectorview, Elekta, Finnland) durchgeführt.

Bei der MEG-Messung sitzt die Testperson leicht nach hinten gelehnt in einem gepolsterten Sitz, während eine Helmkonstruktion, in die die Sensoren eingebaut sind, leicht auf dem Kopf aufliegend positioniert wird. Die Sensoren, sogenannte SQUIDs (Superconducting Quantum Interference Devices), sind supraleitend und müssen dazu permanent mit flüssigem Helium gekühlt werden. Die Größenordnung der Magnetfelder, die durch das Gehirn produziert werden, liegt bei 100 – 1000 Femtotesla (1 Femtotesla = 10^{-15} Tesla). Zur Abschirmung von äußeren Störquellen finden die MEG-Messungen daher in einer mittels Aluminium und μ -Metall abgeschirmten Kammer statt. Die Hände und Arme sowie die Füße der Probanden sind in den Versuchsanordnungen durch Unterlagen gestützt und bei Bedarf frei beweglich, die Sicht nach vorn ist frei. In einigen Bedingungen der MEG-Studien werden während der Messung über eine Projektionswand visuelle Reize präsentiert. Zusätzlich folgen die Probanden in anderen Bedingungen einer vorherigen Instruktion zur Bewegung. Die neurophysiologischen Daten wurden bezüglich evozierter Felder mittels Quellenmodellierung ausgewertet (Hämäläinen, Hari, Ilmoniemi, Knuutila, & Lounasmaa, 1993). Die oszillatorische Aktivität wurde mit Matlab sowie mit der Software fieldtrip (Oostenveld, Fries, Maris, & Schoffelen, 2011) ausgewertet.

2 Eigene Arbeiten

Beobachtung und Imitation von Bewegungen

Das Imitieren einer tatsächlichen, von einem Menschen ausgeführten Bewegung gelingt schneller als das Ausführen derselben Bewegung als Reaktion auf ein nicht-biologisches Signal, z. B. ein Objekt (Bertenthal et al., 2006; Brass et al., 2000; Jonas et al., 2007). Das zunächst beim Affen untersuchte Spiegelneuronensystem (s. Einleitung | Spiegelneuronensystem) könnte in seiner weiter entwickelten Form beim Menschen das neuronale Substrat für dieses Phänomen des sogenannten *Action Observation-Execution Matching* darstellen (Iacoboni et al., 1999). Die beim Menschen durchgeführten Studien unter Verwendung moderner Bildgebungstechniken deuten darauf hin, dass ventrale prämotorische Areale und parietale Areale in Verbindung mit superior-temporalen Arealen das Netzwerk konstituieren, welches beim Beobachten und Imitieren von Bewegungen involviert ist. Welches Areal dabei besonders zu dem durch eine biologische Bewegung vermittelten Reaktionsvorteil beiträgt, wurde in der ersten Studie mit Hilfe der Magnetenzephalographie (MEG) untersucht (Biermann-Ruben, Kessler, et al., 2008). In dieser Studie wurden kurze Videos von Aufwärtsbewegungen des Zeigefingers oder des Kleinfingers gezeigt (biologische Bedingung). In einer zweiten Bedingung bewegte sich lediglich einer von zwei roten Punkten, die auf dem Fingernagel des Zeigefingers sowie des Kleinfingers (foto)montiert waren (nicht-biologische Bedingung). Diese Punkte waren auch in der biologischen Bedingung sichtbar und bewegten sich hier mit dem jeweiligen Finger mit. Die Bedingungen und Fingerpositionen sind in Abbildung 1 dargestellt.

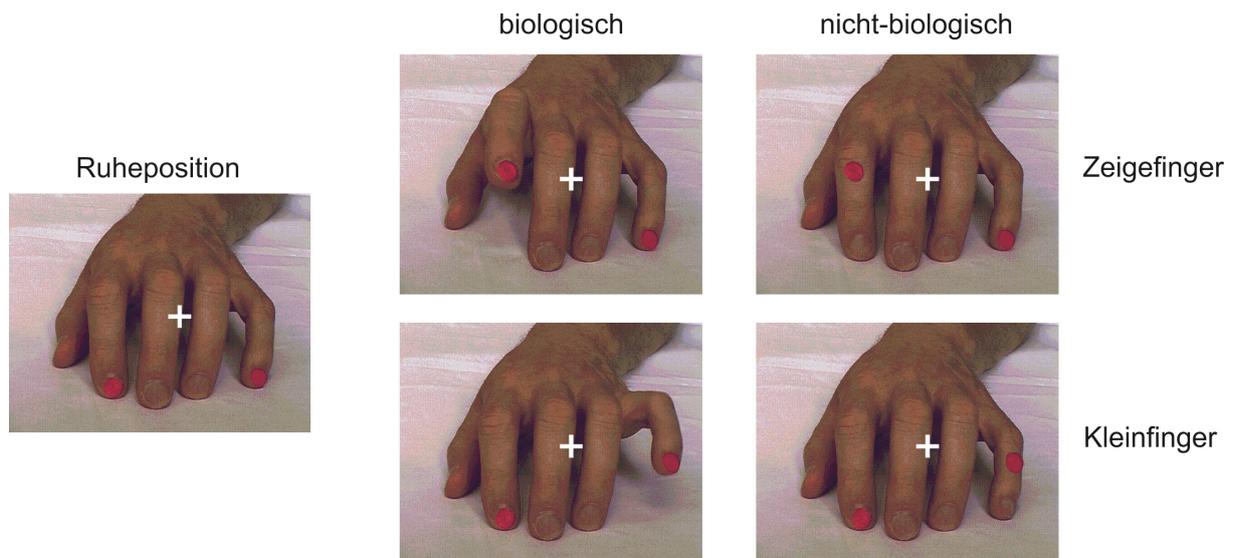
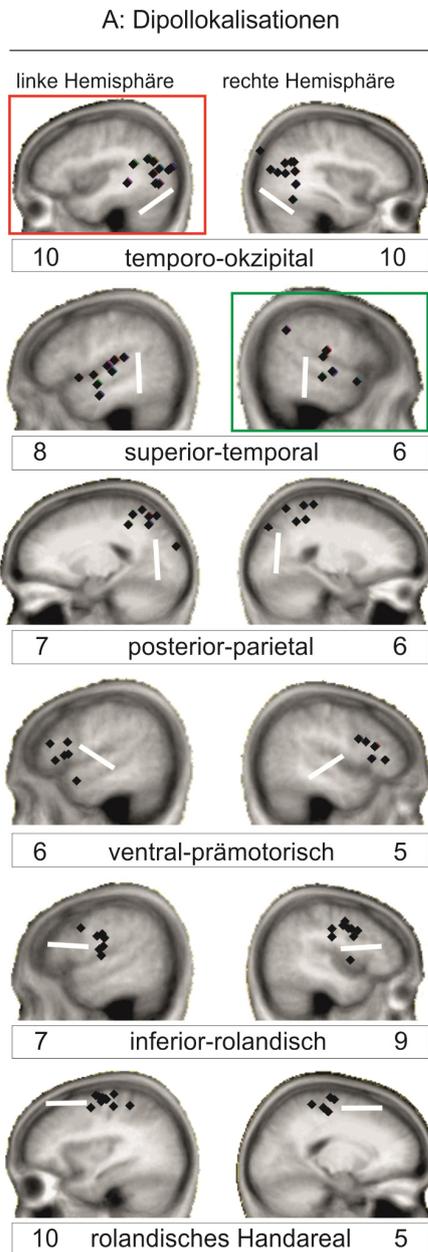


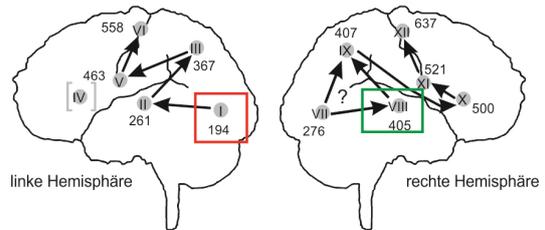
Abbildung 1: Übersicht über die Bedingungen (tatsächlich handelte es sich um Videos): aus der Ruheposition (links) vollzog in der biologischen Bedingung entweder der Zeigefinger (oben, Mitte) oder der Kleinfinger (unten, Mitte) eine Auf- und Abwärtsbewegung, die entweder zu beobachten oder zu imitieren war. In der nicht-biologischen Bedingung vollzog nur der rote Punkt die Bewegung, die derjenigen des Fingernagels in der biologischen Bedingung entsprach. Abbildung modifiziert nach Biermann-Ruben, Kessler, et al. (2008).

Die Probanden hatten zwei unterschiedliche Aufgaben, die blockweise abwechselnd durchgeführt wurden, Fingerpositionen und Bewegungstypen waren dabei randomisiert. In der ersten Aufgabe sollten die Probanden die Videos beobachten, in der zweiten Aufgabe sollten sie die Bewegung imitieren (biologische Bedingung) bzw. die entsprechende Fingerbewegung ausführen (nicht-biologische Bedingung). Alle Bewegungen führten die Probanden mit der rechten Hand aus. Die Analyse der Reaktionszeiten zeigte, dass die Probanden die Fingerbewegung signifikant schneller in der biologischen Imitationsbedingung ausführten als in der nicht-biologischen Bedingung (372 ms versus 388 ms). Fraglich war, ob dieser Vorteil der biologischen Bedingung in einem bestimmten Hirnareal mit einer erhöhten Gipfelamplitude und/oder einer kürzeren Gipfellatenz einherging. Zu diesem Zweck wurde die Hirnaktivität der Probanden während der Durchführung aller Aufgaben mittels 122-Kanal MEG (Elekta Neuromag) gemessen. Die zum Beginn der visuell dargebotenen Bewegung (biologisch oder nicht-biologisch) gemittelten neuromagnetischen Signale wurden mit Hilfe der Dipolmodellierung analysiert (Hämäläinen et al., 1993). Ein Dipol (ECD = equivalent current dipole) repräsentiert dabei das Zentrum der Aktivität in einer Region, hat eine Punktlokalisierung sowie eine

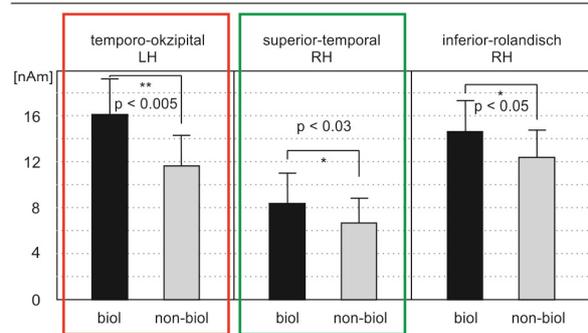
Ausrichtung, die den Stromfluss im Gehirn repräsentiert. Für jede Person resultierte am Ende der Analyse ein Multi-Dipolmodell, das die individuelle Aktivität in allen Bedingungen abbildete.



B: mittlere zeitliche Folge der Gipfelfatenzen (Imitation)



C: Gipfelamplituden



D: Gipfelfatenzen

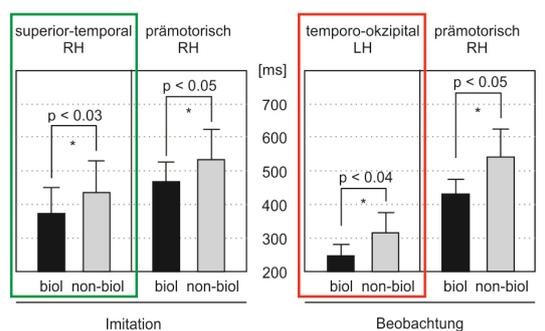


Abbildung 2: Zusammenschau der Dipollokalisierungen (schwarze Rauten) und Ausrichtungen (weiße Linien) (A), der zeitlichen Folge der Aktivierungen (B) sowie der Ergebnisse statistischer Vergleiche von Amplituden (C) und Latenzen (D). Befunde zur links temporo-okzipitalen Region sind rot umrahmt, Befunde zur superior-temporalen Region sind grün umrahmt. Details s. Text. Abbildung modifiziert nach Biermann-Ruben, Kessler, et al. (2008).

Die individuellen Quellen wurden anhand ihrer Lokalisation kategorisiert und hinsichtlich ihrer maximalen Aktivierung zwischen den verschiedenen Bedingungen verglichen. Die Quellenanalyse zeigte eine Folge von Aktivierungen in verschiedenen Arealen von temporo-okzipital über superior-temporal und posterior-parietal nach ventral-prämotorisch und inferior-rolandisch zum rolandischen Handareal (Abbildung 2). In drei Arealen war die Gipfelamplitude in der biologischen Bedingung signifikant größer als in der nicht-biologischen Bedingung: linkshemisphärisch temporo-okzipital und rechshemisphärisch superior-temporal sowie inferior-rolandisch (Abbildung 2C). Kohärent zum Amplitudenbefund war links temporo-okzipital die Gipfellatenz in der biologischen Bedingung kürzer, allerdings ausschließlich während der Beobachtung. Zugleich war kohärent zur erhöhten Amplitude die Latenz im rechts superior-temporalen Areal in der biologischen Bedingung kürzer, allerdings ausschließlich während der Bewegungsausführung. Rechts prämotorisch gab es einen zusätzlichen Latenzvorteil der biologischen Bedingung in beiden Aufgaben (Abbildung 2).

Die Ergebnisse legen nahe, dass zwei kortikale Areale mit dem Reaktionsvorteil der Imitation gegenüber der nicht-biologischen, wenngleich ebenfalls bewegten Reaktionsaufforderung (hier: bewegter Punkt) besonders zusammenhängen und diesen möglicherweise vermitteln: das temporo-okzipitale Areal linkshemisphärisch sowie das superior-temporale Areal rechshemisphärisch. In beiden Arealen resultierte sowohl ein Amplitudeneffekt, als auch ein Latenzeffekt im Sinne einer schnelleren und stärkeren Aktivierung in der biologischen Imitations- und/oder Beobachtungsbedingung. Das temporo-okzipitale Areal entsprach dem Areal zur Verarbeitung bewegter visueller Reize, und wurde in der Literatur als Area MT (Tootell et al., 1995), V5 (Zeki et al., 1991) oder hOc5 (Malikovic et al., 2007) bezeichnet (s. Einleitung | Visuelle Verarbeitung von Bewegung). Dies ist ein visuelles, sensorisches Areal, das relativ früh in der Verarbeitungskette visueller Reize aktiviert wird. Ein bewegter biologischer Reiz wurde der vorliegenden Studie zufolge von diesem Areal schneller und mit mehr synchronisierter Neuronenaktivität verarbeitet als ein bewegter nicht-biologischer Reiz. Einschränkend muss an dieser Stelle hinzugefügt werden, dass das Kontingent bewegter Pixel auf dem Computermonitor bei der biologischen Fingerbewegung größer war als bei der nicht-biologischen Bedingung. Dadurch könnte der Bewegungsreiz stärker gewesen sein als in der nicht-biologischen Bedingung und somit die stärkere Amplitude und die

kürzere Latenz begünstigt haben (Niedeggen & Wist, 1999). Eine Auf- und Abwärtsbewegung der gleichen Anzahl bewegter Pixel wie in der biologischen Bedingung (aber nicht der Pixel des jeweiligen Fingers) könnte Aufschluss über die beiden Faktoren *Bewegungsmenge* und *Bewegungstyp* geben. Neben dem Kontingenz bewegter Pixel und der Position könnte zusätzlich die durch den Farbkontrast definierte Salienz der Bewegung einen Einfluss gehabt haben – ein roter Punkt war in der Auf- und Abwärtsbewegung auf einem hautfarbenen Hintergrund sehr gut zu identifizieren, der Farbkontrast durch die Fingerbewegung war (von dem sich mitbewegenden Punkt abgesehen) vergleichbar gering. Im Rahmen einer Folgestudie führten Jonas et al. ein Kontrollexperiment mit einem weiteren visuellen Bewegungsreiz durch: der Fingerbewegung ohne mitbewegten roten Punkt (2007). Hier zeigte sich, dass die Fingerbewegung *ohne* gleichzeitige Mitbewegung des Punktes immer noch der nicht-biologischen Bewegung hinsichtlich der Reaktionszeit überlegen war. Zugleich unterschied sich die Fingerbewegung mit mitbewegtem Punkt statistisch nicht von der Fingerbewegung mit statischem Punkt. Daraus folgt, dass eine biologische Bewegung auch ohne Unterstützung durch einen salienten Bewegungsreiz hinreichend geeignet ist, den Reaktionsvorteil zu begründen.

Das im Vergleich zum linkshemisphärischen temporo-okzipitalen Areal etwas später aktivierte superior-temporale Areal (rechts), wurde in der Literatur als Areal für die Analyse biologischer Bewegungen beschrieben (Allison et al., 2000; Bonda, Petrides, Ostry, & Evans, 1996; Grafton et al., 1996; Pelphrey et al., 2003; Puce, Allison, Bentin, Gore, & McCarthy, 1998; E. Grossman et al., 2000; Vaina, Cowey, Eskew, LeMay, & Kemper, 2001). Dieses Areal ist vermutlich eng an das Netzwerk des menschlichen Spiegelneuronensystems gekoppelt (Aziz-Zadeh, Koski, Zaidel, Mazziotta, & Iacoboni, 2006; Miall, 2003). Der vorliegenden Studie zufolge konnte dem rechtsseitigen superior-temporalen Areal im Zusammenspiel mit dem links temporo-okzipitalen Areal eine maßgebliche Rolle bei der Vermittlung des Reaktionszeitvorteils biologischer Reize zugeschrieben werden.

In meiner zweiten Arbeit wurde das gleiche visuelle Stimulusmaterial mit biologischen Fingerbewegungen und nicht-biologischen Punktbewegungen verwendet, um den Einfluss auf die Reaktionsgeschwindigkeit von Fingerbewegungen zu untersuchen, die auf ein akustisches Signal hin ausgeführt werden sollten (Biermann-Ruben,

Jonas, et al., 2008). Die Hypothese war, dass beobachtete Fingerbewegungen die eigene Fingerbewegung dann beschleunigen, wenn sie hinsichtlich der Position übereinstimmen. Gleichfalls wurde eine besondere Verlangsamung der eigenen Bewegung erwartet, wenn die Position der Bewegung nicht übereinstimmte und die Bewegung zudem biologisch war, d.h. es wurde eine Interaktion zwischen Kongruenz (der Position) und Bewegungstyp (biologisch vs. nicht-biologisch) erwartet. Ob ein Einfluss länger andauernder, iterativer visueller Bewegungspräsentation einen zusätzlich förderlichen oder aber hemmenden Effekt hat, sollte ebenfalls untersucht werden. Das Ergebnis zeigte einen starken Kongruenzeffekt, d.h. eigene Fingerbewegungen konnten schneller ausgeführt werden, wenn die Position übereinstimmte (Zeigefinger oder Kleinfinger). Die erwartete Interaktion zwischen Kongruenz und Bewegungstyp zeigte sich ausschließlich dann, wenn der Ton die eigene Bewegung zeitgleich mit dem Beginn der visuell präsentierten Bewegung forderte, und es insgesamt höchstens zwei Wiederholungen der visuellen Bewegung gab ($p = 0,0294$): am schnellsten waren Reaktionen auf kongruente, biologische Bewegungen (im Mittel 473 Millisekunden) und am langsamsten auf inkongruente, biologische Bewegungen (im Mittel 528 Millisekunden). Eine visuelle Darbietung von bis zu 11 wiederholten Bewegungszyklen bewirkte einen nur noch schwachen Interaktionseffekt ($p = 0,0514$). Keine Interaktion trat bei tonaler Reaktionsaufforderung nach Abschluss der visuell präsentierten Bewegung auf. Die Ergebnisse deuten darauf hin, dass ein möglicherweise durch ein *Spiegelneuronensystem* oder *Action Observation-Execution Matching* vermittelter Reaktionsvorteil auf kongruente biologische Bewegungen ausschließlich *online*, also im aktuellen Moment stattfindet – nicht nach Abschluss einer Beobachtung und auch nicht nach einer langanhaltenden Stimulation. Dies gilt für neurologisch gesunde Probanden. Ob es sich bei Patienten mit Tourette-Syndrom, einer neuropsychiatrischen Ticstörung mit motorischen und vokalen Tics, ebenso verhält, wurde in der dritten Studie untersucht (Jonas et al., 2010).

Imitation und Bewegung beim Tourette Syndrom

Das Tourette-Syndrom ist nach Georges Gilles de la Tourette benannt (Gilles de la Tourette, 1885) und bezeichnet eine neuropsychiatrische Erkrankung, beginnend im

Kindes- und Jugendalter, die durch wechselnde und insgesamt länger als ein Jahr anhaltende motorische und vokale Tics gekennzeichnet ist (Robertson, 2000). Tics sind plötzliche, unwillkürliche Bewegungen oder Lautäußerungen, werden häufig von Vorgefühlen, sogenannten *premonitory urges* begleitet (Prado et al., 2008) und lassen sich von den Patienten oft vorübergehend unterdrücken. Als Pathomechanismus wird eine Veränderung von subkortikalen Reizregulationsmechanismen in den Basalganglien diskutiert (Peterson et al., 2003). Eine Gruppe von erwachsenen Tourette Patienten und eine gesunde Kontrollgruppe führte die oben beschriebene Versuchsanordnung mit zwei visuell präsentierten Bewegungszyklen und einer akustischen Aufforderung zur Fingerbewegung (Zeigefinger oder Kleinfinger) mit Beginn oder am Ende einer visuellen Bewegung durch (Jonas et al., 2010). Wieder zeigte sich, und zwar in beiden Stichproben, dass die Bewegungsaufforderung am Ende der visuellen Bewegung keinen Interaktionseffekt zwischen biologischer und nicht-biologischer Bewegung erzeugte, sondern lediglich den bereits berichteten, prominenten Kongruenzeffekt der Fingerposition. Außerdem zeigte sich ein Interaktionseffekt zwischen Kongruenz und Bewegungstyp, und zwar in beiden Stichproben. Dieser Interaktionseffekt war qualitativ zwischen den Probandengruppen verschieden: während die gesunden Kontrollprobanden signifikant schneller auf biologische, kongruente Reize ihre Fingerbewegungen ausführten als auf nicht-biologische (bewegte Punkte), war hier bei den Tourette-Patienten kein Unterschied zu verzeichnen. Sie hingegen waren signifikant langsamer bei inkongruenten, biologischen Bewegungen im Vergleich zu nicht-biologischen - ein Effekt der bei gesunden Kontrollprobanden nicht auftrat (Abbildung 3).

Das System, das biologische Bewegungen bevorzugt, sodass es zu schnelleren (kongruenten) Bewegungen beim Beobachter führt, scheint bei Patienten mit Tourette-Syndrom verändert – bei ihnen kommt es nicht zu schnelleren Bewegungen durch eine kongruente biologische Vorlage. Bei ihnen kommt es dafür zu langsameren Reaktionszeiten bei inkongruenten biologischen Bewegungen. Diese Befundlage kann in der Pathophysiologie des TS begründet sein oder aber eine kompensatorische Veränderung darstellen, die dienlich ist, Tics und Echophänomene zu regulieren, um nämlich gerade *nicht* visuell wahrgenommene biologische Bewegungen zu imitieren.

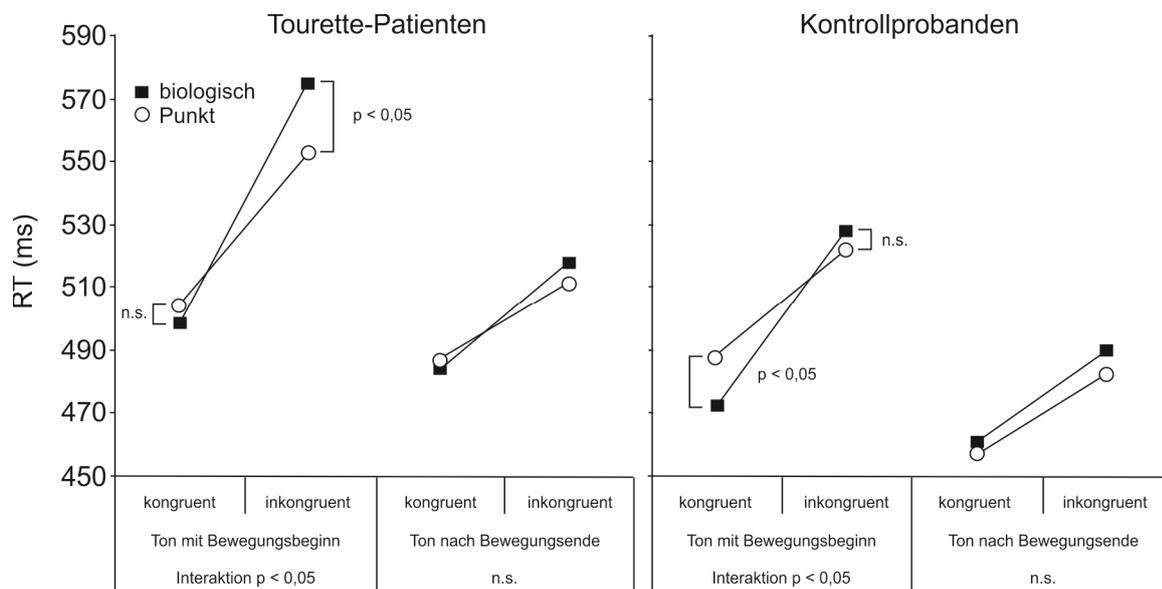


Abbildung 3: Interaktion zwischen Bewegungstyp und Kongruenz für die Präsentation des Tons mit Bewegungsbeginn und nach Bewegungsende, jeweils für Tourette-Patienten und Kontrollprobanden. Abbildung modifiziert nach Jonas et al. (2010).

Eine experimentelle Untersuchung des Imitationsverhaltens, den sogenannten Echophänomenen bei Tourette-Patienten, lag bislang nicht vor, wenngleich diese in der Literatur schon von Gilles de la Tourette selbst (Gilles de la Tourette, 1885) und in der Klinik immer wieder berichtet wurden. Die Untersuchung von Echophänomenen ist Inhalt der vierten Studie (Finis et al., 2012). Hier wurden einer Gruppe von Tourette-Patienten sowie einer neurologisch gesunden Probandengruppe kurze Videos von Tics und von physiologischen Bewegungen gezeigt. Die Probanden sollten entscheiden, ob sie die jeweils gezeigte Bewegung schon einmal gemacht haben und wurden ihrerseits bei der Bearbeitung der Aufgabe videografiert. Das tatsächliche Ziel der Untersuchung war, bei den Probanden auftretende Bewegungen auszuwerten und zu überprüfen, ob diese Bewegungen denen glichen, die jeweils zuvor im Video gezeigt wurden. In einem solchen Fall wurde die Bewegung zunächst als Echophänomen eingestuft. Des Weiteren wurde für die Tourette-Patienten notiert, ob die gezeigte Bewegung in ihrem Tic-Repertoire enthalten war. Nach diesem Verfahren zeigten Tourette-Patienten signifikant häufiger Echophänomene (18 – 40) als Kontrollpersonen (2 – 5). Im Anschluss wurde in

einem Permutationstest überprüft, ob die Anzahl der als Echophänomen klassifizierten Bewegungen im Vergleich zu permutierten Reihenfolgen (Video – eventueller Tic) signifikant über dem Zufallsniveau lag. Kein gesunder Kontrollproband wurde nach dieser Methode als eine Person klassifiziert, die Echophänomene zeigt. Hingegen wurden von elf Tourette-Patienten fünf bis neun als Personen klassifiziert, die Echophänomene zeigen. Somit konnte der Zusammenhang statistisch gesichert werden. Interessanterweise zeigten Tourette-Patienten Echophänomene gleichsam auf Tic-Videos wie auf Videos von physiologischen Bewegungen und meist entsprachen die Bewegungen dem individuellen Tic-Repertoire.

Wie sich die neuronale sensomotorische Repräsentation einfacher, selbst ausgeführter Fingerbewegungen bei Tourette-Patienten im Vergleich zu Kontrollprobanden darstellt und ob Veränderungen mit klinischen Symptomen einhergehen, wurde in der fünften Arbeit untersucht (Biermann-Ruben, Miller, Franzkowiak, Finis, Pollok, Wach, Südmeyer, et al., 2012). In dieser Arbeit wurden als Maße der Bewegungsrepräsentation die kortikalen Aktivierungsschwerpunkte um den Bewegungsbeginn, das sogenannte *motor field* (MF) und das *movement evoked field* (MEF) analysiert. Diese Maße wurden im folgenden Kapitel zur Verarbeitung von Aktionsverben ebenfalls verwendet und stellen eine Überleitung zum Forschungsfeld der verbalen Bewegungsrepräsentation dar.

Beim MF handelt es sich um eine Aktivierung, die neben anderen bewegungsbezogenen Aktivierungen zuerst in der Elektrophysiologie als *motor potential* (MP) beschrieben wurde (Deecke, Grozinger, & Kornhuber, 1976; Kornhuber & Deecke, 1964). Das MF tritt unmittelbar vor Beginn einer eigenen Bewegung auf, ist kontralateral präzentral im primären Motorkortex lokalisiert (Deecke et al., 1976) und kann mit einem Dipol modelliert werden (Kristeva, Cheyne, & Deecke, 1991) (vgl. Ausführungen zur Dipolmodellierung in der ersten Studie). Das MEF hingegen ist die kortikale Aktivierung nach Bewegungsbeginn, die postzentral im primären somatosensorischen Kortex lokalisiert ist und als erste sensorische Rückmeldung interpretiert wird (Cheyne & Weinberg, 1989; Kristeva et al., 1991). Gesunde Kontrollprobanden sowie Tourette-Patienten bearbeiteten zwei Aufgaben: sie machten einzelne Auf- und Abwärtsbewegungen des rechten Zeige- oder

Mittelfingers etwa alle vier Sekunden ohne externen Reiz, und in einer weiteren Aufgabe führten sie dieselben Fingerbewegungen als Reaktion auf einen visuellen Reiz in einer komplexen Go/NoGo Aufgabe aus. Mit der Go/NoGo—Aufgabe sollten Prozesse der Reaktionsunterdrückung bei Tourette-Patienten untersucht werden, die an dieser Stelle nicht beschrieben werden. Bei den meisten Probanden ließen sich beide Dipolquellen modellieren. Die Gipfelamplituden der MF-Quelle waren für die beiden Probandengruppen statistisch nicht verschieden, die Gipfelamplituden der MEF-Quelle hingegen schon: Tourette-Patienten zeigten eine signifikant stärkere Aktivierung der MEF-Quelle ($p < 0,05$). Die Quellenlokalisierungen und der mittlere Aktivierungsverlauf von MF und MEF sind in Abbildung 4 dargestellt.

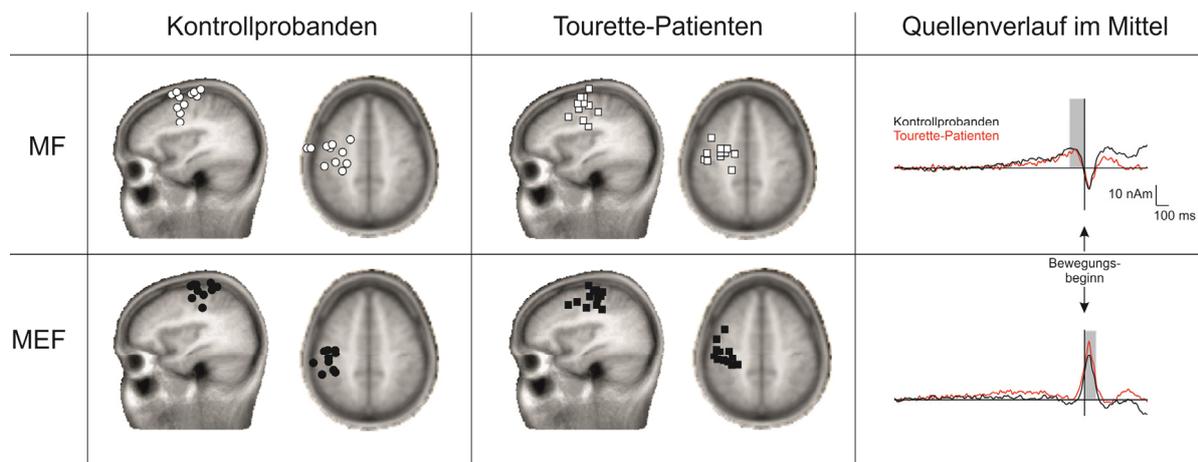


Abbildung 4: Quellenlokalisierung und Quellenaktivierung. Lokalisation der individuellen Dipolquellen des MF (oben) und des MEF (unten) für Kontrollprobanden und Tourette-Patienten im sagittalen und axialen Schnitt durch ein normalisiertes Gehirn. Quellen des MF waren kontralateral meist im oder anterior zum zentralen Sulcus gelegen, während Quellen des MEF meist im oder posterior zum zentralen Sulcus gelegen waren. Rechts ist die über die Gruppe gemittelte Aktivierung des MF und des MEF über die Zeit dargestellt. Die grauen Schattierungen markieren die Zeitfenster, in denen die relevante maximale Aktivierung der jeweiligen Quelle vermessen wurde. Abbildung modifiziert nach Biermann-Ruben, Miller, Franzkowiak, Finis, Pollok, Wach, Südmeyer, et al. (2012).

Eine explorative Korrelation der MEF-Amplitude mit verschiedenen klinischen Daten der Tourette-Patienten ergab einen signifikanten inversen Zusammenhang mit der Häufigkeit und der Schwere motorischer Tics ($p = 0,03$ bzw. $0,05$ unkorrigiert), allerdings nur bei intern gesteuerten Fingerbewegungen. Die verstärkte Aktivierung durch die sensorische Rückmeldung bei Tourette-Patienten resultierte

möglicherweise aus einer übermäßig starken Antwort peripherer Afferenzen, begünstigt durch veränderte subkortikale Reizregulationsmechanismen. Ob diese Veränderung kompensatorisch ist, worauf die initialen Ergebnisse der inversen Korrelation mit klinischen Daten deuten, muss weiter untersucht werden.

Die vorangehenden beiden Abschnitte handeln von Studien des Verhaltens und der neuromagnetischen Aktivierung beim Ausführen, Beobachten sowie beim willkürlichen und unwillkürlichen Imitieren von Bewegungen bei gesunden Probanden und Patienten mit dem Tourette-Syndrom. Bei diesen Arbeiten steht neben der motorischen Repräsentation die visuelle Komponente einer Bewegung im Vordergrund.

In den folgenden beiden Abschnitten geht es um die verbale Repräsentation von Bewegung und um die Interaktion mit auszuführenden Bewegungen.

Verarbeitung von Aktionsverben

Mit verbaler Repräsentation einer Bewegung sind hier die Hirnareale bezeichnet, die aktiviert werden, wenn eine Bewegung nicht selbst ausgeführt oder bei jemandem beobachtet wird, sondern wenn eine Bewegung über Sprache rezipiert wird: als gelesenes oder gehörtes Wort. Die Studien 6 und 7 befassen sich mit der Frage, inwiefern kortikale Areale des motorischen Systems, die bei eigenen Bewegungen aktiviert werden, auch beim Lesen von Tätigkeitswörtern aktiviert werden (Klepp et al., 2014; Niccolai et al., 2014). In elektrophysiologischen und magnetresonanztomographischen Untersuchungen konnte eine somatotope Beteiligung des prämotorischen und primärmotorischen Kortex vielfach gezeigt werden (Hauk et al., 2004; Hauk & Pulvermüller, 2011; Kemmerer et al., 2008; Pulvermüller, Harle, & Hummel, 2001; Rüschemeyer et al., 2007), einen Überblick gibt Pulvermüller (2013). Die Verarbeitung von Wörtern, die Tätigkeiten der Hände und Arme bezeichnen, wird von Aktivierungen in der Region der motorischen Handrepräsentation begleitet, während das Lesen von Wörtern, die Tätigkeiten der Füße und Beine bezeichnen, von Aktivierungen in der Region der motorischen Beinrepräsentation begleitet wird. Analoges gilt für Wörter, die Tätigkeiten des Mundes oder Gesichts bezeichnen. Die Studien 6 und 7 (Klepp et al., 2014; Niccolai

et al., 2014) sollten den Zeitverlauf der Aktivierung und die mögliche Rekrutierung kortikaler Quellen der motorischen Bewegungsrepräsentation (s. Einleitung | motorische Vorbereitung von Bewegungen sowie Studie 5) bei der Verarbeitung von Tätigkeitswörtern genauer untersuchen. Die Aufgabe der Probanden war, einzeln visuell präsentierte Verben subvokal, also ohne Lautäußerung, zu lesen. Die Verben waren Tätigkeitswörter der Hände/Arme (z. B. *greifen*), der Füße/Beine (z. B. *laufen*) oder aber Verben zu Tätigkeiten, die typischerweise ohne die Bewegung eines Körperteils ausgeführt werden (z. B. *denken*). Zusätzlich wurden Pseudowörter gezeigt (z. B. *bitzen*). Die Pseudowörter mussten in einer lexikalischen Entscheidungsaufgabe von tatsächlichen Wörtern unterschieden werden, um zu gewährleisten, dass die Probanden alle Wörter lesen. Die lexikalische Entscheidung wurde in 20% aller Durchgänge abgefragt und hinsichtlich der Hirnaktivität nicht ausgewertet. Zur Aktivierung kortikaler motorischer Quellen wurden im Anschluss an die sprachliche Aufgabe zwei einfache motorische Aufgaben der Hände/Arme und der Beine/Füße durchgeführt. In der ersten Aufgabe machten die Probanden alternierende Auf-/Abwärtsbewegungen der rechten und linken Hand sowie des rechten und linken Fußes, in der zweiten Aufgabe führten sie eine jeweils beidseitige isometrische Kontraktion der Unterarme und der Unterschenkel aus. In Studie 6 wurden zunächst die MF- und MEF-Dipolquellen der evozierten Aktivität um den Bewegungsbeginn aus der ersten motorischen Aufgabe analog zur vorangegangenen Studie analysiert. Es resultierten für jeden Probanden maximal je eine MF- und eine MEF-Quelle für je beide Hände und Füße. Wenn bei der Verarbeitung von Tätigkeitswörtern der Hände und Füße somatotop motorische Areale der Hände und der Füße aktiviert werden, dann könnte sich dies in der Aktivierung tatsächlicher motorischer Dipolquellen abbilden. Die Hypothese war folglich, dass beim Lesen von Hand- und Fuß-Tätigkeitswörtern somatotop MF-Dipolquellen der Hand- bzw. Fußbewegung aktiviert werden. Der Zeitpunkt der Aktivierung sollte zugleich Rückschlüsse über die Funktion der Aktivierung geben: je früher die Aktivierung auftritt, desto eher ist sie für das Verstehen des Wortes nötig. Ob darüber hinaus auch die somatosensorische MEF-Quelle aktiviert würde, sollte ebenfalls untersucht werden.

Es zeigte sich, dass die aus der motorischen Aufgabe in die Sprachaufgabe übernommenen MF-Quellen über die Probanden hinweg konsistent mit einer

ähnlichen Gipfelatenz aktiviert wurden, nicht aber die MEF-Quellen. Der Zeitverlauf der MF-Quellen für beide Hände und Füße in den drei Wortkategorien (Hand/Fuß/ohne Bewegung) und der Vergleich der Gipfelamplituden ist in Abbildung 5 dargestellt.

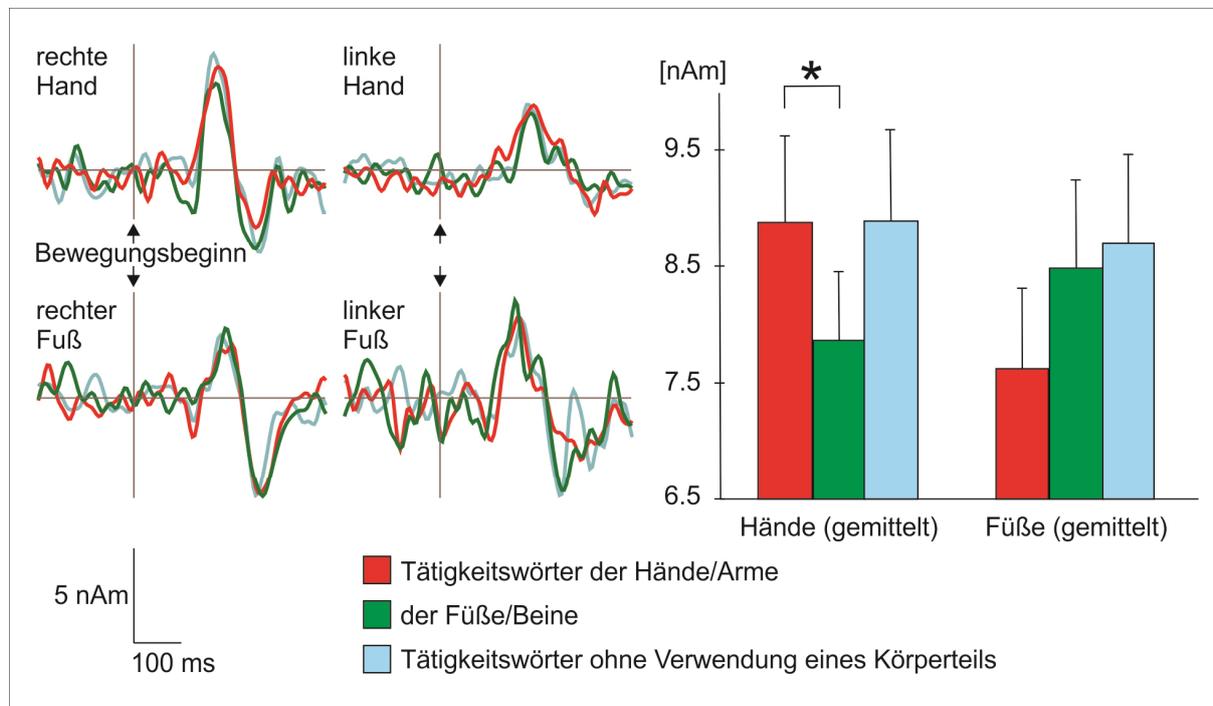


Abbildung 5: Zeitverlauf der Aktivierungen der MF-Quellen in der Sprachaufgabe (links) und Vergleich der Gipfelamplituden (rechts). Die Lokalisation und Ausrichtung der MF-Quellen stammte aus der motorischen Aufgabe. Es zeigte sich eine Aktivierung dieser Quellen beim Lesen von Wörtern mit einer Gipfelatenz um 200 ms. Die Aktivierung der MF-Quellen der Hände durch Tätigkeitswörter der Hände war signifikant stärker als die Aktivierung durch Tätigkeitswörter der Füße ($p = 0,012$; einseitig). Numerisch galt Entsprechendes umgekehrt für die Aktivierung der MF-Quellen der Füße ($p = 0,052$; einseitig). Abbildung modifiziert nach Klepp et al. (2014).

Das motorkortikale Areal, das unmittelbar vor der Ausführung einer Bewegung aktiviert wurde, wurde offenbar auch beim Lesen von Tätigkeitswörtern aktiviert – und zwar somatotop (Hände vs. Füße) und mit einer frühen Gipfelatenz um 200 ms. Das somatosensorische Areal, das unmittelbar nach einer Bewegung aktiviert wurde, wurde hingegen beim Lesen von Tätigkeitswörtern nicht konsistent aktiviert. Für die verbale Bewegungsrepräsentation bedeutet dies, dass sie womöglich in Teilen aus dem Motorprogramm für die Ausführung einer Bewegung besteht, nicht aber aus der sensorischen Konsequenz einer Bewegung. Abbildung 5 zeigt, dass MF-Quellen

beider Extremitäten gleichsam aktiviert wurden, wenn Tätigkeitswörter ohne Bewegung eines Körperteils gelesen wurden. Möglicherweise wurden Areale der motorischen Repräsentation der Hände und der Füße tatsächlich zu gleichen Teilen aktiviert. Plausibler scheint jedoch, dass eine andere Quelle, die ähnlich ausgerichtet war wie das MF und in ähnlichem Abstand zu den MFs der Hände und Füße lag, die resultierende Aktivierung der Hand- und Fuß-Quellen beim Lesen von abstrakten Tätigkeiten verursacht haben könnte. Die geschilderte Problematik verdeutlicht das inverse Problem bei der Analyse von MEG-Daten, welches darin besteht, dass verschiedene Konstellationen beliebig vieler Dipol-Quellen ein und dieselbe Magnetfeldverteilung generiert haben könnten (Hämäläinen et al., 1993). Daher ist ein hypothesengeleitetes Vorgehen unter Berücksichtigung anatomischer und funktioneller Gegebenheiten erforderlich. In anderen Studien zur Verarbeitung abstrakter Wörter wurde eine Aktivierung des zingulären Kortex (Tettamanti et al., 2005; Vigliocco et al., 2014) sowie des präfrontalen Kortex (Moseley, Carota, Hauk, Mohr, & Pulvermüller, 2012) beschrieben. Diese Aktivierung ging mit einer erhöhten positiven oder negativen Valenz, also einer emotionalen Konnotation der abstrakten Wörter, einher. Dieser Parameter wurde in der vorliegenden Arbeit nicht untersucht und stellt eine mögliche Erklärung für die gleichmäßige Aktivierung der MF-Quellen bei Tätigkeitswörtern ohne Bewegung dar, die auch als *abstrakte* Tätigkeiten bezeichnet werden könnten und z.T. durchaus eine emotionale Komponente beinhalten, wie z.B. *bangen*, *hassen* oder *mögen*.

In Studie 7 wurden dieselben neurophysiologischen Daten auf eine andere, komplementäre Weise, nämlich im Hinblick auf die oszillatorische Aktivität im Beta-Frequenzband (um 20 Hz) ausgewertet. Bei der Ausführung einer Bewegung tritt eine typische Modulation der ständig vorhandenen, rhythmischen Hirnaktivität auf: kurz vor und während einer Bewegung werden Oszillationen im Alpha- und vor allem im Beta-Frequenzband unterdrückt, um nach der Bewegung zunächst überschießend (*Rebound*) auf das Ruhenniveau zurückzukehren (Pfurtscheller & Lopes da Silva, 1999). Diese Prozesse werden auch als event-related desynchronisation (ERD; abnehmende Beta-Aktivität) und synchronisation (ERS; ansteigende Beta-Aktivität) bezeichnet und sind, dem ersten Anschein widersprechend, ein Korrelat einer *ansteigenden* (Desynchronisation) bzw. *abnehmenden* (Synchronisation) Aktivierung des zugrundeliegenden Hirnareals. Die Hypothese der vorliegenden Arbeit war, dass

diese Prozesse der Desynchronisation und Synchronisation als Ausdruck der Rekrutierung kortikaler motorischer Repräsentationen möglicherweise auch beim Lesen von Tätigkeitswörtern stattfinden könnten. Von besonderem Interesse waren auch hier Ausmaß und Zeitverlauf einer etwaigen Alpha- und Beta-Modulation sowie eine mögliche Somatotopie.

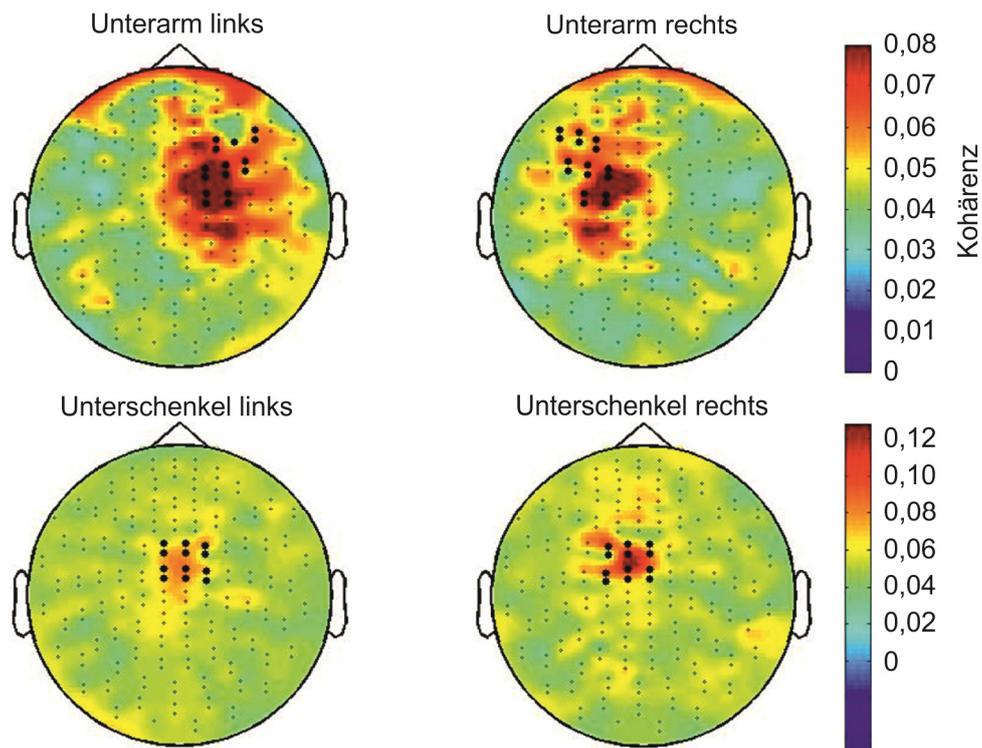


Abbildung 6: Über 15 Probanden gemittelte kortikomuskuläre Kohärenz im Beta-Frequenzband (15-25 Hz) bei isometrischer Kontraktion der Unterarme (oben) sowie der Unterschenkel (unten). Die fettgedruckten schwarzen Punkte illustrieren die für die Frequenzanalyse in der Sprachaufgabe ausgewählten Sensoren. Abbildung modifiziert nach Niccolai et al. (2014).

Um für die Sprachaufgabe die Hirnregion bzw. die Sensoren zu definieren, die eine maximale Responsibilität bzgl. der Modulation des Beta-Frequenzbandes bei eigenen Bewegungen zeigen, wurde die kortiko-muskuläre Kohärenz zwischen dem kontrahierten Muskel (z.B. dem des rechten Unterarms) und den MEG-Daten im Beta-Frequenzband berechnet (Abbildung 6). Dabei ist das Maß der kortiko-muskulären Kohärenz Ausdruck der Kommunikation zwischen Gehirn und Muskel. Die Kohärenz wurde für verschiedene Frequenzbänder und motorische Aufgaben

untersucht und beschrieben (Gross et al., 2005). Für die Hände resultierten jeweils acht kontralaterale, fronto-zentrale Sensorpaare. Für die Füße resultierten bei gering ausgeprägter Lateralisation jeweils sechs zentrale Sensorpaare. Von diesen waren vier zentral lokalisiert und für beide Füße relevant. Die für die Füße relevanten Sensoren wurden daher für die Analyse der Sprachaufgabe zu einer gemeinsamen Region, bestehend aus acht Sensoren, zusammengefasst.

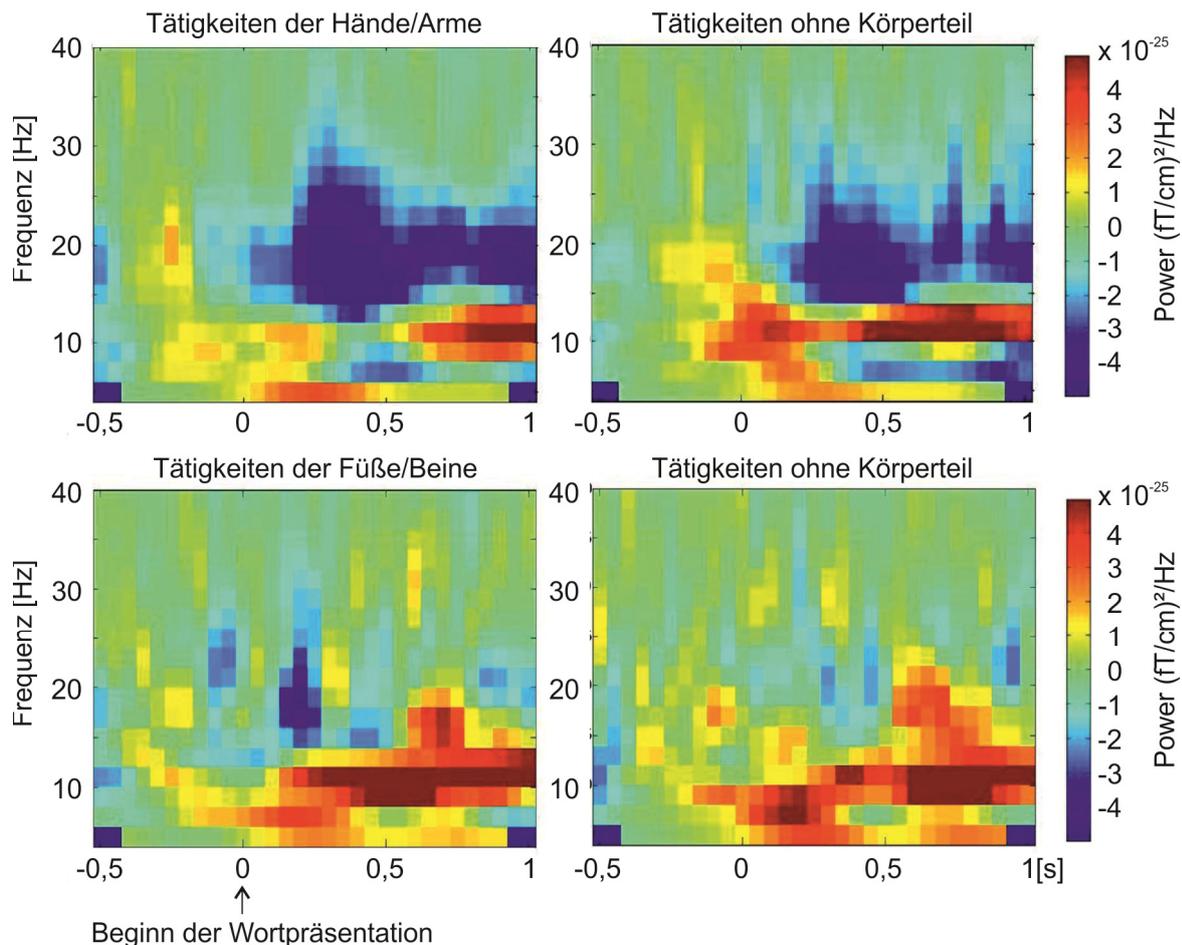


Abbildung 7: Über die Probanden gemittelter Zeit-Frequenz-Verlauf der Power in der Sprachaufgabe. Zeit-Frequenz-Verlauf beim Lesen von Tätigkeitswörtern der Hände (links oben) und ohne Körperteil (rechts oben) in den linkshemisphärischen Kanälen für die Hände resultierend aus der motorischen Aufgabe. Zeit-Frequenz-Verlauf beim Lesen von Tätigkeitswörtern der Füße (links unten) und ohne Körperteil (rechts unten) in drei fußbezogenen Kanälen resultierend aus der motorischen Aufgabe. Änderungen der Frequenzstärke sind in Relation zur Ruheaktivität (grün) als Suppression blau und als Verstärkung rot dargestellt. Die Suppression der Beta-Frequenz im linkshemisphärischen Handareal (Abbildungen oben) ist besonders deutlich. Abbildung modifiziert nach Niccolai et al. (2014).

Die Frequenzanalyse der Sprachaufgabe in den zuvor ausgewählten Regionen zeigte eine Reduktion der Beta-Power beim Lesen aller Arten von Tätigkeitswörtern auf. Die Stärke der Reduktion war jedoch unterschiedlich und ist in Abbildung 7 dargestellt. In den für die Hand ausgewählten Sensoren war die Suppression des Beta-Frequenzbands beim Lesen von Tätigkeiten mit der Hand stärker ausgeprägt als beim Lesen von Tätigkeiten ohne Bewegung eines Körperteils. Im statistischen Vergleich wurde dies für die linke Hemisphäre mit einer Latenz um 200 ms signifikant ($p = 0,04$). Der Vergleich der Beta-Suppression beim Lesen von Tätigkeitswörtern der Füße/Beine im Vergleich zu Tätigkeitswörtern ohne Bewegung eines Körperteils wurde im definierten Areal für die Füße ebenfalls um 200 ms signifikant ($p = 0,04$). Ein Kontrast der Bedingungen in den jeweils nicht korrespondierenden Hirnarealen (Handverb vs. ohne-Körperteil im Areal der Füße sowie Fußverb vs. ohne-Körperteil im Areal der Hände) ergab keinen signifikanten Unterschied der Beta-Modulation. Folglich trat der beschriebene Effekt somatotop auf.

Die Ergebnisse der Beta-Modulation legen nahe, dass beim Lesen von Tätigkeitswörtern der Hände und der Füße somatotop kortikale Areale der motorischen Repräsentation rekrutiert wurden, und zwar um 200 ms nach Beginn der Wortpräsentation. In der Zusammenschau mit Studie 6 zeigt das Ergebnis der oszillatorischen Aktivität, dass bei der Verarbeitung von Tätigkeitswörtern ohne Bewegung eines Körperteils die motorischen Repräsentationsareale der Extremitäten weniger stark involviert sind als bei der Verarbeitung von Tätigkeitswörtern mit Beteiligung einer Extremität. Dies stützt für Studie 6 den Erklärungsansatz, dass mittelliniennahe Aktivierungen, z. B. zinguläre oder präfrontale Aktivierungen, die bei der Verarbeitung von Tätigkeitswörtern ohne Bewegung eines Körperteils auftraten, von den MF-Quellen "aufgegriffen" wurden.

Sowohl die Auswertung der evozierten Felder (Studie 6) als auch die Analyse der oszillatorischen Aktivität (Studie 7) zum Lesen von Tätigkeitswörtern zeigten eine Beteiligung kortikaler motorischer Repräsentation - somatotop und zu einem frühen Zeitpunkt um 200 ms. Dies spricht für eine unmittelbare Beteiligung des motorischen Systems an der verbalen Repräsentation von Bewegungen. Ob diese Beteiligung nötig für das Verstehen von Tätigkeitswörtern ist, können die Studien 6 und 7 nicht beantworten. Sie bekräftigen jedoch die Auffassung, dass das motorische System an der verbalen Repräsentation beteiligt ist, sofern es intakt ist.

Die letzte hier vorgestellte Arbeit befasst sich mit der Frage, wie sich eine doppelte Beanspruchung des motorischen Systems durch gleichzeitige Bearbeitung einer sprachlichen und einer motorischen Aufgabe auf die Reaktionszeiten und die Hirnaktivität auswirkt (Klepp, Niccolai, Buccino, Schnitzler, & Biermann-Ruben, 2015).

Interferenz zwischen Sprachverarbeitung und Motorik

Wenn ein Hirnareal für zwei Aufgaben gleichzeitig benötigt wird, ist es plausibel, dass sich die Bearbeitungsdauer im Vergleich zur Einzelbearbeitung beider Aufgaben verändert. Je nachdem, wie diese beiden Aufgaben konzipiert sind und in welcher Reihenfolge sie bearbeitet werden, kann daraus entweder eine Verkürzung oder eine Verlängerung der Bearbeitungszeit resultieren. Eine Go/NoGo-Verhaltensstudie, die eine Verlängerung der Reaktionszeiten der Hand auf Tätigkeitswörter der Hände im Vergleich zu Tätigkeitswörtern der Füße berichtete, diente der hier vorzustellenden Arbeit als Grundlage (Sato, Mengarelli, Riggio, Gallese, & Buccino, 2008). In deren Paradigma wurde ein Tätigkeitswort der Hände oder der Füße oder aber ein abstraktes Wort in italienischer Sprache gezeigt. Kurz darauf erhielten die Probanden die Aufforderung, sofort mit einem Tastendruck per Hand zu reagieren, falls es sich bei dem gezeigten Wort um ein konkretes Wort handelt (Go-Bedingung), andernfalls sollten sie nicht reagieren (NoGo-Bedingung). Dies ist eine semantische Aufgabe, die ein *Verstehen* des Wortinhaltes erfordert. Eine lexikalische Entscheidung darüber, ob es sich um ein Wort oder ein Pseudowort handelt, stellt eine oberflächlichere Verarbeitung eines Wortes dar (Bentin, 1989) und führte in der o.g. Studie nicht zu einem Interferenzeffekt. Der Interferenzeffekt stellte sich in verlängerten Reaktionszeiten für den Tastendruck mit der Hand auf *Handwörter* im Vergleich zu *Fußwörtern* dar. Das Paradigma der Go/NoGo-Aufgabe mit semantischer Entscheidung (konkrete vs. abstrakte Tätigkeit) wurde für die vorliegende Studie adaptiert, als Stimulusmaterial dienten die Tätigkeitswörter aus den vorangegangenen Studien. Die Probanden lasen ein visuell präsentiertes Wort und drückten so schnell wie möglich mit dem rechten Zeigefinger auf eine Taste, wenn es sich um eine konkrete Tätigkeit handelte. Die Vorstellbarkeit der Tätigkeiten wurde vorab in einer Ratingstudie quantifiziert, und die Stimuli wurden anhand dieses

Maßes in *hoch* und *niedrig* vorstellbare Verben eingeteilt. Zur Lokalisation der für die motorische Aufgabe – den Tastendruck mit der rechten Hand – relevanten Kanäle wurde im Anschluss an die Sprachaufgabe eine zweite Aufgabe ausgeführt. Hier drückten die Probanden ohne weitere externe Reize etwa alle vier Sekunden mit dem rechten Zeigefinger die gleiche Taste.

Der Interferenzeffekt, d.h. langsamere Reaktionszeiten auf *Handwörter* als auf *Fußwörter* konnte repliziert werden, allerdings nur für hoch vorstellbare Tätigkeiten. Dies zeigte sich in einer signifikanten Interaktion ($p = 0,031$) zwischen Tätigkeit (Hände vs. Füße) und Vorstellbarkeit (hoch vs. niedrig), die in Abbildung 8 dargestellt ist. Der Unterschied zwischen Hand- und Fußverben innerhalb der hoch vorstellbaren Wörter war im post hoc Vergleich ebenfalls signifikant ($p = 0,015$). Auf Verben mit hoher Vorstellbarkeit reagierten die Probanden insgesamt schneller ($p < 0,001$).

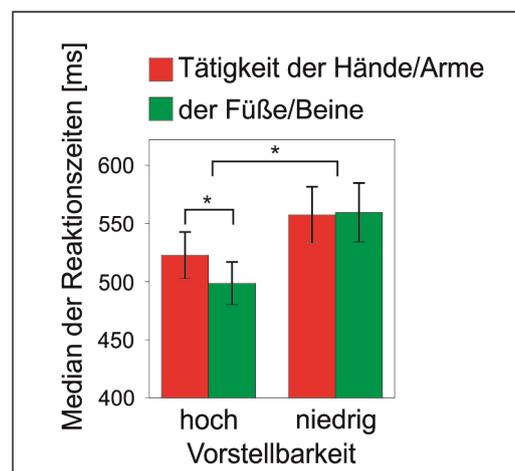


Abbildung 8: Reaktionszeiten und Standardfehler auf konkrete Tätigkeitswörter mit hoher und niedriger Vorstellbarkeit. * = $p < 0,05$. Abbildung modifiziert nach Klepp et al. (2015).

Nach der gezeigten Modulation der Beta-Frequenz durch das Lesen von Wörtern in einer lexikalischen Entscheidungsaufgabe ohne motorische Reaktion der Hand in Studie 7 (Niccolai et al., 2014) wurden auch in dieser Studie die neurophysiologischen Daten im Hinblick auf die Beta-Modulation ausgewertet. Die Hypothese war, dass sich die in den Reaktionszeiten festgestellte Interferenz zwischen dem Lesen eines *Handwortes* und dem Tastendruck der rechten Hand auch in einer veränderten Beta-Modulation im Vergleich zum Lesen eines *Fußwortes* widerspiegelt. Es wurde erwartet, dass sich die Suppression der Beta-Power, die

einer voluntarischen Bewegung – hier: dem Tastendruck – vorausgeht und diese begleitet (Pfurtscheller & Lopes da Silva, 1999) zwischen dem Lesen der *Handwörter* und der *Fußwörter* unterscheidet. Dies sollte sich nicht allein in einer Latenzverschiebung analog zu den Latenzunterschieden der Reaktionszeiten zeigen, sondern auch hinsichtlich der Stärke der Modulation; denn schon beim alleinigen Lesen wurde eine Veränderung der Beta-Power, die überdies somatotop war, gezeigt (Studie 7, Nicolai et al., 2014). A priori denkbar war eine verstärkte Suppression im Sinne einer additiven Beta-Suppression durch Lesen und Bewegungsvorbereitung. Aufgrund des in der Literatur beschriebenen Reaktionszeitbefundes (Verlangsamung) war aber auch eine verringerte Suppression als mögliches Ergebnis denkbar. Das Ergebnis der Frequenzmodulation der zum Zeitpunkt des Tastendrucks gemittelten Daten ist in Abbildung 9 getrennt für *Handwörter* und *Fußwörter* jeweils für hohe und niedrige Vorstellbarkeit dargestellt. Eine durchgängige Suppression (blau dargestellt) um 10 Hz sowie eine temporäre Suppression um 20 Hz mit anschließendem Rebound (rot dargestellt) sind die herausragenden Elemente aller vier Bedingungen. Dabei ist erkennbar, dass die Suppression um 20 Hz in der Bedingung *Tätigkeitswörter der Hände, hohe Vorstellbarkeit* am geringsten ausgeprägt war, während sich die drei anderen Bedingungen sehr ähneln. Dies wurde im statistischen Vergleich der beiden Tätigkeiten – Hand vs. Fuß mit hoher Vorstellbarkeit – bestätigt: zwischen 625 ms vor und 425 ms nach dem Tastendruck war die Suppression der Beta-Power in der Wortbedingung *Hand* signifikant geringer ausgeprägt ($p = 0,005$). Die Ergebnisse bestätigen die Annahme, dass parallel zu den Reaktionszeiten auch die neurophysiologischen Daten unterschiedlich sind: langsamere Reaktionszeiten beim Lesen von *Handwörtern* im Vergleich zu *Fußwörtern* (beide hoch vorstellbar) gehen mit einer geminderten Beta-Suppression einher. Dies bedeutet, dass die Beta-Suppression in Vorbereitung einer Bewegung durch den semantischen Gehalt eines zuvor gelesenen Wortes moduliert wird. Interessanterweise war die Muskelaktivität bei der Ausführung des Tastendrucks in allen Bedingungen gleich. Dieser Befund kann dahingehend zusammengefasst werden, dass sich die gemeinsame Nutzung der Ressource *motorkortikale Repräsentation der Hand* beim Lesen hoch vorstellbarer *Handwörter* zwar nicht in der Muskelaktivität widerspiegelt, gleichwohl in

der Latenz der Ausführung (später) und auch in der Reduktion der vorausgehenden motorkortikalen Beta-Suppression.

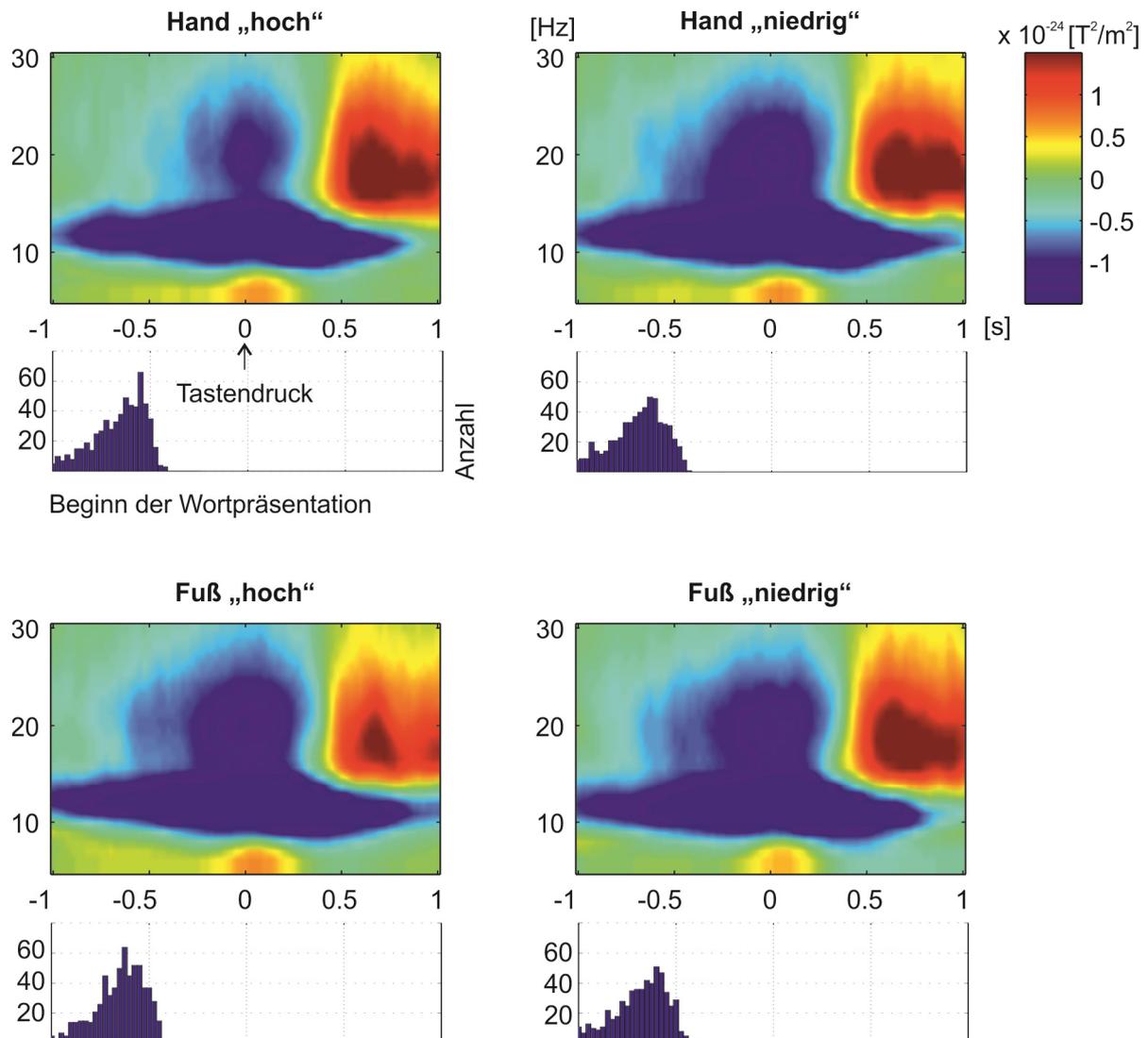


Abbildung 9: Zeit-Frequenz-Verlauf der Power in den vier Bedingungen (Hand vs. Fuß, hohe vs. niedrige Vorstellbarkeit) zwischen einer Sekunde vor und nach Tastendruck. Der Beginn der visuellen Wortpräsentation ist entsprechend der variablen Reaktionszeit (Tastendruck = 0) verschieden und variierte etwa zwischen 1000 und 500 ms vor Tastendruck (schwarzes Histogramm). Abbildung modifiziert nach Klepp et al. (2015).

Beim subvokalen Lesen von Tätigkeiten der Hände kam es im Areal der motorischen Repräsentation der Hand zu einer stärkeren Beta-Suppression als beim Lesen von Tätigkeiten der Füße. Beim Drücken einer Taste mit der Hand kam es zuvor und währenddessen zu einer Beta-Suppression. Diese wurde nunmehr durch das Lesen

hoch vorstellbarer Tätigkeiten der Hände reduziert, es trat also ein im Vergleich zu den Einzelbefunden gegenläufiger Effekt auf, die Suppression wurde nicht aufsummiert und damit stärker beim Lesen der *Handwörter*. Vielmehr sank die kortikale Erregbarkeit durch die Sprachverarbeitung. Ähnliche Befunde einer verminderten Erregbarkeit durch die Interferenz von Sprachverarbeitung und Motorik wurden mittels EEG (Boulenger et al., 2008) und TMS (Buccino et al., 2005) gezeigt. Zusammenfassend legen die Studien 7 und 8 nahe, dass sich das Lesen von Tätigkeiten somatotop in der Suppression der Beta-Power widerspiegelt. Zugleich wird diese Suppression nicht für eine schnellere Bewegungsvorbereitung genutzt, sondern die Nutzung der neuronalen Ressourcen durch Sprachverarbeitung wirkt einer Bewegungsvorbereitung vielmehr entgegen – jedenfalls im Rahmen zweier etwa zugleich zu bearbeitenden Aufgaben: die Beta-Suppression infolge motorischer Bewegungsvorbereitung ist folglich nicht der Beta-Suppression infolge von Sprachverarbeitung gleichzusetzen.

3 Resümee und Ausblick

Die vorgestellten Studien 1 bis 8 beschäftigten sich mit unterschiedlichen Komponenten der Bewegungsrepräsentation und charakterisierten diese näher. Zusammengefasst zeigte sich eine besondere Rolle des linken temporo-okzipitalen Areals und des rechten superior-temporalen Areals bei der Verarbeitung biologischer Bewegungen. Bei visueller Bewegungsstimulation und akustischer Reaktionsaufforderung trat ein deutlicher Kongruenzeffekt für die Bewegungsposition und ein Interaktionseffekt zwischen Position und Reizqualität (biologisch vs. nicht-biologisch) auf, allerdings ausschließlich bei zeitgleicher Beobachtung und Ausführung der kongruenten bzw. inkongruenten Bewegung. Bei Tourette-Patienten war diese Interaktion insbesondere durch eine stärkere Interferenz der inkongruenten biologischen Bewegungen verursacht, bei Kontrollprobanden durch eine Beschleunigung der kongruenten biologischen Bewegungen. Weiterhin wies eine videografische experimentelle Untersuchung klinisch berichtete Echophänomene bei Tourette-Patienten nach. Die sensorische Rückmeldung auf eigene Bewegungen bei Tourette-Patienten war im Vergleich zu Kontrollprobanden verstärkt und überdies

negativ zusammenhängend mit der Tic-Symptomatik. Die verbale Bewegungsrepräsentation drückte sich in zwei neurophysiologischen Maßen aus: dem Motorfield und der Beta-Suppression. Beide Komponenten legen nahe, dass der Motorkortex an der verbalen Bewegungsrepräsentation beteiligt ist. Bei simultaner Anforderung an den Motorkortex in Form einer Sprachaufgabe mit Tätigkeitswörtern und einem geforderten Tastendruck per Hand zeigte sich ein Interferenzeffekt, der sich in verlangsamten Reaktionszeiten und einer reduzierten Beta-Suppression bei hoch vorstellbaren *Handwörtern* darstellte.

Diese Arbeiten ergänzen und erweitern zum einen die Literatur zur Verarbeitung biologischer Bewegungen bei gesunden Teilnehmern sowie Tourette-Patienten und zum anderen erweitern sie zudem die Befunde zur Sprachverarbeitung im Zusammenhang mit *grounded cognition*. Eine Verbindung dieser beiden Felder besteht in der Annahme, dass auch die visuellen Areale für Bewegungsverarbeitung an der Sprachverarbeitung beteiligt sein könnten. Überdies könnten weitere sensorische Areale an der Sprachverarbeitung beteiligt sein, z. B. auditorische Areale. Diesen Fragen widmen sich meine derzeit laufenden Studien. Nach der Klärung der Frage, welche Areale an der Sprachverarbeitung von Bewegung und anderen Konzepten beteiligt sind, gilt es zu untersuchen, wie die neurophysiologische Kommunikation dieser Areale untereinander geartet ist; denn die verteilten Informationen müssen zur Repräsentation eines gemeinsamen Konzepts auch neurophysiologisch zusammengeführt werden. Auch die Kommunikation zu den klassischen sprachrelevanten Arealen, dem Broca-Areal (Broca, 1865), dem Wernicke-Areal (Wernicke, 1874) und dem Areal des semantischen Wissens, dem temporalen Pol (Jefferies & Lambon Ralph, 2006; Mummery et al., 2000; Wise, 2003), ist Gegenstand meiner zukünftigen Forschung.

Darüber hinaus gibt es einige interessante klinische Fragestellungen, die sich anschließen: Es gibt Patienten, die Bewegungen auf *verbale* oder *visuelle* Aufforderung nicht ausführen oder nachmachen können, obwohl sie motorisch dazu in der Lage sind und obwohl sie diese Bewegungen spontan ausführen. Bei dieser Störung handelt es sich um eine Apraxie (Goldenberg, 2007). Offenbar ist bei dieser Störung die neuronale Kommunikation zwischen der visuellen und/oder der verbalen Repräsentation einer Bewegung zur motorischen Repräsentation gestört. Eine Apraxie kann in einer oder mehreren von drei wesentlichen Domänen auftreten: beim

Imitieren von Gesten, bei der Produktion kommunikativer Gesten und beim Werkzeug- und Objektgebrauch (Goldenberg, 2007). Oft sind apraktische Patienten auch aphasisch, haben also eine Sprachstörung, in der Regel liegt eine linksseitige Läsion vor. So verschieden die Ausprägungen der Apraxien sind, sind es auch die Lokalisationen der Läsion innerhalb der linken Hemisphäre: sie reichen vom Parietalkortex bis zum Frontalkortex, können darunter liegende Fasertrakte betreffen oder auch die Basalganglien (Goldenberg, 2007). Inwieweit bei apraktischen Patienten visuelle oder verbale Bewegungsrepräsentationen erhalten sind, ist eine anwendungsbezogene klinische Fragestellung, die in der vorliegenden Arbeit nicht verfolgt wurde, sich jedoch hervorragend anschließen würde.

Ebenso wäre interessant, die Verarbeitungsprozesse der Sprachrepräsentation am Beispiel der Bewegungsrepräsentation beim erfolgreichen und beim gestörten Spracherwerb zu untersuchen, sowie beim Sprachverlust, zum Beispiel bei dementiellen Erkrankungen. Hier steht besonders die Erarbeitung möglicher therapeutischer Interventionen im Fokus.

4 Literatur

- Ahonen, A., Hämäläinen, M. S., Kajola, M. S., Knuutila, J. E. T., Laine, P. P., Lounasma, O. V., . . . Tesche, C. D. (1993). 122-channel SQUID instrument for investigating the magnetic signals from the human brain. *Physica Scripta*, *T49*, 198-205.
- Allison, T., Puce, A., & McCarthy, G. (2000). Social perception from visual cues: role of the STS region. *Trends Cogn Sci*, *4*(7), 267-278.
- Aziz-Zadeh, L., Koski, L., Zaidel, E., Mazziotta, J., & Iacoboni, M. (2006). Lateralization of the human mirror neuron system. *J Neurosci*, *26*(11), 2964-2970.
- Bak, T. H., O'Donovan, D. G., Xuereb, J. H., Boniface, S., & Hodges, J. R. (2001). Selective impairment of verb processing associated with pathological changes in Brodmann areas 44 and 45 in the motor neurone disease-dementia-aphasia syndrome. *Brain*, *124*(Pt 1), 103-120.
- Barsalou, L. W. (2008). Grounded cognition. *Annu Rev Psychol*, *59*, 617-645.
- Bentin, S. (1989). Electrophysiological studies of visual word perception, lexical organization, and semantic processing: a tutorial review. *Lang Speech*, *3*(Pt 3), 205-220.
- Bertenthal, B. I., Longo, M. R., & Kosobud, A. (2006). Imitative response tendencies following observation of intransitive actions. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, *32*(2), 210-225.
- Biermann-Ruben, K., Jonas, M., Kessler, K., Siebner, H. R., Bäumer, T., Schnitzler, A., & Münchau, A. (2008). Observing repetitive finger movements modulates response times of auditorily cued finger movements. *Brain Cogn*, *68*(1), 107-113.
- Biermann-Ruben, K., Kessler, K., Jonas, M., Siebner, H. R., Bäumer, T., Münchau, A., & Schnitzler, A. (2008). Right hemisphere contributions to imitation tasks. *Eur J Neurosci*, *27*(7), 1843-1855.
- Biermann-Ruben, K., Miller, A., Franzkowiak, S., Finis, J., Pollok, B., Wach, C., . . . Schnitzler, A. (2012). Increased sensory feedback in Tourette syndrome. *Neuroimage*, *63*(1), 119-125.
- Bonda, E., Petrides, M., Ostry, D., & Evans, A. (1996). Specific involvement of human parietal systems and the amygdala in the perception of biological motion. *J Neurosci*, *16*(11), 3737-3744.
- Boulenger, V., Silber, B. Y., Roy, A. C., Paulignan, Y., Jeannerod, M., & Nazir, T. A. (2008). Subliminal display of action words interferes with motor planning: a combined EEG and kinematic study. *J Physiol Paris*, *102*(1-3), 130-136.
- Brass, M., Bekkering, H., Wohlschläger, A., & Prinz, W. (2000). Compatibility between observed and executed finger movements: comparing symbolic, spatial, and imitative cues. *Brain Cogn*, *44*(2), 124-143.
- Broca, P.P. (1865). Sur la siege faculte du langage articule. *Bull Soc Anthropol Paris*, *6*, 493-494.

- Buccino, G., Binkofski, F., Fink, G. R., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., . . . Freund, H. J. (2001). Action observation activates premotor and parietal areas in a somatotopic manner: an fMRI study. *Eur J Neurosci*, *13*(2), 400-404.
- Buccino, G., Riggio, L., Melli, G., Binkofski, F., Gallese, V., & Rizzolatti, G. (2005). Listening to action-related sentences modulates the activity of the motor system: a combined TMS and behavioral study. *Brain Res Cogn Brain Res*, *24*(3), 355-363.
- Buccino, G., Vogt, S., Ritzl, A., Fink, G. R., Zilles, K., Freund, H. J., & Rizzolatti, G. (2004). Neural circuits underlying imitation learning of hand actions: an event-related fMRI study. *Neuron*, *42*(2), 323-334.
- Bünting, Karl-Dieter, & Karatas, Ramona. (1996). *Deutsches Wörterbuch*. Chur, Schweiz: Isis.
- Cheyne, D., & Weinberg, H. (1989). Neuromagnetic fields accompanying unilateral finger movements: pre-movement and movement-evoked fields. *Exp Brain Res*, *78*(3), 604-612.
- Decety, J., Chaminade, T., Grezes, J., & Meltzoff, A. N. (2002). A PET exploration of the neural mechanisms involved in reciprocal imitation. *Neuroimage*, *15*(1), 265-272.
- Deecke, L., Grozinger, B., & Kornhuber, H. H. (1976). Voluntary finger movement in man: cerebral potentials and theory. *Biol Cybern*, *23*(2), 99-119.
- di Pellegrino, G., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., & Rizzolatti, G. (1992). Understanding motor events: a neurophysiological study. *Exp Brain Res*, *91*(1), 176-180.
- Finis, J., Moczydlowski, A., Pollok, B., Biermann-Ruben, K., Thomalla, G., Heil, M., . . . Münchau, A. (2012). Echoes from childhood-imitation in Gilles de la Tourette Syndrome. *Mov Disord*, *27*(4), 562-565.
- Gallese, V., Fadiga, L., Fogassi, L., & Rizzolatti, G. (1996). Action recognition in the premotor cortex. *Brain*, *119*(Pt 2), 593-609.
- Gálvez-Jiménez, Néstor. (2007). Parkinson's Disease. In S. Gilman (Ed.), *Neurobiology of Disease* (pp. 51-67). London: Elsevier.
- Gilles de la Tourette, G. (1885). Etude sur une affection nerveuse caractérisé par de l'incoordination motrice accompagnée d'écholalie at de coprolalie. *Archives de Neurologie: Revue mensuelle des maladies nerveuses et mentales*, *9*, 19-42; 158-200.
- Goldenberg, Georg. (2007). Apraxie. In G. Goldenberg (Ed.), *Neuropsychologie* (pp. 135-165). München: Urban & Fischer.
- Grafton, S. T., Arbib, M. A., Fadiga, L., & Rizzolatti, G. (1996). Localization of grasp representations in humans by positron emission tomography. 2. Observation compared with imagination. *Exp Brain Res*, *112*(1), 103-111.
- Grillner, Sten. (2003). Fundamentals of Motor Systems. In F. E. B. Larry R. Squire, Susan K. McConnell, James L. Roberts, Nicholas C. Spitzer, Michael J. Zigmond (Ed.), *Fundamental Neuroscience* (pp. 753-766). London: Elsevier.

- Gross, J., Pollok, B., Dirks, M., Timmermann, L., Butz, M., & Schnitzler, A. (2005). Task-dependent oscillations during unimanual and bimanual movements in the human primary motor cortex and SMA studied with magnetoencephalography. *Neuroimage*, *26*(1), 91-98.
- Grossman, E., Donnelly, M., Price, R., Pickens, D., Morgan, V., Neighbor, G., & Blake, R. (2000). Brain areas involved in perception of biological motion. *J Cogn Neurosci*, *12*(5), 711-720.
- Grossman, M., Anderson, C., Khan, A., Avants, B., Elman, L., & McCluskey, L. (2008). Impaired action knowledge in amyotrophic lateral sclerosis. *Neurology*, *71*(18), 1396-1401.
- Hagoort, P. (2013). MUC (Memory, Unification, Control) and beyond. *Front Psychol*, *4*, 416. doi: 10.3389/fpsyg.2013.00416
- Hämäläinen, M., Hari, R., Ilmoniemi, R. J., Knuutila, J., & Lounasmaa, O. V. (1993). Magnetoencephalography: theory, instrumentation, and applications to noninvasive studies of the working brain. *Rev Mod Phys*, *65*, 413-497.
- Hauk, O., Johnsrude, I., & Pulvermüller, F. (2004). Somatotopic representation of action words in human motor and premotor cortex. *Neuron*, *41*(2), 301-307.
- Hauk, O., & Pulvermüller, F. (2011). The lateralization of motor cortex activation to action-words. *Front Hum Neurosci*, *5*, 149. doi: 10.3389/fnhum.2011.00149
- Hebb, D. O. (1949). *The Organization of Behavior: A neuropsychological theory*. New York: Wiley.
- Herrera, E., Rodriguez-Ferreiro, J., & Cuetos, F. (2012). The effect of motion content in action naming by Parkinson's disease patients. *Cortex*, *48*(7), 900-904.
- Iacoboni, M., & Dapretto, M. (2006). The mirror neuron system and the consequences of its dysfunction. *Nat Rev Neurosci*, *7*(12), 942-951.
- Iacoboni, M., Koski, L. M., Brass, M., Bekkering, H., Woods, R. P., Dubeau, M. C., . . . Rizzolatti, G. (2001). Reafferent copies of imitated actions in the right superior temporal cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A*, *98*(24), 13995-13999.
- Iacoboni, M., Woods, R. P., Brass, M., Bekkering, H., Mazziotta, J. C., & Rizzolatti, G. (1999). Cortical mechanisms of human imitation. *Science*, *286*(5449), 2526-2528.
- Jefferies, E., & Lambon Ralph, M. A. (2006). Semantic impairment in stroke aphasia versus semantic dementia: a case-series comparison. *Brain*, *129*(Pt 8), 2132-2147. doi: 10.1093/brain/awl153
- Johansson, G. (1973). Visual perception of biological motion and a model for its analysis. *Percept Psychophys*, *14*, 201-211.
- Jonas, M., Biermann-Ruben, K., Kessler, K., Lange, R., Bäumer, T., Siebner, H. R., . . . Münchau, A. (2007). Observation of a finger or an object movement primes imitative responses differentially. *Exp Brain Res*, *177*(2), 255-265.
- Jonas, M., Thomalla, G., Biermann-Ruben, K., Siebner, H. R., Müller-Vahl, K., Bäumer, T., . . . Münchau, A. (2010). Imitation in patients with Gilles de la Tourette syndrome--a behavioral study. *Mov Disord*, *25*(8), 991-999. doi: 10.1002/mds.22994

- Kemmerer, D., Castillo, J. G., Talavage, T., Patterson, S., & Wiley, C. (2008). Neuroanatomical distribution of five semantic components of verbs: evidence from fMRI. *Brain Lang*, *107*(1), 16-43.
- Kiefer, M., & Barsalou, L. W. (2013). Grounding the human conceptual system in perception, action, and internal states. In W. Prinz, M. Beisert & A. Herwig (Eds.), *Action science: Foundations of an emerging discipline* (pp. 381-407). Cambridge: MIT Press.
- Klepp, A., Niccolai, V., Buccino, G., Schnitzler, A., & Biermann-Ruben, K. (2015). Language-motor interference reflected in MEG beta oscillations. *Neuroimage*, *109*, 438-448. doi: 10.1016/j.neuroimage.2014.12.077
- Klepp, A., Weissler, H., Niccolai, V., Terhalle, A., Geisler, H., Schnitzler, A., & Biermann-Ruben, K. (2014). Neuromagnetic hand and foot motor sources recruited during action verb processing. *Brain Lang*, *128*(1), 41-52.
- Kornhuber, H. H., & Deecke, L. (1964). Hirnpotentialänderungen beim Menschen vor und nach Willkürbewegungen, dargestellt mit Magnetbandspeicherung und Rückwärtsanalyse. *Pflügers Arch Gesamte Physiol Menschen Tiere*, *281*, R52.
- Koski, L., Iacoboni, M., Dubeau, M. C., Woods, R. P., & Mazziotta, J. C. (2003). Modulation of cortical activity during different imitative behaviors. *J Neurophysiol*, *89*(1), 460-471.
- Koski, L., Wohlschläger, A., Bekkering, H., Woods, R. P., Dubeau, M. C., Mazziotta, J. C., & Iacoboni, M. (2002). Modulation of motor and premotor activity during imitation of target- directed actions. *Cereb Cortex*, *12*(8), 847-855.
- Kristeva, R., Cheyne, D., & Deecke, L. (1991). Neuromagnetic fields accompanying unilateral and bilateral voluntary movements: topography and analysis of cortical sources. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, *81*(4), 284-298.
- Malikovic, A., Amunts, K., Schleicher, A., Mohlberg, H., Eickhoff, S. B., Wilms, M., . . . Zilles, K. (2007). Cytoarchitectonic analysis of the human extrastriate cortex in the region of V5/MT+: a probabilistic, stereotaxic map of area hOc5. *Cereb Cortex*, *17*(3), 562-574.
- Maragakis, N. J., & Rothstein, J. D. (2007). Amyotrophic Lateral Sclerosis: Idiopathic and Inherited. In S. Gilman (Ed.), *Neurobiology of Disease* (pp. 521-535). London: Elsevier.
- Miall, R. C. (2003). Connecting mirror neurons and forward models. *Neuroreport*, *14*(17), 2135-2137.
- Moseley, R., Carota, F., Hauk, O., Mohr, B., & Pulvermüller, F. (2012). A role for the motor system in binding abstract emotional meaning. *Cereb Cortex*, *22*(7), 1634-1647. doi: 10.1093/cercor/bhr238
- Mummery, C. J., Patterson, K., Price, C. J., Ashburner, J., Frackowiak, R. S., & Hodges, J. R. (2000). A voxel-based morphometry study of semantic dementia: relationship between temporal lobe atrophy and semantic memory. *Ann Neurol*, *47*(1), 36-45.

- Niccolai, V., Klepp, A., Weissler, H., Hoogenboom, N., Schnitzler, A., & Biermann-Ruben, K. (2014). Grasping Hand Verbs: Oscillatory Beta and Alpha Correlates of Action-Word Processing. *PLoS One*, *9*(9), e108059.
- Niedeggen, M., & Wist, E. R. (1999). Characteristics of visual evoked potentials generated by motion coherence onset. *Brain Res Cogn Brain Res*, *8*(2), 95-105.
- Nishitani, N., & Hari, R. (2000). Temporal dynamics of cortical representation for action. *Proc Natl Acad Sci U S A*, *97*(2), 913-918.
- Nishitani, N., & Hari, R. (2002). Viewing lip forms: cortical dynamics. *Neuron*, *36*(6), 1211-1220.
- Oostenveld, R., Fries, P., Maris, E., & Schoffelen, J. M. (2011). FieldTrip: Open source software for advanced analysis of MEG, EEG, and invasive electrophysiological data. *Comput Intell Neurosci*, *2011*, 156869. doi: 10.1155/2011/156869
- Pavlidou, A., Schnitzler, A., & Lange, J. (2014). Interactions between visual and motor areas during the recognition of plausible actions as revealed by magnetoencephalography. *Hum Brain Mapp*, *35*(2), 581-592. doi: 10.1002/hbm.22207
- Pelphrey, K. A., Mitchell, T. V., McKeown, M. J., Goldstein, J., Allison, T., & McCarthy, G. (2003). Brain activity evoked by the perception of human walking: controlling for meaningful coherent motion. *J Neurosci*, *23*(17), 6819-6825.
- Penfield, W. (1947). Some observations on the cerebral cortex of man. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*, *134*(876), 329-347.
- Peterson, B. S., Thomas, P., Kane, M. J., Scahill, L., Zhang, H., Bronen, R., . . . Staib, L. (2003). Basal Ganglia volumes in patients with Gilles de la Tourette syndrome. *Arch Gen Psychiatry*, *60*(4), 415-424.
- Pfurtscheller, G., & Lopes da Silva, F. H. (1999). Event-related EEG/MEG synchronization and desynchronization: basic principles. *Clin Neurophysiol*, *110*(11), 1842-1857.
- Prado, H. S., Rosario, M. C., Lee, J., Hounie, A. G., Shavitt, R. G., & Miguel, E. C. (2008). Sensory phenomena in obsessive-compulsive disorder and tic disorders: a review of the literature. *CNS Spectr*, *13*(5), 425-432.
- Puce, A., Allison, T., Bentin, S., Gore, J. C., & McCarthy, G. (1998). Temporal cortex activation in humans viewing eye and mouth movements. *J Neurosci*, *18*(6), 2188-2199.
- Pulvermüller, F. (2013). How neurons make meaning: brain mechanisms for embodied and abstract-symbolic semantics. *Trends Cogn Sci*, *17*(9), 458-470.
- Pulvermüller, F., Harle, M., & Hummel, F. (2001). Walking or talking? Behavioral and neurophysiological correlates of action verb processing. *Brain Lang*, *78*(2), 143-168.
- Rizzolatti, G., Fadiga, L., Gallese, V., & Fogassi, L. (1996). Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Brain Res Cogn Brain Res*, *3*(2), 131-141.

- Robertson, M. M. (2000). Tourette syndrome, associated conditions and the complexities of treatment. *Brain*, *123*(Pt 3), 425-462.
- Rüschemeyer, S. A., Brass, M., & Friederici, A. D. (2007). Comprehending prehending: neural correlates of processing verbs with motor stems. *J Cogn Neurosci*, *19*(5), 855-865.
- Salmelin, R., Forss, N., Knuutila, J., & Hari, R. (1995). Bilateral activation of the human somatomotor cortex by distal hand movements. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, *95*(6), 444-452.
- Sanes, J. N., Donoghue, J. P., Thangaraj, V., Edelman, R. R., & Warach, S. (1995). Shared neural substrates controlling hand movements in human motor cortex. *Science*, *268*(5218), 1775-1777.
- Sato, M., Mengarelli, M., Riggio, L., Gallese, V., & Buccino, G. (2008). Task related modulation of the motor system during language processing. *Brain Lang*, *105*(2), 83-90.
- Tettamanti, M., Buccino, G., Saccuman, M. C., Gallese, V., Danna, M., Scifo, P., . . . Perani, D. (2005). Listening to action-related sentences activates fronto-parietal motor circuits. *J Cogn Neurosci*, *17*(2), 273-281.
- Tommasi, G., Fiorio, M., Yelnik, J., Krack, P., Sala, F., Schmitt, E., . . . Chelazzi, L. (2015). Disentangling the role of cortico-Basal Ganglia loops in top-down and bottom-up visual attention: an investigation of attention deficits in Parkinson disease. *J Cogn Neurosci*, *27*(6), 1215-1237. doi: 10.1162/jocn_a_00770
- Tootell, R. B., Reppas, J. B., Kwong, K. K., Malach, R., Born, R. T., Brady, T. J., . . . Belliveau, J. W. (1995). Functional analysis of human MT and related visual cortical areas using magnetic resonance imaging. *J Neurosci*, *15*(4), 3215-3230.
- Vaina, L. M., Cowey, A., Eskew, R. T., Jr., LeMay, M., & Kemper, T. (2001). Regional cerebral correlates of global motion perception: evidence from unilateral cerebral brain damage. *Brain*, *124*(Pt 2), 310-321.
- Vigliocco, G., Kousta, S. T., Della Rosa, P. A., Vinson, D. P., Tettamanti, M., Devlin, J. T., & Cappa, S. F. (2014). The neural representation of abstract words: the role of emotion. *Cereb Cortex*, *24*(7), 1767-1777. doi: 10.1093/cercor/bht025
- Wernicke, Carl. (1874). *Der aphasische Symptomenkomplex. Eine psychologische Studie auf anatomischer Basis*. Breslau: M. Cohn & Weigert.
- Willems, R. M., Toni, I., Hagoort, P., & Casasanto, D. (2009). Neural Dissociations between Action Verb Understanding and Motor Imagery. *J Cogn Neurosci*, *22*(10), 2387-2400.
- Wise, R. J. (2003). Language systems in normal and aphasic human subjects: functional imaging studies and inferences from animal studies. *Br Med Bull*, *65*, 95-119.
- Yousry, T. A., Schmid, U. D., Alkadhi, H., Schmidt, D., Peraud, A., Buettner, A., & Winkler, P. (1997). Localization of the motor hand area to a knob on the precentral gyrus. A new landmark. *Brain*, *120*(Pt 1), 141-157.
- Zeki, S. (1991). Cerebral akinesia (visual motion blindness). A review. *Brain*, *114*(Pt 2), 811-824.

Zeki, S., Watson, J. D., Lueck, C. J., Friston, K. J., Kennard, C., & Frackowiak, R. S. (1991). A direct demonstration of functional specialization in human visual cortex. *J Neurosci*, *11*(3), 641-649.

5 Abkürzungsverzeichnis

ALS	amyotrophe Lateralsklerose
BA	Brodmann Area
ERD	event-related desynchronisation
ERS	event-related synchronisation
GC	grounded cognition
Hz	Hertz
MEF	movement evoked field
MEG	Magnetenzephalographie
MF	motor field
MP	motor potential
ms	Millisekunden
PD	Parkinson's Disease
SQUID	Superconducting Quantum Interference Device
TS	Tourette Syndrom

6 Danksagung

Mein Dank gilt Alfons Schnitzler, der mich in allen Phasen meiner wissenschaftlichen Tätigkeit stets gefördert, gefordert und mir ein gutes Maß an Freiraum zugestanden hat; von der Doktorandin bis zur Arbeitsgruppenleiterin war er mir ein hervorragender Mentor und ist es noch. Vielen Kolleginnen und Kollegen danke ich für die angenehme Arbeitsatmosphäre, den guten wissenschaftlichen Austausch und die tatkräftige Unterstützung bei der praktischen Umsetzung von Experimenten. Mein besonderer Dank gilt Valentina Niccolai und Anne Klepp, mit denen gemeinsam ich die jüngsten Studien zur verbalen Repräsentation von Bewegung durchgeführt habe. Beide Kolleginnen schätze ich fachlich und persönlich sehr und ich freue mich, dass sie nach den ersten vier Jahren Sonderforschungsbereich weiter mit mir gemeinsam arbeiten möchten. Weiterhin danke ich Vanessa Krause, mit der ich viele Jahre ein Büro teilte (und es noch gerne tue), und mit der ich viele Erörterungen über Daten, Fakten und Möglichkeiten führte. Meiner langjährigen Kollegin Bettina Pollok und meinem fast ebenso langjährigen Kollegen Markus Butz danke ich für die umfassende fachliche und moralische Unterstützung. Allen lieben Kolleginnen und Kollegen, die ich nicht namentlich aufführe vor allem aus Sorge, jemanden hier versehentlich nicht zu nennen, danke ich für fast unzählige gemeinsame Mensagänge, die dem körperlichen Wohlbefinden meist und dem seelischen Wohlbefinden stets dienlich waren, und nicht zu vergessen für zahlreiche Kuchenmeetings anlässlich eines Geburtstags - des eigenen oder des Nachwuchses, eines Ein- oder Ausstands oder einer Publikation. Ich danke allen Kolleginnen und Kollegen, die als Kooperationspartner an anderen Universitäten meinen Horizont erweiterten, insbesondere danke ich Riitta Salmelin für die Unterstützung meiner frühen Arbeit und den "Hamburgern" aus der Kooperation zu Spiegelneuronen und dem Tourette-Syndrom. Allen Studienteilnehmern, Tourette-Patienten wie Kontrollprobanden gebührt ebenfalls mein Dank.

Vor allem danke ich meiner Familie, ohne deren Unterstützung ich die wissenschaftliche Arbeit nach der Promotion - mit Kindern - nicht hätte fortsetzen können und wollen.

7 Originalarbeiten

1. **Biermann-Ruben, K.**, Kessler, K., Jonas, M., Siebner, H.R., Bäumer, T., Münchau, A. & Schnitzler, A. (2008) Right hemisphere contributions to imitation tasks. *European Journal of Neuroscience* 27(7): 1843-55. doi: 10.1111/j.1460-9568.2008.06146.x.
2. **Biermann-Ruben, K.**, Jonas, M., Kessler, K., Siebner, H.R., Bäumer, T., Schnitzler, A. & Münchau, A. (2008) Observing repetitive finger movements modulates response times of auditorily cued finger movements. *Brain and Cognition* 68(1): 107-113. doi: 10.1016/j.bandc.2008.03.005.
3. Jonas, M., Thomalla, G., **Biermann-Ruben, K.**, Siebner, H.R., Müller-Vahl, K., Bäumer, T., Gerloff, Ch., Schnitzler, A., Orth, M. & Münchau, A. (2010) Imitation in patients with Gilles de la Tourette syndrome – a behavioural study. *Movement Disorders* 25(8): 991-999. doi: 10.1002/mds.22994.
4. Finis, J., Moczydlowski, A., Pollok, B., **Biermann-Ruben, K.**, Thomalla, G., Heil, M. Krause, H., M. Jonas, M., Schnitzler, A. & Münchau, A. (2012) Echoes from childhood – imitation in Gilles de la Tourette syndrome. *Movement Disorders* 27(4): 562-565. doi: 10.1002/mds.24913.
5. **Biermann-Ruben, K.**, Miller, A., Franzkowiak, S., Paszek, J., Pollok, B., Wach, C., Südmeyer, M., Jonas, M., Thomalla, G., Münchau, A., Müller-Vahl, K. & Schnitzler, A. (2012) Increased sensory feedback in Tourette Syndrome. *Neuroimage* 63(1): 119-125. doi: 10.1016/j.neuroimage.2012.06.059.
6. Klepp, A., Weissler, H. Niccolai, V., Terhalle, A., Geisler, H., Schnitzler, A. & **Biermann-Ruben, K.** (2014) Neuromagnetic hand and foot motor sources recruited during action verb processing. *Brain & Language* 128: 41-52. doi: 10.1016/j.bandl.2013.12.001.
7. Niccolai, V., Klepp, A., Weissler, H., Hoogenboom, N., Schnitzler, A., & **Biermann-Ruben, K.** (2014) Grasping Hand Verbs: Oscillatory Beta and Alpha Correlates of Action-Word Processing. *PloS One* 9 (9): e108059. doi: 10.1371/journal.pone.0108059.
8. Klepp, A., Niccolai, V., Buccino, G., Schnitzler, A. & **Biermann-Ruben, K.** (2015). Language-motor interference reflected in MEG beta oscillations. *Neuroimage* 109: 438-48. doi: 10.1016/j.neuroimage.2014.12.077.