

Räumliche Aufmerksamkeitsorientierung durch soziale Hinweisreize: Hirnaktivierung & Konnektivität

Inauguraldissertation

zur Erlangung des akademischen Grades

doctor rerum naturalium

(Dr. rer. nat.)

Fachbereich Psychologie

der Justus-Liebig-Universität Gießen

vorgelegt von

Dipl.-Psych. Denise Elfriede Liesa Lockhofen

Gutachter:

Prof. Dr. Gebhard Sammer

Prof. Dr. Rudolf Stark

Gießen, Juli 2018

„The trouble is you can shut your eyes but you can't shut your mind.”

(Terry Pratchett, *Wintersmith*)

Danksagung

Hiermit möchte ich mich bei allen bedanken, die mich bei der Anfertigung meiner Arbeit unterstützt haben. Besonderer Dank gilt meinem Betreuer Prof. Dr. Gebhard Sammer, sowie Dr. Harald Gruppe, Christoph Ruprecht, Dr. Jona Iffland, Dr. Nina Haible-Baer, Dr. Eva Bauer, Helge Gebhardt, Dr. Morten Kaletsch und Prof. Dr. Bernd Gallhofer. Außerdem möchte ich mich bei meinen Freunden und meiner Familie bedanken, die in den letzten Monaten sowohl physisch als auch mental öfter auf meine Anwesenheit verzichten mussten.

Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung	8
1. Theorie	9
1.1. Die Bedeutung der Augenregion für die soziale Kommunikation	9
1.1.1. Grundlagen der sozialen Kommunikation	9
1.1.2. Morphologie des menschlichen Auges	11
1.1.3. Die Wahrnehmung von Augen im Kindesalter	11
1.1.4. Die Bedeutung der Augenregion bei der Wahrnehmung von Gesichtern	12
1.1.5. Die Unterscheidung von direktem und abgewandtem Blick	13
1.2. Zusammenhang von Blickreizen, Joint Attention und Theory of Mind	16
1.2.1. Blickbewegungen und Joint Attention	16
1.2.2. Entwicklung von Joint Attention	18
1.2.3. Theory of Mind	19
1.2.4. Defizite bei Joint Attention und Theory of Mind	20
1.3. Räumliche Aufmerksamkeit	22
1.3.1. Bottom-up und Top-down	22
1.3.2. Lenkung der räumlichen Aufmerksamkeit durch periphere Hinweisreize	23
1.3.3. Lenkung der räumlichen Aufmerksamkeit durch zentrale Hinweisreize	24
1.4. Der Gaze-Cueing-Effekt	26
1.4.1. Das Gaze-Cueing-Paradigma	26
1.4.2. Gaze Cueing versus Arrow Cueing	28
1.4.3. Faktoren, die den Gaze-Cueing-Effekt beeinflussen	30
1.4.3.1. Geschlecht	30
1.4.3.2. Alter	31
1.4.3.3. Erkrankungen	32
1.4.3.4. SOA	35
1.4.3.5. Sonstige Einflussfaktoren	38
1.5. Neuronale Korrelate der Gesichter-Verarbeitung	39
1.5.1. Ein Netzwerk zur neuronalen Verarbeitung von Gesichtern	39
1.5.2. Der fusiforme Gyrus	42
1.5.3. Der superiore temporale Sulcus	43

1.5.4.	Weitere Gehirnareale zur Gesichter-Wahrnehmung	45
1.6.	Neuronale Korrelate von Joint Attention und Theory of Mind	48
1.7.	Neuronale Korrelate räumlicher Aufmerksamkeit	51
1.8.	Neuronale Korrelate des Gaze-Cueing-Paradigmas	54
1.9.	Funktionelle Konnektivität	61
2.	Teil 1: Der Effekt von sozialen und nicht-sozialen Hinweisreizen auf die räumliche Aufmerksamkeitsorientierung und die damit verbundene neuronale Aktivierung	65
2.1.	Fragestellung	65
2.2.	Methode	68
2.2.1.	Versuchspersonen	68
2.2.2.	Versuchsaufbau	68
2.2.3.	Experimentelle Stimuli	69
2.2.4.	Versuchsablauf	70
2.2.5.	FMRT-Daten	73
2.2.5.1.	Ganzkopf-und ROI-Analysen	73
2.2.5.2.	Analyse der funktionellen Konnektivität	75
2.3.	Ergebnisse	77
2.3.1.	Verhaltensdaten	77
2.3.2.	FMRT-Ergebnisse	78
2.3.2.1.	Ganzkopfanalysen	79
2.3.2.2.	ROI-Analysen	81
2.3.2.3.	Funktionelle Konnektivität	82
2.4.	Diskussion	84
2.4.1.	Verhaltensergebnisse (Hypothese 1)	84
2.4.2.	Unterschiede in der neuronalen Verarbeitung von sozialen und nicht-sozialen Reizen (Hypothese 2)	85
2.4.3.	Unterschiede in der Aktivierung des fusiformen Gyrus und des superioren temporalen Sulcus (Hypothesen 4 und 5)	87
2.4.4.	Unterschiede in der funktionellen Konnektivität (Hypothesen 6 und 7)	89
2.4.5.	Effekt der SOA (Hypothese 3)	91
2.4.6.	Fazit	93

3.	Teil 2: Der Einfluss von SOA und Alter auf den Gaze-Cueing-Effekt und damit einhergehende Veränderungen der neuronalen Aktivierung und funktionellen Konnektivität	95
3.1.	Fragestellung	95
3.1.1.	Einfluss der SOA	95
3.1.2.	Einfluss des Alters	98
3.2.	Methode	102
3.2.1.	Versuchspersonen	102
3.2.2.	Experimentelle Stimuli	102
3.2.3.	Versuchsaufbau & Versuchsablauf	103
3.2.4.	FMRT-Daten	105
3.2.4.1.	FMRT-Vorverarbeitung	105
3.2.4.2.	Ganzkopfanalysen	105
3.2.4.3.	Analyse der funktionellen Konnektivität	106
3.3.	Ergebnisse	109
3.3.1.	Verhaltensdaten	109
3.3.2.	FMRT-Ergebnisse: Ganzkopfanalysen	112
3.3.2.1.	Vergleich sozialer und nicht-sozialer Hinweisreize	112
3.3.2.2.	Vergleich von kurzer und langer SOA	115
3.3.2.3.	Vergleich der Altersgruppen Q1 und Q3	116
3.3.3.	FMRT-Ergebnisse: funktionelle Konnektivität	118
3.3.3.1.	Vergleich von kurzer und langer SOA	118
3.3.3.2.	Vergleich der Altersgruppen Q1 und Q3	121
3.4.	Diskussion	130
3.4.1.	Verhaltensergebnisse (Hypothesen 2 und 7)	130
3.4.1.1.	Vergleich von kurzer und langer SOA (Hypothese 2)	131
3.4.1.2.	Vergleich der Altersgruppen Q1, Q2 und Q3 (Hypothese 7)	132
3.4.2.	FMRT-Ergebnisse: Ganzkopfanalysen (Hypothesen 1, 3 und 8)	134
3.4.2.1.	Vergleich sozialer und nicht-sozialer Hinweisreize (Hypothese 1)	134
3.4.2.2.	Vergleich von kurzer und langer SOA (Hypothese 3)	136
3.4.2.3.	Vergleich der Altersgruppen Q1 und Q3 (Hypothese 8)	141
3.4.3.	FMRT-Ergebnisse: funktionelle Konnektivität (Hypothesen 4-6 und 9-11)	143

3.4.3.1.	Vergleich von kurzer und langer SOA (Hypothesen 4-6)	143
3.4.3.2.	Vergleich der Altersgruppen Q1 und Q3 (Hypothesen 9-11)	146
3.4.4.	Fazit	150
3.4.4.1.	Soziale und nicht-soziale Reize	150
3.4.4.2.	SOA	151
3.4.4.3.	Alter	152
4.	Ausblick	155
	Literaturverzeichnis	160
	Tabellenverzeichnis	188
	Abbildungsverzeichnis	190
5.	Anhang	192
A.	Tabelle 16	192
B.	Tabelle 17	195
	Erklärung	197

Zusammenfassung

Es herrscht die Annahme, dass der menschliche Blick ein besonderer visueller Reiz ist, der auf spezielle Weise verarbeitet wird. Diese Vermutung wird durch die Beobachtung gestützt, dass abgewandte Augen zu einer automatischen Verschiebung der Aufmerksamkeit in Blickrichtung führen („Gaze-Cueing“-Effekt). Allerdings hat sich gezeigt, dass dieser Effekt nicht spezifisch für soziale Reize ist und auch bei nicht-sozialen Pfeilreizen auftreten kann. Die Betrachtung der Hirnaktivierung hat bislang noch keine abschließende Klarheit in Bezug auf die neuronale Verarbeitung sozialer und nicht-sozialer Hinweisreize erbringen können. Zielsetzung dieser Arbeit ist es daher, die neuronalen Mechanismen des Gaze-Cueing-Effektes und zwei seiner Einflussfaktoren (Alter, Stimulus-Onset-Asynchronie (SOA)) genauer zu untersuchen. Die Ergebnisse zeigen, dass Blickreize in erster Linie occipito-temporale Regionen und Pfeilreize occipito-parietale Regionen aktivierten, was die Annahme unterstützt, dass es sich beim menschlichen Blick um einen besonders bedeutsamen Reiz handelt, der auf spezielle Weise verarbeitet wird. Die Untersuchung der Einflussfaktoren Alter und SOA ergab eine stärkere Aktivierung occipito-temporalen, cingulärer und frontaler Regionen für die kurze SOA, sowie ein unterschiedlich aktiviertes funktionelles Netzwerk. Innerhalb dieses Netzwerks führte die lange SOA zu einer stärkeren Konnektivität zwischen anterioren Arealen, die mit kognitiver Kontrolle assoziiert werden. Bei sozialen Hinweisreizen und kurzer SOA zeigte sich zusätzlich eine stärkere Konnektivität posteriorer Regionen, was auf eine frühere visuelle Verarbeitung sozialer Reize hindeutet. In Bezug auf das Alter ließ sich eine veränderte Aktivierung des Thalamus bei älteren Probanden, sowie eine stärkere Konnektivität zwischen frontalen, temporalen und medialen Regionen, die mit der Verarbeitung sozialer Reize assoziiert werden, bei jüngeren Probanden nachweisen.

1. Theorie

1.1. Die Bedeutung der Augenregion für die soziale Kommunikation

1.1.1. Grundlagen der sozialen Kommunikation

Es gibt zahlreiche Formen sozialer Kommunikation, sowohl unter Menschen als auch im Tierreich. Der Austausch zwischen Spezies einer oder verschiedener Arten kann physisch, chemisch oder visuell erfolgen (Crespi, 2001). Die Art der Verständigung und die dafür eingesetzten, zum Teil hochspezialisierten Mittel (z.B. Hände und Augen beim Mensch), können es schwierig machen, soziale Hinweisreize über verschiedene Spezies hinweg zu vergleichen. Trotzdem haben die meisten Spezies einen Weg gefunden, ihr Verhalten zu koordinieren. Sei es, weil sie in Gruppen zusammenleben oder weil sie Beute finden und jagen müssen, um sich zu ernähren (Shepherd, 2010). Sogar Mikroorganismen nutzen soziale Kommunikation, um ihre Aktivitäten in großen Gruppen zu synchronisieren (Waters & Bassler, 2005). Auf diese Weise sind sie dazu in der Lage, komplexe soziale Verhaltensweisen auszuführen, wie das Kooperieren bei der Nahrungssuche, beim Aufbau von Biofilmen, bei der Reproduktion oder bei der Suche nach neuen Habitaten (Crespi, 2001). Auch viele Tierarten kommunizieren über chemische Moleküle, zum Beispiel über Pheromone (Wyatt, 2003). Diese Art der Kommunikation ist im Tierreich sogar häufiger als jedes andere Signal. Eine weitere wichtige Kommunikationsart sind Lautäußerungen und Sprache. Viele Tierarten, darunter vor allem Säugetiere und Vögel, kommunizieren über Ruf-Laute, um ihr Territorium zu markieren, Sexualpartner anzulocken oder über weitere Entfernungen in

Kontakt zu bleiben (Harrington et al., 1978; McComb, 1991; Grinnell & McComb, 2001). Allerdings konnte festgestellt werden, dass Tiere (mit der möglichen Ausnahme bestimmter Affen-Arten) Schwierigkeiten haben, den mentalen Zustand anderer Tiere zu erkennen. Das bedeutet, sie können über ihre Ruf-Laute zwar Informationen weitergeben, tun dies aber nicht mit einer bestimmten Absicht und erkennen vermutlich auch keine Absichten hinter den Lautäußerungen ihrer Artgenossen (Seyfarth & Cheney, 2003). Darin unterscheidet sich die tierische Kommunikation stark von der des Menschen, der Sprache gezielt einsetzt, um den mentalen Zustand seines Gesprächspartners, seine Überzeugungen und Absichten, zu beeinflussen (Seyfarth & Cheney, 2003). Neben Lautäußerungen und Pheromonen spielen auch Gesten und Blickreize eine Rolle in der sozialen Kommunikation (Review in Shepherd, 2010). In dieser Hinsicht hat sich gezeigt, dass bestimmte Affen-Arten, wie zum Beispiel Rhesus-Affen, dazu in der Lage sind, die Zeige-Gesten von menschlichen Interaktionspartnern zu erlernen. Im Gegensatz dazu nutzen Schimpansen diese Hinweisreize ganz natürlich. Auch eine Reihe von domestizierten Tierarten, wie Ziegen, Pferde oder Hunde, scheinen menschliche Gesten interpretieren zu können, genau wie einige im Wasser lebende Säugetierarten, wie Delfine und Seerobben. Ein ähnliches Bild zeigt sich in Bezug auf Blickreize. Manche Tierarten nutzen Gesten und Blickreize sogar aus eigenem Antrieb, darunter Schimpansen, Makaken, Magaben, Lemuren, domestizierte Ziegen, Wölfe und Hunde. Trotzdem stellt der Blick im Tierreich einen eher untergeordneten sozialen Hinweisreiz dar, während er in der menschlichen Verständigung von großer Wichtigkeit ist.

1.1.2. Morphologie des menschlichen Auges

Ein deutlicher Unterschied zwischen Menschen und Tieren zeigt sich auch in der einzigartigen Morphologie des menschlichen Auges. Mit seiner schwarzen Fovea, der weißen Sclera und dem auffälligen Hell-Dunkel-Kontrast zwischen Iris und Lederhaut ist es dazu ausgelegt, sich von anderen Menschen leicht interpretieren zu lassen (Kobayashi & Kohshima, 2001). Deshalb ist es auch nicht verwunderlich, dass sich Menschen, anders als Primaten, sehr stark an der Augenregion anderer Menschen orientieren. Die Augen scheinen sich beim Menschen auf eine spezielle Weise entwickelt zu haben, die den gegenseitigen sozialen Austausch fördert. Aus diesem Grund sprechen Tomasello et al. (2007) auch von einem so genannten „kooperativen Auge“.

1.1.3. Die Wahrnehmung von Augen im Kindesalter

Im Gegensatz zu anderen Primaten, die sich stärker an der Kopfposition orientieren (Tomasello et al., 2007), beginnt die menschliche Sensibilität für die Wahrnehmung der Augen bereits sehr früh. Schon Neugeborene betrachten Gesichter mit offenen Augen länger als Gesichter mit geschlossenen Augen. Auch bevorzugen sie Gesichter mit direktem statt abgewandtem Blick (Farroni et al., 2006). Mit zwei Monaten können Kinder bereits dem Blick einer anderen Person folgen (Scaife & Bruner, 1975). Ab drei Monaten nehmen sie Blickrichtungen wahr und lächeln weniger, wenn eine Person nach einem zuvor hergestellten Blickkontakt wegsieht (Hains & Muir, 1996). Trotzdem scheinen sich Kinder bis zu einem Alter von etwa zehn Monaten noch mehr anhand der Körper- und Kopf-Position anderer

Menschen zu orientieren als an ihrer Blickrichtung. Erst ab zehn Monaten folgen sie der Kopfbewegung eines Erwachsenen mit offenen Augen eher als der Kopfbewegung eines Erwachsenen mit geschlossenen Augen (Brooks & Meltzoff, 2002; 2005). Mit etwa einem Jahr bevorzugen Kinder den Blick von Personen, die sie zuvor als verlässlich erlebten (Chow et al., 2008). Außerdem beginnen sie etwa zu dieser Zeit, Gesten und Blickbewegungen zu nutzen, um die Aufmerksamkeit Erwachsener zu manipulieren (Brooks & Meltzoff, 2002; Liskowski et al., 2004). Das konkrete Unterscheiden von Blickrichtungen bleibt allerdings noch für einige Jahre ungenau (Doherty et al., 2009). Diese Entdeckung spricht dafür, dass dem Blickverhalten mehrere unterschiedliche Prozesse zugrunde liegen, die sich zu verschiedenen Zeitpunkten entwickeln (Shepherd, 2010).

1.1.4. Die Bedeutung der Augenregion bei der Wahrnehmung von Gesichtern

Beim Erwachsenen zeigt sich die Wichtigkeit der Augen unter anderem darin, dass beim Betrachten eines Gesichts die meiste Zeit auf diese Region verwendet wird (Henderson et al., 2005; Rutherford et al., 2008). Außerdem beginnt das Betrachten eines Gesichts meist bei den Augen (Vinette et al., 2004; Eisenbarth & Alpers, 2011). Allerdings scheint dieser Effekt einem kulturellen Einfluss zu unterliegen. So zeigte sich, dass west-kaukasische Probanden bei einer Diskriminationsaufgabe hauptsächlich die Augenregion eines Gesichts betrachteten, während ost-asiatische Probanden eher die Mitte eines Gesichts fixierten. Dieser Unterschied könnte damit zusammenhängen, dass es in der asiatischen Kultur als unhöflich gilt, einer anderen Person direkt in die Augen zu blicken (Blais et al., 2008). Ein Grund für die menschliche Präferenz der Augenregion im Vergleich zu anderen Gesichtsmerkmalen scheint die besondere Bedeutung der Augenpartie für das Erkennen von

Identität (Caldara et al., 2005; Sormaz et al., 2013) und Geschlecht (Schyns et al., 2002) zu sein. Auch Emotionen und komplexere mentale Zustände lassen sich anhand der Augenregion erkennen (Baron-Cohen et al., 1997a; Eisenbarth & Alpers, 2011). Aus diesem Grund sinken die Erkennens- und Wiedererkennens-Raten von Gesichtern drastisch, wenn es zu einer Verdeckung der Augen im Vergleich zu einer Verdeckung anderer Gesichtsmerkmale kommt (Lewis & Edmonds, 2003). Interessant ist auch, dass Probanden das linke Auge eines Gesichts schneller und effektiver zur Gesichtserkennung nutzen als das rechte Auge (Vinetto et al., 2004).

1.1.5. Die Unterscheidung von direktem und abgewandtem Blick

Neben der Bedeutung der Augen für das Wahrnehmen von Emotionen und Identität, ist es eine weitere besondere Eigenschaft der Augenregion, dass sie dem Beobachter Hinweise darauf gibt, wem oder was eine andere Person gerade ihre offene Aufmerksamkeit widmet. Die wahrgenommene Blickrichtung stellt einen wichtigen sozialen und räumlichen Hinweisreiz dar, dessen richtige Deutung einen – evolutionären – Vorteil verschaffen kann (Emery, 2000). Vor allem im Tierreich kann ein direkter Blickkontakt die Anwesenheit eines Fressfeinds bedeuten, und daher zu Anzeichen von Angst und Unterwerfung führen. Auch beim Menschen korrespondiert ein direkter Blick mit einer erhöhten Hautleitfähigkeit, da er oft als ein Zeichen von Aggression wahrgenommen wird (Nichols & Champness, 1971; Strom & Buck, 1979; Conty et al., 2010; Hietanen et al., 2008; Helminen et al., 2011). Andererseits kann ein direkter Blick ebenfalls die Bereitschaft zu einer sozialen Interaktion signalisieren (Helminen et al., 2011). Ein abgewandter Blick dagegen bedeutet meist, dass die Aufmerksamkeit einer Person auf einer anderen Person oder einem Objekt ruht (Emery,

2000). Aus diesem Grund ist es für eine effiziente soziale Kommunikation von großer Wichtigkeit, zwischen direktem und abgewandtem Blick zu unterscheiden.

Zunächst einmal sind Menschen besonders gut darin, auch kleine Unterschiede zwischen Blickrichtungen wahrzunehmen (Bock et al., 2008; Gamer & Hecht, 2007). Dabei hat sich gezeigt, dass die Unterscheidung zwischen direktem und abgewandtem Blick im Gegensatz zur Unterscheidung zwischen Blickrichtungen (rechts vs. links) keine fokussierte Aufmerksamkeit erfordert (Yokoyama et al., 2014). Dies deutet darauf hin, dass der direkte Blick ein starker Reiz ist, dessen Wahrnehmung keine spezielle Aufmerksamkeitsleistung benötigt. Auch im Vergleich mit verschiedenen Distraktor-Stimuli (Augen mit abgewandtem Blick und augenähnliche Objekte) zeigte sich, dass ein direkter Blick besonders schnell und mühelos identifiziert wird (von Grünau & Anston, 1995). Ganz generell scheint ein direkter Blick effizienter wahrgenommen (Cline, 1967) und schneller verarbeitet zu werden (Conty et al., 2006). Darüber hinaus kann ein direkter Blick die Aufmerksamkeit eines Beobachters anziehen und gleichzeitig das Abwenden der Aufmerksamkeit verhindern (Senju & Hasegawa, 2005). Demnach wirkt ein direkter Blick als starker Distraktor, zum Beispiel, wenn gleichzeitig eine kognitive Aufgabe gelöst werden soll (Conty et al., 2010; Wang & Apperly, 2017).

Allerdings ist es sehr wichtig, die Blickrichtung einer Person nicht in Isolation, sondern in ihrem sozialen Kontext zu betrachten (Hamilton, 2016). Die Dauer des Blickkontakts (Kuzmanovic et al., 2009) oder die subjektive Überzeugung, von der anderen Person auch wirklich wahrgenommen zu werden (Myllyneva & Hietanen, 2015; Hamilton, 2016) spielen bei der Wahrnehmung von Blickreizen eine wichtige Rolle. Darüber hinaus gibt es eine Interaktion zwischen der wahrgenommenen Blickrichtung einer Person und ihrem emotionalen Gesichtsausdruck. So wurde zum Beispiel gezeigt, dass bei direktem Blick

annährungs-orientierte Emotionen (Ärger, Freude) und bei abgewandtem Blick vermeidungs-orientierte Emotionen (Angst, Trauer) besser wahrgenommen werden (Adams & Kleck, 2005). Gleichzeitig werden lächelnde Gesichter mit direktem Blick und neutrale Gesichter mit abgewandtem Blick attraktiver bewertet als lächelnde Gesichter mit abgewandtem Blick oder neutrale Gesichter mit direktem Blick (Jones et al., 2006). Ein direkter Blick wirkt sich auch ganz konkret auf die wahrgenommene Attraktivität einer Person aus (Mason et al., 2005). Neben der Emotionswahrnehmung beeinflusst die wahrgenommene Blickrichtung auch das Erkennen und Wiedererkennen von Gesichtern. In einer Studie von Vuilleumier et al. (2005) waren die Probanden langsamer dabei, das Geschlecht einer Person zu identifizieren, wenn diese in Richtung des Probanden blickte, als wenn sie in eine andere Richtung sah. Bei einer späteren Wiedererkennungsaufgabe waren die Probanden dagegen schneller, Gesichter wiederzuerkennen, die zuvor einen direkten Blick gezeigt hatten. Beide Effekte waren besonders ausgeprägt für Gesichter des jeweils anderen Geschlechts.

Ein direkter Blick kann sich auch schnell und spezifisch auf das Handeln einer Person auswirken (Hamilton, 2016) und beispielsweise das Nachahmen von Handgesten verstärken (Wang, 2011). Noch deutlicher wird der Einfluss von Blickrichtungen auf das Handeln beim Einsatz von Blickreizen in der Werbebranche. Dabei wird sich zum Beispiel der Befund zunutze gemacht, dass Werbe-Seiten in einer Zeitschrift länger betrachtet werden, wenn das Werbe-Model das Produkt ansieht, als wenn es direkt aus der Zeitschrift zum Beobachter blickt (Hutton & Nolte, 2011).

Insgesamt gesehen, sind sowohl der direkte als auch der abgewandte Blick bedeutungsvolle soziale Reize, die unsere Wahrnehmung der Umwelt und unser Handeln entscheidend beeinflussen können.

1.2. Zusammenhang von Blickreizen, Joint Attention und Theory of Mind

1.2.1. Blickbewegungen und Joint Attention

Während der direkte Blick ein starker Reiz ist, der besonders schnell und mühelos verarbeitet wird, liefert der abgewandte Blick „wertvolle“ Informationen über den Aufmerksamkeitsfokus von Interaktionspartnern. Diese Information kann, wie im folgenden Beispiel, sehr effizient zur sozialen Kommunikation genutzt werden.

In einer Studie von Neider et al. (2010) hat sich herausgestellt, dass Menschen effektiv über den Blick kommunizieren können, sogar effektiver als über die Verwendung von Sprache. Im Verlauf ihrer Studie war es die Aufgabe von zwei räumlich voneinander getrennten Probanden, sich auf ein Ziel zu einigen, das in einer pseudorealistischen Szene hinter zufällig ausgewählten Fenstern eines Gebäudes erscheinen konnte. Dazu sollten sie entweder Sprache oder ihren Blick einsetzen. In der Blick-Bedingung konnten sie den Blickpunkt ihres jeweiligen Interaktionspartners anhand einer Zielmarkierung auf ihrem Display nachvollziehen. Die Zeit bis zum Konsens war dabei signifikant kürzer, wenn die Abstimmung über den Blick erfolgte. Bei detaillierter Betrachtung zeigte sich, dass es den Probanden in den Blick-Bedingungen deutlich schneller gelang, ein Ziel zu finden, wenn der andere Teilnehmer es schon gefunden hatte. Das bedeutet, Blickreize sind ein effektives Kommunikationsmittel, besonders bei Aufgaben, die ein schnelles Handeln erfordern (Neider et al., 2010).

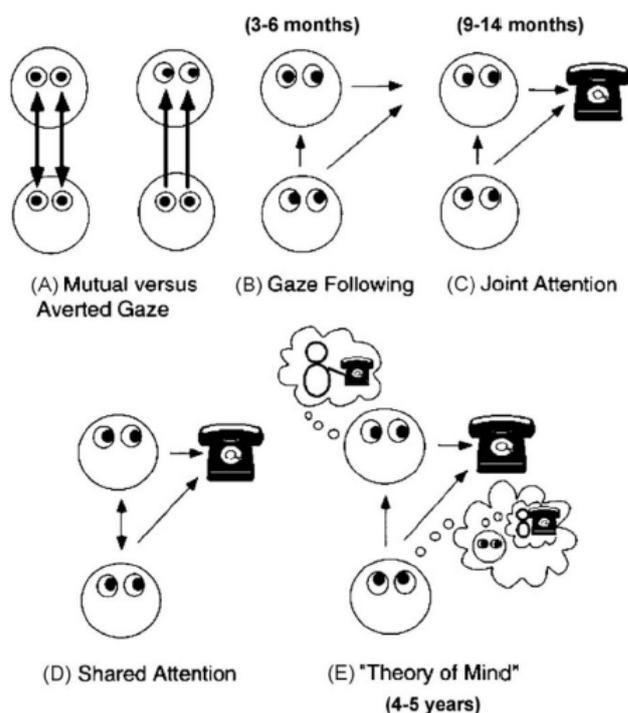


Abbildung 1. Schematische Darstellung sozialer Situationen, in denen Blickreize zum Einsatz kommen. In Klammern das ungefähre Alter, in dem sich die verschiedenen Fähigkeiten entwickeln (aus Itier & Batty, 2009)

Bei der Kommunikation über den Blick spielen drei Prozesse eine wichtige Rolle. Dem Blick einer anderen Person zu folgen, wird Gaze Following genannt (Frischen et al., 2007). „Joint Attention“ (JA) beschreibt dagegen den Vorgang, wenn zwei Personen ihre Aufmerksamkeit auf dasselbe Objekt lenken und dabei eine Person dem Aufmerksamkeitsfokus der anderen Person folgt (Williams et al., 2005). Die Steigerung von JA wird als „Shared Attention“ bezeichnet und beschreibt einen Prozess, bei dem sich zwei Personen gleichzeitig am Aufmerksamkeitsfokus der jeweils anderen Person zu einem Objekt hin orientieren (Itier & Batty, 2009). Es ist anzunehmen, dass im obigen Beispiel alle drei Prozesse eine wichtige Rolle gespielt haben.

1.2.2. Entwicklung von Joint Attention

JA ist eine Fähigkeit, die sich bereits sehr früh entwickelt. Schon mit 6 Monaten können Kinder dem Blick eines Erwachsenen folgen („Gaze Following“, Scaife & Bruner, 1975). Innerhalb des ersten Lebensjahres entwickeln sich dann JA-Fähigkeiten (Frith & Frith, 2001). Es ist jedoch noch nicht abschließend geklärt, ob das Erlernen von JA auf einem speziellen inneren Modul zur Verarbeitung von Blickreizen beruht (Baron-Cohen, 1995; Batki et al., 2000) oder auf einem Mechanismus, bei dem die Pupillen als kontrastreiche Stimuli mit interessanten Objekten in der Umgebung durch Belohnungslernen verknüpft werden (Moore & Corkum, 1994). Für Letzteres spricht zum Beispiel, dass sich JA bei Kindern nicht allein durch Gaze Following zu entwickeln scheint, sondern auch durch die Assoziation von Blickreizen und Handlungen (Yu & Smith, 2017). Im Einklang damit wurde gefunden, dass es einen Zusammenhang zwischen dem Verständnis zielgerichteter Handlungen im Alter von sechs Monaten und späterer Leistung in einer ToM-Aufgabe gibt (Aschersleben et al., 2008). Mit dem Erlernen von JA gehen auch der Erwerb von Gesten, Sprache und höheren Mentalisierungsfähigkeiten einher (Tomasello & Farrar, 1986; Charman et al., 2000; Butterworth, 1995). Es gilt sogar die allgemeine Auffassung, dass JA eine wichtige Vorstufe beim Erlernen von „Theory of Mind“ (ToM) darstellt (Charman et al., 2000; Butterworth, 1995; Itier & Batty, 2009).

1.2.3. Theory of Mind

ToM beschreibt den Prozess, bei dem anderen Menschen mentale Zustände zugeschrieben werden, um ihr Verhalten zu erklären und vorherzusagen (Premack & Woodruff, 1978). Es beinhaltet das Verstehen von falschen Überzeugungen, Andeutungen, Absichten, Täuschungen, Metaphern, Ironie und Faux-Pas (Penn et al., 2006). ToM-Fertigkeiten werden hierarchisch nach steigender Komplexität geordnet, wobei Fähigkeiten erster Ordnung das Verstehen von falschen Vorstellungen umfasst und Fähigkeiten zweiter Ordnung das vergleichsweise komplexere Verständnis davon, dass es möglich ist, falsche Vorstellungen über die Vorstellungen einer anderen Person zu haben (Frith & Corcoran, 1996; Penn et al., 2006). Gemessen werden solche Fähigkeiten zum Beispiel mit einer „False-belief-task“ (Perner & Wimmer, 1985) oder dem Sally Anne Test (Penn et al., 2006). Die Entwicklung von ToM beginnt im ersten Lebensjahr mit dem Erlernen von Gaze Following und JA. In den darauf folgenden Jahren werden Gesten, Stimmgebung und Begriffe zur Beschreibung mentaler Zustände erlernt. Mit vier Jahren besitzen Kinder für gewöhnlich ToM-Fertigkeiten der ersten Ordnung, wie zum Beispiel das Verstehen falscher Überzeugungen (Leslie, 1987; Astington & Barriault, 2001). Mit sechs bis sieben Jahren erlernen sie Fähigkeiten der zweiten Ordnung und mit acht bis elf Jahren höhere mentale Fähigkeiten (Baron-Cohen, 1999). Darüber hinaus hat sich gezeigt, dass es einen engen Zusammenhang zwischen dem Erlernen von JA/ToM-Fähigkeiten und dem Erwerb von Sprache zu geben scheint (Villiers, 2007). Dabei scheinen bessere JA-Fähigkeiten mit einem größeren Vokabular und weniger sozialen und kommunikativen Schwierigkeiten zusammenzuhängen (Charman, 2003).

Allerdings existieren sowohl im Rahmen dieses Lernprozesses (Mundy et al., 2007) als auch beim Erwachsenen viele individuelle Unterschiede in Bezug auf die Ausprägung der ToM-Fähigkeiten. Diese variieren besonders mit dem Alter, dem Attributionsstil und den selbstberichteten schizotypen Persönlichkeitszügen (Langdon & Coltheart, 2004).

1.2.4. Defizite bei Joint Attention und Theory of Mind

Im Lauf einer normalen Entwicklung kommt es mit den Fortschritten im Bereich der Blickwahrnehmung auch zum Erlernen immer komplexerer Fähigkeiten, wie dem Spracherwerb und JA, bis hin zu höheren mentalen Fähigkeiten, wie ToM. Gleichzeitig kann es im Rahmen von neuropsychologischen Störungen auch zu Defiziten auf diesen Gebieten kommen, die nicht selten mit Schwierigkeiten bei der Blickwahrnehmung einhergehen. JA- und ToM-Defizite wurden zum Beispiel bei Patienten mit Schizophrenie (Frith & Corcoran, 1996; Brüne, 2005; Koelkebeck et al., 2010) und vor allem bei Patienten mit Autismus (Baron-Cohen et al., 2001; Dawson et al., 1998; 2002) festgestellt.

Patienten, die an Autismus leiden, besitzen oft schwächer ausgeprägte soziale Fähigkeiten (Baron-Cohen et al., 2001). Davon betroffen sind in den meisten Fällen auch ToM-Fähigkeiten. Deswegen schneiden junge Autismus-Patienten für gewöhnlich schlechter in ToM-Tests der ersten oder zweiten Ordnung ab als normale Kinder oder Kinder mit dem Down-Syndrom (Baron-Cohen, 1989). Ein Grund dafür könnte sein, dass Patienten mit Autismus den Augenkontakt mit anderen Personen zu vermeiden scheinen (Baron-Cohen et al., 1997a; 1997b; 1997c). Allerdings sprechen neuere Studien weniger von einer Blickvermeidung als von einer „Gleichgültigkeit“ (geringere Salienz von sozialen Reizen) gegenüber Blickreizen anderer Personen (Moriuchi et al., 2017). In diesem Zusammenhang wurde

gezeigt, dass Kinder mit Autismus ihren Aufmerksamkeitsfokus eher zwischen zwei Objekten als zwischen Personen verschieben (Dawson et al., 1998) und den Blick nicht im selben Ausmaß wie gesunde Kinder nutzen, um die Bedeutung eines Wortes herauszufinden (Baron-Cohen et al., 1997c). Dagegen konnte gezeigt werden, dass autistische Erwachsene durchaus dazu in der Lage sind, Strategien im Umgang mit JA-Situationen zu finden (Caruana et al., 2017). In dieser Studie schnitten die Probanden nach anfänglichen Schwierigkeiten bei einer JA-Aufgabe genauso gut ab wie die Kontrollprobanden.

Zusammengefasst ist der menschliche Blick ein wichtiger sozialer Hinweisreiz, der Aufschluss über die Gefühle und die räumliche Aufmerksamkeit einer Person geben kann. Dem Blick einer anderen Person zu einem Objekt hin zu folgen, wird Joint Attention genannt und stellt eine wichtige Vorstufe zum Erlernen komplexer mentaler Fähigkeiten, wie Theory of Mind dar.

1.3. Räumliche Aufmerksamkeit

1.3.1. Bottom-up und Top-down

Die Eigenschaft von Blickreizen, die Aufmerksamkeit eines Beobachters auf sich zu ziehen und zu steuern, bildet die Grundlage für die Entwicklung von JA, ToM und die Kommunikation in sozialen Gruppen. Vor diesem Hintergrund stellt sich die Frage, wie die Lenkung der Aufmerksamkeit durch Blickreize verläuft und welche Faktoren dabei eine Rolle spielen. Um diese Frage zu beantworten, soll zunächst geklärt werden, auf welche Weise die Aufmerksamkeit einer Person überhaupt durch visuelle Reize beeinflusst werden kann.

Ganz generell dient Aufmerksamkeit in erster Linie der Selektion von Informationen aus der Umgebung (Karnath & Thier, 2006). Dabei bedeutet offene Orientierung der Aufmerksamkeit, dass sensorische Rezeptoren oder Körperteile direkt zum Ort oder Objekt des Interesses hingewendet werden, was eine optimale Verarbeitung der Reize ermöglichen soll. Unter verdeckter Orientierung der Aufmerksamkeit versteht man die Verknüpfung eines internen Mechanismus mit einem sensorischen Input in Abwesenheit einer offenen Reaktion (Frischen et al., 2007). Darüber hinaus gibt es zwei Wege, über die Aufmerksamkeit gelenkt werden kann. Bei der „Bottom-up“-Kontrolle zieht ein Objekt die Aufmerksamkeit einer Person automatisch auf sich. Es handelt sich daher um eine exogene Kontrolle der Aufmerksamkeit. Im Gegensatz dazu wird bei der „Top-down“-Kontrolle die Aufmerksamkeit von internen Reizen, wie zum Beispiel Wissen, Erwartungen und Ziele, geleitet. Dabei handelt es sich um eine endogene Kontrolle der Aufmerksamkeit (Kincade et al., 2005).

1.3.2. Lenkung der räumlichen Aufmerksamkeit durch periphere Hinweisreize

Um verdeckte Aufmerksamkeit zu messen, setzten Posner und Cohen (1984) ein spezielles Paradigma ein. Darin wurde den Probanden eine zentrale Box und zwei links und rechts davon platzierte Boxen präsentiert (s. Abbildung 2). Als Hinweisreiz diente eine abrupte Beleuchtungsänderung an einer der beiden Boxen. Die Aufgabe der Probanden war es, so schnell wie möglich auf einen Zielreiz zu reagieren, der nach einem variablen Zeitintervall („Stimulus-Onset-Asynchrony“, SOA) in einer der beiden Boxen erscheinen sollte. Der Zielreiz konnte demnach kongruent oder inkongruent zum vorangegangenen Hinweisreiz sein (s. Abbildung 2).

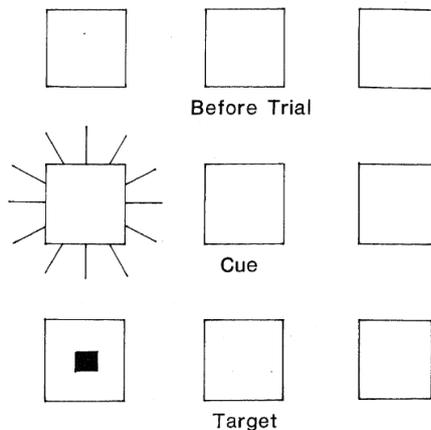


Abbildung 2. Darstellung des Paradigmas von Posner & Cohen (1984). Eine Beleuchtungsänderung an einer der beiden peripheren Boxen (mittlere Reihe) dient als Hinweisreiz und initiiert den Trial. Anschließend erscheint der Zielreiz, auf den die Probanden reagieren sollen, in einer der beiden Boxen (untere Reihe).

Es ergab sich, dass Probanden schneller waren, auf kongruente im Vergleich zu inkongruenten Zielreizen zu reagieren (Kongruenz-Effekt). Daraus wurde geschlossen, dass peripher präsentierte Hinweisreize eine Verschiebung der Aufmerksamkeit zu einem

angezeigten Ort auslösen können. Diese Aufmerksamkeitsverschiebung erfolgte sehr schnell und auch dann, wenn die Probanden vorher darüber aufgeklärt worden waren, dass der Hinweisreiz den späteren Erscheinungsort des Zielreizes nicht vorhersagen würde. Der Kongruenz-Effekt trat sogar dann auf, wenn die Probanden darüber informiert waren, dass der Zielreiz mit hoher Wahrscheinlichkeit in der nicht vorhergesagten Box erscheinen würde (Jonides, 1981).

In einer anderen Studie konnte zudem gezeigt werden, dass der Effekt selbst dann noch auftrat, wenn der Zielreiz nie auf der zuvor angezeigten Seite erschien (Remington et al., 1992). Darüber hinaus war der Effekt bei einer kurzen SOA von etwa 100 ms am deutlichsten ausgeprägt. Bei längeren Zeitintervallen zwischen Hinweis- und Zielreiz zeigte sich dagegen ein „Inhibition of Return“ (IOR) genannter Effekt, der sich durch längere Reaktionszeiten auf kongruente im Vergleich zu inkongruenten Zielorten auszeichnet (Maylor & Hockey, 1985; Posner, 1984). Es wird vermutet, dass IOR eine Rückkehr der Aufmerksamkeit zum gleichen Ort oder Objekt verhindern soll (Greene et al., 2009).

Diese Befunde verdeutlichen, dass die Lenkung der Aufmerksamkeit durch periphere Hinweisreize reflexiv erfolgt und nur schwer unterdrückt werden kann. Daher scheint es sich um eine exogene oder „Bottom-up“-Kontrolle der Aufmerksamkeit zu handeln.

1.3.3. Lenkung der räumlichen Aufmerksamkeit durch zentrale Hinweisreize

Im Gegensatz zur Aufmerksamkeitsorientierung bei peripheren Hinweisreizen, existierte lange Zeit die vorherrschende Vermutung, dass die Orientierung bei zentral präsentierten Hinweisreizen (z.B. ein zentral präsentierter Pfeil) einer endogenen oder willentlichen Kontrolle unterliegen würde. Es wurde vermutet, dass zentrale Reize mehr Interpretation

benötigen würden als periphere Reize und daher keine schnelle Aufmerksamkeitsorientierung auslösen könnten. Dafür spricht unter anderem, dass es möglich ist, die Orientierungsreaktion infolge zentral präsentierter Hinweisreize zu unterdrücken (Jonides, 1981). Es zeigte sich außerdem, dass die Verschiebung der Aufmerksamkeit durch periphere und zentrale Reize unterschiedliche Zeitverläufe aufwies, wobei die Reaktion bei peripheren Reizen schneller zu erfolgen schien als bei zentralen Reizen (Müller & Rabbitt, 1989). Demnach trat der maximale Kongruenz-Effekt bei peripheren Hinweisreizen etwa 100 ms nach Erscheinen des Reizes auf. Bei zentralen Reizen erreichte der Effekt sein Maximum bei etwa 300 ms und blieb auch danach noch länger erhalten, wohingegen bei peripheren Reizen ab diesem Zeitpunkt IOR einsetzte (Müller & Rabbitt, 1989; Frischen et al., 2007).

Andere Studien demonstrierten dagegen, dass sich unter bestimmten Voraussetzungen auch mit zentralen Hinweisreizen eine schnellere Reaktion auf kongruente Zielreize finden ließ (Warner et al., 1990). Beispielsweise konnte gezeigt werden, dass ein Kongruenz-Effekt bei zentralen Reizen auftrat, wenn diese asymmetrisch waren (Lambert et al., 2006). Außerdem scheint bei zentralen Reizen die Vorhersagekraft des Hinweisreizes eine wichtige Rolle zu spielen. Beispielsweise trat der Kongruenz-Effekt bei Pfeilen auf, wenn diese den Zielreiz mit 80%-iger Wahrscheinlichkeit vorhersagten (Posner, 1980, Experiment 2). Demgegenüber konnten neuere Studien zeigen, dass sich auch mit nicht-prädiktiven zentralen Hinweisreizen Effekte finden lassen, die an die Ergebnisse von peripheren Hinweisreizen erinnern (Hommel et al., 2001; Ristic et al., 2002; Tipples, 2002).

1.4. Der Gaze-Cueing-Effekt

1.4.1. Das Gaze-Cueing-Paradigma

Die besondere Bedeutung der Augenregion für die Entwicklung von sozialer Kommunikation zeigt sich zum einen in der besonders schnellen und effizienten Verarbeitung direkter Blickreize, zum anderen in der Eigenschaft abgewandter Blickreize, die räumliche Aufmerksamkeit eines Beobachters zu beeinflussen. Es stellt sich nun die Frage, ob diese Verschiebung der Aufmerksamkeit genauso schnell und reflexiv verläuft wie die Verarbeitung peripherer Hinweisreize, was ihre besondere soziale Wichtigkeit unterstreichen würde, oder ob sie eher langsam und kontrolliert verläuft wie die Verarbeitung zentraler Hinweisreize. Ein Paradigma, das die Verschiebung der räumlichen Aufmerksamkeit anhand von Blickreizen untersucht, ist das Gaze-Cueing-Paradigma (Friesen & Kingstone, 1998). Es orientiert sich dabei stark an dem von Posner und Cohen (1984) beschriebenen Experiment zur Messung verdeckter Aufmerksamkeit. In der Studie von Friesen und Kingstone (1998) war es die Aufgabe der Probanden, ein schematisches Gesicht mit nach links oder rechts blickenden Augen zu fixieren (s. Abbildung 3). Anschließend sollten sie mit einem Tastendruck auf einen kongruent oder inkongruent zur Blickrichtung erscheinenden Zielreiz reagieren. Die Zeit vom Erscheinen des Hinweisreizes (nach links oder rechts gerichtete Pupillen) bis zum Erscheinen des Zielreizes variierte dabei zwischen 105, 300, 600 und 1005 ms (SOA). Zusätzlich zur kongruenten und inkongruenten Bedingung gab es noch eine neutrale Bedingung, bei der das Gesicht geradeaus blickte. Die Probanden wurden zu Beginn des Versuchs darüber informiert, dass die Blickrichtung des Gesichts keinen Hinweis auf den Erscheinungsort des Ziels geben würde. Während des Versuchs wurden die Reaktionszeiten der Probanden bei

drei verschiedenen Aufgabentypen (Zielreiz erkennen, Zielreiz lokalisieren und Zielreiz identifizieren) gemessen.

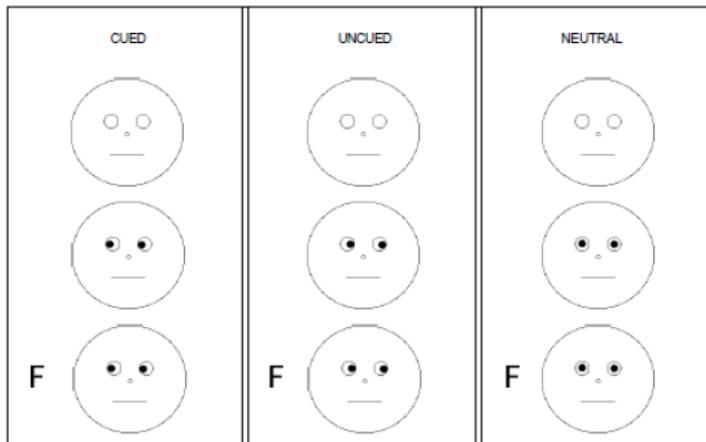


Abbildung 3. Beispiel für eine kongruente, eine inkongruente und eine neutrale Bedingung aus der Studie von Friesen & Kingstone (1998).

Im Rahmen der Untersuchung ergab sich, dass die Probanden am schnellsten beim Erkennen und am langsamsten beim Identifizieren des Zielreizes waren. Außerdem zeigte sich eine schnellere Reaktionszeit bei der kongruenten im Vergleich zur inkongruenten oder neutralen Bedingung (Gaze-Cueing-Effekt). Es stellte sich jedoch heraus, dass dieser Kongruenz-Effekt nur bei 105, 300 und 600 ms auftrat, nicht bei der längsten SOA. Weiterhin zeigte sich ein so genannter „foreperiod effect“, d.h. die Reaktionszeiten der Probanden waren kürzer je länger die SOA.

Das Ergebnis, dass der Kongruenz-Effekt schon bei der kürzesten SOA auftrat, weist auf eine schnelle Verschiebung der Aufmerksamkeit hin. Dafür spricht auch, dass der Effekt nur einen kurzen Zeitverlauf zeigte und bei der längsten SOA nicht mehr nachzuweisen war. Außerdem trat der Effekt ein, obwohl die Probanden wussten, dass die Blickrichtung des schematischen Gesichts den Erscheinungsort des Zielreizes nicht vorhersagen würde. Daraus schlossen die Autoren, dass abgewandte Blickreize zu einer reflexiven Verschiebung der Aufmerksamkeit

führen können (Friesen & Kingstone, 1998). Diese Eigenschaft wurde zuvor nur bei peripher erscheinenden Hinweisreizen nachgewiesen (Jonides, 1981).

Inzwischen wurde der Gaze-Cueing-Effekt in vielen verschiedenen Studien untersucht, in statischen (Frischen et al., 2007) und dynamischen Szenarios (Kuzmanovic et al., 2009; Pelphrey et al., 2004; Schilbach et al., 2006), mit gezeichneten (Friesen & Kingstone, 1998), realen (Mason et al., 2005) oder virtuellen (Nuku & Bekkering, 2008) Gesichtern. Die meisten dieser Studien kommen zu einem ähnlichen Ergebnis wie die zuvor beschriebene Studie von Friesen & Kingstone (1998). Genau wie bei peripheren Hinweisreizen, trat der Effekt sogar dann auf, wenn der Zielreiz mit hoher Wahrscheinlichkeit nicht an der durch den Blick vorhergesagten Zielposition erschien (Driver et al., 1999; Friesen et al., 2004). Es lässt sich also annehmen, dass es sich bei dem menschlichen Blick tatsächlich um einen speziellen, sozial und biologisch relevanten Reiz handelt (Friesen & Kingstone, 1998).

1.4.2. Gaze Cueing versus Arrow Cueing

In einer relativ neuen Studie konnte gezeigt werden, dass direktionale nicht-soziale Hinweisreize (Pfeile, Hände und Köpfe), die nicht zentral präsentiert wurden, eine stärkere Orientierung der Aufmerksamkeit auslösten als Blickreize oder geschriebene Richtungsangaben (z.B. „LEFT“) (Hermens et al., 2017; siehe auch Hermens & Walker, 2016). Dieser Effekt fand sich in einer späteren Studie auch bei Kindern (Hermens, 2018), was dafür spricht, dass bei peripher präsentierten Reizen die Form des Reizes schon im Kindesalter einen größeren Einfluss hat als dessen biologische Relevanz.

Auch im Vergleich mit zentral präsentierten Pfeilreizen, fand sich, dass Blickreize in Bezug auf ihre reflexive Verarbeitung keine Sonderstellung einnehmen. Verschiedene Studien

haben gezeigt, dass beide Reiztypen auf schnelle und scheinbar automatische Weise verarbeitet werden (Tipples, 2002; Ristic et al., 2002; Galfano et al., 2012). In einer Studie von Ristic et al. (2002) zeigte sich dieser Effekt auch bei der Untersuchung von Kindern. Dieses Ergebnis war insofern unerwartet, da man vermutete, dass Kinder aufgrund ihrer mangelnden Erfahrung im Umgang mit Pfeilen (z.B. im Straßenverkehr) keinen so starken Kongruenz-Effekt bei Pfeilen zeigen würden. Darüber hinaus wurde demonstriert, dass beide Reiztypen zum gleichen Geschlechtereffekt führten, sowie einen sehr ähnlichen Zeitverlauf und eine identische Magnitude aufwiesen (Bayliss et al., 2005).

Neben diesen Hinweisen auf eine ähnliche Verarbeitung von Blick- und Pfeilreizen gibt es aber auch Studien mit abweichenden Ergebnissen (z.B. Friesen et al., 2005). Es scheint ein besonderes Merkmal sozialer Reize zu sein, die betrachteten Objekte mit einem „affektiven Bonus“ auszustatten, d.h. die Probanden gaben an, Objekte, die von einer Person betrachtet wurden, mehr zu mögen, als Objekte, die nicht betrachtet wurden (Bayliss et al., 2006; Manera et al., 2014). Außerdem konnte gezeigt werden, dass Gesichter, die einen Zielreiz immer kongruent vorhersagten, als verlässlicher und vertrauenswürdiger eingeschätzt wurden (Bayliss & Tipper, 2007), genau wie humanoide Roboter, die dem Blick eines Probanden folgten (im Vergleich zu Robotern, die dem Blick nicht folgten; Willemsen et al., 2018). Dieser Effekt war langanhaltend (Strachan & Tipper, 2017) und spezifisch für soziale Reize (Manssuer et al., 2016). Eine weitere Besonderheit von Blickreizen scheint es zu sein, dass sie beim Probanden eine Imitations-Tendenz auslösen und zu Sakkaden in die angezeigte Richtung führten (Ricciardelli et al., 2002). Im Gegensatz dazu fanden Hermens & Walker (2016), dass unter natürlichen Umständen (in eine alltägliche Szene eingebettet) soziale Hinweisreize (Augen und Hände) schneller, länger und öfter angesehen wurden als Pfeilreize, die Hände aber insgesamt zu mehr Sakkaden führten als Augen und Pfeile. Auch

konnten über verschiedene Studien hinweg Reaktionszeit-Unterschiede zwischen Blick- und Pfeilreizen nachgewiesen werden. Dabei scheint es infolge von Pfeilreizen zu verlangsamten Reaktionen zu kommen (Akiyama et al., 2008; Ristic et al., 2002). Im Gegensatz dazu fanden Hietanen et al. (2006) kürzere Reaktionszeiten bei Pfeilen, aber einen stärkeren Kongruenz-Effekt bei Blickreizen. Der Grund für diese unterschiedlichen Ergebnisse ist bislang noch nicht vollständig geklärt.

Zusammenfassend zeigen diese Ergebnisse, dass nicht nur periphere Hinweisreize, sondern auch zentral präsentierte Blick- und Pfeilreize auf reflexive Weise verarbeitet werden, was gegen eine spezielle Bedeutung und Verarbeitung sozialer Reize spricht. Allerdings gibt es auch Studien, die darauf hindeuten, dass die Effekte sozialer und nicht-sozialer Hinweisreize nicht völlig identisch sind. Doch nicht nur die Art des Hinweisreizes kann die Verschiebung der räumlichen Aufmerksamkeit beeinflussen. In der Vergangenheit hat sich gezeigt, dass der Gaze-Cueing-Effekt zahlreichen Einflussfaktoren unterliegt, die sich unter anderem auf die Stärke des Effekts auswirken können. Die wichtigsten Faktoren sollen im Folgenden erläutert werden.

1.4.3. Faktoren, die den Gaze-Cueing-Effekt beeinflussen

1.4.3.1. Geschlecht

Ab etwa zwölf Monaten lassen sich die ersten Unterschiede zwischen männlichen und weiblichen Kindern in Bezug auf das Blickverhalten feststellen. Dabei scheinen männliche Kinder weniger Augenkontakt zu suchen (Lutchmaya & Baron-Cohen, 2002). Außerdem scheinen sie sich, im Vergleich mit einem mechanischen Mobile, weniger an Gesichtern zu

orientieren als weibliche Kinder (Connellan et al., 2000; Lutchmaya & Baron-Cohen, 2002). Darüber hinaus wurde gezeigt, dass weibliche Kinder im Alter von zwölf Monaten stärkere JA-Fähigkeiten aufwiesen als männliche Kinder (Olafsen et al., 2006). Ähnliche Effekte fanden sich auch bei erwachsenen Personen. Im Vergleich zu Frauen zeigten Männer einen schwächeren Gaze-Cueing-Effekt (Bayliss et al., 2005; Deaner, 2007; Alwall et al., 2010). Ein Unterschied, der sich mit peripheren nicht-sozialen Hinweisreizen nicht zeigen ließ. Allerdings gab es einen signifikanten Unterschied in den Reaktionen von Männern und Frauen, wenn ein Pfeil als zentraler Hinweisreiz verwendet wurde. Wie beim Gaze-Cueing wiesen Frauen in diesem Fall einen stärkeren Kongruenz-Effekt auf als Männer (Bayliss et al., 2005, Experiment 3). Die Autoren schlossen daraus, dass der Geschlechtereffekt bei Blickreizen nicht auf die besondere soziale Bedeutung der Reize zurückzuführen ist.

1.4.3.2. Alter

Zusätzlich zum Geschlecht kann auch das Alter des Probanden den Kongruenz-Effekt beeinflussen. Dabei zeigen ältere Probanden typischerweise einen schwächeren Effekt (Slessor et al., 2016; Slessor et al., 2010; Slessor & Bull, 2008). Während ältere Kindern meist keine Probleme dabei hatten, der Blickrichtung eines Erwachsenen zu folgen (Ristic et al., 2002), wird dieser Effekt mit zunehmendem Alter geringer (Neath et al., 2013; Kuhn et al., 2011). Unter Verwendung einer visuellen Suchaufgabe konnten Kuhn et al. (2011) zeigen, dass die reflexive Komponente der Blickwahrnehmung durch das Alter am meisten beeinflusst wird (s. auch Kuhn et al., 2014). Im Gegensatz dazu fanden Slessor et al. (2016), dass sich die Schwierigkeiten älterer Probanden nicht auf die reflexive Orientierung der Aufmerksamkeit beschränkten. In ihrer Studie zeigten die älteren Teilnehmer eine schwächere

Tendenz prädiktiven und nicht-prädiktiven Blickreizen zu folgen, also Schwierigkeiten sowohl bei der reflexiven als auch bei der kontrollierten Lenkung der Aufmerksamkeit. Darüber hinaus zeigten sie keinen Kongruenz-Effekt für Blickreize. Bei der Verwendung von Pfeilreizen ließ sich kein Zusammenhang mit dem Alter nachweisen. Daraus schlossen die Autoren, dass dem Problem älterer Menschen, dem Blick anderer Personen zu folgen, eine umfassendere Beeinträchtigung in der Verarbeitung komplexer sozialer Reize zugrunde liegt. Diese Vermutung stimmt damit überein, dass ältere Probanden auch Schwierigkeiten mit anderen Aufgaben aufweisen, die das Zuschreiben mentaler Zustände erfordern (Moran et al., 2012).

1.4.3.3. Erkrankungen

Neben Alter und Geschlecht können sich auch verschiedene Arten von Erkrankungen auf die Orientierung der Aufmerksamkeit infolge sozialer Reize auswirken. Im Rahmen dieser Arbeit sollen vor allem Autismus und Schizophrenie hervorgehoben werden, zwei Erkrankungen, bei denen es oft zu Defiziten im Bereich der sozialen Fähigkeiten kommt.

Während es Befunde gibt, die zeigen dass sich Kinder mit Autismus eher an Objekten als an Personen orientieren (Dawson et al., 1998), konnten in Bezug auf die reflexive Orientierung der Aufmerksamkeit anhand von Blickreizen kaum Unterschiede zwischen gesunden und an Autismus erkrankten Kindern gezeigt werden (Kylliäinen & Hietanen, 2004; Pruett et al., 2011; Swettenham et al., 2003). Ein Problem dieser Studien ist jedoch, dass sie sich hauptsächlich mit älteren Kindern und Kindern, deren Fähigkeiten am oberen Ende des Funktionsniveaus anzusiedeln waren, befassten (s. Nation & Penny, 2008). Genau wie bei Kindern ließ sich auch bei Erwachsenen kein Unterschied zwischen Patienten und Kontroll-

probanden nachweisen (Kuhn et al., 2010). Daraus lässt sich schließen, dass die grundlegende Aufmerksamkeitsorientierung anhand sozialer Hinweisreize nicht das Kernproblem der JA-Defizite an Autismus erkrankter Personen darstellt. Allerdings scheint es bei Erwachsenen mit Autismus zu einer atypischen Integration sozialer Reize (Ashwin et al., 2015) und einer gestörten Verarbeitung von Emotionen (De Jong et al., 2008) zu kommen, was zu ihren Schwierigkeiten beim Erkennen und Zuschreiben mentaler Zuständen beitragen könnte.

Im Gegensatz zu den Ergebnissen mit Autismus-Patienten zeigte sich ein Zusammenhang zwischen der Leistung im Gaze Cueing-Paradigma und dem Wert im „Autismus-Spektrum-Quotient“ (AQ). Dabei handelt es sich um einen Schätzer für die Anzahl autismus-ähnlicher Charakterzüge einer Person (Baron-Cohen et al., 2001). Demnach hatten Probanden, die sich selbst als wenig kommunikativ oder kontaktfreudig einschätzten, einen schwächeren Kongruenz-Effekt (Bayliss & Tipper, 2005). Der Einfluss des AQ scheint jedoch unter anderem vom emotionalen Ausdruck des Hinweisreizes abzuhängen (Lasalle & Itier, 2015). Probanden mit einem hohen AQ-Wert zeigten einen reduzierten Kongruenz-Effekt bei fröhlichen Gesichtern. Bei ängstlichen Gesichtern spielte der AQ-Wert dagegen keine Rolle. In einer weiteren Studie zeigten sowohl Probanden mit hohen als auch mit niedrigen AQ-Werten einen starken Kongruenz-Effekt (Bayliss & Tipper, 2005). Dafür ließ sich bei den Versuchsteilnehmern mit dem hohen AQ-Wert ein anderer Orientierungsstil feststellen, d.h. die Probanden orientierten sich eher zu einem Zielreiz, der viele kleine Details aufwies. In diesem Kontext konnte auch gefunden werden, dass sich gesunde Probanden mit geringer sozialer Kompetenz eher an irrelevanten Hinweisreizen (Beleuchtung, Bewegung) orientierten, als an relevanten sozialen Reizen (Hayward & Ristic, 2017). Insgesamt gesehen bedarf

der Zusammenhang von sozialer Aufmerksamkeitsorientierung und Autismus oder autistischen Persönlichkeitszügen noch weiterer Aufklärung.

Ein etwas anderes Bild ergab sich bei der Untersuchung von Patienten, die an Schizophrenie erkrankt sind. In einer Studie von Langdon et al. (2006) zeigten Patienten im Gegensatz zu Kontrollprobanden eine reflexive Orientierung der Aufmerksamkeit bei kurzer SOA (100 ms). Gleichzeitig waren in einem zweiten Teil des Experiments mit prädiktiven Hinweisreizen nur die Kontrollprobanden dazu in der Lage, den reflexiven Kongruenz-Effekt bei langer SOA (800 ms) umzudrehen. Dieses Ergebnis deutet darauf hin, dass bei Schizophrenie-Patienten eine atypische Aufmerksamkeitsorientierung durch soziale Hinweisreize vorliegt. Zu einem ähnlichen Schluss kommen auch Dalmaso et al. (2013). In ihrer Studie zeigten die Kontrollprobanden einen robusten Kongruenz-Effekt, der sich nicht vom Typ des Hinweisreizes beeinflussen ließ. Dagegen zeigten die an Schizophrenie erkrankten Patienten nur einen Kongruenz-Effekt, wenn es sich beim Hinweisreiz um einen Pfeil oder einen Finger, nicht aber um einen Blickreiz, handelte. Eine ähnliche blickreizspezifische Hyposensitivität konnte auch von Akiyama et al. (2008) ermittelt werden. Demgegenüber fanden Langdon et al. (2017), dass Schizophrenie-Patienten keine generelle Schwäche bei der Wahrnehmung von Blickreizen aufwiesen, sondern stattdessen diverse Schwierigkeiten auf unterschiedlichen Ebenen der Blick-Verarbeitung. Zum Beispiel zeigten die Patienten in ihrer Studie häufig verspätete Reaktionen auf inkongruente Reize bei langer SOA und Schwierigkeiten dabei, sich von einem direkten Blick zu lösen.

Neben Autismus- und Schizophrenie-Patienten gibt es noch andere Patientengruppen, die ein untypisches Orientierungsverhalten in Bezug auf soziale Hinweisreize zeigen. Beispielsweise konnte demonstriert werden, dass sich Probanden mit hoher Ängstlichkeit verstärkt an ängstlichen Gesichtern orientierten (Fox et al., 2007; Putman et al., 2006).

Patienten mit Prosopagnosia (der Unfähigkeit, die Identität eines bestimmten Gesichts zu erkennen) hatten bei kurzer SOA Schwierigkeiten, die zur Aufmerksamkeitsorientierung notwendigen Informationen aus einem dargebotenen Gesicht zu extrahieren, nicht jedoch bei längerer SOA (Burra et al., 2017). Dies deutet darauf hin, dass eine intakte Gesichter-Wahrnehmung die Voraussetzung für eine schnelle Orientierungsreaktion darstellt.

Bei gehörlosen Patienten fand sich ein normaler Kongruenz-Effekt für Pfeilreize, aber kein Kongruenz-Effekt für Blickreize (Heimler et al., 2015). Es wurde daher vermutet, dass gehörlose Patienten ihre Aufmerksamkeit stärker auf das Gesicht fokussieren, um ihre soziale Interaktionsfähigkeit zu verbessern, weshalb es zu einer verminderten Reaktion auf Blickreize kommt.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass Patienten mit Schizophrenie die stärksten und robustesten Beeinträchtigungen beim Orientieren der Aufmerksamkeit anhand von Blickreizen zeigten. Allerdings gibt es auf diesem Gebiet noch viel Raum für weitere Studien.

1.4.3.4. SOA

Auch zeitliche Faktoren können sich auf den Kongruenz-Effekt auswirken. Im Rahmen von Gaze-Cueing-Studien hat sich die Stimulus-Onset-Asynchronie (SOA), also die Zeit zwischen der Präsentation von Hinweis- und Zielreiz als wichtiger Einflussfaktor erwiesen. So wurde der Effekt in der initialen Gaze-Cueing-Studie von Friesen & Kingstone (1998) bei der kurzen (105 ms) und den beiden mittleren (300, 600 ms) SOAs, aber nicht bei der längsten SOA (1005 ms) nachgewiesen. Die meisten Studien konnten in der Vergangenheit robuste Kongruenz-Effekte bei mittleren Zeitintervallen finden (Hietanen et al., 2006; Friesen et al., 2005; Akiyama et al., 2008). Bei kurzen und langen SOAs trat der Effekt dagegen weniger

verlässlich auf (kurz: Driver et al., 1999; Langdon et al., 2006; lang: Friesen & Kingstone, 1998; Friesen et al., 2004; Greene et al., 2009; Frischen & Tipper, 2004).

Außerdem gibt es Hinweise auf einen Zusammenhang zwischen SOA und Vorhersagekraft des Hinweisreizes. Es zeigte sich zum Beispiel, dass der Kongruenz-Effekt nur noch bei 300 ms und nicht mehr bei 700 ms SOA auftrat, wenn die Probanden darüber informiert waren, dass der Zielreiz viermal häufiger auf der nicht vorhergesagten Seite erscheinen würde als auf der vorhergesagten (Driver et al., 1999). In einer anderen Studie (Langton & Bruce, 1999) ließen sich unter nicht-prädiktiven Bedingungen nur bei der kurzen (100 ms), aber nicht bei der langen (1000 ms) SOA Kongruenz-Effekte nachweisen. Wurde jedoch die Vorhersagekraft des Hinweisreizes erhöht, sodass der Reiz das Ziel in 75 % der Fälle vorhersagte, ergab sich ein Kongruenz-Effekt für kurze und lange SOA. Daraus wurde geschlossen, dass die Probanden dazu in der Lage waren, ihre Aufmerksamkeit bei langer SOA willentlich in Richtung des Hinweisreizes zu verschieben.

Auch Friesen et al. (2004) kamen zu einem ähnlichen Schluss. In ihrer Studie wurden vier mögliche Zielorte untersucht, an denen der Zielreiz mit jeweils unterschiedlicher Wahrscheinlichkeit auftreten konnte (durch den Blick vorhergesagte Orte mit geringer oder hoher Auftritts-Wahrscheinlichkeit und nicht vorhergesagte Orte mit geringer oder hoher Auftritts-Wahrscheinlichkeit). Es ergab sich, dass Blickreize bei kurzer SOA die Aufmerksamkeit von Probanden reflexiv zum vorhergesagten Ort lenken konnten, selbst, wenn die Auftritts-Wahrscheinlichkeit des Zielreizes an diesem Ort gering war. Gleichzeitig waren die Probanden bei langer SOA dazu in der Lage, ihre Aufmerksamkeit willkürlich zu einem Ort mit hoher Auftritts-Wahrscheinlichkeit zu verschieben, auch wenn dieser nicht durch einen Blickreiz vorhergesagt wurde. Demnach scheinen besonders lange Zeitintervalle anfällig für willentliche Antworttendenzen zu sein.

Basierend auf diesen und anderen Ergebnissen wird angenommen, dass die Reaktionen von Probanden bei längeren Zeitintervallen verstärkt der willentlichen Kontrolle unterliegen, während sie bei kurzen SOAs unwillkürlich erfolgen (Brosch et al., 2011; Friesen et al., 2004; Hill et al., 2010; Kirchgessner et al., 2015). Eine längere SOA bietet demnach mehr Zeit für zusätzliche neuronale Prozesse (Hill et al., 2005; Hill et al., 2010). Dafür spricht auch, dass es den Probanden möglich war, Interferenz-Effekte nicht-prädiktiver Hinweisreize bei langer SOA zu ignorieren (Kuhn & Kingstone, 2009). Des Weiteren erfolgte die Integration von Blickrichtung und emotionalem Gesichtsausdruck nur, wenn die Probanden ausreichend Zeit hatten, den Hinweisreiz zu verarbeiten (Graham et al., 2010).

Von Studien mit peripheren Hinweisreizen weiß man, dass es bei einer längeren SOA zu inhibitorischen Effekten (IOR; Posner, 1984) kommen kann, d.h. zu kürzeren Reaktionen in inkongruenten als in kongruenten Durchgängen. IOR-Effekte treten bei zentralen Hinweisreizen normalerweise nicht auf (Müller & Rabbitt, 1989). Unter bestimmten Bedingungen scheint es jedoch möglich zu sein, mit zentral präsentierten Blickreizen einen inhibitorischen Effekt zu erzielen. In einer Studie von Frischen et al. (2004) blickte ein als Hinweisreiz dienendes Gesicht erst zur Seite, dann zur Mitte und verschwand anschließend, was die Aufmerksamkeit des Probanden von der vorhergesagten Position weglenken sollte. Auf diese Weise konnte bei einer sehr langen SOA von 2400 ms ein Inhibitionseffekt gefunden werden. Der Gaze-Cueing-Effekt führt demnach zu einem verspäteten Einsetzen inhibitorischer Effekte (Frischen, 2007).

Davon abgesehen, konnte gezeigt werden, dass die Reaktionen von Probanden bei einer kurzen SOA im Vergleich zu längeren SOAs verlangsamt waren („foreperiod effect“, Ristic et al., 2002; Akiyama et al., 2008; Friesen & Kingstone, 1998).

1.4.3.5. Sonstige Einflussfaktoren

Ein weiterer wichtiger Faktor, der den Kongruenz-Effekt beeinflussen kann, ist der soziale Kontext. So können sich beispielsweise der emotionale Ausdruck eines Gesichts (Mathews et al., 2004; Hori et al., 2005; Putman et al., 2006) oder dessen wahrgenommene Dominanz (Ohlsen et al., 2013; Jones et al., 2010) auf den Effekt auswirken. Dabei spielen sowohl das Geschlecht und das Umfeld eine Rolle (Ohlsen et al., 2013). Des Weiteren konnte gezeigt werden, dass auch Bekanntheit (Deaner et al., 2007) und sexuelles Interesse (Khurana et al., 2009) den Kongruenz-Effekt beeinflussten. Darüber hinaus scheint die Persönlichkeit des Gesichts einen Einfluss auf den Effekt zu haben. In einer Studie von Carraro et al. (2017) zeigte sich, dass Probanden eher dem Blick eines Gesichts folgten, das zuvor systematisch mit negativem Verhalten in Verbindung gebracht wurde.

Neben dem sozialen Kontext kann der Kongruenz-Effekt auch von einer konkurrierenden kognitiven Aufgabe beeinträchtigt werden (Bobak & Langton, 2015), was auf eine eher kontrollierte Verarbeitung von Blickreizen hindeuten könnte.

Außerdem hat sich gezeigt, dass die (US-) politische Einstellung den Kongruenz-Effekt beeinflussen kann. Während „Liberale“ einen Effekt bei Blick- und Pfeilreizen zeigten, fand sich bei „Konservativen“ ein deutlich reduzierter Effekt bei Blickreizen im Vergleich zu Pfeilreizen (Carraro et al., 2015; Dodd et al., 2011), was dafür spricht, dass Konservative nicht im gleichen Maß empfänglich für soziale Hinweisreize zu sein scheinen wie Menschen mit einer eher liberalen Gesinnung.

1.5. Neuronale Korrelate der Gesichter-Verarbeitung

1.5.1. Ein Netzwerk zur neuronalen Verarbeitung von Gesichtern

Die Augenregion leistet einen entscheidenden Beitrag zur nonverbalen zwischenmenschlichen Kommunikation. Anhand der Augen lassen sich Identität und Geschlecht erkennen, sowie Emotionen und komplexe mentale Zustände ableiten. Auch die wahrgenommene Blickrichtung spielt bei der sozialen Kommunikation eine wichtige Rolle. Ein direkter Blick kann eine Drohung oder den Beginn einer sozialen Interaktion signalisieren, erregt Aufmerksamkeit und wird daher besonders schnell und effizient verarbeitet. Dagegen kann ein abgewandter Blick die Aufmerksamkeit eines Beobachters in die entsprechende Blickrichtung lenken. Dieser „Gaze Following“ genannte Vorgang bildet die Entwicklungsgrundlage für JA und höhere kognitive Prozesse, wie zum Beispiel ToM. Mithilfe des Gaze-Cueing-Paradigmas konnte gezeigt werden, dass die Verschiebung der Aufmerksamkeit durch abgewandte Blickreize schnell und reflexiv verläuft und nur schwer zu unterdrücken ist. Es wurde vermutet, dass die automatische Verarbeitung von Blickreizen mit der speziellen sozialen Bedeutung der Augenregion in Zusammenhang steht. Später konnte jedoch gezeigt werden, dass auch nicht-soziale Pfeilreize zu einer reflexiven Verschiebung der Aufmerksamkeit führen können, was eine besondere Bedeutung der Augenregion in Frage stellt. Um zu klären, ob es sich bei der Augenregion tatsächlich um einen speziellen sozialen Reiz handelt, wurde sich in letzter Zeit vermehrt auf die zugrundeliegenden neuronalen Korrelate konzentriert. Dabei stand zunächst die Frage im Vordergrund, ob ein auf Blickreize spezialisiertes und von anderen Prozessen abgrenzbares Areal existiert oder ob

Blickreize im Rahmen anderer sozialer Prozesse über eine Vielzahl neuronaler Pfade verarbeitet werden (Shepherd, 2010).

Wie genau die Verarbeitung von Blickreizen funktionieren könnte, wird beispielsweise von Baron-Cohen (1995) beschrieben. Er nahm an, dass es einen speziellen neurokognitiven Mechanismus gäbe, der eine schnelle Detektion von Blickrichtungen ermöglicht. Dieser wurde „Eye Direction Detector“ (EDD) genannt. Außerdem schlug er einen Mechanismus zur Feststellung von JA vor. Der „Shared Attention Mechanism“ (SAM) sollte überprüfen, ob man selbst und eine andere Person in dieselbe Richtung blicken. Für einen derartigen Mechanismus zur Wahrnehmung von Augen und augen-ähnlichen Objekten spricht auch, dass bereits Neugeborene eine Präferenz für offene im Vergleich zu geschlossenen Augen zeigen (Batki et al., 2000). Darüber hinaus konnte festgestellt werden, dass es im Gehirn tatsächlich Zellen gibt, die auf die Wahrnehmung von Augen reagieren. Mit Einzelzellableitungen bei Primaten wurde gezeigt, dass sich diese Zellen in erster Linie im inferioren und superioren temporalen Kortex befinden (Perrett et al., 1982). Des Weiteren soll eine Zellpopulation im superioren temporalen Sulcus des Makaken-Gehirns besonders auf Greifbewegungen reagieren, wenn diesen Handlungen Aufmerksamkeit gewidmet wird (Jellema et al., 2000). Es gibt allerdings auch gute Argumente gegen die Existenz eines abgekapselten Moduls, das allein für Blickreize zuständig ist. Die Abhängigkeit des Gaze-Cueing-Effekts vom sozialen Kontext und die Tatsache, dass auch Pfeilreize eine reflexive Orientierung der Aufmerksamkeit auslösen können, sprechen für eine Verarbeitung von Blickreizen im Verbund mit anderen sozialen Reizen in einem veränderlichen neuronalen Netzwerk (Shepherd, 2010).

Wie ein solches Netzwerk aussehen könnte, zeigt ein Modell von Haxby et al. (2000, 2002). Es sieht vor, dass sich das neuronale Netzwerk zur Gesichter-Wahrnehmung in ein Kern-

System und ein erweitertes System unterteilen lässt. Laut diesem Modell hat das Kernsystem eine hierarchische Struktur, bestehend aus dem inferioren occipitalen Kortex, der Informationen an den lateralen fusiformen Gyrus (FFG) und den superioren temporalen Sulcus (STS) sendet. In diesem System soll die visuelle Analyse von Gesichtern stattfinden, wobei vermutet wird, dass der FFG für die Identität und der STS für die veränderlichen Gesichtsstrukturen (Augen-, Lippenbewegungen und Mimik) zuständig ist. Dazu kommen weitere Systeme, die mit anderen Gehirnregionen in Verbindung stehen, zum Beispiel ein System für räumliche Aufmerksamkeit im intraparietalen Sulcus (IPS) und den frontalen Augenfeldern (FEF), ein System zur Emotionsverarbeitung in Amygdala und Insula, ein System für verbales Verständnis im superioren temporalen Gyrus und ein System für biographische und semantische Informationen im anterioren temporalen Lappen. Miteinander kombiniert können diese Systeme dabei helfen, die in Gesichtern vorhandenen Informationen zu entschlüsseln. Das vorliegende Modell wird durch eine Studie gestützt, die zeigen konnte, dass sich die Wahrnehmung von Gesichtern tatsächlich in zwei anatomisch voneinander abgrenzbare Bereiche unterteilen lässt – und zwar in die Wahrnehmung von Identität im inferioren occipitalen Gyrus und FFG, sowie in die Wahrnehmung veränderlicher Gesichtsteile im STS (Hoffmann & Haxby, 2000).

Ein neueres Modell von Pfeiffer et al. (2013) geht spezifischer auf mögliche Teilsysteme ein, die an der Blickwahrnehmung beteiligt sein könnten. Dabei unterscheiden die Autoren drei verschiedene Systeme. Das erste System soll der Verarbeitung von motivationalen und affektiven Blick-Komponenten dienen und den ventro-medialen präfrontalen Kortex, das ventrale Striatum und die Amygdala umfassen. Während die Amygdala in diesem Modell Signale von visuellen Arealen erhält und auf verhaltensrelevante Reize (wie z.B. einen direkten Blick) reagiert, soll das ventrale Striatum als intrinsischer Motivator fungieren und

die Aktivität präfrontaler Regionen modulieren. Das zweite System, bestehend aus dem dorso-medialen präfrontalen Kortex, dem superioren temporalen Sulcus und der temporo-parietalen Junction, soll vor allem für die Wahrnehmung sozialer Aufmerksamkeit und das Entschlüsseln mentaler Zustände verantwortlich sein. Das dritte System soll mit dem inferioren frontalen Gyrus zusammenhängen, einem Teil des Spiegelneuronen-Systems, und daher in erster Linie synchrone Aktivität bei direktem Blick zeigen.

Im Folgenden soll noch ausführlicher auf die einzelnen Bestandteile der Modelle und ihre Bedeutung bei der Gesichter- und Blickverarbeitung eingegangen werden.

1.5.2. Der fusiforme Gyrus

Beim Menschen scheint die Verarbeitung von Gesichtern vor allem mit Aktivierung im FFG zusammenzuhängen (Itier & Batty, 2009; Rossion et al., 2003; McCarthy et al., 1997). Beim Vergleich von Gesichtern und Objekten zeigte der FFG von allen Regionen, die auf die Wahrnehmung von Gesichtern reagierten, die robusteste Aktivierung. Diese Aktivierung war am deutlichsten in einer Region auf der lateralen Seite des mittleren FFG, auch „Fusiform Face Area“ genannt (FFA; Kanwisher, 1997; 2006).

Eine Studie von Rossion et al. (2003) untersuchte die Gesichter-Wahrnehmung an einem Patienten, der an Prosopagnosia, sowie an einer asymmetrischen Läsion im linken mittleren FFG und im rechten inferioren occipitalen Kortex litt. Diesen beiden Bereichen werden die FFA und die „Occipital Face Area“ (OFA) zugeordnet, zwei Bereiche, die besonders stark auf die Wahrnehmung von Gesichtern reagieren. Laut den Ergebnissen der Studie scheinen sowohl die rechte FFA als auch die rechte OFA für eine erfolgreiche Gesichter-Wahrnehmung

notwendig zu sein. Außerdem scheint es eine Feedback-Verbindung von der FFA zur OFA zu geben.

Neben seiner Sensitivität für die Identität von Gesichtern, scheint der FFG aber auch sensitiv für die Augenregion von Gesichtern zu sein (Calder et al., 2002; Mosconi et al., 2005). Eine PET-Studie konnte zeigen, dass die Wahrnehmung von Gesichtern spezifisch den ventralen occipito-temporalen Kortex aktivierte (Wicker et al., 1997). Dagegen führte das Betrachten zugewandter oder abgewandter Augen zu Aktivierungen im occipitalen FFG, dem rechten parietalen Lappen, sowie dem inferioren und mittleren temporalen Gyrus. Außerdem wurde gezeigt, dass die Korrelation zwischen dem FFG und dem IPS beim Betrachten abgewandter Augen stärker ausgeprägt war, wohingegen bei Augenkontakt die Korrelation zwischen FFG und Amygdala eine größere Aktivierung aufwies (George et al., 2001).

1.5.3. Der superiore temporale Sulcus

Abgesehen vom FFG spielt auch der STS eine wichtige Rolle bei der Verarbeitung von Gesichtern (Pelphrey et al., 2004; Mosconi et al., 2005). Diese Region scheint vor allem auf biologische Bewegungen, das heißt auf die Wahrnehmung von Augen-, Mund-, Hand- oder Körperbewegungen, zu reagieren. Der STS kann aber auch durch die Wahrnehmung statischer Bilder aktiviert werden und scheint ganz allgemein auf Reize zu reagieren, die Bewegungen oder Handlungen implizieren (Allison et al., 2000; Pelphrey et al., 2004). Des Weiteren gibt es Hinweise darauf, dass der STS eine breitere Funktion in den Bereichen soziale Kognition, ToM, audiovisuelle Integration und Integration von sozialen und sprachbezogenen Reizen einnimmt (Redcay, 2008; Hein & Knight, 2008; Deen et al., 2015; Isik et al., 2017; Zhu & Beauchamp, 2017).

In Bezug auf die Verarbeitung von Blickinformationen zeigte sich eine Präferenz des STS für Blickreize mit bedeutungsvollen Richtungsinformationen. Diese Spezialisierung konnte nicht für den FFG nachgewiesen werden (Hooker et al., 2003). Eine weitere Studie verglich direkten und abgewandten Blick bei virtuellen Charakteren und variierte dabei die Dauer des Blickkontakts (Kuzmanovic et al., 2009). Dabei zeigte sich eine Aktivierung im STS, wenn es um den Vergleich der Blickrichtungen ging, und eine Aktivierung im medialen präfrontalen Kortex, wenn die Dauer des direkten Blickkontakts betrachtet wurde. Neben der Blickrichtung scheint der STS auch für die Verarbeitung von emotionalen Gesichtsausdrücken zuständig zu sein. So konnte gezeigt werden, dass es innerhalb des STS einige teilweise überlappende Areale gibt, die auf Blickrichtung, Gesichtsausdruck oder beides ansprechen (Engell & Haxby, 2007, für ein ähnliches Ergebnis s. auch Narumoto et al., 2001). Auch Läsionsstudien unterstreichen die Wichtigkeit des STS für die Wahrnehmung von Blickreizen. So zeigte ein Patient mit einer Läsion im rechten STS Schwierigkeiten beim Herstellen von Blickkontakt, der Wahrnehmung von Blickrichtungen und dem Gaze-Cueing-Effekt (Akiyama et al., 2006). Im Gegensatz zu den meisten Studien, die eine stärkere Aktivierung des STS bei abgewandten Augen feststellen konnten, gibt es auch Hinweise auf eine stärkere Aktivierung des STS bei direktem Blick (Pelphrey et al., 2004). Ein generelles Problem dieser Studien stellt jedoch die unterschiedliche Lokalisierung des STS dar, der manchmal mehr anterior und in anderen Studien mehr posterior beschrieben wird (Itier & Batty, 2009). Ein anderes Problem könnte der starke Einfluss der Kopf-Stellung auf die Verarbeitung von Blickreizen in FFG und STS sein (Pageler et al., 2003), der nicht in jeder Studie berücksichtigt wurde. Davon abgesehen, ließ sich eine rechts-hemisphärische Dominanz bei der Wahrnehmung von Gesichtern nachweisen – und zwar sowohl im FFG als auch im STS (McCarthy et al., 1997; Kanwisher et al., 1997; Wicker et al., 1997; Pelphrey et al., 2004).

1.5.4. Weitere Gehirnareale zur Gesichter-Wahrnehmung

Im Einklang mit dem erweiterten System des Modells von Haxby et al. (2000) fanden sich außer dem FFG und dem STS noch weitere Gehirnregionen, die auf die Wahrnehmung von Gesichtern oder Blickreizen reagierten. Beispielsweise zeigten Patienten mit Amygdala-Läsionen Defizite bei der Blickwahrnehmung (Young et al., 1995). Diese Patienten hatten jedoch neben Schwierigkeiten beim Betrachten der Augenregion auch Probleme mit der Wahrnehmung von Emotionen und im Bereich der sozialen Kommunikation (Adolphs et al., 2002). In diesem Zusammenhang konnte eine Studie von Cristinzio et al. (2010) zeigen, dass es in der Amygdala zu einer Interaktion von Blickreizen und emotionalen Reizen kommt. In ihrer Studie modulierte die Blickrichtung (direkt oder abgewandt) die Wahrnehmung von Gesichtsausdrücken (ängstlich oder ärgerlich). Dabei wurden ärgerliche Gesichter mit direktem Blick besser erkannt als ärgerliche Gesichter mit abgewandtem Blick. Gleichzeitig wurden ängstliche Gesichter mit abgewandtem Blick besser erkannt als ängstliche Gesichter mit direktem Blick. Dieser Interaktionseffekt zeigte sich nicht bei Patienten mit einem Schaden an der rechten Amygdala. In einer Studie von Spezio et al. (2007) kam es bei Amygdala-Ablation zu einer deutlichen Reduktion von Blickkontakten und einer abnormalen Zunahme von Augenbewegungen in Richtung der Mund-Region (statt Augen-Region). Ganz generell wird davon ausgegangen, dass die Amygdala über ihre subkortikalen Verbindungen zu visuellen Arealen (Senju & Johnson, 2009) zur Steuerung anderer Regionen beiträgt, die in die Verarbeitung sozialer Reize involviert sind (Pfeiffer et al., 2013). Einen Hinweis auf eine direkte kortikale Verbindung zwischen STS und Amygdala konnte eine Studie erbringen, die funktionelle Magnetresonanztomographie (fMRT) und „theta burst transcranial magnetic

stimulation“ (TBS) miteinander kombinierte (Pitcher et al., 2017). TBS über dem rechten posterioren STS angewendet, führte zu einer Reduktion der neuronalen Reaktion in der rechten Amygdala beim Betrachten von Gesichtern (im Gegensatz zu Körpern oder Objekten).

Neben FFG, STS und Amygdala scheinen auch parietale und frontale Areale eine wichtige Rolle bei der Verarbeitung von Blickreizen zu spielen. So wurde zum Beispiel gezeigt, dass der posteriore parietale Kortex auf die Wahrnehmung von Blickbewegungen reagierte (Mosconi et al., 2005). Aktivierungen im intraparietalen Sulcus (IPS) wurden bei der Verarbeitung von Blickbewegungen und abgewandten Blickreizen gefunden (Mosconi et al., 2005; Hoffman & Haxby, 2000; Pelphrey et al., 2003).

Des Weiteren zeigten auch frontale Areale Aktivierungen in Reaktion auf Blickreize. Beispielsweise fand sich eine Aktivierung superior und inferior frontaler Areale für bedeutungsvolle Blickrichtungen (Hooker et al., 2003). In einer anderen fMRT-Studie wurde untersucht, wie es sich auf die neuronale Aktivierung auswirkt, wenn Probanden das Gefühl haben, persönlich in eine soziale Interaktion involviert zu sein (Schilbach et al., 2006). Dazu wurden den Probanden virtuelle Personen gezeigt, die entweder in ihre Richtung (ME-Bedingung) oder in Richtung einer anderen virtuellen Person (OTHER-Bedingung) blickten. Anschließend zeigte die Person einen emotionalen Gesichtsausdruck, der zu einer sozialen Begrüßungssituation passte (z.B. ein Zwinkern, ein kurzes Hochziehen der Augenbrauen, ein Lächeln oder eine Kombination davon; SOC-Bedingung) oder eine andere willkürliche Gesichtsbewegung (ARB-Bedingung). Die Ergebnisse zeigten unter anderem, dass der dorsale mediale präfrontale Kortex auf Blicke zur eigenen Person hin reagierte (ME > OTHER) und der ventrale mediale präfrontale Kortex auf emotionale Gesichter (SOC > ARB). Demnach scheinen unterschiedliche Teile des medialen präfrontalen Kortex auf soziale Mimik und auf

die Wahrnehmung von Selbstrelevanz zu reagieren. Letzteres stellt eine höhere kognitive Fähigkeit dar, die im Bereich von ToM verortet ist. Außerdem konnte eine PET-Studie, in der es die (implizite) Aufgabe der Probanden war, die Dicke von Augenbrauen bei zugewandten oder abgewandten Gesichtern zu beurteilen, zeigen, dass dadurch der mediale frontale Kortex aktiviert wurde (Calder et al., 2002). Die Aktivierung in diesem Bereich wurde umso stärker, je ausgeprägter der abgewandte Blick war. Im Gegensatz dazu nahm die Aktivierung im superioren und medialen temporalen Gyrus bei direktem Blick zu. Aus welchem Grund der frontale Kortex speziell auf den abgewandten und nicht auf den direkten Blick reagierte, konnte in der Studie nicht geklärt werden. Allerdings zeigen diese Ergebnisse einen klaren Zusammenhang zwischen der Verarbeitung von Blickreizen und der Verarbeitung von ToM, die ebenfalls mit dem medialen frontalen Kortex in Verbindung gebracht wird.

1.6. Neuronale Korrelate von Joint Attention und Theory of Mind

Da es viele Hinweise darauf gibt, dass die Wahrnehmung von Blickreizen mit der Entwicklung von JA und ToM zusammenhängt, scheint es naheliegend, dass auch die jeweiligen neuronalen Mechanismen Ähnlichkeiten aufweisen. Im Allgemeinen herrscht die Auffassung, dass soziale Informationen im Gehirn in einem spezialisierten Netzwerk verarbeitet werden. Dieses Netzwerk soll den präfrontalen Kortex, den FFG, den STS und die Amygdala umfassen (Adolphs et al., 2002; Brothers, 1990, Haxby et al., 2002; Pinkham, 2003). Innerhalb dieses Netzwerks scheinen vor allem der mediale präfrontale Kortex (MPFC) und der orbitofrontale Kortex für die Verarbeitung von ToM zuständig zu sein (Penn, 2006). Eine Übersichtsarbeit konnte feststellen, dass diese Regionen in 93% der Studien zu ToM aktiviert waren (Carrington & Bailey, 2009). Beispielsweise zeigte sich, dass Cartoons, deren Verständnis das Zuschreiben von Absichten erforderte, den MPFC aktivierten, während Cartoons, deren Verständnis allein auf physischer Logik beruhte, zu keiner stärkeren Aktivierung im MPFC führten (Brunet et al., 2000). Auch Bewegungsmuster geometrischer Formen, die zur Zuschreibung mentaler Zustände führten, lösten im Vergleich mit einfachen Bewegungsbeschreibungen eine stärkere Aktivierung im MPFC aus (Castelli et al., 2000).

Bei der Untersuchung von JA, einer Vorstufe von ToM, fand sich eine stärkere Aktivierung des ventromedialen frontalen Kortex und dem linken anterioren frontalen Kortex für JA- im Vergleich zu Nonjoint-Attention-Bedingungen. Beim Vergleich beider Bedingungen mit einer Ruhebedingung zeigten sich weitere neuronale Aktivierungen und zwar im Bereich des posterioren STS, der FEF, in subkortikalen Arealen und dem cingulären Gyrus (Williams et al., 2005). Eine weitere Studie untersuchte JA, indem sie die Probanden mit einer virtuellen Person interagieren ließ (Schilbach et al., 2009). Dabei war es ihre Aufgabe, den Blick der

virtuellen Person aktiv zu einem von drei Zielreizen zu lenken oder sich passiv von ihrem Blick zu einem von drei Zielreizen leiten zu lassen. Zuvor wurden die Probanden in den Glauben versetzt, dass sie es mit einem echten, menschlichen Interaktionspartner außerhalb des MRT-Scanners zu tun hätten. Auf diese Weise konnten verschiedene JA-Bedingungen hergestellt werden. Wenn die Probanden dem Blick der virtuellen Person folgten, führte das zu einer Aktivierung des anterioren MPFC. Wenn sie selbst glaubten, den Blick der anderen Person zu leiten, zeigte sich Aktivierung im ventralen Striatum. Die Autoren schlossen aus diesen Ergebnissen, dass JA auch die Areale des Gehirns in Anspruch nimmt, die mit dem Belohnungssystem verknüpft sind, besonders dann, wenn die Interaktion vom Probanden selbst initiiert wurde. Darüber hinaus zeigte sich in dieser Studie, dass sich die neuronale Aktivierung bei JA-Erlebnissen unterscheidet, je nachdem von welchem Standpunkt aus die Situation erlebt wird. In einer ganz ähnlichen Studie mit jugendlichen Probanden (Oberwelland et al., 2016) konnte festgestellt werden, dass eine JA-Situation, die von einer anderen Person initiiert wird, vor allem Areale für visuelle und soziale Verarbeitung und Aufmerksamkeit aktivierte. Demgegenüber aktivierte eine selbstinitiierte JA-Situation einige Areale, die mit sozialer Kognition, Belohnung, Motivation und Emotion in Zusammenhang gebracht werden. In einer vierten JA-Studie von Redcay et al. (2012) war es die Aufgabe der Probanden, entweder dem Blick des Versuchsleiters zu folgen oder ihn zu lenken. In einer Kontroll-Bedingung sollte der Proband dann seine Augen bewegen, während der Versuchsleiter seine Augen geschlossen ließ. Der ventromediale präfrontale Kortex reagierte dabei vor allem auf die passive JA- Bedingung, während der mittlere frontale Gyrus auf die aktive JA-Bedingung reagierte (jeweils verglichen mit der Kontroll-Bedingung). Mit einer „Conjunction“-Analyse konnte überlappende Aktivierung im MPFC und im STS festgestellt werden.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass die Verarbeitung von JA und ToM in erster Linie frontale Areale beansprucht, im Speziellen den präfrontalen Kortex. Diese Region scheint auch eine Rolle bei der Verarbeitung von Blickreizen zu spielen, allerdings vor allem in Bezug auf Augenbewegungen, die bedeutsame Informationen beinhalten (Hooker et al., 2003) oder im Zusammenhang mit höheren sozial-kognitiven Leistungen stehen (z.B. Wahrnehmung von Selbstrelevanz; Schilbach et al., 2006)

1.7. Neuronale Korrelate räumlicher Aufmerksamkeit

Eine Metastudie konnte zeigen, dass das bei der Blickwahrnehmung aktivierte neuronale Netzwerk mehr Ähnlichkeiten mit dem Netzwerk aufweist, das bei der exogenen („bottom-up“) Orientierung der räumlichen Aufmerksamkeit eine Rolle spielt, als mit dem Netzwerk, das an der endogenen („top-down“) Aufmerksamkeitsorientierung beteiligt zu sein scheint (Grosbras, 2005; Hietanen et al., 2006).

Nach Hahn et al. (2006) ist es bei der Untersuchung von Aufmerksamkeit sehr wichtig, zwischen der Aufmerksamkeit, die sich auf den Zielreiz bezieht, und der Aufmerksamkeit, die mit dem Hinweisreiz zusammenhängt, zu unterscheiden. In ihrer Studie wurde die Art der Aufmerksamkeit anhand der Anzahl möglicher Zielorte (Orte, an denen der Zielreiz erscheinen konnte) manipuliert. Wenige Zielorte sollten dabei die Anforderungen an die endogene Orientierung vor dem Erscheinen des Zielreizes erhöhen, wohingegen eine große Anzahl an Zielorten zu einer stärker exogenen Orientierung beim Erscheinen des Zielreizes führen sollte. Es zeigte sich, dass endogene Orientierung der Aufmerksamkeit mit einer zumeist links-hemisphärischen Aktivierung einherging, darunter Aktivierungen im IPS, im inferioren und superioren parietalen Lappen, dem Precuneus und dem mittleren frontalen Gyrus. Demgegenüber ging exogene Orientierung der Aufmerksamkeit mit Aktivierungen in der temporoparietalen Junction (TPJ), dem cingulären Gyrus, dem präzentralen Gyrus, der Insula, dem FFG, dem lingualen Gyrus und dem Cuneus einher. Dieses Ergebnis steht im Einklang mit einer Studie von Corbetta et al. (2000). Darin zeigte sich eine Aktivierung im IPS vor dem Erscheinen des Zielreizes (endogene Aufmerksamkeit). Beim darauffolgenden Erkennen des Zielreizes (exogene Aufmerksamkeit) fand sich Aktivierung in der rechten TPJ, vor allem dann, wenn der Zielreiz am nicht vorhergesagten Ort erschien. Zu einem ähnlich

Ergebnis kamen auch Kincade et al. (2005). Wie in den beiden zuvor beschriebenen Studien, untersuchten sie Reaktionen auf zentrale und periphere Hinweisreize getrennt nach Erwartungsphase und beim Erscheinen des Zielreizes. Es zeigte sich eine stärkere Aktivierung in den frontalen Augenfeldern (FEF) und dem IPS in der Erwartungsphase (endogene Aufmerksamkeit). Beim Erscheinen des Zielreizes (exogene Aufmerksamkeit) zeigte sich stärkere occipito-temporale Aktivierung, aber auch eine Aktivierung im FEF. Es scheint also zu einer teilweisen Überlappung der Gehirnareale für endogene und exogene Kontrolle der Aufmerksamkeit zu kommen. Die Aktivierung in der TPJ wurde dabei stark von der Orientierung zum Zielreiz beeinflusst und zeigte sich vor allem bei verhaltensrelevanten Reizen.

Aufgrund der getrennten Verarbeitung von endogener und exogener Aufmerksamkeit, die sich in diesen und anderen Studien zeigte, unterscheidet man im Allgemeinen zwischen einem ventralen und einem dorsalen fronto-parietalen System. Das dorsale System soll Teile des intraparietalen und des superioren frontalen Kortex umfassen und für die zielgerichtete „top-down“-Kontrolle von Aufmerksamkeit, aber auch für das Erkennen des Zielreizes, zuständig sein. Das ventrale fronto-parietale System soll dagegen den temporo-parietalen Kortex, sowie den inferioren frontalen Kortex umfassen und die reflexive Orientierung der Aufmerksamkeit auf saliente Reize ermöglichen. Allerdings gibt es zahlreiche Belege für Überschneidungen und Interaktionen zwischen den beiden Systemen (Chica et al., 2011; Corbetta et al., 2011, Review in Vossel et al., 2014). In diesem Zusammenhang wurde auch vermutet, dass die TPJ (Corbetta & Shulman, 2002) oder der mittlere frontale Gyrus (Corbetta et al., 2008) das ventrale und das dorsale System verbinden könnten.

Insgesamt gesehen, spricht viel für eine anatomisch getrennte Verarbeitung von endogenen und exogenen Aufmerksamkeitsprozessen, wobei die flexible Interaktion der Systeme eine

dynamische Kontrolle der räumlichen Aufmerksamkeit ermöglicht. Die Verarbeitung von Blickreizen scheint dabei eher mit dem ventralen fronto-parietalen System zur exogenen Lenkung von Aufmerksamkeit in Verbindung zu stehen.

1.8. Neuronale Korrelate des Gaze-Cueing-Paradigmas

Anhand der bisher in dieser Arbeit aufgeführten Studien lässt sich vermuten, dass Blickreize nicht in einem separaten Gehirnareal, sondern im Rahmen eines dynamischen Netzwerks verarbeitet werden. Dieses Netzwerk scheint wiederum starke Ähnlichkeiten mit dem Netzwerk zur Verarbeitung von sozialen Informationen, JA und ToM aufzuweisen, sowie mit dem Netzwerk zur Verarbeitung von exogener Aufmerksamkeitskontrolle. Im Folgenden soll geklärt werden, wie es sich im konkreten Fall des Gaze-Cueing-Paradigmas verhält, also wenn soziale und nicht-soziale Hinweisreize dazu genutzt werden, die räumliche Aufmerksamkeit reflexiv an einen bestimmten Ort zu verschieben.

Eine Studie von Greene et al. (2009) verglich die Effekte von zentralen Blickreizen mit nicht-sozialen peripheren Hinweisreizen. Auf Verhaltensebene fanden sich ähnliche Reaktionen für beide Reiztypen und auch auf neuronaler Ebene ergaben sich Aktivierungen in einem größtenteils überlappenden Netzwerk. Die Blickreize aktivierten bilaterale occipito-temporale und fronto-parietale Regionen, darunter die FEF, den posterioren parietalen Kortex und den IPS. Bei den peripheren Reizen fanden sich Aktivierungen in ganz ähnlichen Arealen. Überlappend aktiviert waren die FEF, der IPS und der posteriore parietale Kortex. Allerdings aktivierten die Blickreize extrastriatale Areale, wie den lateralen occipitalen Gyrus, den FFG und den inferioren temporalen Kortex stärker als die peripheren Hinweisreize. Eine Aktivierung im STS konnte nicht gefunden werden. Im Gegensatz zu den zentralen Blickreizen zeigten die peripheren Reize bei langer SOA inhibitorische Effekte (Inhibition of Return). Diese waren mit einer stärkeren Aktivierung in subkortikalen Arealen und dem Cerebellum verknüpft. Bei den Blickreizen führte die lange SOA zu einer stärkeren Aktivierung occipito-temporalen Regionen. Um für die Position des Hinweisreizes (peripher

oder zentral) zu kontrollieren, führten die Autoren noch eine Untersuchung mit zentral präsentierten Pfeilreizen durch. Daraus ließ sich schließen, dass die Ergebnisse der Studie den Unterschied zwischen sozialen und nicht-sozialen Reizen repräsentierten und nicht allein auf die Position der Reize zurückzuführen waren. Die neuronale Aktivierung in überlappenden Hirnregionen spricht für eine starke Ähnlichkeit von Aufmerksamkeitsverschiebungen durch soziale und nicht-soziale Reize.

Im Gegensatz zu der Studie von Greene et al. (2009) nutzten die meisten anderen Studien für den Vergleich von sozialen und nicht-sozialen Hinweisreizen zentral präsentierte Blick- und Pfeilreize. Wie unter 1.4.2. beschrieben, hat sich gezeigt, dass auch Pfeilreize zu ähnlich reflexiven Verhaltensantworten wie Blickreize führen können und somit die Sonderstellung von Blickreizen in Frage stellen. Der Vorteil bei diesem Vorgehen ist, dass beide Reize zentral präsentiert werden und sich in erster Linie durch ihre soziale Komponente unterscheiden. In einer Läsionsstudie konnte beispielsweise gezeigt werden, dass bei einer Läsion im superioren temporalen Gyrus kein Kongruenz-Effekt bei Blickreizen auftrat, der Kongruenz-Effekt bei Pfeilreizen aber noch vorhanden war (Akiyama et al., 2006). Demnach scheint es trotz der ähnlichen Reaktionen auf Blick- und Pfeilreize Unterschiede in der neuronalen Verarbeitung von Aufmerksamkeitsverschiebungen durch soziale und nicht-soziale Reize zu geben.

Eine Studie von Hietanen et al. (2006) verglich schematische Blick- und Pfeilreize miteinander und konnte auf diese Weise zeigen, dass beide Reiztypen teilweise unterschiedliche neuronale Gehirnregionen aktivierten. In dieser Studie wurden kongruente, inkongruente und neutrale Hinweisreize kontrastiert. Die neutrale Bedingung bestand dabei aus einem schematischen Gesicht mit direktem Blick oder einer horizontalen Linie. Eine stärkere Aktivierung durch die Pfeilreize fand sich im mittleren und inferioren temporalen Gyrus, im

Precuneus und im mittleren frontalen Gyrus. Zusätzlich führten Pfeilreize zu Aktivierungen im parietalen und frontalen Bereich, im mittleren temporalen Gyrus, dem rechten Precuneus, dem linken inferioren parietalen Lappen, dem linken postzentralen Gyrus, sowie dem rechten FEF. Überlappende Aktivierungen fanden sich im posterioren occipitalen Kortex. Allerdings war diese Region für Pfeilreize umfassender aktiviert als für Blickreize. Beim Kontrast der neutralen Bedingungen (Blickreize > Pfeilreize) zeigten sich Aktivierungen im FFG und im occipitalen Gyrus. Dieses Ergebnis deutet darauf hin, dass die für Gesichtsverarbeitung zuständigen Areale erwartungsgemäß durch das schematische Gesicht aktiviert wurden. Die Autoren schließen aus den Ergebnissen, dass Gaze Cueing ein neuronales Netzwerk aktiviert, das dem Netzwerk für reflexive oder exogene Orientierung ähnelt, während Pfeilreize ein Netzwerk aktivieren, das Ähnlichkeiten mit dem Netzwerk für willentliche oder endogene Orientierung der Aufmerksamkeit zeigt. Darüber hinaus sprechen die Ergebnisse für eine stärker reflexive Verarbeitung der Blickreize, weil sie eine räumlich begrenztere Aktivierung hervorriefen.

Zu einem ähnlichen Ergebnis gelangten Callejas et al. (2013). In ihrer Studie wurde die neuronale Aktivierung während der Orientierung und Rück-Orientierung nach prädiktiven Blick- und Pfeilreizen untersucht. Die Ergebnisse zeigten größtenteils überlappende Aktivierungen, aber auch einige Regionen, die stärker von Pfeilreizen aktiviert wurden, hauptsächlich in lateral occipitalen und mittleren temporalen Arealen, sowie im linken IPS. Diese Bereiche werden zum dorsalen Aufmerksamkeitsnetzwerk gerechnet. Insgesamt sprechen diese Ergebnisse für eine stärker reflexive Verarbeitung der Blickreize.

Tipper et al. (2008) verwendeten in ihrer Studie einen Hinweisreiz, der sowohl als Auge als auch als Pfeil wahrgenommen werden konnte. Auf diese Weise konnten die Autoren soziale und nicht-soziale Verarbeitung räumlicher Hinweisreize untersuchen ohne den physischen

Reiz zu verändern. Es zeigte sich eine stark überlappende Aktivierung in einem weitreichenden Netzwerk. Darin involviert waren unter anderem der IPS, der superiore parietale Lappen, der superiore temporale Gyrus, der dorsale frontale Kortex, der occipitale Kortex und einige posteriore ventral-temporale Regionen. Allein der bilaterale occipitale Gyrus, der mediale frontale Gyrus und der inferiore präzentrale Gyrus zeigten eine stärker ausgeprägte Aktivierung durch Blickreize. Damit stehen diese Ergebnisse im Gegensatz zu den Ergebnissen von Hietanen et al. (2006), die eine stärkere Aktivierung in frontalen und parietalen Arealen für Pfeil- und nicht für Blickreize fanden. Die Autoren (Tipper et al., 2008) schlossen aus ihren Ergebnissen, dass sowohl das ventrale als auch das dorsale frontoparietale Netzwerk in die Verarbeitung zentraler Hinweisreize involviert sind. Interessant ist, dass beide Studien (Hietanen et al., 2006; Tipper et al., 2008) keine Aktivierung im STS finden konnten, obwohl diese Region auf die Verarbeitung biologischer Bewegungen und daher auch auf Augenbewegungen spezialisiert zu sein scheint. Demgegenüber demonstrierten Kingstone et al. (2004) in einer Studie mit einem ambiguen Hinweisreiz, der entweder als ein Paar Augen oder als Auto wahrgenommen werden konnte, die Wichtigkeit des STS für die Verarbeitung von sozialen Hinweisreizen.

Neben Tipper et al. (2008) konnte noch eine weitere Studie Hinweise darauf finden, dass soziale und nicht-soziale Hinweisreize Aktivierungen in überlappenden Regionen auslösen (Sato et al., 2009). In dieser Studie wurde die Verarbeitung von Blickreizen, Händen und Pfeilen miteinander verglichen. Zunächst wurde gezeigt, dass alle drei Reiztypen eine reflexive Verschiebung der Aufmerksamkeit auslösen und daher als räumlicher Hinweisreiz gelten können. Anschließend sollten die Probanden alle drei Reiztypen passiv betrachten, während sie mit einer Dummy-Aufgabe beschäftigt waren. Eine Konjunktions-Analyse konnte zeigen, dass der rechte STS, der inferiore parietale Lappen, der inferiore frontale

Gyrus und die occipitalen Hirnrinden von allen drei Reiztypen aktiviert wurden. Unterschiede fanden sich lediglich beim Vergleich gerichteter und geradeaus blickender Augen in der Amygdala, sowie beim Vergleich von gerichteten und neutralen Pfeilreizen im rechten posterioren temporalen Bereich und dem linken superioren parietalen Lappen. Die Unterschiede waren jedoch nicht besonders groß, was damit zusammenhängen könnte, dass die Aufgabe der Probanden nur aus einer passiven Betrachtung der Reize bestand. In einer zweiten Studie untersuchten Sato et al. (2016) die Verarbeitung von über- und unterschwelligen Blickreizen. Ein Kongruenz-Effekt stellte sich sowohl für die bewusst als auch für die unbewusst wahrgenommenen Reize ein. Auf neuronaler Ebene zeigten sich in beiden Bedingungen Aktivierungen im mittleren temporalen Gyrus, dem inferioren parietalen Lappen, den anterioren cingulären Hirnrinden, sowie dem superioren und mittleren frontalen Gyrus für den abgewandten im Vergleich zum direkten Blick. Dagegen war der rechte inferiore parietale Lappen besonders in der bewussten Bedingung aktiv. Subkortikale Regionen, darunter der superiore Colliculus und die Amygdala, der mittlere temporale und der inferiore frontale Gyrus wurden besonders stark durch die unbewusste Bedingung aktiviert. Es scheint also sowohl Gemeinsamkeiten als auch Unterschiede in der Verarbeitung von Orientierungsreaktionen auf über- und unterschwellige Blickreize zu geben. Eine weitere Studie untersuchte speziell die Rück-Orientierung nach inkongruenten Hinweisreizen (Joseph et al., 2015). Dabei zeigte sich, dass inkongruente Blickreize im Gegensatz zu inkongruenten Pfeilreizen zu einer Aktivierung im ventralen Aufmerksamkeitsnetzwerk führten, besonders im Bereich der TPJ und im inferioren parietalen Kortex. Darüber hinaus gab es einen linearen Zusammenhang zwischen dem Kongruenz-Effekt und dem Grad der TPJ-Aktivierung. Diese Ergebnisse deuten darauf hin, dass Blickreize zu automatischen

Erwartungen führen (in diesem Fall in Bezug auf das Auftreten des Zielreizes) und die TPJ je nach Stärke der Erwartungen zur Orientierung der Aufmerksamkeit beiträgt.

Damit steht die Studie von Joseph et al. (2015) im Widerspruch zu einer Studie von Engell et al. (2010), die feststellen konnte, dass Pfeilreize (inkongruent > kongruent) das ventrale Aufmerksamkeitsnetzwerk stärker aktivierten. Die Autoren vermuteten, dass dieser Unterschied mit den jeweils verwendeten Pfeilreizen zusammenhängt, die in der Studie von Engell et al. (2010) zu einer räumlichen Verzerrung geführt haben könnten. Davon abgesehen, fanden Engell et al. (2010), dass eine Verschiebung der Aufmerksamkeit durch Blickreize (Blickreize > Pfeilreize) den inferior frontalen Gyrus, den mittleren frontalen Gyrus, extrastriatale visuelle Regionen, sowie ventrale, mediale und occipito-temporale Areale aktivierten. Pfeilreize (Pfeilreize > Blickreize) dagegen aktivierten den parietalen Lappen, den IPS, sowie den post- und präzentralen Gyrus.

Insgesamt betrachtet sind die Ergebnisse eher uneinheitlich. Während einige Studien größtenteils überlappende Aktivierungen durch soziale und nicht-soziale Reize finden konnten (Tipper et al., 2008; Sato et al., 2009), zeigten sich in anderen Studien Aktivierungen in unterschiedlichen Arealen (Hietanen et al., 2006; Kingstone et al., 2004; Callejas et al., 2013; Joseph et al., 2015; Engell et al., 2010). Manche dieser Studien zeigten eine stärkere oder weitreichendere Aktivierung durch Pfeilreize (Hietanen et al., 2006; Callejas et al., 2013), andere durch Blickreize (Tipper et al., 2008; Kingstone et al., 2004; Joseph et al., 2015). Auch was die Aktivierung der ventralen oder dorsalen Aufmerksamkeitsnetzwerke angeht, herrscht noch Uneinigkeit. Während einige Studien zeigen konnten, dass Pfeilreize das dorsale (endogene) System stärker aktivierten (Hietanen et al., 2006; Callejas et al., 2013), fanden Engell et al. (2010), dass Pfeilreize das ventrale (exogene) System stärker aktivierten. Demgegenüber zeigte sich bei Joseph et al. (2015) eine stärkere Aktivierung des

ventralen Systems durch Blickreize. Zuletzt schlossen Tipper et al. (2008) aus ihren Ergebnissen, dass wohl beide Systeme eine Rolle bei der Verarbeitung zentraler Hinweisreize spielen. Um etwas mehr Licht auf die Verarbeitung von Aufmerksamkeitsorientierung nach sozialen und nicht-sozialen Hinweisreizen zu gewinnen, sind manche Studien dazu übergegangen, die funktionelle Konnektivität zwischen Gehirnregionen zu betrachten.

1.9. Funktionelle Konnektivität

In den letzten Jahren ist die Untersuchung funktioneller Konnektivität immer wichtiger geworden. Der Grund dafür ist ein Paradigmenwechsel von der Neuronentheorie zu den neuronalen Netzwerkmodellen (Yuste, 2015). Die Neuronentheorie besagt, dass das Neuron die strukturelle und funktionelle Grundeinheit des Nervensystems darstellt. Demnach setzt sich das Gehirn aus einzelnen, autonomen und physisch voneinander getrennten Zellen zusammen, die zwar miteinander interagieren, aber kein kontinuierliches Netzwerk bilden (Shepherd, 1972). Eine Vielzahl experimenteller Befunde hat gezeigt, dass diese Position als alleiniges Erklärungsmodell neuronaler Abläufe nicht mehr haltbar ist. Im Gegensatz zur Neuronentheorie, nimmt die Theorie der neuronalen Netzwerke an, dass Wissen über kognitive Prozesse nicht allein durch das Studium einzelner Neurone, sondern nur durch die Untersuchung ganzer Gruppen von Neuronen und deren Verbindungen gewonnen werden kann (Yuste, 2015). Diesem Ansatz folgt auch das „Human Connectome Project“, das von einem Konsortium der Washington University, University of Minnesota und Oxford University gebildet wird. Bei dem Projekt handelt es sich um ein wissenschaftliches Programm zur Erforschung der Gesamtheit aller Nervenverbindungen im gesunden menschlichen Gehirn (Konnektom). Über einen Zeitraum von fünf Jahren sollen im Rahmen des Projekts 1200 gesunde Probanden mit verschiedenen MR-Methoden untersucht werden, um Zusammenhänge zwischen Konnektivität, Verhalten und Genetik festzustellen (Van Essen et al., 2013).

Die Unterscheidung zwischen einer eindeutigen Funktion-Struktur-Zuordnung, wie im Rahmen der Neuronentheorie, und systemtheoretischen Konzepten, in denen Konnektivität eine wichtige Rolle spielt, lässt sich auch mit dem Dualismus von funktionaler Segregation

und funktionaler Integration beschreiben. Während Segregation die Spezialisierung einzelner Regionen auf eine bestimmte Funktion beschreibt, versteht man unter Integration das Zusammenwirken dieser Regionen. Funktionelle Segregation und Integration schließen sich jedoch nicht gegenseitig aus, sondern ergänzen sich gegenseitig: funktionelle Spezialisierung hat demnach nur eine Bedeutung im Rahmen von funktioneller Integration und vice versa (Friston, 2002).

Es gibt eine Reihe von Möglichkeiten, funktionelle Integration zu untersuchen. Eine davon ist die funktionelle Konnektivität. Sie wird als die zeitliche Zusammenhang von neuronalen Aktivierungsmustern anatomisch getrennter Regionen beschrieben (van den Heuvel, 2010; Aertsen et al., 1989; Friston et al., 1993). Im Gegensatz zur strukturellen Konnektivität, die das tatsächliche Vorhandensein axonaler Verbindungen zwischen Regionen beschreibt, werden bei der funktionellen Konnektivität die Verbindungen nicht direkt gemessen, sondern durch die Beobachtung von Aktivitätsmustern verschiedener Gehirnregionen indirekt erschlossen. Dabei ist zu beachten, dass die Korrelation als Maß der Konnektivität keine Aussagen über die genaue Art der Verbindung oder Kausalzusammenhänge erlaubt. Funktionelle Konnektivität ist jedoch nicht nur gegen strukturelle Konnektivität, sondern auch gegen effektive Konnektivität abzugrenzen. Effektive Konnektivität wird als der kausale Einfluss einer neuronalen Einheit auf eine andere definiert (Friston, 1995; Friston, 2011). Da es unterschiedliche Arten von Kausalzusammenhängen gibt, ist die effektive Konnektivität sehr stark abhängig vom zugrundeliegenden Modell. Die Unabhängigkeit von einem konkreten Modell ist daher ein großer Vorteil der funktionellen Konnektivität.

Eine Studie, die sich mit der funktionellen Konnektivität im Rahmen der Blickverarbeitung befasst hat, konnte zeigen, dass bei direktem Blick eine stärkere Konnektivität zwischen FFG und Amygdala bestand, wohingegen bei abgewandtem Blick die Konnektivität zwischen FFG

und IPS erhöht war (George et al., 2001). Eine andere Studie konnte eine erhöhte Konnektivität der FEF und des IPS mit dem posterioren STS bei Blickbewegungen im Gegensatz zu offenen oder geschlossenen Augen feststellen (Nummenmaa, 2010). Dagegen fanden Ethofer et al. (2011) beim Betrachten von Blickbewegungen eine stärkere Konnektivität zwischen posteriorem STS und der anterioren Insula.

In einer JA-Studie untersuchten Redcay et al. (2012) die neuronalen Netzwerke, die dem Initiieren und Reagieren von/auf JA zugrunde liegen. Beim Initiieren von JA sollten die Probanden den Blick des Versuchsleiters aktiv lenken. Beim Reagieren sollten die Probanden dem Blick des Versuchsleiters folgen. Zusätzlich gab es noch eine Kontrollbedingung, in der die Probanden ihren Blick zu einem Zielreiz verschieben sollten, während der Versuchsleiter die Augen geschlossen ließ. Die Interaktion zwischen Proband und Versuchsleiter fand mithilfe einer Videoübertragung während der fMRT-Datenerhebung statt. Anschließend wurden eine Analyse der funktionellen Konnektivität und eine hierarchische Cluster-Analyse im Rahmen einer Ruhe-Bedingung durchgeführt. Auf diese Weise ergab sich eine Unterteilung der JA-Regionen in drei Netzwerke: ein sozial-kognitives Netzwerk, ein Netzwerk zur Aufmerksamkeitsorientierung und ein visuelles Netzwerk. JA-Regionen wurden dadurch identifiziert, dass sie eine stärkere Aktivierung in den JA-Bedingungen als in der Kontrollbedingung zeigten. Zum sozial-kognitiven Netzwerk zählten der dorsale und ventrale MPFC, das posteriore Cingulum, die TPJ, der orbitofrontale Kortex und der posteriore STS. Zum Aufmerksamkeits-Netzwerk zählten das Cerebellum, der IPS, der inferiore, mittlere und superiore frontale Gyrus, der temporale Pol und das supplementär-motorische Areal. Das visuelle Netzwerk umfasste den Cuneus, den lingualen Gyrus und den calcarinen Kortex. Es ergab sich, dass das Aufmerksamkeits-Netzwerk während der aktiven Bedingung stärker

aktiviert war als in der passiven Bedingung. Dagegen war das sozial-kognitive Netzwerk bei beiden Formen von JA aktiviert.

Von diesen Studien abgesehen, gibt es nur eine einzige Studie, die sich mit der funktionellen Konnektivität im Rahmen des Gaze-Cueing-Paradigmas beschäftigt hat (Callejas et al., 2013). Dabei konnten die Autoren eine höhere Konnektivität zwischen Regionen, die für Gesichter-Verarbeitung zuständig sind, und dem ventralen, posterioren und lateralen occipitalen Kortex, der Amygdala, dem STS, dem IPS und der inferioren frontalen Junction während der sozialen Bedingung feststellen. Andere Regionen zeigten eine schwächere Korrelation (superiorer parietaler Lobus, anteriorer IPS, supramarginaler Gyrus) oder eine stärkere Anti-Korrelation (medialer superiorer temporaler Gyrus, agularer Gyrus, cingulärer Kortex, frontaler Sulcus) während der sozialen Bedingung im Vergleich zur nicht-sozialen Bedingung. Demnach ließ sich eine stärkere Verbindung zwischen Gesichter-Arealen und Aufmerksamkeits-Arealen in Trials, die soziale Richtungsinformationen beinhalteten, feststellen.

Insgesamt gesehen, deuten die Ergebnisse dieser Studien darauf hin, dass Blickreize neuronale Netzwerke aktivieren, die für die Verarbeitung sozialer Informationen und Aufmerksamkeit zuständig sind – und gleichzeitig auch die Interaktion zwischen diesen Netzwerken verstärken. Allerdings gibt es noch zu wenige Studien und zu viele Widersprüche zwischen den vorhandenen Studien, um genauere Rückschlüsse auf die Verarbeitung von sozialen und nicht-sozialen Hinweisreizen ziehen zu können.

2. Teil 1: Der Effekt von sozialen und nicht-sozialen Hinweisreizen auf die räumliche Aufmerksamkeitsorientierung und die damit verbundene neuronale Aktivierung

2.1. Fragestellung

Es wird angenommen, dass der menschliche Blick ein besonderer visueller Reiz ist, der aufgrund seiner Bedeutung für die soziale Kommunikation auf spezielle Weise verarbeitet wird. Dafür spricht unter anderem, dass abgewandte Augen zu einer automatischen und nur schwer zu unterdrückenden Verschiebung der Aufmerksamkeit eines Beobachters in Blickrichtung führen („Gaze-Cueing-Effekt“, Friesen & Kingstone, 1998). Es gibt aber auch Befunde, die gegen eine spezielle Verarbeitung von Blickreizen sprechen. Beispielsweise hat sich herausgestellt, dass Pfeilreize die räumliche Aufmerksamkeit eines Beobachters auf ähnlich reflexive Weise lenken wie Blickreize (Ristic et al., 2002; Tipples, 2002). Zahlreiche Studien haben gezeigt, dass sich die Verhaltensreaktionen auf soziale Blickreize und nicht-soziale Pfeilreize kaum unterscheiden. Auch die Untersuchung der neuronalen Grundlagen dieser Aufmerksamkeitsverschiebung hat noch keine abschließende Klarheit erbringen können. Einige Studien konnten eine unterschiedliche neuronale Aktivierung durch soziale und nicht-soziale Hinweisreize finden (Hietanen et al., 2006; Kingstone et al., 2004; Callejas et al., 2013; Joseph et al., 2015; Engell et al., 2010), andere Studien fanden Hinweise auf eine überlappende Aktivierung (Tipper et al., 2008; Sato et al., 2009). Unabhängig davon, hat sich herausgestellt, dass bestimmte Regionen verlässlich auf die Präsentation von Blickreizen reagierten. Der superiore temporale Sulcus (STS), der fusiforme Gyrus (FFG), die Amygdala, der intraparietale Sulcus (IPS) und frontale Areale, wie zum Beispiel die frontalen

Augenfelder (FEF), scheinen eine wichtige Rolle bei der Verarbeitung menschlicher Augen, Gesichter und ganz generell sozialer Informationen zu spielen (Haxby et al., 2000; Mosconi et al., 2005; Hooker et al., 2003). Das Beobachten von Blickbewegungen scheint zudem die funktionelle Konnektivität zwischen diesen Regionen zu verändern (George et al., 2001; Callejas et al., 2013).

Im ersten Teil der vorliegenden Untersuchung soll daher zunächst gezeigt werden, dass sowohl Blick- als auch Pfeilreize zu einer reflexiven Verschiebung der Aufmerksamkeit führen (Hypothese 1). Anschließend soll aufgrund der noch immer herrschenden Unklarheit die neuronale Verarbeitung sozialer und nicht-sozialer Hinweisreize genauer untersucht werden. Ein Schwerpunkt wurde dabei auf Regionen gelegt, die in die Verarbeitung sozialer Reize involviert zu sein scheinen (STS, FFG), sowie auf deren funktionellen Verbindungen zu anderen Teilen des sozialen Netzwerks (Amygdala, IPS, FEF). Außerdem waren für diese Untersuchung im Speziellen die Unterschiede zwischen sozialen und nicht-sozialen Reizen von besonderem Interesse (Hypothese 2). Im Unterschied zu den meisten anderen Studien, die eine mittlere Stimulus-Onset-Asynchronie (SOA) von etwa 300 ms verwendeten, wurden in dieser Untersuchung zwei verschiedene SOAs eingesetzt (100 ms und 800 ms). Die Verwendung von zwei SOAs sollte eventuell auftretenden „Gewöhnungseffekten“ entgegenwirken. Da sich in der Vergangenheit gezeigt hat, dass die SOA den Kongruenz-Effekt beeinflussen kann (siehe 1.4.3.4; Hypothese 3), wurde die Auswertung des Experiments getrennt für kurze und lange SOA durchgeführt.

Die neuronale Verarbeitung wurde mittels funktioneller Magnetresonanztomographie (fMRT) beim direkten Vergleich von Blick- und Pfeilreizen (Blickreize > Pfeilreize, Pfeilreize > Blickreize) in einem Cueing-Experiment, ähnlich dem von Friesen und Kingstone (1998), untersucht. Dazu wurden naturalistische Blickreize und symbolische Pfeilreize eingesetzt.

FMRT misst Durchblutungsänderungen von Gehirnarealen, wobei Stoffwechselfvorgänge mit neuronaler Aktivität in Verbindung gebracht werden. Hierzu macht man sich die unterschiedlichen magnetischen Eigenschaften von oxygeniertem und desoxygeniertem Blut zunutze (BOLD-Kontrast). Im Rahmen der fMRT-Auswertung wurden auch ROI-Analysen mit dem STS und dem FFG als Zielregionen durchgeführt. Es wurde vermutet, dass diese beiden Regionen eine stärkere Aktivierung für soziale als für nicht-soziale Hinweisreize zeigen würden (Hypothesen 4 und 5). Darüber hinaus wurde zur besseren Beschreibung der zugrundeliegenden neuronalen Netzwerke eine Untersuchung der funktionellen Konnektivität dieser Regionen durchgeführt. Dabei wurde angenommen, dass der STS und der FFG bei der Verarbeitung sozialer Reize eine stärkere Verbindung mit Regionen wie den FEF, dem IPS und der Amygdala zeigen würden (Hypothesen 6 und 7).

Tabelle 1. Hypothesen Teil 1.

Hypothese 1	Ein Kongruenz-Effekt tritt bei sozialen und bei nicht-sozialen Hinweisreizen auf (Verhaltensdaten)
Hypothese 2	Soziale und nicht-soziale Hinweisreize sind mit unterschiedlichen neuronalen Aktivierungsmustern assoziiert.
Hypothese 3	Kurze und lange SOA gehen mit einem unterschiedlichen neuronalen Aktivierungsmuster bei sozialen und nicht-sozialen Hinweisreize einher
Hypothese 4	Der STS zeigt eine stärkere Aktivierung bei sozialen Reizen.
Hypothese 5	Der FFG zeigt eine stärkere Aktivierung bei sozialen Reizen.
Hypothese 6	Der STS zeigt während der sozialen Bedingung eine stärkere Konnektivität zu FEF, IPS und Amygdala
Hypothese 7	Der FFG zeigt während der sozialen Bedingung eine stärkere Konnektivität zu FEF, IPS und Amygdala

2.2. Methode

2.2.1. Versuchspersonen

31 Freiwillige (15 Frauen, mittleres Alter: 25 Jahre, Range: 20-32 Jahre, SABW: 3.6; 16 Männer, mittleres Alter: 25 Jahre, Range: 21-32 Jahre, SABW: 3.1) nahmen an der Studie teil. 29 Teilnehmer waren rechtshändig. Alle Teilnehmer hatten ein normales Sehvermögen oder erhielten eine geeignete Sehhilfe. Personen mit einer Vorgeschichte neurologischer oder psychiatrischer Erkrankungen wurden nicht eingeschlossen. Drei Probanden mussten aufgrund von technischen Problemen ausgeschlossen werden. Alle Teilnehmer hatten zuvor schriftlich der Teilnahme an der Studie (informed consent) zugestimmt.

2.2.2. Versuchsaufbau

Während die Probanden das Gaze-Cueing-Experiment durchführten, wurde parallel dazu ihre hämodynamische Hirnaktivierung mittels funktioneller Magnetresonanztomographie (fMRT) erfasst. Dafür wurde ein Siemens Verio 3 Tesla MRT verwendet. Die funktionelle Messung erfolgte mit einer T2*-gewichteten EPI (Echo Planar Imaging)-Sequenz. Dabei wurden innerhalb von einer TR (Repetition Time) mit einer Dauer von 2,8 Sekunden und einer TE (Echo Time) von 30 Millisekunden in absteigender Reihenfolge 30 Schichten mit einem Flipwinkel von 90 Grad gemessen. Der Abstand zwischen den Schichten betrug jeweils 1 mm. Jede Schicht besaß eine Dicke von 4 mm. Innerhalb einer Schicht betrug die Auflösung

64 x 64 Voxel, wobei ein Voxel eine Größe von 3 x 3 x 3 mm aufwies. Die Größe des Field of View lag bei 192 mm.

Das Experiment wurde mittels der Presentation Software (Neurobehavioral Systems Inc.) kontrolliert. Das Programm war mit den Pulsen des Scanners synchronisiert, sodass der zweite Puls die Präsentation der Stimuli startete. Den Probanden wurde das Experiment auf einem 24-Zoll-Bildschirm präsentiert, der am anderen Ende der MRT-Röhre an die Wand montiert war. Mithilfe eines Spiegels auf der Kopfspule war es den Probanden möglich, den Bildschirm wahrzunehmen. Der Abstand von den Augen des Probanden bis zum Bildschirm betrug 236 cm.

2.2.3. Experimentelle Stimuli

Die sozialen Hinweisreize bestanden aus Fotografien von Gesichtern, die ein männliches und ein weibliches Gesicht mit einem um 30 Grad nach links oder rechts abgewandtem Blick zeigten. Dieser Winkel wurde gewählt, weil er natürlich wirkte und von den Probanden als deutlich abweichend wahrgenommen wurde. Die nicht-sozialen Hinweisreize zeigten vier horizontale Linien, die zusammen ein ähnlich großes Areal abdeckten wie die Gesichter der sozialen Hinweisreize. Auf der jeweils zweiten Linie von oben befanden sich zwei nach links oder rechts ausgerichtete Pfeile, die immer in die gleiche Richtung zeigten. Dieses geometrische Muster wurde gewählt, um die Anforderungen an die visuelle Analyse der nicht-sozialen Reize an die der sozialen Reize anzupassen. Insgesamt gab es demnach vier verschiedene soziale Reize (männliche und weibliche Gesichter mit jeweils nach links oder rechts abgewandtem Blick) und zwei nicht-soziale Reize (geometrische Muster mit nach links oder rechts zeigenden Pfeilen). Bei der Präsentation der sozialen Reize wurde darauf

geachtet, den Probanden nur gleichgeschlechtliche Gesichter darzubieten. Die Hinweisreize wurden unter einem Blickwinkel von 2,8 Grad horizontal und 4,8 Grad vertikal präsentiert. Der Abstand zwischen den Augen bzw. Pfeilen erschien unter einem Blickwinkel von 0,5 Grad. Als Zielreiz diente ein kleiner Kreis mit einem tortenartigen Muster (45 Grad Kreissektoren), der entweder links oder rechts des Hinweisreizes präsentiert wurde. Dieser Reiz erschien unter einem Blickwinkel von 0,3 Grad, die Distanz zwischen Hinweis- und Zielreiz unter einem Blickwinkel von 1,0 Grad. Alle Reize wurden auf einem weißen Hintergrund präsentiert.



Abbildung 4. Beispiele der verwendeten Stimuli. Bild 1 zeigt einen nicht-sozialen Hinweisreiz. Bilder 2 und 3 zeigen Beispiele für einen sozialen Hinweisreiz. Bild 4 zeigt den Zielreiz.

2.2.4. Versuchsablauf

Vor dem Experiment wurden die Probanden durch eine standardisierte Instruktion mit der Aufgabe vertraut gemacht. Darüber hinaus erhielten sie die Gelegenheit, die Aufgabe und die Bedienung der Tastatur an einem Laptop zu üben. Es wurde betont, dass sie auf die Zielreize so schnell und so genau wie möglich mit einem Tastendruck reagieren sollten. Dazu sollten sie den Zeigefinger ihrer dominanten Hand verwenden. Außerdem wurden sie

darüber aufgeklärt, dass der Hinweisreiz die Position des Zielreizes nicht vorhersagen würde. Zu Beginn jeder fMRT-Untersuchung wurden eine Fieldmap-Messung und anschließend eine T1-gewichtete anatomische Aufnahme gemacht. Dann folgte die eigentliche Untersuchung.

Tabelle 2. Versuchsdesign mit den unabhängigen Variablen Typ des Hinweisreizes, Kongruenz und SOA sowie der Anzahl der jeweiligen Trials im Block (Trials/Block)

		SOA	
Typ	Kongruenz	100 ms	800 ms
Sozial	Kongruent	2/40	2/40
	Inkongruent	2/40	2/40
Nicht sozial	Kongruent	2/40	2/40
	Inkongruent	2/40	2/40
		Gesamt	16/320

Im Verlauf des Experiments wurden jedem Probanden 400 Trials (320 experimentelle und 80 Catch-Trials) dargeboten. Die Trials waren zu vier Abschnitte mit 100 Trials gruppiert und diese wiederum zu fünf Blöcken mit jeweils 20 Trials (16 experimentelle und 4 Catch-Trials). Zwischen den vier Abschnitten lagen drei Pausen mit einer Dauer von je 30 Sekunden. Die 16 experimentellen Trials eines Blocks enthielten zwei Trials für jede mögliche Kombination der experimentellen Faktoren: SOA (100 oder 800), Art des Hinweisreizes (sozial oder nicht-sozial) und Kongruenz (kongruent oder inkongruent). In diesen Trials erschien der Zielreiz gleich häufig auf der linken und der rechten Seite des Hinweisreizes. In kongruenten Trials erschien der Zielreiz auf der durch den Hinweisreiz angezeigten Seite. In inkongruenten Trials erschien der Zielreiz auf der jeweils nicht angezeigten Seite. In Catch-Trials gab es keinen Zielreiz. Jeder Trial begann mit der Präsentation eines Fixationskreuzes, das für 1000

ms auf dem Bildschirm angezeigt wurde. Anschließend wurde der jeweilige Hinweisreiz präsentiert. Nach einem Intervall von entweder 100 oder 800 ms (SOA) folgte der Zielreiz. Beide Reize verblieben bis zur Reaktion des Probanden auf dem Bildschirm, jedoch nicht länger als 1,5 Sekunden. Um für die Erhebung der fMRT-Daten genügend Zeit zur Verfügung zu stellen, wurden die Trials verlängert, um eine maximale Dauer von 3,3 Sekunden zu erreichen. Auf jeden Trial folgte ein Intertrial-Intervall (ITI), das zwischen 0 und 3000 ms variierte. Nach jeder Pause wurde den Probanden eine kurze Instruktion präsentiert, die 15 Sekunden auf dem Bildschirm verblieb oder vom Probanden durch Tastendruck übersprungen werden konnte. Das ganze Experiment dauerte etwa 34 Minuten. Die komplette Sitzung hatte eine Dauer von circa 1,5 Stunden.

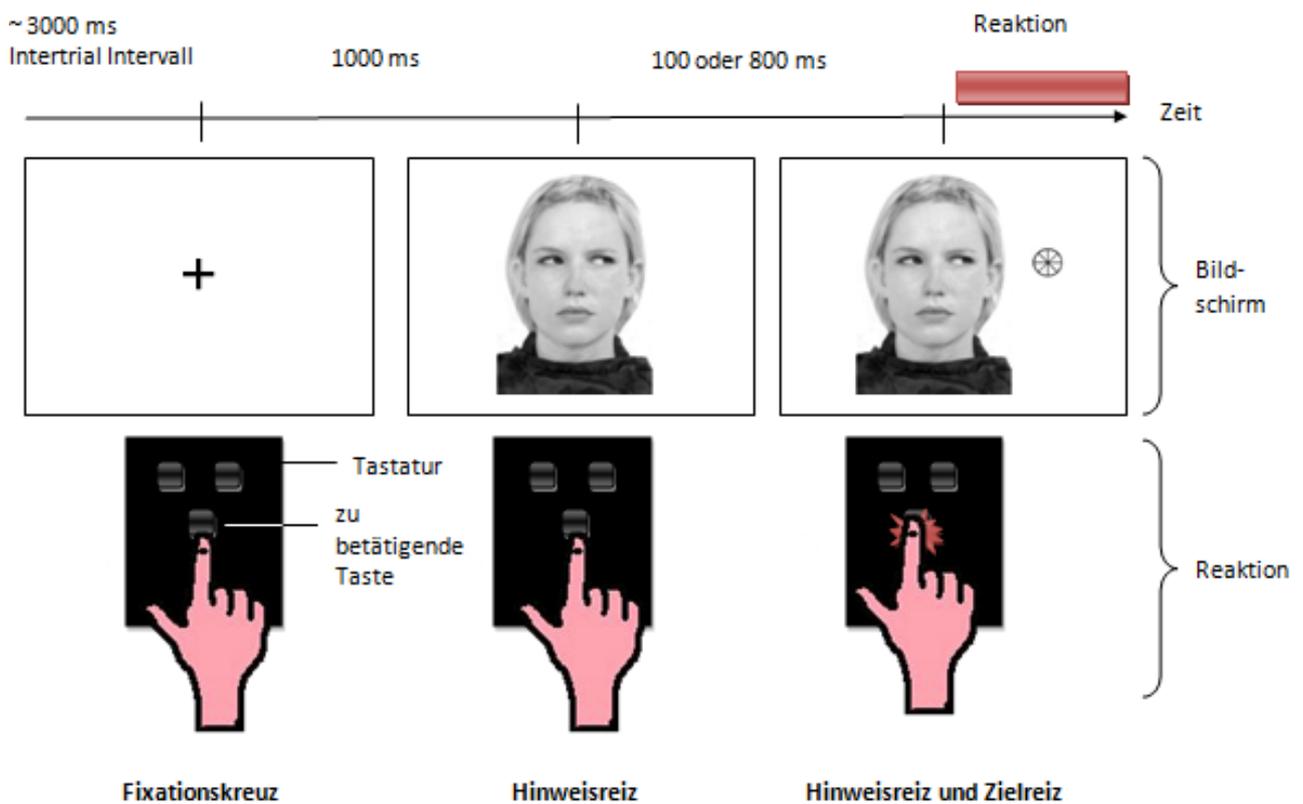


Abbildung 5. Präsentationsbildschirm und Reaktionsapparatur.

2.2.5. FMRT-Daten

2.2.5.1. Ganzkopf- und ROI-Analysen

Die Auswertung der fMRT-Daten erfolgte mit SPM8 (Statistical Parametric Mapping, Wellcome Department of Imaging Neuroscience, London, 2009). Zunächst wurden die ersten drei Aufnahmen aufgrund von nicht ausreichender T1-Sättigung von der Analyse ausgeschlossen. Anschließend wurde mit den restlichen Aufnahmen eine Vorverarbeitung durchgeführt. Diese umfasste eine Bewegungskorrektur, einen Ausgleich der Magnetfeldinhomogenität unter Zuhilfenahme der Fieldmap-Messungen, eine zeitliche Korrektur der Schichtenakquisition, eine Normalisierung und eine Glättung mit einem 9 mm FWHM Gauss-Filter. Für die darauf folgende statistische Analyse wurde das „General Linear Model“ (GLM) herangezogen. Elf Regressoren gingen in das Modell ein (s. Tabelle 3), davon acht experimentelle Regressoren, zwei Regressoren für die Catch-Trials und ein Regressor für die Pause. Die sechs Bewegungsparameter aus der Bewegungskorrektur wurden dem Modell als Kovariaten hinzugefügt. Insgesamt ergaben sich auf diese Weise 18 Regressoren. Außerdem wurden der Beginn („Onset“) und die Dauer („Duration“) der einzelnen Bedingungen festgelegt. Die Onsets richteten sich nach dem Erscheinen des Hinweisreizes. Als Duration wurde die SOA (100 oder 800 ms) verwendet.

Die elf Regressoren wurden mit der „hemodynamic response function“ (HRF) gefaltet, um das Modell besser an die Veränderungen des Blutflusses anzupassen. Aus diesen Berechnungen ergaben sich so genannte Kontrastkarten, die statistische Parameter (T- und p-Werte) für jedes Voxel enthielten. Zur Identifikation von Regionen, die eine stärkere

Aktivierung durch soziale oder nicht-soziale Hinweisreize zeigten, wurden die entsprechenden Kontraste berechnet (Blickreize > Pfeilreize bzw. Pfeilreize > Blickreize).

Tabelle 3. Die 18 in das Modell eingehenden Regressoren.

Regressor-Nr.	SOA	Cue-Type	Kongruenz	Regressor
1	kurz	sozial	kongruent	Kurze SOA, sozial, kongruent
2	kurz	sozial	inkongruent	Kurze SOA, sozial, inkongruent
3	kurz	nicht sozial	kongruent	Kurze SOA, nicht sozial, kongruent
4	kurz	nicht sozial	inkongruent	Kurze SOA, nicht sozial, inkongruent
5	lang	sozial	kongruent	Lange SOA, sozial, kongruent
6	lang	sozial	inkongruent	Lange SOA, sozial, inkongruent
7	lang	nicht sozial	kongruent	Lange SOA, nicht sozial, kongruent
8	lang	nicht sozial	inkongruent	Lange SOA, nicht sozial, inkongruent
9		sozial		Catch- Trial mit sozialem Cue
10		nicht sozial		Catch- Trial mit nicht sozialem Cue
11				Pause
12-17				6 Bewegungsparameter
18				Konstante

Diese Berechnungen erfolgten separat für kurze und lange SOA. Um für multiples Testen zu korrigieren, wurde ein FWE-korrigiertes Alpha-Level von 0,05 gewählt. Da die Probanden beim Onset des Hinweisreizes noch keine Informationen über die Kongruenz des Zielreizes hatten und weil diese Studie das spezifische Ziel hatte, den Unterschied zwischen sozialen und nicht-sozialen Reizen zu untersuchen, wurden kongruente und inkongruente Hinweisreize nicht miteinander verglichen. Zusätzlich zu den Ganzkopfanalysen wurden ROI-

Analysen für den STS und den FFG mittels der „Small Volume Correction“ in SPM8 berechnet. Auch diese Analysen wurden getrennt für kurze und lange SOA durchgeführt. Dabei wurde die Maske des FFG der SPM-Toolbox AAL (automated anatomical labeling; Tzourio-Mazoyer et al., 2002) verwendet, die in den Wake Forest University (WFU) Pickatlas implementiert ist. Diese Toolbox ermöglicht es, ROI-Masken auf Grundlage der Talairach Daemon Datenbank (Lancaster et al., 1997; Lancaster et al., 2000) zu generieren. Die STS-Maske wurde einem Artikel von Bischoff et al. (2007) entnommen.

2.2.5.2. Analyse der funktionellen Konnektivität

Um die funktionelle Konnektivität des STS und des FFG während der sozialen Bedingung zu analysieren, wurde eine Seed-Region-Methode gewählt (Klücken et al., 2012; Alexander et al., 2012; Toepper et al., 2014; Esslinger et al., 2009; Li et al., 2009; Meyer-Lindenberg, 2009; He et al., 2007). Dabei wird die Konnektivität berechnet, indem man die Zeitreihe eines gewählten Ziel-Voxels (seed) mit den Zeitreihen aller anderen Voxel im Gehirn korreliert. Um das Ziel-Voxel des STS festzulegen, wurde zunächst das am stärksten aktivierte Voxel (peak voxel) aus der vorangehenden ROI-Analyse bestimmt. Dann wurde eine Sphäre von 10 mm Durchmesser um dieses Voxel gelegt und anschließend die zehn am stärksten aktivierten Voxel innerhalb dieser Sphäre ausgewählt. Dieses Verfahren wurde auch für den FFG, sowie für beide ROI-Kontraste (100 ms, Blickreize > Pfeilreize; 800 ms, Blickreize > Pfeilreize) durchgeführt. Die Zeitreihen der so ausgewählten Voxel wurden im nächsten Schritt mit einem Hochpassfilter (128 Sekunden) bearbeitet. Danach wurde die mit der Aufgabe zusammenhängende Varianz aus den Zeitreihen entfernt (Meyer-Lindenberg, 2009; He et al., 2007) und die ersten Eigenvariante der Zeitreihen berechnet. Um „störende“ Varianz zu

entfernen, wurden außerdem die Eigenvariablen von Voxeln innerhalb der weißen Masse und der zerebrospinalen Flüssigkeit bestimmt. Diese Stör-Eigenvariablen wurden in ein multiples Regressions-Design als nicht interessierende Kovariaten (covariates of no interest) aufgenommen, zusammen mit den Bewegungs-Kovariaten jeder Person. Im Gegensatz dazu wurden die Eigenvariablen der Zielregionen als interessierende Kovariaten (covariates of interest) behandelt. Zuletzt wurden im Rahmen einer „Second-Level“-Auswertung ROI-Analysen mit den Konnektivitäts-Daten durchgeführt. Basierend auf der Literatur wurden die Amygdala, die FEF und der IPS als ROIs ausgewählt. Die Maske der Amygdala wurde dem AAL-Atlas (Tzourio-Mazoyer et al., 2002), die Maske des IPS einem Artikel von Bischoff et al. (2007) entnommen. Da die FEF dem Brodmann Areal 6 (BA6) zugeordnet werden (McDowell et al., 2008; Schall, 2009), wurde die entsprechende Maske aus dem WFU-Pickatlas für die Analyse verwendet. Zu erwähnen ist noch, dass sich die in dieser Arbeit berichteten Ergebnisse auf positiv korrelierende Verbindungen zwischen den Ziel-Regionen und den erwähnten ROIs beziehen, nicht auf Antikorrelationen.

2.3. Ergebnisse

2.3.1. Verhaltensdaten

Im Mittel machten die Probanden 1% Fehler in den Catch-Trials, d.h. sie drückten die Reaktionstaste in Abwesenheit des Zielreizes. Für die Auswertung wurden die Reaktionszeit – Daten aller korrekten Reaktionen über alle Blöcke zusammengefasst. Verfrühte (Reaktion < 100 ms) und verspätete (Reaktion > 1500 ms) Reaktionen, sowie ausgelassene Reaktionen wurden vor der Analyse ausgeschlossen. Dabei handelte es sich um 1,6 % aller Trials.

Die Verhaltensdaten wurden mit der Software STATISTICA (Version 10, StatSoft) analysiert. Dazu wurden für alle Probanden die Mediane der Reaktionszeiten in jeder Bedingung gebildet. Der Median wurde verwendet, weil sich gezeigt hat, dass dieser Kennwert resistenter gegenüber Ausreißern ist. Anschließend wurden die Mediane in jeder Bedingung über alle Probanden gemittelt. Das Ergebnis dieser Berechnungen ist in Abbildung 7 dargestellt. Um sicherzustellen, dass die direktionalen Hinweisreize eine Verschiebung der Aufmerksamkeit beim Probanden ausgelöst haben, wurden die gemittelten Mediane der Reaktionszeiten in eine 2 (SOA: 100 oder 800 ms) x 2 (Typ des Hinweisreizes: sozial oder nicht-sozial) x 2 (Kongruenz: kongruent oder inkongruent) Messwiederholungs-Varianzanalyse aufgenommen. Daraus ergaben sich ein signifikanter Haupteffekt der SOA ($F_{1,30} = 109.8$, $p < 0.001$), ein signifikanter Haupteffekt der Kongruenz ($F_{1,30} = 30.3$, $p < 0.001$), eine signifikante Typ x Kongruenz – Interaktion ($F_{1,30} = 9.9$, $p > 0.05$) und eine signifikante SOA x Typ x Kongruenz-Interaktion ($F_{1,30} = 5.0$, $p < 0.04$). Diese Interaktion demonstriert, dass sich der Kongruenz-Effekt zwischen sozialen und nicht-sozialen Reizen bei kurzer und langer SOA

unterschied. Post-hoc LSD-Tests zeigten eine signifikante Differenz zwischen kongruenten und inkongruenten Pfeilreizen bei kurzer SOA. Bei der langen SOA zeigte sich ein signifikanter Unterschied zwischen kongruenten Pfeilreizen und allen anderen Variablen.

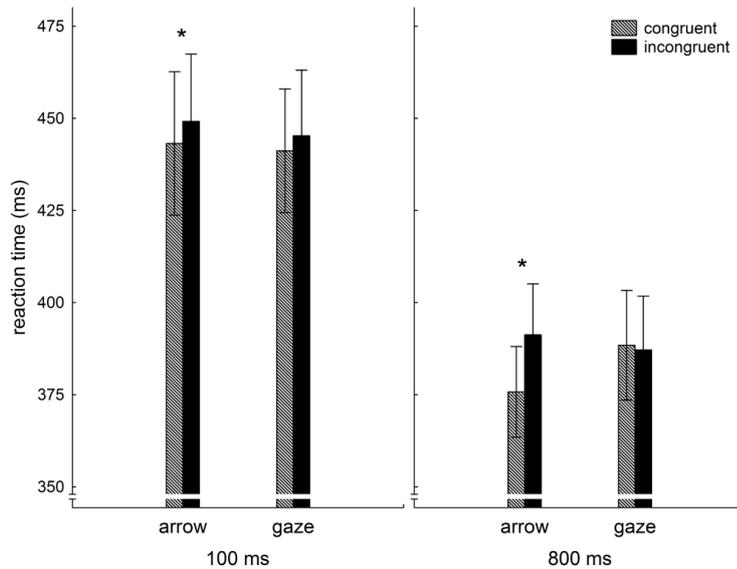


Abbildung 6. Gemittelte Mediane der Reaktionszeiten (ms) als Funktion von Kongruenz und Typ des Hinweisreizes bei kurzer (100 ms) und langer (800 ms) SOA.

2.3.2. FMRT-Ergebnisse

Die Analyse der fMRT-Daten erfolgte in drei Schritten: (1) Die neuronale Aktivierung bei sozialen und nicht-sozialen Hinweisreizen wurde miteinander kontrastiert (Blickreize > Pfeilreize, Pfeilreize > Blickreize), (2) ROI-Analysen mit dem STS und dem FFG als Zielregionen wurden berechnet und (3) die funktionelle Konnektivität dieser Regionen wurde mithilfe der Seed-Region-Methode untersucht.

2.3.2.1. Ganzkopfanalysen

Der Kontrast Blickreize > Pfeilreize und der umgekehrte Kontrast Pfeilreize > Blickreize produzierten signifikante Aktivierungen bei beiden SOAs. Die zu diesen Ergebnissen gehörigen Koordinaten, T- und p-Werte können den Tabellen 4 und 5 entnommen werden.

Eine grafische Repräsentation der Ergebnisse ist in Abbildung 7 zu sehen.

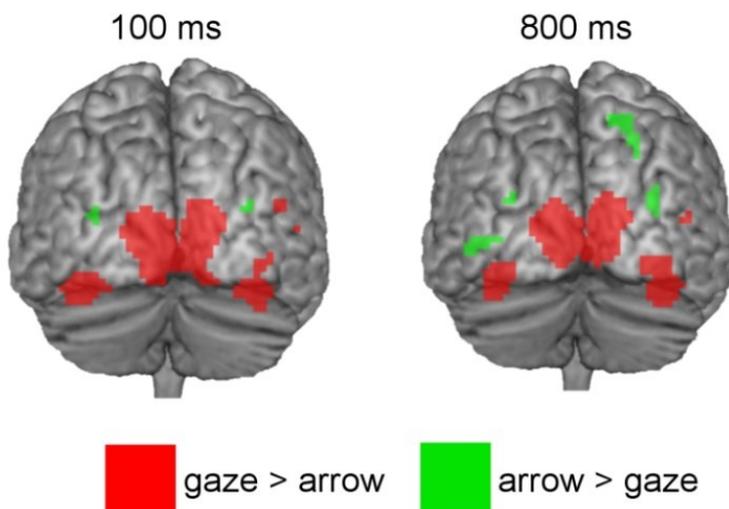


Abbildung 7. Überschwellige Aktivierungen in Gehirnregionen, die eine stärkere BOLD-Antwort auf direktionale Blick- im Vergleich zu Pfeilreizen (rot) und auf Pfeilreize im Vergleich zu Blickreizen zeigten (grün) bei 100 und 800 ms SOA.

Im Kontrast Blickreize > Pfeilreize zeigte sich bei kurzer SOA eine signifikante Aktivierung in temporal-occipitalen Regionen, dem linken superioren occipitalen Gyrus, dem linken Calcarinen Kortex, dem rechten Cuneus, dem rechten inferioren temporalen Gyrus und dem bilateralen fusiformen Gyrus (FFG), sowie in zwei Arealen des posterioren mittleren temporalen Gyrus. Die Aktivierung im FFG war auf zwei Bereiche im linken FFG und einen Bereich im rechten FFG verteilt. Zusätzlich zeigte sich eine kleine Aktivierung im Cerebellum. Bei der langen SOA ergab sich ein ähnliches Bild. Das bedeutet, es zeigte sich eine

signifikante Aktivierung im linken superioren occipitalen Gyrus, dem linken Calcarinen Kortex, dem rechten Cuneus und einem Areal im mittleren temporalen Gyrus. Außerdem fanden sich im FFG jeweils zwei signifikante Aktivierung pro Hemisphäre. Unter der langen SOA ließ sich keine signifikante Aktivierung in inferioren occipitalen Regionen oder im Cerebellum nachweisen.

Der Kontrast Pfeilreize > Blickreize produzierte ebenfalls signifikante Aktivierungen bei beiden SOAs. Bei der kurzen SOA war diese Aktivierung auf den bilateralen posterioren mittleren occipitalen Gyrus begrenzt. Dagegen zeigte sich bei der langen SOA zusätzliche Aktivierung im mittleren occipitalen Gyrus, an der Grenze zum inferioren occipitalen Gyrus, sowie weitere Aktivierungen in superioren occipitalen und parietalen Regionen der rechten Hemisphäre.

Tabelle 4. Gehirnregionen, die eine stärkere Aktivierung auf direktionale Blickreize als auf direktionale Pfeilreize zeigten (Blickreize > Pfeilreize) bei 100 ms und 800 ms SOA, $p < 0.05$, FWE-korrigiert.

Anatom. Region	100 ms					800 ms				
	Peak MNI-Koordinaten			T	p -Wert (FWE-korr.)	Peak MNI-Koordinaten			T	p -Wert (FWE-korr.)
	X	y	z			x	y	z		
SOG (L)	-9	-97	4	9.99	<0.000	-9	-100	7	11.06	<0.000
CUN (R)	12	-100	7	9.89	<0.000	12	-97	10	12.68	<0.000
FFG (L)	-36	-85	-17	9.77	<0.000	-39	-58	-17	9.89	<0.000
	-39	-55	-20	8.84	<0.000	-36	-82	-14	8.72	<0.000
FFG (R)	39	-46	-20	9.03	<0.000	39	-49	-20	11.02	<0.000
	-	-	-	-	-	33	-76	-11	7.61	<0.000
CAL (L)	-6	-94	-5	8.69	<0.000	-3	-94	-5	8.16	<0.000
CER (R)	33	-70	-20	7.08	0.001	-	-	-	-	-
IOG (R)	42	-79	-11	6.33	0.008	-	-	-	-	-
MTG (R)	48	-61	16	4.72	0.027	51	-49	10	6.01	0.019
	57	-46	7	5.56	0.048	-	-	-	-	-

Anmerkungen. Koordinaten reflektieren die Position Relation zum MNI Atlas (Montreal Neurological Institute Quebec, Kanada); FWE = Family Wise Error; R = rechte Hemisphäre, L = linke Hemisphäre; SOG = superiorer occipitaler Gyrus, CUN = Cuneus, FFG = fusiformer Gyrus, CAL = calcariner Kortex, CER. = Cerebellum, IOG = inferiorer occipitaler Gyrus, MTG = mittlerer temporaler Gyrus.

Tabelle 5. Gehirnregionen, die eine stärkere Aktivierung auf direktionale Pfeilreize als auf direktionale Blickreize zeigten (Pfeilreize > Blickreize) bei 100 ms und 800 ms SOA, $p < 0.05$, FWE-korrigiert.

Anatom. Region	100 ms					800 ms				
	Peak MNI-Koordinaten				p -Wert (FWE-korr.)	Peak MNI-Koordinaten				p -Wert (FWE-korr.)
	X	y	z	T		x	y	z	T	
MOG (L)	-33	-85	13	4.83	0.017	-45	-70	-2	7.54	0.001
	-	-	-	-	-	-30	-85	19	6.46	0.007
MOG (R)	36	-82	19	4.78	0.021	36	-85	16	5.17	0.004
SPG (R)	-	-	-	-	-	21	-70	55	6.81	0.003
SOG (R)	-	-	-	-	-	27	-67	43	6.39	0.008

Anmerkungen. Koordinaten reflektieren die Position Relation zum MNI Atlas (Montreal Neurological Institute Quebec, Kanada); FWE = Family Wise Error; R = rechte Hemisphäre, L = linke Hemisphäre; MOG = mittlerer occipitaler Gyrus, SPG = superiorer parietaler Gyrus, SOG = superiorer occipitaler Gyrus.

2.3.2.2. ROI-Analysen

Die ROI-Analysen ergaben eine signifikant stärkere STS-Aktivierung für Blickreize im Vergleich zu Pfeilreizen bei beiden SOAs (Tabelle 6 oben). Auch für den FFG zeigte sich eine signifikant stärkere Aktivierung für Blick- im Vergleich zu Pfeilreizen (Tabelle 6 unten).

Tabelle 6. Unterschiede in der Aktivierung zwischen Blick- und Pfeilreizen (Blickreize > Pfeilreize, voxel-level, $p < 0.05$, FWE-korrigiert).

ROI	H	100 ms					800 ms				
		Peak MNI-Koordinaten				p -Wert (FWE-korr.)	Peak MNI-Koordinaten				p -Wert (FWE-korr.)
		x	y	z	T		x	y	z	T	
STS	R	57	-46	7	5.56	0.002	51	-49	10	6.01	0.001
	L	-51	-52	13	4.89	0.009	-51	-52	16	4.87	0.010
FFG	L	-36	-82	-17	9.48	<0.000	-39	-58	-17	8.89	<0.000
	L	-39	-55	-20	8.84	<0.000	-36	-82	-14	8.72	<0.000
	R	39	-46	-20	9.03	<0.000	39	-49	-20	11.02	<0.000
	R	27	-85	-14	4.46	0.026	33	-76	-11	7.61	<0.000

Anmerkungen. Koordinaten reflektieren die Position Relation zum MNI Atlas (Montreal Neurological Institute Quebec, Kanada); FWE= Family Wise Error; H = Hemisphäre; STS = superiorer temporale Sulcus, R = rechts, L = links; FFG = fusiform gyrus; search volume: 1492 voxels (STS), 957 voxels (FFG)

2.3.2.3. Funktionelle Konnektivität

Die Ziel-Voxel (Seed) für die Analyse der funktionellen Konnektivität ergaben sich aus den am stärksten aktivierten Voxeln (Peak Voxel) der vorangehenden ROI-Analysen (s. 2.3.2.2.). Im FFG waren die Koordinaten der Peak Voxel -36/-82/-17 (kurze SOA) und 39/-49/-20 (lange SOA). Die entsprechenden Koordinaten im STS waren 57/-46/7 (kurze SOA) und 51/-49/10 (lange SOA). Alle diese Angaben beziehen sich auf den MNI-Raum.

Die Auswertung der Seed-Voxel-Konnektivität ergab eine stärkere Konnektivität zwischen FFG und Amygdala, sowie zwischen FFG und IPS für die soziale Bedingung bei beiden SOAs (Tabelle 7). Die verstärkte Konnektivität zwischen dem FFG und dem BA6 bei der kurzen SOA betrifft vermutlich nicht die FEF, sondern befindet sich mehr superior, im supplementär motorischen Areal und dem rechten superioren frontalen Gyrus. Für den STS ergab sich eine starke Konnektivität mit dem BA6 und dem IPS in der sozialen Bedingung bei beiden SOAs (Tabelle 8). Die Aktivierungen im BA6 befinden sich im Bereich des präzentralen Gyrus, sowie im rechten mittleren frontalen Gyrus, und korrespondieren vermutlich mit den FEF (Schall, 2009). Der STS zeigte keine stärkere Konnektivität mit der Amygdala für soziale Reize, unabhängig von der SOA.

Tabelle 7. Unterschiede zwischen Blick- und Pfeilreizen in der funktionellen Konnektivität zwischen dem fusiformen Gyrus und den ROI-Regionen (Blickreize > Pfeilreize, $p < 0.05$, FWE-korrigiert).

ROI	H	100 ms					800 ms				
		Peak MNI-Koordinaten			T	p -value (FWE-korr.)	Peak MNI-Koordinaten			T	p -value (FWE-korr.)
		x	y	z			x	y	z		
AMY	R	-	-	-	-	-	33	-1	-17	6.45	<0.000
BA6	L	-3	2	73	6.59	<0.000	-	-	-	-	-
	R	9	32	61	5.33	<0.000	-	-	-	-	-
	L	-3	20	64	4.88	0.018	-	-	-	-	-
IPS	R	30	-52	31	4.41	0.019	27	-70	31	6.14	<0.000

Anmerkungen. Koordinaten reflektieren die Position Relation zum MNI Atlas (Montreal Neurological Institute Quebec, Kanada); H = Hemisphäre; FWE = Family Wise Error; AMY = amygdala; FEF = frontal eye fields; BA6 = Brodmann Areal 6; IPS = intraparietale Sulcus, R = rechts, L = links; search volume: 130 voxels (AMY), 1465 voxels (BA6), 883 voxels (IPS)

Tabelle 8. Unterschiede zwischen Blick- und Pfeilreizen in der funktionellen Konnektivität zwischen dem Superioren Temporalen Sulcus und den ROI-Regionen (Blickreize > Pfeilreize, $p < 0.05$, FWE-korrigiert).

ROI	H	100 ms					800 ms				
		Peak MNI-Koordinaten			T	p -value (FWE-korr.)	Peak MNI-Koordinaten			T	p -value (FWE-korr.)
		x	y	z			x	y	z		
BA6	R	45	2	40	8.65	<0.000	45	2	40	10.16	<0.000
/FEF	R	36	2	31	6.15	0.001	33	5	49	6.27	<0.000
	L	-45	-1	28	5.58	0.003	36	2	31	6.16	0.001
	R	36	8	49	5.37	0.005	-	-1	28	4.80	0.023
							48				
IPS	R	36	-46	34	4.54	0.014	21	-46	34	5.65	0.001
	R	-	-	-	-	-	36	-43	43	4.69	0.010

Anmerkungen. Koordinaten reflektieren die Position Relation zum MNI Atlas (Montreal Neurological Institute Quebec, Kanada); H = Hemisphäre; FWE = Family Wise Error; FEF = frontal eye fields; BA6 = Brodmann Areal 6; IPS = intraparietaler Sulcus, R = rechts, L = links; search volume: 1465 voxels (BA6), 883 voxels (IPS)

2.4. Diskussion

Die vorliegende Studie zeigt deutlich, dass Unterschiede in der Verarbeitung von sozialen und nicht-sozialen Hinweisreizen existieren. Diese Unterschiede zeigen sich für die sozialen Reize (Blickreize > Pfeilreize) in occipito-temporalen Regionen und für die nicht-sozialen Reize (Pfeilreize > Blickreize) in occipito-parietalen Arealen. Damit stehen die Ergebnisse dieser Studie im Gegensatz zu Studien, die ähnliche Verarbeitungsmechanismen für soziale und nicht-soziale Hinweisreize finden konnten (Tipper et al., 2008; Sato et al., 2009).

2.4.1. Verhaltensergebnisse (Hypothese 1)

Die Auswertung der Reaktionszeiten ergab einen signifikanten Unterschied zwischen kongruenten und inkongruenten Pfeilreizen bei beiden SOAs. Dieses Ergebnis zeigt, genau wie erwartet, dass auch nicht-soziale Hinweisreize eine schnelle Verschiebung der Aufmerksamkeit auslösen können. Im Gegensatz dazu zeigte sich kein signifikanter Unterschied zwischen kongruenten und inkongruenten Blickreizen, unabhängig von der SOA. Dieses Ergebnis lässt sich womöglich damit erklären, dass es sich beim Gaze-Cueing-Effekt nicht um einen universellen Effekt handelt. Beispielsweise mussten in einer Studie von Callejas et al. (2013) insgesamt sieben Probanden von der Untersuchung ausgeschlossen werden, weil sie in der Vorstudie keinen Kongruenz-Effekt bei Blickreizen, Pfeilreizen oder überhaupt keinen Kongruenz-Effekt zeigten. Die Gründe, aus denen der Kongruenz-Effekt nicht bei allen Probanden gleich verlässlich auftritt, können vielfältig sein, denn es gibt zahlreiche Faktoren, die den Effekt beeinflussen. Neben dem Geschlecht (Bayliss et al., 2005) und dem Alter (Slessor et al., 2016) des Probanden können sich auch Persönlichkeitszüge

(Bayliss & Tipper, 2005) oder politische Gesinnung (Dodd et al., 2001) auf das Eintreten oder die Stärke des Effekts auswirken. Ein weiterer wichtiger Faktor ist die SOA. In der Vergangenheit hat sich zwar gezeigt, dass der Effekt sowohl bei kurzen bei kurzen (100 ms, Akiyama et al., 2008; Quadflieg et al., 2004; Tipper et al., 2008; 105 ms, Friesen & Kingstone, 1998; 150 ms, Greene et al., 2009; 195 ms, Ristic et al., 2002) als auch bei langen (700 ms, Driver et al., 1999; Akiyama et al., 2008; 1005 ms, Ristic et al., 2002; 1900 ms, Callejas et al., 2013) SOAs auftreten kann. Allerdings war der Kongruenz-Effekt bei diesen Zeitintervallen nicht so verlässlich nachweisbar wie bei mittleren SOAs von etwa 300 ms.

2.4.2. Unterschiede in der neuronalen Verarbeitung von sozialen und nicht-sozialen

Reizen (Hypothese 2)

Die Auswertung der fMRT-Daten hat ergeben, dass Blickreize im Vergleich zu Pfeilreizen zu einer stärkeren Aktivierung occipitaler und temporaler Regionen führten, während der umgekehrte Kontrast eine stärkere Aktivierung in occipitalen und parietalen Arealen erzeugte. Die beiden Reiztypen führten demnach zu unterschiedlichen neuronalen Aktivierungsmustern. Allerdings lassen sich aufgrund der verwendeten Kontraste (Blickreize > Pfeilreize, Pfeilreize > Blickreize) keine Aussagen zu überlappenden Aktivierungen machen.

Hirnregionen, die besonders stark auf die direktionalen sozialen Reize reagierten, fanden sich im bilateralen fusiformen Gyrus (FFG), dem linken superioren occipitalen Gyrus, dem linken Sulcus calcarinus, dem rechten Cuneus, dem rechten inferioren occipitalen Gyrus, dem rechten mittleren temporalen Gyrus und im Cerebellum. Für direktionale nicht-soziale Reize ergaben sich stärkere Aktivierungen im bilateralen mittleren occipitalen Gyrus, dem rechten superioren parietalen Gyrus und dem rechten superioren occipitalen Gyrus.

Eine ähnliche Verteilung der neuronalen Aktivität konnte auch von Engell et al. (2010) gefunden werden. Bei der Untersuchung der Rück-Orientierungsprozesse, die von sozialen und nicht-sozialen Reizen ausgelöst werden, zeigte sich in ihrer Studie eine stärkere Aktivierung in extrastriatalen und occipito-temporalen Regionen, sowie im inferioren und mittleren frontalen Gyrus für Blick- im Vergleich zu Pfeilreizen. Dagegen aktivierten die Pfeilreize Regionen im linken parietalen Lappen, dem postzentralen Gyrus und dem präzentralen Sulcus stärker als Blickreize.

Eine stärkere Aktivierung bestimmter Regionen für Pfeilreize (im Vergleich zu Blickreizen) zeigte sich auch in einigen anderen Studien (Hietanen et al., 2006; Sato et al., 2009). Genau wie in der Studie von Engell et al. (2010) fand sich in einer Studie von Hietanen et al. (2006) eine stärker ausgeprägte Aktivierung in parietalen Regionen bei der Präsentation von Pfeilreizen (verglichen mit schematischen Blickreizen). In einer Studie von Sato et al. (2009) war es der linke superiore parietale Lappen, der besonders stark auf direktionale Pfeilreize reagierte (im Vergleich zu nicht-direktionalen Pfeilreizen). Aktivierungen in dieser Region werden meist mit willentlicher Aufmerksamkeitskontrolle in Verbindung gebracht (Behrmann et al., 2004; Yantis et al., 2002; Yantis et al., 2003; Grosbras et al., 2005; Hahn et al., 2006; Corbetta et al., 2008). Demnach können die Ergebnisse dieser Studie dahingehend interpretiert werden, dass die stärkere Aktivierung des superiores parietalen Lappens für Pfeilreize auf eine stärker top-down modulierte Kontrolle der Aufmerksamkeit bei nicht-sozialen Reizen hinweist.

2.4.3. Unterschiede in der Aktivierung des fusiformen Gyrius und des superioren temporalen Sulcus (Hypothesen 4 und 5)

Laut dem Modell von Haxby et al. (2000) bilden der fusiforme Gyrius (FFG) und der superiore temporale Sulcus (STS) das Kernsystem zur neuronalen Verarbeitung von Gesichtern, in dem die visuelle Analyse der sozialen Informationen stattfinden soll.

Die starke bilaterale Aktivierung des FFG, die sich sowohl in den Ganzkopfanalysen als auch in den ROI-Analysen finden ließ, reflektiert vermutlich die Verarbeitung des Gesichts, das in der sozialen Bedingung präsentiert wurde. Dieses Ergebnis steht im Einklang mit den Ergebnissen anderer Studien, die zeigen konnten, dass der FFG stärker auf Gesichter als auf Objekte reagierte (Kanwisher et al., 1997; Tong et al., 2000). Neben der Verarbeitung von Gesichtern spielt der FFG auch eine Rolle bei der Verarbeitung von Blickbewegungen (George et al., 2001; Pelphrey et al., 2003; Mosconi et al., 2005; Nummenmaa & Calder, 2009; Nummenmaa et al., 2010). Allerdings konnten nicht alle Gaze-Cueing-Studien eine stärkere Aktivierung im FFG für soziale Reize finden (s. z.B. Tipper et al., 2008; Kingstone et al., 2004). Ein Grund dafür könnte sein, dass diese beiden Studien schematische oder mehrdeutige Hinweisreize verwendeten, die möglicherweise zu abstrakt waren, um eine Reaktion im FFG hervorzurufen. FMRT-Studien, die den Probanden naturalistisch aussehende Gesichter präsentierten (Sato et al., 2009; Callejas et al., 2013), konnten dagegen Aktivierung im FFG finden. Auch im Modell von Pfeiffer et al. (2013), das die Verarbeitung verschiedener Blickreiz-Komponenten durch unterschiedliche Gehirnregionen beschreibt, fehlen Areale zur Objekt- oder Gesichterverarbeitung (wie der FFG). Dies könnte mit der

Studienauswahl, mit Unterschieden im experimentellen Design oder mit dem Auftreten unterschwelliger Aktivierungen zu tun haben.

Eine weitere wichtige Region für die Verarbeitung von Gesichtern ist der STS, der eine verstärkte Aktivierung für Blick- im Vergleich zu Pfeilreizen in den ROI-Analysen zeigte. Damit stimmen die Ergebnisse dieser Studie mit denen von Kingstone et al. (2004) überein. Auch im Modell von Pfeiffer et al. (2013) übernimmt der STS eine wichtige Funktion bei der Verarbeitung von Blickreizen, wobei der posteriore Teil des STS eher in die generelle Entschlüsselung von direktionalen sozialen Reizen involviert sein soll (u.a. auch Kopfposition und Körperhaltung) und der anteriore Teil spezifischer auf Blickreize reagieren soll. Im Einklang mit diesem Modell ließ sich in mehreren Studien zeigen, dass der STS nicht nur auf Blickreize reagiert, sondern ganz allgemein für die Verarbeitung biologisch relevanter Reize zuständig zu sein scheint (Hooker et al., 2003; Materna et al., 2008). Außerdem gibt es Hinweise darauf, dass der STS auf die Wahrnehmung von Absichten reagiert, die mit dem Blick übermittelt werden (Mosconi et al., 2005). Beispielsweise zeigte sich in einer Studie von Hooker et al. (2003) eine Präferenz des STS für Blickreize mit bedeutungsvollen Informationen. Demnach weist eine stärkere STS-Aktivierung wahrscheinlich auf eine größere soziale Bedeutung des Blickreizes im Vergleich zu den nicht-sozialen Pfeilreizen hin. Dennoch konnten manche Gaze-Cueing-Studien keine stärkere Aktivierung des STS für soziale Reize finden (Hietanen et al., 2006; Sato et al., 2009). Es sollte jedoch berücksichtigt werden, dass sich der Aufbau dieser Studien stark von der hier beschriebenen Studie unterschied. In der vorliegenden Studie wurden direktionale Blick- und Pfeilreize direkt miteinander verglichen. Auf diese Weise ließ sich der Einsatz neutraler Hinweisreize vermeiden. Als neutrale soziale Reize wurden in den meisten Studien direkt zum Betrachter blickende Gesichter oder Augen verwendet. Es hat sich gezeigt, dass diese Art von Hinweis-

reiz keine sinnvolle Baseline darstellt (Engell et al., 2010). Beim direkten Vergleich der neutralen Bedingungen konnten aber auch Hietanen et al. (2006) eine Aktivierung im STS finden.

2.4.4. Unterschiede in der funktionellen Konnektivität (Hypothesen 6 und 7)

Im Anschluss an die fMRT-Auswertung wurden noch Analysen der funktionellen Konnektivität durchgeführt, die zu einem besseren Verständnis des neuronalen Kontexts beitragen sollten, in dem soziale Reize verarbeitet werden. Dafür wurden der STS und der FFG als Zielregionen ausgewählt. Der STS zeigte eine stärkere Konnektivität mit dem rechten intraparietalen Sulcus (IPS) und den bilateralen frontalen Augenfeldern (FEF) in der sozialen Bedingung. Der FFG zeigte ebenfalls eine stärkere Konnektivität mit dem rechten IPS und außerdem noch mit der rechten Amygdala. Diese Ergebnisse deuten darauf hin, dass Regionen, die auf Blickreize reagieren (FFG, STS) während der neuronalen Verarbeitung sozialer Hinweisreize mit parietalen und frontalen Regionen verbunden sind. Bei der Interpretation dieser Ergebnisse sollte jedoch bedacht werden, dass funktionelle Konnektivität die zeitliche Korrelation zwischen räumlich entfernten Regionen misst und daher keine kausalen Informationen liefert.

Es gibt nicht viele Studien zur funktionellen Konnektivität im Zusammenhang mit sozialen und nicht-sozialen Hinweisreizen. Nummenmaa et al. (2010) konnten beim Vergleich von abgewandten und geschlossenen Augen eine verstärkte Konnektivität zwischen dem STS und Regionen der ventralen und dorsalen Aufmerksamkeitsnetzwerke finden, darunter auch die FEF und der IPS. Der FFG zeigte ein ähnliches Muster. Eine andere Studie (Callejas et al., 2013) fand eine stärkere Konnektivität bei Blickreizen im Vergleich zu Pfeilreizen zwischen

Arealen, die mit Gesichter-Verarbeitung in Verbindung gebracht werden (darunter auch der STS und der FFG), und den ventralen und dorsalen frontoparietalen Netzwerken für Aufmerksamkeitskontrolle. Allerdings unterschied sich der Aufbau dieser Studie in einigen Punkten von der hier beschriebenen Studie (z.B. Vorhersagbarkeit der Zielreize).

Im Modell von Haxby et al. (2002) sind FEF und IPS Teil des erweiterten Systems zur Gesichter-Verarbeitung, wobei diese Regionen für die Wahrnehmung und die Lenkung der räumlichen Aufmerksamkeit zuständig zu sein scheinen. Weiterhin wird vermutet, dass FEF und IPS Teil des dorsalen Aufmerksamkeitsnetzwerks sind (Corbetta & Shulman, 2002). Dieses System beeinflusst die Verarbeitung von Reizen im sensorischen Kortex durch das Erzeugen von Top-down-Signalen (Corbetta et al., 2008; Vossel et al., 2014). In verschiedenen Studien hat sich gezeigt, dass der IPS auch auf Blickbewegungen und abgewandte Blickreize reagiert (Mosconi et al., 2005; Hoffman & Haxby, 2000; Pelphrey et al., 2003). Außerdem scheinen FEF und IPS bei der Kontrolle von Augenbewegungen eine wichtige Rolle zu spielen (Awh et al., 2006; McDowell et al., 2008). Da diese Areale keine stärkere Aktivierung in den Ganzkopfanalysen zeigten, scheint es jedoch unwahrscheinlich, dass ihre Aktivierung in der Konnektivitäts-Analyse allein mit ihrer Rolle beim Generieren von Blickbewegungen zusammenhängt (Nummenmaa et al., 2010).

George et al. (2001) konnten in ihrer Studie eine erhöhte Konnektivität zwischen dem FFG und dem IPS für abgewandte Blickreize finden. Dieses Ergebnis ließ sich in der vorliegenden Studie replizieren. Außerdem fanden George et al. (2001) eine stärkere Konnektivität zwischen dem FFG und der Amygdala für direkte Blickreize. Die Autoren interpretierten dieses Ergebnis als Hinweis auf die spezielle soziale Bedeutung von Blickkontakt. In der hier beschriebenen Studie gab es keine Bedingung mit direktem Blick. Der Blick der Gesichter war während des ganzen Experiments um 30 Grad nach rechts oder links verschoben. Die

stärkere Konnektivität zwischen FFG und Amygdala in der sozialen Bedingung lässt sich also nicht mit der sozialen Bedeutung von Blickkontakt erklären. Generell betrachtet, wird eine Aktivierung der Amygdala mit Blick-Verarbeitung (Wicker et al., 1997; Kawashima et al., 1999; Nummenmaa & Calder, 2009) und Blick-Beobachtung (Hooker et al., 2003) in Verbindung gebracht. Eine Schädigung der Amygdala führt daher zu einer beeinträchtigten Aufmerksamkeitsorientierung anhand von Blickreizen, während die Orientierung zu Pfeilreizen intakt zu bleiben scheint (Akiyama et al., 2006). Zusätzlich ließ sich zeigen, dass FFG und Amygdala über eine starke bidirektionale Verbindung verfügen, besonders während der Wahrnehmung von Gesichtern (Herrington et al., 2011), was mit den Ergebnissen dieser Studie übereinstimmt. Im Modell von Pfeiffer et al. (2013) ist die Amygdala, zusammen mit dem ventralen Striatum und dem ventro-medialen präfrontalen Kortex, Teil eines neuronalen Systems zur Verarbeitung von affektiven und motivationalen Blickreiz-Komponenten. Innerhalb dieses Systems soll sie Informationen von visuellen Arealen erhalten und besonders auf verhaltensrelevante Reize reagieren.

In der vorliegenden Studie zeigten STS und FFG hauptsächlich Verbindungen zu Regionen in der rechten Hemisphäre (s. auch Callejas et al., 2013). Mit dieser Beobachtung reiht sich die Studie in eine ganze Reihe von Studien ein, die vermuten lassen, dass die rechte Hemisphäre eine vorherrschende Rolle bei der Verarbeitung reflexiver Aufmerksamkeitsverschiebungen in Reaktion auf soziale Hinweisreize spielt (Okada et al., 2012).

2.4.5. Effekt der SOA (Hypothese 3)

Der Kongruenz-Effekt kann durch verschiedene Faktoren beeinflusst werden. Einer dieser Faktoren ist die Zeit zwischen Hinweis- und Zielreiz (SOA). In der hier berichteten Studie

wurden zwei verschiedene SOAs verwendet: 100 ms und 800 ms. Es wurde angenommen, dass diese beiden SOAs unterschiedliche Prozesse auslösen würden. Aus Studien mit peripheren nicht-prädiktiven Hinweisreizen geht beispielsweise hervor, dass verschiedene SOAs (Cheal & Chastain, 2002) und ihre jeweiligen Verteilungen (Gabay & Henik, 2008; Milliken et al., 2003) beim Probanden zeitliche Erwartungen erzeugen können, die sich auf den Aufmerksamkeitseffekt auswirken. Daher wurden die fMRT-Daten getrennt für kurze und lange SOA ausgewertet. Blickreize bei der kurzen SOA aktivierten den inferioren occipitalen Gyrus und das Cerebellum stärker als Pfeilreize. In diesen Regionen zeigte sich bei der langen SOA keine unterschiedliche Aktivierung. Dagegen aktivierten Pfeilreize im Vergleich zu Blickreizen bei langer SOA den rechten superioren occipitalen Gyrus und den rechten superioren parietalen Gyrus. Diese Regionen zeigten keine stärkere Aktivierung für Pfeilreize bei kurzer SOA. Der Einfluss der SOA zeigte sich auch in den Ergebnissen der Konnektivitäts-Auswertung, da sich die Verbindung zwischen der rechten Amygdala und dem FFG nur bei langer SOA nachweisen ließ.

Unseres Wissens nach gibt es nur wenige Studien, die sich mit dem Effekt der SOA im Zusammenhang mit sozialen und nicht-sozialen Hinweisreizen beschäftigt haben. Beispielsweise verglichen Greene et al. (2009) zentral präsentierte Blickreize mit peripheren Reizen bei kurzer (100 ms) und langer (950 ms) SOA. Auf Verhaltensebene fanden sie bei den sozialen Reizen einen Kongruenz-Effekt bei kurzer SOA, während die nicht-sozialen Reize bei dieser SOA inhibitorische Effekte (IOR) zeigten. Die Auswertung der fMRT-Daten ergab eine stärkere Aktivierung occipito-temporalen Regionen für soziale im Vergleich zu nicht-sozialen Reizen bei beiden SOAs. Im umgekehrten Kontrast zeigte sich eine subkortikale Aktivierung bei langer SOA. Ein Kontroll-Experiment machte deutlich, dass nicht-soziale Pfeilreize ebenfalls occipito-temporale Regionen aktivierten, allerdings in einem geringeren Ausmaß

als die sozialen Blickreize. Im Unterschied zu dieser Studie wurden in der hier beschriebenen Studie alle Hinweisreize zentral präsentiert. Das mag ein Grund dafür sein, dass in der vorliegenden Studie keine subkortikale Aktivierung und kein IOR gefunden wurden.

Allgemein wird vermutet, dass eine Orientierung der Aufmerksamkeit bei kurzer SOA auf reflexiven Prozessen beruht, wohingegen bei langer SOA vermehrt willentliche Prozesse eine Rolle spielen (Friesen et al., 2004; Brosch et al., 2011; Hill et al., 2010; Kirchgessner et al., 2015). Dazu passt das Ergebnis, dass der superiore parietale Lappen, der mit Top-down-Prozessen in Verbindung gebracht wird, nur bei langer SOA eine stärkere Aktivierung für Pfeilreize zeigte (nicht bei kurzer SOA). Im Gegensatz dazu zeigten Blickreize bei kurzer und bei langer SOA Aktivierungen in ähnlichen occipito-temporalen Regionen. Daraus lässt sich schließen, dass die SOA die neuronale Verarbeitung von sozialen und nicht-sozialen Reizen in unterschiedlicher Weise beeinflusste.

2.4.6. Fazit

In dieser Untersuchung konnte gezeigt werden, dass sich die hervorgerufene neuronale Aktivierung zwischen sozialen und nicht-sozialen Hinweisreizen unterscheidet. Blickreize führten zu einer stärkeren Aktivierung in occipito-temporalen Regionen, vor allem im superior temporalen Sulcus (STS) und dem fusiformen Gyrus (FFG). Diese Areale wurden in der Vergangenheit immer wieder mit der Verarbeitung von sozialen Reizen in Verbindung gebracht. Im Gegensatz dazu erhöhten Pfeilreize die Aktivierung in occipito-parietalen Arealen. Die stärkere Aktivierung des superior parietalen Lappens deutet darauf hin, dass Aufmerksamkeitsverschiebungen, die durch nicht-soziale Reize ausgelöst werden, mit einer vermehrten willentlichen Kontrolle einhergehen. Darüber hinaus hat diese Untersuchung

gezeigt, dass Gehirnregionen zur Verarbeitung von Blickreizen und Gesichtern (STS, FFG) während der sozialen Bedingung verstärkt mit Arealen zur Verarbeitung von Aufmerksamkeit (frontale Augenfelder, intraparietaler Sulcus) und bedeutsamer sozialer Reize (Amygdala) verbunden waren. Außerdem zeigte sich ein starker Einfluss der SOA, der sich auf soziale und nicht-soziale Reize unterschiedlich auswirkte. Dieses Ergebnis unterstreicht noch einmal die Annahme von unterschiedlichen Verarbeitungsmechanismen für soziale und nicht-soziale Hinweisreize und betont darüber hinaus die Wichtigkeit der SOA, um Studien besser vergleichbar zu machen.

Tabelle 9. Hypothesen Teil 1 – Fazit.

Hypothese 1	Soziale und nicht-soziale Reize führen zu einem Kongruenz-Effekt bei kurzer und langer SOA.	Teilweise bestätigt. Kein Effekt für soziale Reize.
Hypothese 2	Soziale und nicht-soziale Hinweisreize führen zu Unterschieden in der neuronalen Aktivierung.	Bestätigt.
Hypothese 3	Kurze und lange SOA führen zu unterschiedlicher neuronaler Aktivierung.	Bestätigt.
Hypothese 4	Der STS zeigt eine stärkere Aktivierung bei sozialen Reizen.	Bestätigt.
Hypothese 5	Der FFG zeigt eine stärkere Aktivierung bei sozialen Reizen.	Bestätigt.
Hypothese 6	Der STS zeigt während der sozialen Bedingung eine stärkere Konnektivität zu FEF, IPS und Amygdala	Bestätigt für FEF, IPS.
Hypothese 7	Der FFG zeigt während der sozialen Bedingung eine stärkere Konnektivität zu FEF, IPS und Amygdala	Bestätigt für FEF, Amygdala.

3. Teil 2: Der Einfluss von SOA und Alter auf den Gaze Cueing – Effekt und damit einhergehende Veränderungen der neuronalen Aktivierung und funktionellen Konnektivität

3.1. Fragestellung

Obwohl der Gaze-Cueing-Effekt relativ robust zu sein scheint, handelt es sich doch nicht um einen universellen Effekt. Vielmehr scheint er von einer Vielzahl von Variablen abhängig zu sein. Einige dieser Einflussfaktoren hängen mit dem Aufbau des Experiments zusammen, wie zum Beispiel die Art des Hinweisreizes oder die Zeit zwischen Hinweis- und Zielreiz (SOA), andere mit der Person, die an der Untersuchung teilnimmt. Im Folgenden sollen die Auswirkungen von SOA und Alter auf den Kongruenz-Effekt und die damit in Verbindung stehenden neuronalen Netzwerke untersucht werden.

3.1.1. Einfluss der SOA

Die Zeit zwischen Hinweis- und Zielreiz (Stimulus Onset Asynchrony, SOA) kann den Kongruenz-Effekt in vielfältiger Weise beeinflussen. Zum einen hat sich gezeigt, dass kürzere SOAs zu einer verlangsamten Reaktion auf den Zielreiz führten. Dieser Effekt nennt sich „foreperiod effect“ (Bertelson, 1966; Mowrer, 1940; Ristic et al., 2002; Akiyama et al., 2008; Friesen & Kingstone, 1998). Zum anderen konnte festgestellt werden, dass der Kongruenz-Effekt bei sehr kurzen oder sehr langen SOAs nicht so verlässlich eintritt wie bei mittleren SOAs (Friesen & Kingstone, 1998). Ein Grund dafür könnte sein, dass bei langer SOA verstärkt

willentliche/bewusste Reaktionstendenzen eine Rolle spielen (Driver et al., 1999; Friesen et al., 2004; Langton & Bruce, 1999; Brosch et al., 2011; Hill et al., 2010; Kirchgessner et al., 2015). Daher scheint der Kongruenz-Effekt bei langer SOA auch besonders anfällig für den Einfluss prädiktiver Hinweisreize zu sein (Driver, 1999; Friesen et al., 2004; Langton & Bruce, 1999). Im Allgemeinen wird davon ausgegangen, dass die Orientierung der Aufmerksamkeit bei kurzer SOA einen reflexiven (bottom-up) Mechanismus reflektiert, und bei langer SOA eine eher willentlichen (top-down) Verarbeitung (Brosch et al., 2011; Friesen et al., 2004; Hill et al., 2010; Kirchgessner et al., 2015). Demnach wird vermutet, dass bei langer SOA zusätzliche neuronale Verarbeitungsschritte durchlaufen werden (Hill et al., 2005; Hill et al., 2010). Dafür spricht auch, dass ein länger andauernder Blickkontakt mit einer erhöhten Aktivität des medialen präfrontalen Kortex assoziiert wird, dem eine wichtige Rolle bei der Verarbeitung sozialer Informationen zugeschrieben wird (Kuzmanovic et al., 2009). Bei nicht-sozialen zentralen Hinweisreizen hat sich gezeigt, dass eine längere SOA zu einer stärkeren Aktivierung mittlerer und medialer frontaler Areale (Tian et al., 2009) führt. In einer anderen Studie konnte gezeigt werden, dass der Kontrast von langer und kurzer SOA (100 und 800 ms) bei Normalprobanden zu einer verstärkten Aktivierung posteriorer Gehirnregionen der rechten Hemisphäre und einer verminderten Aktivierung links-hemisphärischer frontaler Areale führte (Haist et al., 2005).

Es gibt jedoch nach aktuellem Stand keine Studie, die den Einfluss von kurzen und langen SOAs auf soziale Hinweisreize und die ihnen zugrundeliegenden neuronalen Netzwerke untersucht hat. Allerdings hat sich in einer von uns veröffentlichten Studie (Lockhofen et al., 2014; siehe Teil 1) angedeutet, dass kurze und lange SOA nicht nur zu Unterschieden in der neuronalen Verarbeitung sozialer und nicht-sozialer Reize, sondern auch zu Unterschieden in der damit verbundenen funktionellen Konnektivität führen können. Aus diesem Grund soll

im zweiten Teil dieser Arbeit untersucht werden, wie sich der vermutete Unterschied zwischen kurzer und langer SOA konkret äußert. Hierzu wurde ein Gaze-Cueing-Experiment mit nicht-prädiktiven sozialen und nicht-sozialen Hinweisreizen (Gesichter und Pfeile) und zwei verschiedenen SOAs (100 und 800 ms) durchgeführt. Ein nicht-prädiktives Vorgehen wurde gewählt, um zu untersuchen, ob es auch zu Unterschieden in der neuronalen Verarbeitung kommt, wenn die Probanden keinen Anreiz haben, ihr Verhalten willentlich zu beeinflussen. Neben den Reaktionszeiten wurden die neuronale Korrelate mittels fMRT erfasst. Da sich in der vorangehenden Studie (Teil 1) bereits Unterschiede in der neuronalen Verarbeitung – vor allem in der funktionellen Konnektivität zwischen Gehirnarealen zur sozialen Wahrnehmung – angedeutet hatten, lag das Hauptaugenmerk dieser Untersuchung darauf, den Einfluss der SOA auf die zugrundeliegenden neuronalen Netzwerke genauer zu differenzieren. Daher wurden neben Ganzkopfanalysen auch ROI-to-ROI-Konnektivitäts-Analysen mithilfe der CONN-Toolbox (Whitfield-Gabrieli & Nieto-Castanon, 2012) durchgeführt und die Ergebnisse zwischen den SOAs (kurze SOA > lange SOA; lange SOA > kurze SOA) verglichen. ROIs wurden so ausgewählt, dass sie einen Großteil des Gehirns abdeckten, um einen möglichst umfassenden Einblick in das involvierte Netzwerk zu gewinnen. Die Auswertung wurde separat für soziale und nicht-soziale Reize vorgenommen. Auf diese Weise sollte zunächst untersucht werden, ob soziale und nicht-soziale Hinweisreize zu einem ähnlichen Aktivierungsmuster führen würden wie in Teil 1 berichtet (Hypothese 1). Außerdem wurde untersucht, ob kurze und lange SOA zu Unterschieden in den Reaktionszeiten der Probanden führen würden (Hypothese 2). In Bezug auf die fMRT-Daten wurde angenommen, dass kurze und lange SOA bei beiden Reiztypen zu einer unterschiedlichen neuronalen Aktivierung (Hypothese 3) und einer veränderten funktionellen Konnektivität zwischen den ROIs führen würden (Hypothese 4). Es wurde erwartet, dass dieses unter-

schiedlich aktivierte Netzwerk bei den nicht-sozialen Hinweisreizen hauptsächlich Areale zur willentlichen Aufmerksamkeitskontrolle umfassen würde (Hypothese 5). Bei den sozialen Reizen wurde dagegen zusätzlich noch eine unterschiedliche Konnektivität zwischen Regionen zur Verarbeitung sozialer Reize vermutet (Hypothese 6).

Tabelle 10. Hypothesen Teil 2A.

Hypothese 1	Soziale und nicht-soziale Hinweisreize führen zum gleichen Aktivierungsmuster wie in Teil 1.
Hypothese 2	Die lange SOA führt zu einer schnelleren Reaktion auf den Zielreiz („foreperiod effect“).
Hypothese 3	Sowohl bei sozialen als auch bei nicht-sozialen Hinweisreizen führen kurze und lange SOA zu einer unterschiedlichen neuronalen Aktivierung.
Hypothese 4	Sowohl bei sozialen als auch bei nicht-sozialen Hinweisreizen aktivieren kurze und lange SOA unterschiedliche Konnektivitäts-Netzwerke.
Hypothese 5	Bei nicht-sozialen Reizen führt eine lange SOA im Vergleich zu einer kurzen SOA zu einer erhöhten funktionellen Konnektivität zwischen Arealen zur willentlichen Aufmerksamkeits-Kontrolle.
Hypothese 6	Bei sozialen Reizen führt eine lange SOA im Vergleich zu einer kurzen SOA zu einer erhöhten funktionellen Konnektivität zwischen Arealen zur Verarbeitung sozialer Informationen.

3.1.2. Einfluss des Alters

Neben der SOA können sich auch Probanden-Faktoren auf den Kongruenz-Effekt auswirken. Einer dieser Faktoren ist das Alter des Probanden, wobei ältere Probanden typischerweise einen schwächeren Effekt aufweisen (Slessor et al., 2016; Slessor et al., 2010; Slessor & Bull, 2008). Weil die Schwierigkeiten älterer Personen auf soziale Reize beschränkt zu sein scheinen, spricht vieles für ein breiteres Defizit bei der Verarbeitung komplexer sozialer Informationen (Slessor et al., 2016). Es ist jedoch bislang noch ungeklärt, ob die alters-

abhängigen Unterschiede in der Blickwahrnehmung auch mit Veränderungen in der zugrundeliegenden neuronalen Aktivität zusammenhängen.

Der frontale und der temporale Kortex wurden in der Vergangenheit besonders häufig mit der Verarbeitung sozialer Reize in Verbindung gebracht (Mosconi et al., 2005; Hooker et al., 2003). Interessanterweise sind es diese beiden Regionen, die auch stärker vom zunehmenden Alter betroffen zu sein scheinen als das restliche Gehirn (Raz & Rodrigue, 2006). Eine Region innerhalb des Frontallappens, der mediale präfrontale Kortex (MPFC), wurde besonders oft im Zusammenhang mit der Verarbeitung sozialer Reize gefunden (Haxby et al., 2002; Pinkham et al., 2003). Auch bei höheren sozialen Fertigkeiten, wie Theory of Mind (ToM), scheint der MPFC eine wichtige Rolle zu spielen (Penn, 2006). Beispielsweise konnten Moran et al. (2012) mit einer Reihe von Aufgaben zur Zuschreibung mentaler Zustände demonstrieren, dass altersabhängige Leistungsdefizite von reduzierter Aktivierung im dorsalen MPFC begleitet werden. Doch während der Frontallappen eine fortschreitende Volumenabnahme mit dem Alter zeigt, gibt es Hinweise darauf, dass die Alterungsprozesse im Temporallappen einen unterschiedlichen Zeitverlauf aufweisen. In diesem Zusammenhang wurde berichtet, dass das Volumen der grauen Masse im posterioren temporalen Lappen bis zum 30. Lebensjahr zunimmt. Erst danach soll es zu einem rapiden Abbau kommen (Sowell et al., 2003). Neben altersabhängigen Volumenveränderungen spielen aber auch Veränderungen der Konnektivität eine wichtige Rolle beim Verständnis neuronaler und kognitiver Alterungsprozesse. Es wird beispielsweise vermutet, dass die mit dem Alter einhergehenden Unterbrechungen kortikaler und subkortikaler Verbindungen und die damit zusammenhängende abnehmende Konnektivität im Zentrum altersabhängiger kognitiver Abbauprozesse stehen (Tisserand & Jolles, 2003; Filley, 2001; Geschwind, 1965; Fama & Sullivan, 2015).

Um den Effekt des Alters auf die neuronalen Netzwerke zur Verarbeitung sozialer und nicht-sozialer Hinweisreize zu untersuchen, wurden die Versuchsteilnehmer in drei annähernd gleich große Altersgruppen aufgeteilt (Q1, Q2 und Q3). Methodisch zu berücksichtigen ist hierbei, dass sowohl Perzentil-Split-Verfahren als auch die Bildung von Extremgruppen zu einem Informationsverlust und einer Überschätzung von Effekten führen können. Daraufhin wurden die drei Gruppen in Bezug auf ihre Reaktionszeiten miteinander verglichen. Es wurde angenommen, dass sich die drei Probandengruppen hinsichtlich des Kongruenz-Effekts voneinander unterscheiden würden, wobei die älteren Probanden einen schwächeren Kongruenz-Effekt zeigen sollten als die jüngeren Probanden (Hypothese 7).

Im Anschluss an die Auswertung der Reaktionszeiten wurden für die fMRT-Auswertung die Altersgruppen Q1 und Q3 ausgewählt und miteinander kontrastiert ($Q3 > Q1$). Dabei wurden sowohl Ganzkopfanalysen als auch eine Analyse der funktionellen Konnektivität mithilfe der CONN-Toolbox (Whitfield-Gabrieli & Nieto-Castanon, 2012) durchgeführt. Es wurde vermutet, dass sich die beiden Altersgruppen in Bezug auf ihre neuronale Aktivierung bei der Verarbeitung sozialer Hinweisreize unterscheiden würden (Hypothese 8). Des Weiteren wurde angenommen, dass sich dieser altersbedingte Unterschied vor allem in einer veränderten funktionellen Konnektivität von frontalen Arealen (medialer frontaler Kortex, superiorer und mittlerer frontaler Gyrus, orbito-frontaler Kortex), sowie von anderen Arealen, die eine wichtige Rolle bei der Verarbeitung sozialer Informationen spielen (fusiformer Gyrus, superiorer temporaler Gyrus, Amygdala; siehe 1.5.), äußern würde (Hypothesen 9-11).

Tabelle 11. Hypothesen Teil 2 B.

Hypothese 7	Probanden aus Q3 zeigen einen schwächeren Kongruenz-Effekt als Probanden aus Q1.
Hypothese 8	Die Altersgruppen Q1 und Q3 unterscheiden sich hinsichtlich ihrer neuronalen Aktivität bei der Verarbeitung von sozialen und nicht-sozialen Hinweisreizen.
Hypothese 9	Bei sozialen Reizen gibt es einen Unterschied zwischen den Altersgruppen Q1 und Q3, der sich in einer veränderten funktionellen Konnektivität der Verbindungen frontaler Regionen zeigt.
Hypothese 10	Bei sozialen Reizen gibt es einen Unterschied zwischen den Altersgruppen Q1 und Q3, der sich in einer veränderten funktionellen Konnektivität der Verbindungen temporaler Regionen zeigt.
Hypothese 11	Bei sozialen Reizen gibt es einen Unterschied zwischen den Altersgruppen Q1 und Q3, der sich in einer veränderten funktionellen Konnektivität der Verbindungen der Amygdala zeigt.

3.2. Methode

3.2.1. Versuchspersonen

94 Personen nahmen an der Untersuchung teil (49 Frauen, mittleres Alter: 33 Jahre, Range: 20-58 Jahre, SABW: 9,5; 45 Männer, mittleres Alter: 32 Jahre, Range: 21-52 Jahre, SABW: 9,1). 90 Probanden waren rechtshändig und hatten normale oder korrigierte Sehfähigkeit. Personen mit einer Vorgeschichte psychiatrischer oder neurologischer Erkrankungen wurden von der Studie ausgeschlossen. Im Verlauf der Daten-Vorverarbeitung für die fMRT-Auswertung mussten zwei Probanden aufgrund von technischen Problemen ausgeschlossen werden, sodass von den insgesamt 94 Probanden noch 92 Probanden in die fMRT-Auswertung eingingen.

3.2.2. Experimentelle Stimuli

In dieser Untersuchung wurden die gleichen Stimuli verwendet wie bereits unter 2.2.3. beschrieben. Alle Reize wurden auf einem weißen Hintergrund präsentiert. Als soziale Hinweisreize dienten Fotografien eines weiblichen und eines männlichen Gesichts mit neutralen Gesichtsausdrücken. Ihr Blick war jeweils um 30 Grad nach links oder rechts abgewandt. Als nicht-soziale Hinweisreize dienten geometrische Figuren, die aus vier horizontalen Linien und zwei Pfeilen bestanden, die jeweils nach links oder rechts zeigten. Beide Reiztypen wurden so angefertigt, dass sie eine ähnliche Fläche abdeckten.

3.2.3. Versuchsaufbau & Versuchsablauf

Zum Zweck der Vergleichbarkeit wurde sich in Aufbau und Ablauf der Untersuchung am ersten Teil dieser Arbeit orientiert (s. 2.2.2. und 2.2.4.).

Die Aufnahme der T2*-gewichteten EPI-Bilder (Echo Planar Imaging) erfolgte mit einem Siemens Verio 3 Tesla MRT-Scanner (TR = 2800 ms, TE = 30 ms, 90 Grad Flipwinkel, 192 mm FoV, 64*64 Matrix, 4 mm Schichtdicke, 30 Schichten (absteigend)). Zusätzlich wurden hochaufgelöste anatomische Aufnahmen und Field-Map-Aufnahmen zur Korrektur von Magnetfeldschwankungen aufgezeichnet. Die Präsentation der Stimuli und die Aufzeichnung der Reaktionszeiten erfolgten mithilfe der Presentation Software (Neurobehavioral Systems Inc.) Das Programm war mit den Pulsen des Scanners synchronisiert, sodass der zweite Puls die Stimulus-Präsentation startete. Die Stimuli wurden auf einem 24 Zoll – Bildschirm am Kopfende der MRT-Röhre präsentiert, der von den Probanden über einen an der Kopfspule angebrachten Spiegel gesehen werden konnte. Der Abstand zwischen dem Bildschirm und den Augen des Probanden betrug 236 cm. Vor dem Experiment erhielten die Probanden eine standardisierte Instruktion, um sich mit der Aufgabe vertraut zu machen, sowie ausreichend Zeit zur Bearbeitung einer Übungsversion. Sie wurden angewiesen, die Tastatur mit dem Zeigefinger ihrer dominanten Hand zu bedienen. Außerdem wurden sie darüber aufgeklärt, dass der Hinweisreiz den Erscheinungsort des Zielreizes nicht vorhersagen würde.

Jeder Trial begann mit der Präsentation eines Fixationskreuzes (1000 ms), gefolgt von der Präsentation des Hinweisreizes. Es wurde darauf geachtet, jedem Probanden den sozialen Reiz zu zeigen, der dem eigenen Geschlecht entsprach, sodass weibliche Teilnehmer immer ein weibliches Gesicht und männliche Teilnehmer immer ein männliches Gesicht präsentiert

bekamen. Nach einem Intervall von 100 oder 800 ms (SOA) folgte auf den Hinweisreiz der Zielreiz. In kongruenten Durchgängen wurde der Zielreiz auf der zuvor vom Hinweisreiz angezeigten Seite dargeboten, bei inkongruenten Durchgängen auf der jeweils anderen Seite. In Catch-Trials wurde kein Zielreiz präsentiert. Hinweis- und Zielreiz verblieben auf dem Bildschirm bis zur Reaktion des Probanden, aber nicht länger als 1,5 Sekunden. Um eine gleichbleibende Trial-Länge für die fMRT-Datenerhebung zu gewährleisten, wurde jeder Trial auf eine Länge von 3,3 Sekunden verlängert. Zwischen den Trials befand sich ein Inter-Trial-Intervall (ITI), das zwischen 0 und 3000 ms variierte. Insgesamt durchlief jeder Proband 400 Trials (320 experimentelle und 80 Catch-Trials). Die Trials waren zu vier Abschnitten mit je 100 Trials gruppiert. Zwischen den einzelnen Abschnitten befanden sich drei Pausen, die jeweils eine Dauer von 30 Sekunden aufwiesen. Die 100 Trials eines Abschnitts waren wiederum in fünf Blöcke mit je zwanzig Trials (16 experimentelle und 4 Catch-Trials) aufgeteilt. Dabei enthielten die 16 experimentellen Trials jeweils zwei Trials jeder Kombination der experimentellen Faktoren: SOA (100 oder 800 ms), Art des Hinweisreizes (sozial oder nicht-sozial) und Kongruenz (kongruent oder inkongruent). In diesen Trials erschien der Zielreiz mit der gleichen Wahrscheinlichkeit links oder rechts des Hinweisreizes.

Das Experiment dauerte etwa 34 Minuten. Zusammen mit der T1-gewichteten anatomischen Messung und der FieldMap-Messung (Abfolge: FieldMap, funktionelle EPI-Bilder, anatomische Aufnahme) dauerte die ganze Untersuchung etwa 1,5 Stunden.

3.2.4. FMRT-Daten

3.2.4.1. FMRT-Vorverarbeitung

Die Bildgebungsdaten wurden mit SPM8 (Statistical Parametric Mapping, Wellcome Department of Imaging Neuroscience, London, 2009) ausgewertet. Bei dieser Auswertung wurden die ersten zwei Aufnahmen nicht berücksichtigt, um sicherzustellen, dass alle Aufnahmen ein ausreichend gesättigtes Signal aufweisen würden. Anschließend wurde eine Vorverarbeitung der Daten durchgeführt. Dazu zählten eine Bewegungskorrektur, ein Ausgleich der Inhomogenität des Magnetfelds unter Zuhilfenahme der zuvor aufgezeichneten FieldMap-Messungen, eine Korrektur der Zeitdifferenz zwischen den Schichten, eine Normalisierung durch Anpassung an ein Referenz-Gehirn (Montreal Neurological Standard (MNI-) Brain) und eine räumliche Glättung (9 mm FWHM) der Daten.

3.2.4.2. Ganzkopfanalysen

Die statistische Analyse der fMRT-Daten erfolgte zunächst auf Ebene der einzelnen Versuchspersonen („First-Level-Analyse“), auf Grundlage des „General Linear Model“ (GLM). Insgesamt gingen 11 Regressoren in das Modell ein: acht experimentelle Regressoren, zwei Regressoren für die Catch-Trials und ein Regressor für die Pause. Die sechs Bewegungsparameter aus der Bewegungskorrektur wurden dem Modell als Kovariaten hinzugefügt. Beginn („Onset“) und Dauer („Duration“) der einzelnen Bedingungen wurden festgelegt, wobei die Duration der SOA (100 oder 800 ms) entsprach und sich die Onsets nach dem

Erscheinen des Hinweisreizes richteten. Anschließend wurden die elf Regressoren mit der „hemodynamic response function“ (HRF) gefaltet. Aus diesen Berechnungen ergaben sich die Kontrastkarten, die T- und p-Werte für jedes Voxel enthielten. Die Kontrastwerte der Einzelpersonen gingen dann in „Second-Level“-Analysen zur Überprüfung von Gruppeneffekten ein. Um festzustellen, ob soziale und nicht-soziale Hinweisreize zu einem ähnlichen Aktivierungsmuster wie in Teil 1 führen würden, wurden zunächst beide Reiztypen in voxelweisen Ganzkopfanalysen miteinander kontrastiert (Blickreize > Pfeilreize bzw. Pfeilreize > Blickreize). Diese Kontraste wurden getrennt für kurze und lange SOA durchgeführt. Anschließend wurden kurze und lange SOA miteinander verglichen, um Gehirnregionen zu identifizieren, die eine stärkere Aktivierung für kurze oder lange SOA zeigen würden (kurze SOA > lange SOA; lange SOA > kurze SOA). Diese Berechnungen erfolgten separat für soziale und nicht-soziale Reize. In beiden Fällen wurde zur Korrektur für multiples Testen ein FWE-korrigiertes Alpha-Level von 0,05 gewählt. Die Ergebnisse werden unter Angabe der T- und p-Werte, der MNI-Koordinaten und der jeweils zugehörigen Hirnregion berichtet. Zuletzt wurde ein Gruppenvergleich durchgeführt, um den Unterschied zwischen den beiden Altersgruppe (Q3 > Q1) festzustellen. Hierzu wurden Ganzkopfanalysen ($p < 0.001$ unkorrigiert, Clustergröße > 100) auf Cluster-Ebene durchgeführt. Cluster mit einer Voxelanzahl $k \geq 100$ werden unter Angabe des FWE-korrigierten p-Wertes, Cluster-Größe, MNI-Koordinaten von bis zu drei Peak-Voxeln und korrespondierenden Hirnregionen berichtet.

3.2.4.3. Analyse der funktionellen Konnektivität

Die Analyse der funktionellen Konnektivität wurde mit der CONN-Toolbox (Whitfield-Gabrieli & Nieto-Castanon, 2012) durchgeführt. Dabei wurde eine CompCor-Methode zur Reduktion

von Störsignalen eingesetzt. Bei dieser Methode werden die Hauptkomponenten des Signals aus so genannten Stör-ROIs (z.B. weiße Masse, zerebrospinale Flüssigkeit) ermittelt. Hintergrund ist die Annahme, dass sich das Signal in diesen Regionen in erster Linie aus physiologischem Rauschen und nicht aus neuronaler Aktivität zusammensetzt. Zusätzlich wurden die Parameter aus der Bewegungskorrektur und ihre ersten Ableitungen, sowie die Haupteffekte der Bedingungen als Störfaktoren in das Design aufgenommen. Anschließend wurde ein zeitlicher Filter (0.008 Inf) definiert und das Signal entsprechend der hier beschriebenen Einstellungen gefiltert und von Stör-Einflüssen bereinigt (Denoising).

Zur Klärung der Hypothesen 1-6 wurden in einem nächsten Schritt bivariate Korrelationen zwischen ROI-Paaren berechnet (ROI-to-ROI-Analyse). 106 kortikale und subkortikale ROIs wurden dem Harvard-Oxford maximum likelihood Atlas entnommen (Desikan et al., 2006; Frazier et al., 2005; Goldstein et al., 2007; Makris et al., 2006) und 26 ROIs dem AAL-Atlas (Tzourio-Mazoyer et al., 2002). Insgesamt wurden 132 ROIs in der Analyse verwendet. Um parametrisches Testen zu ermöglichen, wurde eine Fisher-Transformation der Daten durchgeführt. Die sich daraus ergebenden Korrelations-Matrizen wurden miteinander kontrastiert (sozial-kongruente Hinweisreize, lange SOA > kurze SOA; nicht-sozial-kongruente Hinweisreize, lange SOA > kurze SOA). Um für multiples Testen zu korrigieren, wurde die NBS-Methode (Network based Statistics, Zalesky et al., 2010) gewählt. Eine Schwelle von $p = 0.05$ (FDR-korrigiert) wurde auf die Test-Statistik (two-sample T-Test) angewendet, um einen Satz von überschwelligen Verbindungen zu definieren. Auf diese Weise konnten eine Reihe von miteinander verbundenen Komponenten und ihre jeweilige Anzahl an Verbindungen (Größe) identifiziert werden. Mithilfe von Permutationstests wurde der FWE-korrigierte p-Wert ($p < 0.05$) für jede Komponente, basierend auf ihrer Größe, berechnet. Für eine detailliertere Beschreibung des Verfahrens siehe Zalesky et al. (2010).

Zur Überprüfung der Hypothesen 7 – 11 wurde außerdem ein Vergleich zwischen den beiden Altersgruppen Q1 und Q3 ($Q3 > Q1$) durchgeführt. Dazu wurden bivariate Korrelationen zwischen ROI-Paaren berechnet. Als a priori-ROIs wurden der orbitofrontale Kortex, der mediale frontale Kortex, der superiore und mittlere frontale Gyrus, der fusiforme Gyrus, der superior temporale Gyrus und die Amygdala gewählt, da diese Regionen in der Vergangenheit häufig mit der Verarbeitung sozialer Reize assoziiert wurden (Haxby et al., 2000; Mosconi et al., 2005; Hooker et al., 2003). Die dazugehörigen ROIs wurden dem Harvard-Oxford maximum likelihood Atlas (Desikan et al., 2006; Frazier et al., 2005; Goldstein et al., 2007; Makris et al., 2006), sowie dem AAL-Atlas (Tzourio-Mazoyer et al., 2002) entnommen. Anschließend wurde eine Fisher-Transformation auf die Daten angewendet. Um zu klären, ob sich das Alter auf die funktionelle Konnektivität bei der Verarbeitung sozialer Reize auswirkt, wurde ein Gruppenkontrast ($Q3 > Q1$) definiert. Dieser Kontrast wurde für sozial-kongruente Reize jeweils getrennt für kurze und lange SOA berechnet. Da es das Ziel war, festzustellen, welche spezifischen ROI-to-ROI-Verbindungen einen signifikanten Effekt aufweisen, wurde zur Korrektur eine Schwelle von $p = 0.05$ FDR (analysis-level) gewählt.

3.3. Ergebnisse

3.3.1. Verhaltensdaten

In die Analyse der Verhaltensdaten gingen nur experimentelle Trials mit richtigen Reaktionen ein. Daher wurden zu frühe (Reaktion < 100 ms), zu späte (Reaktion > 1500 ms) Reaktionen und Auslassungen von der Auswertung ausgeschlossen. Insgesamt handelte es sich dabei um 1% aller Durchgänge. Trials, in denen kein Zielreiz erschien (Catch-Trials) wurden ebenfalls nicht berücksichtigt. Im Mittel machten die Probanden 1% Catch-Trial-Fehler. Die verbleibenden Daten wurden über die Blöcke zusammengefasst und mit der Software IBM SPSS (Version 22) ausgewertet. Dazu wurden die Mediane der Reaktionszeiten pro Bedingung errechnet und über alle Probanden gemittelt. Anschließend wurden diese Werte in eine 2 (SOA: 100 ms, 800 ms) x 2 (Typ: sozial oder nicht-sozial) x 2 (Kongruenz: kongruent oder inkongruent) Messwiederholungs-Varianzanalyse gegeben. Diese Analyse ergab einen signifikanten Haupteffekt der SOA ($F_{1,93} = 283.9$, $p < 0.001$), einen signifikanten Haupteffekt der Kongruenz ($F_{1,93} = 32.1$, $p < 0.001$), eine signifikante SOA x Typ – Interaktion ($F_{1,93} = 26.6$, $p < 0.001$) und eine signifikante Typ x Kongruenz – Interaktion ($F_{1,93} = 26.1$, $p < 0.001$), sowie eine signifikante Dreifach – Interaktion zwischen SOA, Typ und Kongruenz ($F_{1,93} = 8.9$, $p < 0.004$). Post-hoc berechnete, Bonferroni-korrigierte T-Tests zeigten bei kurzer SOA einen signifikanten Unterschied zwischen inkongruenten Pfeilreizen und allen anderen Variablen. Bei langer SOA ergab sich ein signifikanter Unterschied zwischen kongruenten Pfeilreizen und allen anderen Variablen. Eine grafische Darstellung der Ergebnisse findet sich in Abbildung 8.

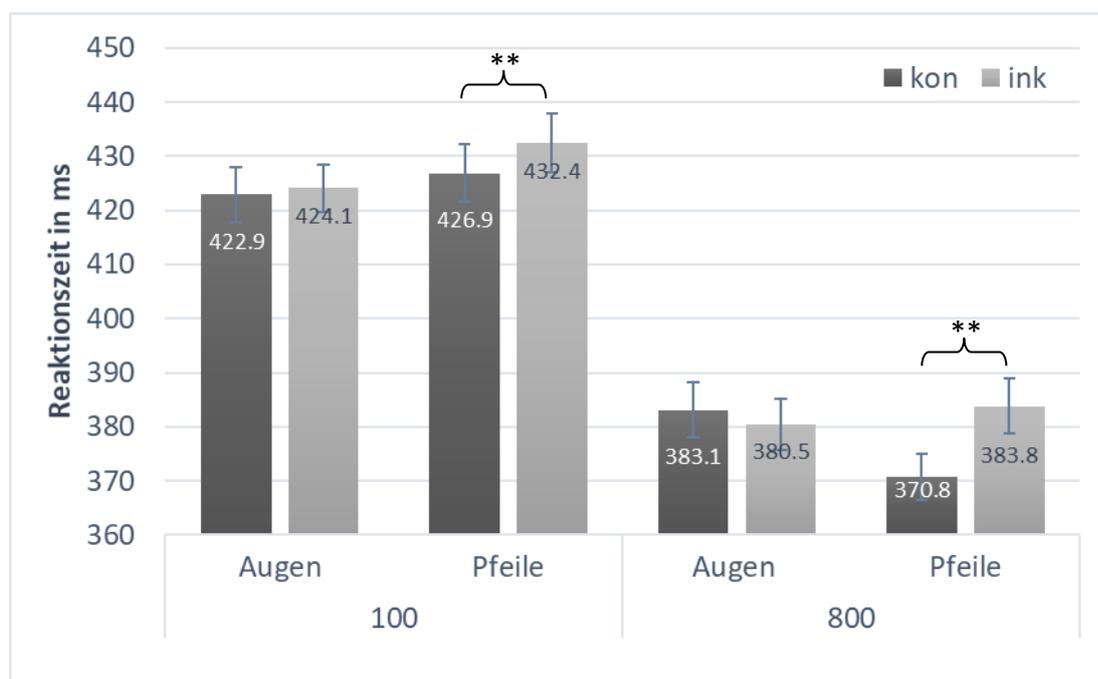


Abbildung 8. Reaktionszeiten der Probanden in Abhängigkeit von Kongruenz (kongruent, inkongruent), Reiztyp (sozial, nicht-sozial) und SOA (100 ms, 800 ms); ** $p < 0.001$.

Um den Einfluss des Alters auf den Kongruenz-Effekt zu untersuchen, wurden die Probanden anhand der Alters-Perzentile in drei annähernd gleich große Gruppen eingeteilt. Die erste Gruppe (Q1) umfasste Probanden mit einem Alter jünger als 26,3 Jahre (31 Probanden, $M = 24,0$ Jahre). Die zweite Gruppe (Q2) enthielt Probanden zwischen 26,3 und 34,3 Jahren (32 Probanden, $M = 29,7$ Jahre). In die dritte Gruppe (Q3) wurden Probanden älter als 34,3 Jahre einsortiert (31 Probanden, $M = 44,2$ Jahre). Die Altersgruppe wurde als Zwischensubjektfaktor der 2 (SOA: 100 ms, 800 ms) x 2 (Typ: sozial oder nicht-sozial) x 2 (Kongruenz: kongruent oder inkongruent) Messwiederholungs-Varianzanalyse hinzugefügt. Auf diese Weise ergaben sich erneut ein signifikanter Haupteffekt der SOA ($F_{2,91} = 285.7$, $p < 0.001$), ein signifikanter Haupteffekt der Kongruenz ($F_{2,91} = 34.7$, $p < 0.001$), eine signifikante SOA x Typ – Interaktion ($F_{2,91} = 26.6$, $p < 0.001$) und eine signifikante Typ x Kongruenz – Interaktion ($F_{2,91} = 25.6$, $p < 0.001$), sowie eine signifikante Dreifach – Interaktion zwischen SOA, Typ und

Kongruenz ($F_{2,91} = 8.7, p < 0.01$). Außerdem ergab sich eine signifikante Interaktion zwischen Kongruenz und Altersgruppe ($F_{2,91} = 5.4, p < 0.01$). Zur besseren Veranschaulichung der Effekte wurden die Reaktionszeit-Differenzen zwischen inkongruenten und kongruenten Reaktionen über den Reiztyp hinweg berechnet (inkongruente Reize – kongruente Reize, Kongruenz-Effekt). Diese Differenzen wurden in eine Einfaktorielte Varianzanalyse gegeben. Daraus ergab sowohl bei kurzer als auch bei langer SOA ein signifikanter Unterschied zwischen den drei Altersgruppen in Bezug auf den Kongruenz-Effekt (kurze SOA: $F_{2,91} = 3.7, p < 0.05$; lange SOA: $F_{2,91} = 4.1, p < 0.05$). Auf Ebene der Tuckey-HSD-korrigierten Mehrfachvergleiche fand sich bei kurzer SOA ein signifikanter Unterschied zwischen Q1 und Q3 und bei langer SOA ein signifikanter Unterschied zwischen Q2 und Q3. Anschließend wurden die Differenzen in Abhängigkeit von SOA und Altersgruppe grafisch dargestellt, siehe Abbildung 9.

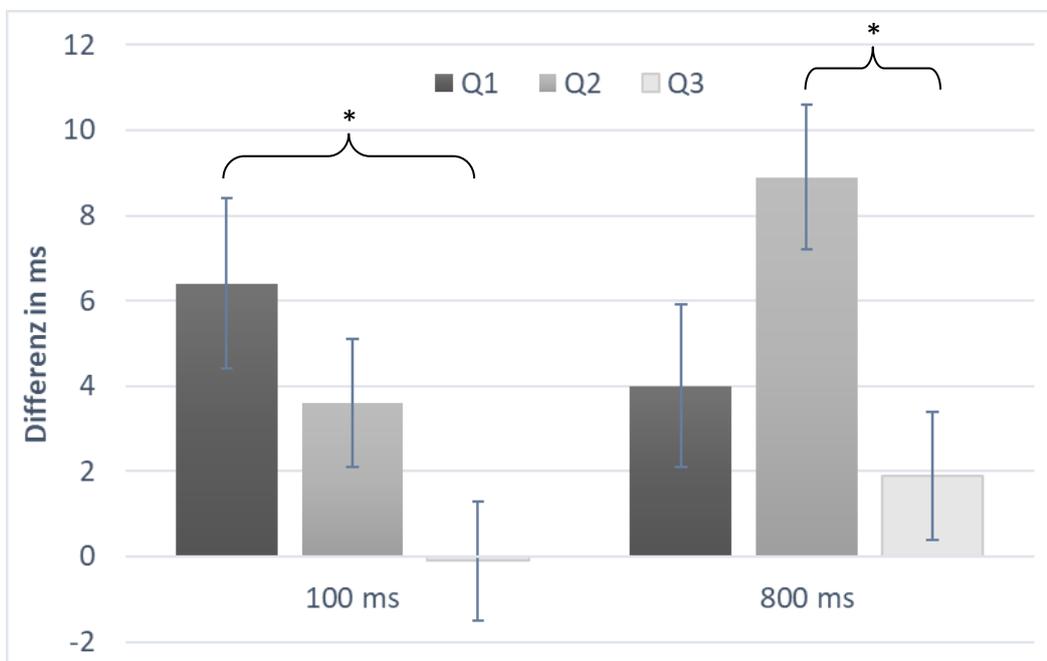


Abbildung 9. Reaktionszeit-Differenzen (inkongruente – kongruente Reize) in Abhängigkeit von SOA (100 ms, 800 ms) und Altersgruppe (Q1, Q2, Q3); * $p < 0.05$.

3.3.2. FMRT-Ergebnisse: Ganzkopfanalysen

Die Auswertung der Daten erfolgte in drei Schritten: (1) Die neuronale Aktivierung bei sozialen und nicht-sozialen Hinweisreizen wurde miteinander kontrastiert (Blickreize > Pfeilreize, Pfeilreize > Blickreize), (2) Kurze und lange SOA wurden miteinander kontrastiert (kurze SOA > lange SOA, lange SOA > kurze SOA) und (3) Die zwei Altersgruppen Q1 und Q3 wurden miteinander verglichen (Q3 > Q1).

3.3.2.1. Vergleich sozialer und nicht-sozialer Hinweisreize

Der Kontrast Blickreize > Pfeilreize produzierte eine signifikante Aktivierung bei beiden SOAs. Bei der kurzen SOA zeigte sich signifikante Aktivierung in temporal-occipitalen Regionen, sowie einigen subkortikalen Arealen. Diese Aktivierungen umfassten den bilateralen fusiformen Gyrus, den bilateralen mittleren temporalen Gyrus, den linken superioren occipitalen Gyrus, den bilateralen calcarinen Kortex, den rechten lingualen Gyrus, den linken Hippocampus, den rechten Precuneus, den linken Cuneus und den linken Thalamus. Bei der langen SOA ergab sich ein ähnliches Bild. Das bedeutet, es zeigte sich eine signifikant stärkere Aktivierung im rechten fusiformen Gyrus, dem linken superioren occipitalen Gyrus, dem linken mittleren temporalen Gyrus, dem bilateralen calcarinen Kortex, dem bilateralen Hippocampus, dem rechten Precuneus, dem rechten Cuneus, dem rechten inferioren frontalen Gyrus und dem bilateralen präzentralen Gyrus. Anders als bei der kurzen SOA fand sich bei der langen SOA keine stärkere Aktivierung für Blickreize im lingualen Gyrus oder im Thalamus. Der Kontrast Pfeilreize > Blickreize produzierte ebenfalls signifikante Akti-

vierungen bei beiden SOAs. Bei der kurzen SOA fand sich diese stärkere Aktivierung für Pfeilreize im bilateralen mittleren occipitalen Gyrus, dem rechten superioren occipitalen Gyrus, dem bilateralen superioren parietalen Lappen und dem linken mittleren temporalen Gyrus. Dagegen zeigte sich bei der langen SOA zusätzliche Aktivierung im linken superioren occipitalen Gyrus und im inferioren temporalen Gyrus der rechten Hemisphäre. Die zu diesen Ergebnissen gehörigen Koordinaten, T- und p-Werte können den Tabellen 12 und 13 entnommen werden. Eine grafische Repräsentation der Ergebnisse ist in Abbildung 10 zu sehen.

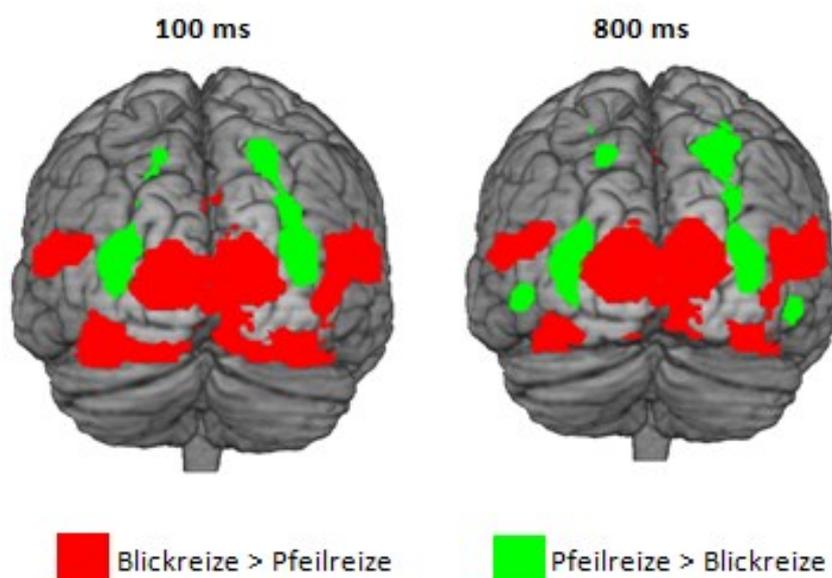


Abbildung 10. Überschwellige Aktivierungen in Gehirnregionen, die eine stärkere BOLD-Antwort auf direktionale Blick- im Vergleich zu Pfeilreizen (rot) und auf Pfeilreize im Vergleich zu Blickreize zeigten (grün) bei 100 und 800 ms SOA.

Tabelle 12. Gehirnregionen, die eine stärkere Aktivierung auf direktionale Blickreize als auf direktionale Pfeilreize zeigten (Blickreize > Pfeilreize) bei 100 ms und 800 ms SOA, $p < 0.05$, FWE-korrigiert.

Anatom. Region	100 ms					800 ms				
	Peak MNI-Koordinaten			t	p -Wert (FWE-korr.)	Peak MNI-Koordinaten			t	p -Wert (FWE-korr.)
	x	y	z			x	y	z		
FFG (R)	39	-49	-20	18.37	<0.000	39	-49	-20	17.71	<0.000
FFG (L)	-39	-55	-17	15.21	<0.000	-	-	-	-	-
SOG (L)	-12	-97	4	16.02	<0.000	-12	-97	4	16.75	<0.000
MTG (R)	51	2	-20	5.10	0.013	-	-	-	-	-
MTG (L)	-57	-52	13	7.59	<0.000	-45	-67	16	7.81	<0.000
CAL (R)	18	-55	4	5.90	0.001	21	-52	4	7.02	<0.000
CAL (L)	-9	-67	7	5.74	0.001	-15	-52	4	5.08	0.015
LIN (R)	15	-40	-5	4.99	0.019	-	-	-	-	-
HIP (L)	-18	-7	-14	5.67	0.002	-18	-7	-14	5.64	0.002
HIP (R)	-	-	-	-	-	21	-7	-14	6.30	<0.000
PRE (R)	6	-76	37	5.05	0.016	6	-52	46	5.73	0.001
CUN (L)	0	-82	34	4.88	0.028	-	-	-	-	-
CUN (R)	-	-	-	-	-	15	-70	34	4.98	0.022
THA (L)	-18	-22	-5	4.71	0.049	-	-	-	-	-
IFG (R)	-	-	-	-	-	36	17	28	6.41	<0.000
PCE (R)	-	-	-	-	-	39	-1	46	6.15	<0.000
PCE (L)	-	-	-	-	-	-39	-4	52	4.95	0.024

Anmerkungen. Koordinaten reflektieren die Position Relation zum MNI Atlas (Montreal Neurological Institute Quebec, Kanada); FWE = Family Wise Error; R = rechte Hemisphäre, L = linke Hemisphäre; SOG = superiorer occipitaler Gyrus, CUN = Cuneus, FFG = fusiformer Gyrus, CAL = calcariner Kortex; MTG = mittlerer temporaler Gyrus; LIN = Lingualer Gyrus; HIP = Hippocampus; THA = Thalamus; PRE = Precuneus; IFG = inferiorer frontaler Gyrus; PCE = präzentraler Gyrus.

Tabelle 13. Gehirnregionen, die eine stärkere Aktivierung auf direktionale Pfeilreize als auf direktionale Blickreize zeigten (Pfeilreize > Blickreize) bei 100 ms und 800 ms SOA, $p < 0.05$, FWE-korrigiert.

Anatom. Region	100 ms					800 ms				
	Peak				p -Wert (FWE-korr.)	Peak				p -Wert (FWE-korr.)
	MNI-Koordinaten			t		MNI-Koordinaten			t	
x	y	z	t	x	y	z	t			
MOG (L)	-30	-85	16	8.94	<0.000	-30	-82	10	8.57	<0.000
MOG (R)	36	-82	16	8.90	<0.000	33	-79	13	10.89	<0.000
SOG (R)	27	-64	37	7.26	<0.000	27	-64	40	7.28	<0.000
SOG (L)	-	-	-	-	-	-24	-70	34	5.11	0.014
SPL (R)	21	-64	52	6.76	<0.000	24	-67	55	8.15	<0.000
SPL (L)	-18	-70	55	4.94	0.006	-18	-73	52	6.01	<0.000
MTG (L)	-45	-64	-2	4.79	0.038	-51	-67	-5	6.82	<0.000
ITG (R)	-	-	-	-	-	54	-58	-11	7.08	<0.000

Anmerkungen. Koordinaten reflektieren die Position Relation zum MNI Atlas (Montreal Neurological Institute Quebec, Kanada); FWE = Family Wise Error; R = rechte Hemisphäre, L = linke Hemisphäre; SOG = superiorer occipitaler Gyrus, MTG = mittlerer temporaler Gyrus; MOG = Mittlerer Occipitaler Gyrus; SPL = superiorer parietaler Lappen; ITG = inferiorer temporaler Gyrus.

3.3.2.2. Vergleich von kurzer und langer SOA

Der Kontrast von kurzer und langer SOA (kurze SOA > lange SOA) führte bei sozialen Hinweisreizen zu einer signifikanten Aktivierung in verschiedenen Gehirnregionen. Die jeweiligen lokalen Maxima befanden sich im rechten mittleren temporalen Gyrus, dem rechten Cerebellum, dem linken mittleren occipitalen Gyrus, sowie dem linken inferioren orbito-frontalen Kortex. Auch bei nicht-sozialen Hinweisreizen führte der Kontrast von kurzer und langer SOA (kurze SOA > lange SOA) zu einer stärkeren Aktivierung in diversen Arealen. Die lokalen Maxima lagen in diesem Fall im rechten Cerebellum, dem linken mittleren occipitalen Gyrus, dem rechten mittleren temporalen Gyrus und dem rechten mittleren Cingulum. Der umgekehrte Kontrast (lange SOA > kurze SOA) führte weder bei sozialen noch bei nicht-sozialen Reizen zu einer überschwelligeren Aktivierung. Die zu diesen

Ergebnissen gehörigen Koordinaten, T- und p-Werte können der Tabelle 14 entnommen werden.

Tabelle 14. Gehirnregionen, die eine stärkere Aktivierung durch kurze als durch lange SOA zeigten (kurze SOA > lange SOA) bei sozialen und bei nicht-sozialen Reizen, $p < 0.05$, FWE-korrigiert.

Anatom. Region	sozial					nicht-sozial				
	Peak				p-Wert (FWE-korr.)	Peak				p-Wert (FWE-korr.)
	MNI-Koordinaten			T		MNI-Koordinaten			T	
x	y	z	T	x	y	z	T			
MTG (R)	48	-70	1	22.56	<0.000	46	-67	4	18.81	<0.000
CER (R)	24	-55	-23	20.59	<0.000	24	-52	-23	20.61	<0.000
MOG (L)	-46	-73	4	20.03	<0.000	-45	-70	4	19.14	<0.000
OrbFC (L)	-36	29	-17	4.59	0.044	-	-	-	-	-
mCIN (R)	-	-	-	-	-	3	-31	28	5.58	0.001

Anmerkungen. Koordinaten reflektieren die Position Relation zum MNI Atlas (Montreal Neurological Institute Quebec, Kanada); FWE = Family Wise Error; R = rechte Hemisphäre, L = linke Hemisphäre; MOG = mittlerer occipitaler Gyrus, MTG = mittlerer temporaler Gyrus; OrbFG = orbitalo- frontaler Kortex; CER = Cerebellum; mCIN = mittleres Cingulum.

3.3.2.3. Vergleich der Altersgruppen Q1 und Q3

Die Ganzkopfanalyse für den Kontrast kurze SOA soziale Reize > nicht-soziale Reize zeigte im Gruppenvergleich Q3 > Q1 ein signifikantes Cluster im Bereich des bilateralen Thalamus. Der gleiche Kontrast bei langer SOA zeigte keine überschwelligen Aktivierungen. Die zu diesen Ergebnissen gehörigen Koordinaten, T- und p-Werte können der Tabelle 15 entnommen werden. Eine grafische Darstellung ist in Abbildung 11 zu finden.

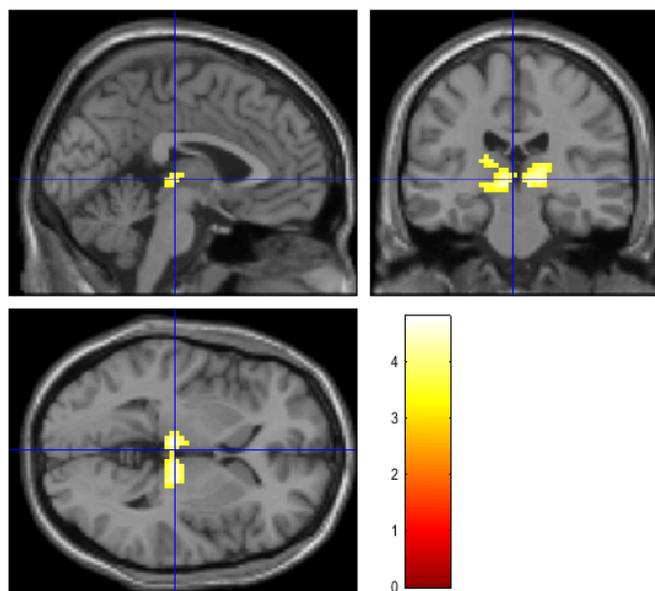


Abbildung 11. Grafische Darstellung des Clusters (primary threshold $p < 0.001$ unkorrigiert, $k \geq 100$), das eine Aktivierung im Gruppenvergleich Q3 > Q1 beim Kontrast kurze SOA soziale Reize > nicht-soziale Reize zeigte.

Tabelle 15. Peak Voxel des Clusters, das im Kontrast kurze SOA soziale Reize > nicht-soziale Reize eine stärkere Aktivierung für die Altersgruppe Q3 als für die Altersgruppe Q1 (Q3 > Q1) zeigte, $p_c < 0.05$ FWE-korrigiert; Cluster-Größe $k_E = 174$.

Peak Voxel	MNI-Koordinaten			T	p (peak)
	x	y	z		
Thalamus (R)	-6	-25	-2	4.79	0.079
Thalamus (L)	15	-22	1	4.52	0.166
Thalamus (R)	-18	-25	13	4.07	0.470

Anmerkungen. Koordinaten reflektieren die Position in Relation zum MNI Atlas (Montreal Neurological Institute Quebec, Kanada); FWE = Family Wise Error; R = rechte Hemisphäre, L = linke Hemisphäre

3.3.3. FMRT-Ergebnisse: funktionelle Konnektivität

3.3.3.1. Vergleich von kurzer und langer SOA

Beim Kontrast von langer und kurzer SOA (lange SOA > kurze SOA) zeigte sich bei sozialen Reizen ein signifikanter Effekt innerhalb eines Netzwerks aus 33 negativen und 28 positiven Kanten (Verbindungen zwischen den Knotenpunkten eines Netzwerks). Aufgrund der Art des Kontrasts deuten positive Verbindungen (in Rot-Tönen dargestellt) zwischen den Knotenpunkten des Netzwerks auf eine stärkere funktionelle Konnektivität bei der langen SOA hin, während negative Verbindungen (in Blau-Tönen dargestellt) eine stärkere funktionelle Konnektivität bei der kurzen SOA andeuten. Der positiv verbundene Teil des Netzwerks umfasste Gehirnregionen wie den bilateralen mittleren frontalen Gyrus, den linken superioren und inferioren frontalen Gyrus, den bilateralen präzentralen Gyrus, die bilateralen supplementär-motorischen Areale, den bilateralen angularen Gyrus, den linken supramarginalen Gyrus, den Precuneus, den linken supra- und rechten intracalcarinen Kortex, den rechten fusiformen Gyrus und beidseitig im lateralen occipitalen Kortex. Negative Verbindungen fanden sich vor allem in occipitalen und temporalen Regionen, wie dem bilateralen fusiformen Gyrus, dem Cuneus, dem intra-und supracalcarinen Kortex, dem lingualen Gyrus und dem linken lateralen occipitalen Kortex. Eine Visualisierung dieses Netzwerks findet sich in Abbildung 12 A. Die dazugehörigen p- und T-Werte finden sich in Tabelle 16 (Anhang).

Bei den nicht-sozialen Reizen ergab der gleiche Kontrast (lange SOA > kurze SOA) einen signifikanten Effekt innerhalb eines Netzwerks aus 40 positiven Kanten. Dieses Netzwerk umfasste hauptsächlich frontale und mediale Regionen, wie den bilateralen orbitofrontalen

Kortex, den linken inferioren und mittleren frontalen Gyrus, den rechten superioren frontalen Gyrus, das linke frontale Operculum, die bilaterale Amygdala, das linke Pallidum, den bilateralen Putamen, den bilateralen paracingulären Gyrus, das anteriore Cingulum, den subcallosalen und parahippocampalen Kortex, sowie den bilateralen Heschl's Gyrus, das linke Planum Temporale, das Planum Polare, den linken insulären Kortex, das rechte parietale Operculum und den rechten temporalen Pol. Eine Visualisierung dieses Netzwerks ist in Abbildung 12 B zu sehen. Die dazugehörigen p- und T-Werte finden sich in Tabelle 17 (Anhang).

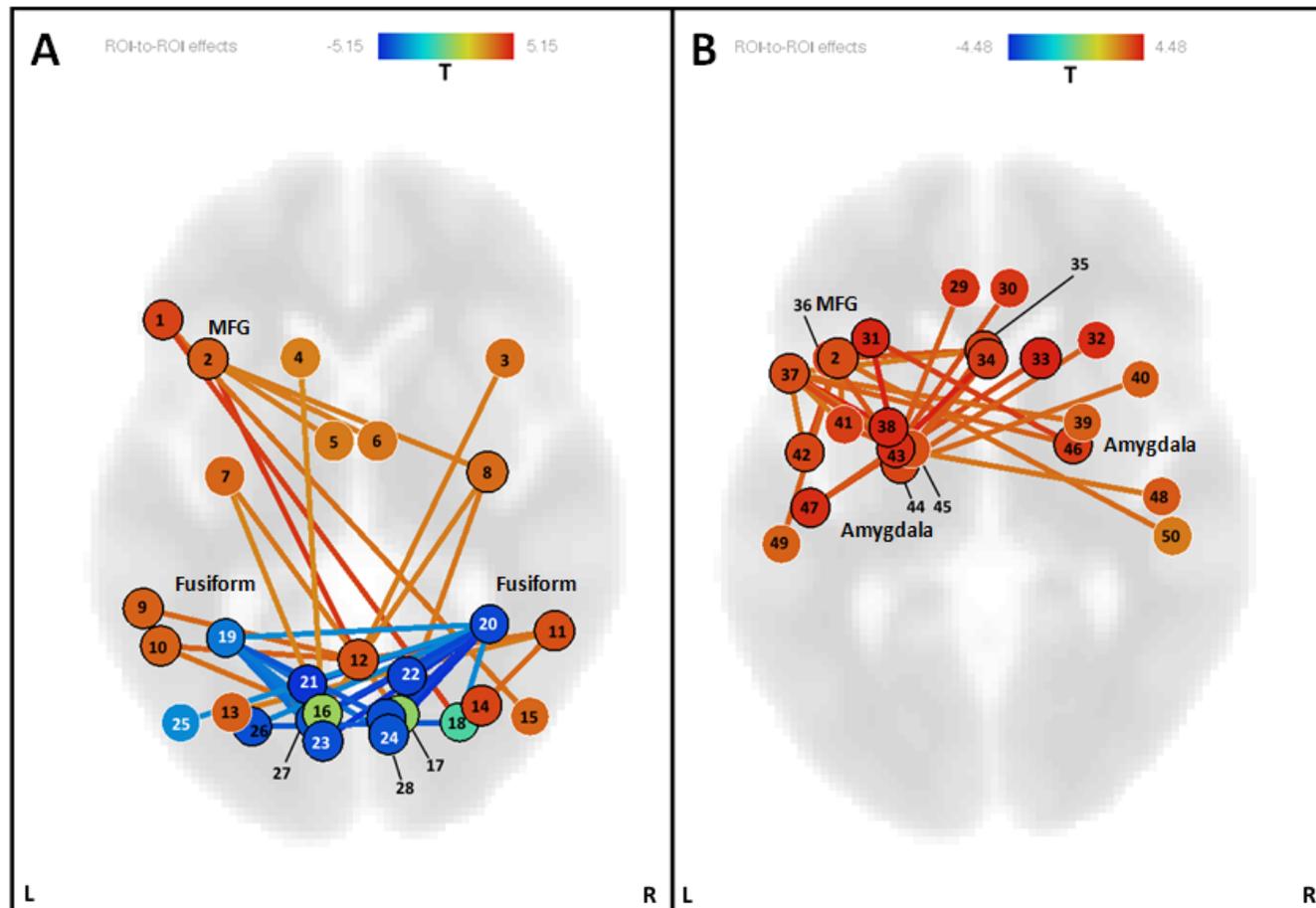


Abbildung 12. Visualisierung der funktionellen Netzwerke aus dem Kontrast lange SOA > kurze SOA bei sozialen (A) und nicht-sozialen (B) Reizen.

Positive Verbindungen sind in Rot-Tönen, negative Verbindungen in Blau-Tönen dargestellt. Rote Knoten haben hauptsächlich rote Verbindungen, blaue Knoten haben blaue Verbindungen und grüne Knoten sowohl rote als auch blaue Verbindungen (kein Zusammenhang mit der oben dargestellten Farbskala); NBS-korrigiert, $p < 0.05$.

Anmerkungen. 1:Inferiorer frontaler Gyus (L), 2: Mittlerer frontaler Gyus (L), 3: Mittlerer frontaler Gyus (R), 4: Superiorer frontaler Gyus (L), 5: Supplementär-motorisches Areal (L), 6: Supplementär-motorisches Areal (R), 7: Präzentraler Gyus (L), 8: Präzentraler Gyus (R), 9: Posteriorer supramarginaler Gyus (L), 10: Angularer Gyus (L), 11: Angularer Gyus (R), 12: Precuneus, 13: Superiorer lateraler occipitaler Kortex (L), 14: Superiorer lateraler occipitaler Kortex (R); 15: Inferiorer lateraler occipitaler Kortex (R), 16: Supracalcariner Kortex (L), 17: Intracalcariner Kortex (R), 18: Occipitaler fusiformer Kortex (R), 19: Temporo-occipitaler fusiformer Kortex (L), 20: Temporo-occipitaler fusiformer Kortex (R), 21: Lingualer Gyus (L), 22: Lingualer Gyus (R), 23: Cuneus (L), 24: Cuneus (R), 25: Inferiorer lateraler occipitaler Kortex (L), 26: Occipitaler fusiformer Gyus (L), 27: Intracalcariner Kortex (L), 28: Supraacalcariner Kortex (R), 29: Paracingulärer Kortex (L), 30: Paracingulärer Kortex (R), 31: Orbito-frontaler Kortex (L), 32: Orbito-frontaler Kortex (R), 33: Superiorer frontaler Gyus (R), 34: Antiores Cingulum, 35: Subcallosal Kortex, 36: Frontales Operculum (L), 37: Inferiorer frontaler Gyus (L), 38: Putamen (L), 39: Putamen (R), 40: Temporaler Pol (R), 41: Insularer Kortex (L), 42: Planum Polare (L), 43: Amygdala (L), 44: Anteriorer parahippocampaler Kortex (L), 45: Pallidum (L), 46: Amygdala (R), 47: Heschl's Gyus (L), 48: Heschl's Gyus (R), 49: Planum Temporale (L), 50: Parietales Operculum (R); R = rechts, L = links

3.3.3.2. Vergleich der Altersgruppen Q1 und Q3

Der Kontrast der Altersgruppen Q1 und Q3 ($Q3 > Q1$) bei sozial-kongruenten Hinweisreizen ergab, dass sich einige funktionelle Verbindungen der A-priori-ROIs (superiorer frontaler Gyrus, mittlerer frontaler Gyrus, orbitofrontaler Kortex, medialer frontaler Kortex, superiorer temporaler Gyrus, fusiformer Gyrus, Amygdala) mit anderen Gehirnregionen signifikant zwischen den Gruppen unterschieden. Aufgrund der Art des Kontrasts deuten positive Verbindungen (in Rot-Tönen dargestellt) auf eine stärkere funktionelle Konnektivität in Gruppe Q3 hin, während negative Verbindungen (in Blau-Tönen dargestellt) eine stärkere funktionelle Konnektivität bei der Gruppe Q1 andeuten. Einen Überblick über die signifikant unterschiedlichen Verbindungen gibt Abbildung 13. Frontale Areale, wie der mediale frontale Kortex, der superiore frontale Kortex und der orbitofrontale Kortex, zeigten von allen gewählten ROIs die meisten unterschiedlich „konnektivierten“ Verbindungen. Deswegen sind diese drei ROIs und ihre Verbindungen in Abbildung 14 beispielhaft herausgegriffen und dargestellt.

Bei kurzer SOA zeigten die gewählten frontalen Regionen (superiorer frontaler Gyrus, mittlerer frontaler Gyrus, orbitofrontaler Gyrus, medialer frontaler Gyrus) vorrangig negative Verbindungen untereinander und zu anderen frontalen Regionen (inferiorer frontaler Gyrus). Außerdem zeigten sie negative Verbindungen zu medialen (Hippocampus, parahippocampaler Gyrus, posteriores Cingulum, paracingulärer Gyrus) und temporalen Arealen (fusiformer Gyrus, inferiorer und mittlerer temporaler Gyrus), sowie zum Kleinhirn. Die temporal gelegenen ROIs (fusiformer Gyrus und superiorer temporaler Gyrus) waren dagegen in erster Linie mit dem kontralateralen Areal und anderen temporalen Regionen

Bei langer SOA zeigten die frontalen Regionen hauptsächlich negative Verbindungen zueinander oder anderen frontalen Regionen (frontaler Pol). Außerdem ergaben sich negative Verbindungen zwischen den frontalen Regionen und mehreren temporalen Arealen (inferiorer und mittlerer temporaler Gyrus, fusiformer Gyrus), dem Cerebellum und dem parahippocampalen Kortex. Die temporalen Regionen zeigten ebenfalls negative Verbindungen untereinander und zu anderen temporalen Regionen (temporaler Pol). Darüber hinaus waren sie negativ mit frontalen (superiorer frontaler Gyrus) und occipitalen Regionen (supracalcariner Kortex), sowie mit dem Planum Temporale und dem Cerebellum verbunden. Die Amygdala zeigte keine unterschiedlich „konnektivierten“ Verbindungen bei langer SOA. Eine detaillierte Auflistung aller einzelnen Verbindungen, die signifikante Gruppenunterschiede aufwiesen, inklusive der zugehörigen p- und T-Werte, findet sich in den Tabellen 18 und 19.

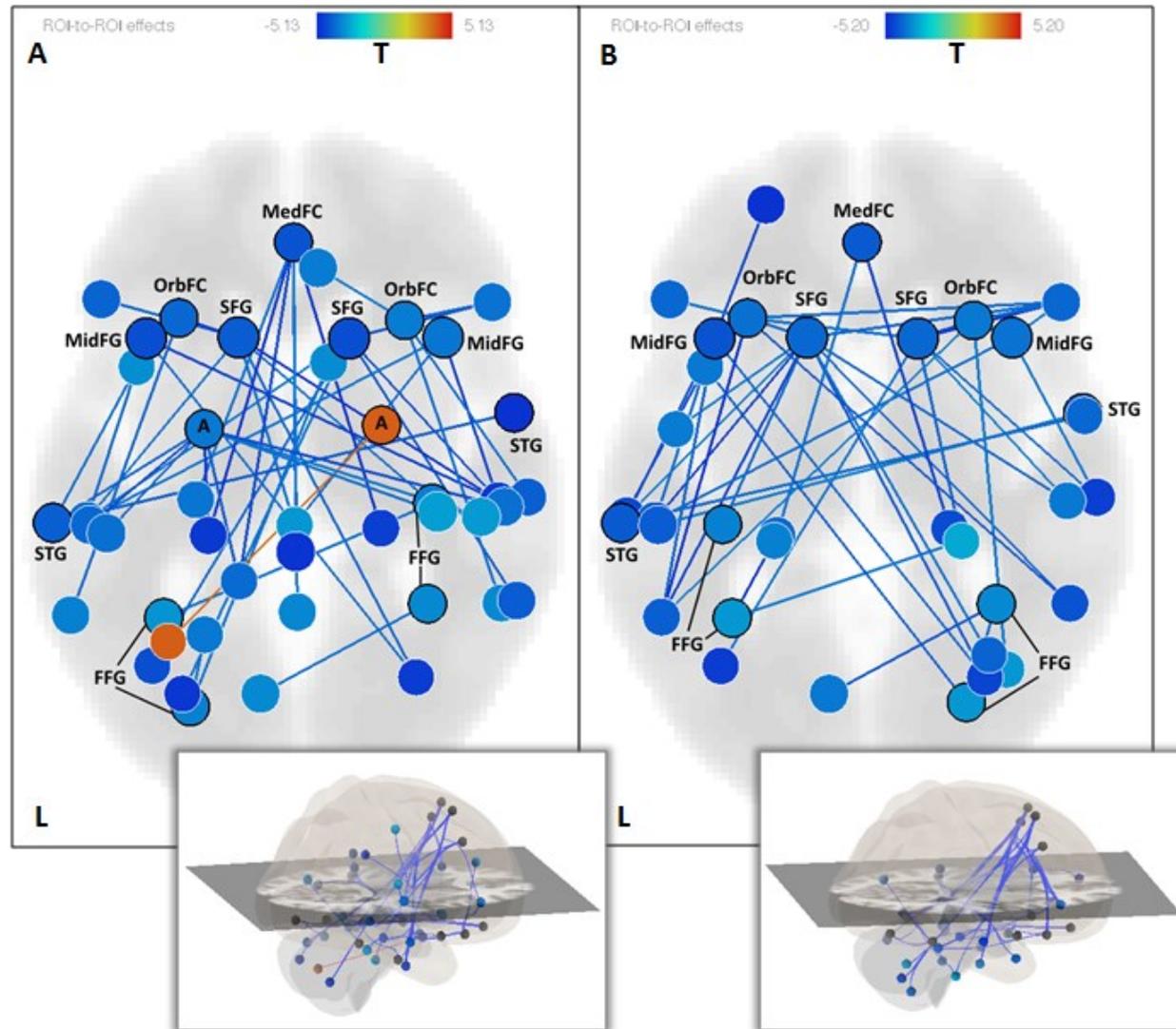


Abbildung 13. Visualisierung der signifikanten Verbindungen im Kontrast Q3 > Q1 bei sozialen Reizen und kurzer (A) , sowie langer (B) SOA. Als seeds wurden die ROIs MedFC, MidFG, SFG, OrbFC, Amygdala, STG und FFG verwendet. Positive Verbindungen sind in Rot-Tönen, negative Verbindungen in Blau-Tönen dargestellt; Seed-ROI wird durch einen violetten Farbton gekennzeichnet; FDR (analysis-level)-korrigiert, $p < 0.05$; Anmerkungen. MedFC = Medialer frontaler Kortex, OrbFC = Orbitofrontaler Kortex, FFG = Fusiformer Gyrus, STG = Superiorer temporaler Gyrus, MidFG = Mittlerer frontaler Gyrus, SFG = Superiorer frontaler Gyrus, A = Amygdala, L = links

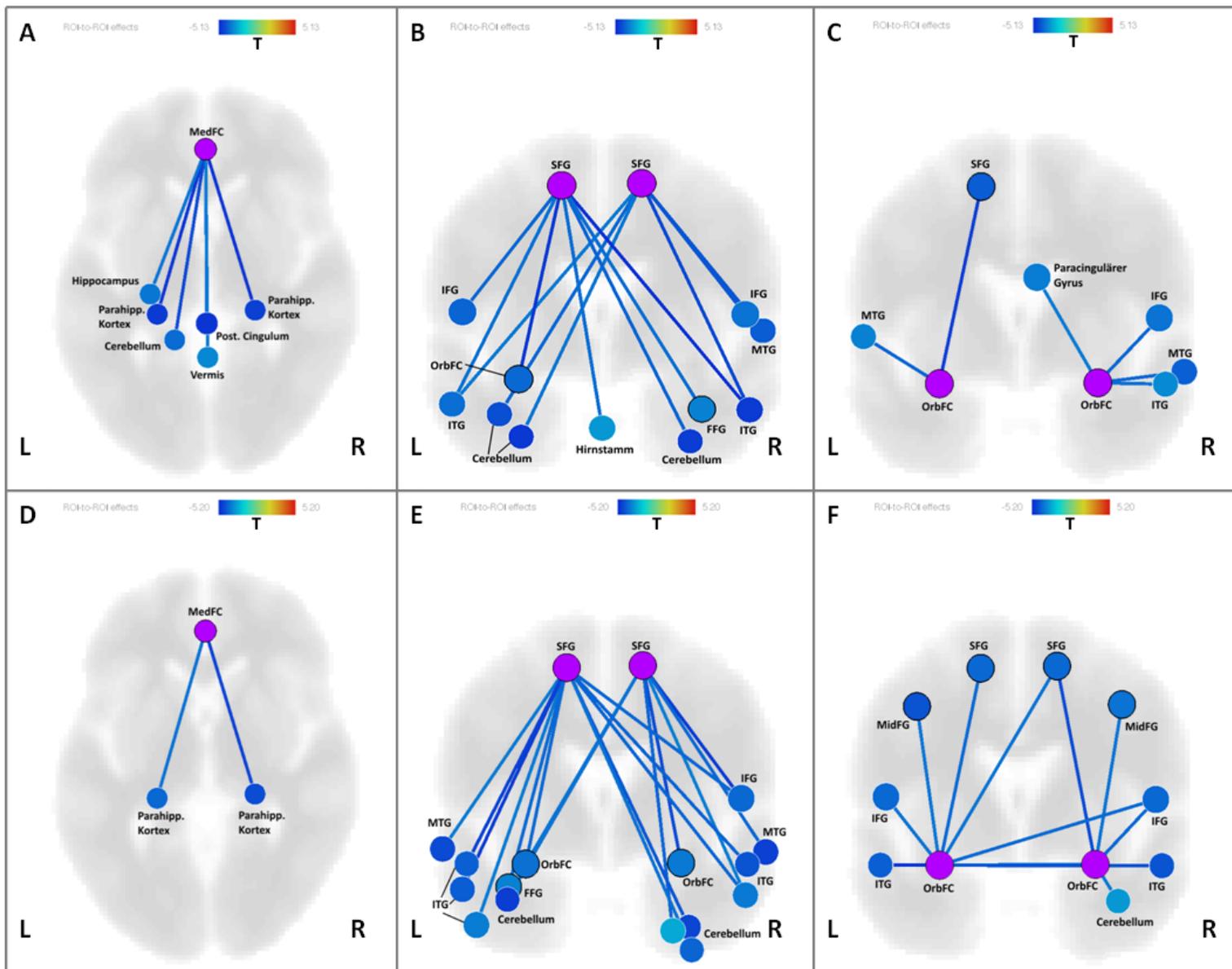


Abbildung 14. Visualisierung aller signifikanten Verbindungen der ROIs MedFC (A,D), SFG (B,E) und OrbFC (C,F) im Kontrast Q3 > Q1 bei sozial-kongruenten Reizen und kurzer (oben) bzw. langer (unten) SOA. Positive Verbindungen sind in Rot-Tönen, negative Verbindungen in Blau-Tönen dargestellt; Seed-ROI wird durch einen violetten Farbton gekennzeichnet; FDR (analysis-level)-korrigiert, $p < 0.05$; Anmerkungen. MedFC = Medialer frontaler Kortex, Parahipp. = Parahippocampal, SFG = Superiorer frontaler Gyrus, IFG = Inferiorer frontaler Gyrus, MTG = Mittlerer temporaler Gyrus, ITG = Inferiorer temporaler Gyrus, STG = Superiorer temporaler Gyrus, FFG = Fusiformer Gyrus, OrbFC = Orbitofrontaler Kortex, L = Links, R = Rechts, violett = ROIs

Tabelle 18. T – und p-Werte der Verbindungen zwischen ROIs und Zielregionen, die einen signifikanten Gruppenunterschied ($Q3 > Q1$) bei sozial-kongruenten Reizen und kurzer SOA zeigten; FDR (analysis-level)-korrigiert, $p < 0.05$.

Medialer frontaler Kortex				
	Ziel	H	T	p_{FDR}
	Parahippocampaler Kortex	R	-5.13	0.0043
	Parahippocampaler Kortex	L	-4.96	0.0043
	Cerebellum 45	L	-4.45	0.0115
	Posteriores Cingulum		-4.20	0.0191
	Hippocampus	L	-3.61	0.0396
	Vermis		-3.50	0.0499
Superiorer frontaler Gyrus (L)				
	Ziel	H	T	p_{FDR}
	Inferiorer temporaler Gyrus (post.)	R	-5.11	0.0043
	Orbitofrontaler Kortex	L	-4.68	0.0076
	Cerebellum 2	R	-3.84	0.0338
	Inferiorer frontaler Gyrus (tri.)	L	-3.79	0.0342
	Hirnstamm		-3.72	0.0374
	Fusiformer Gyrus (post.)	R	-3.69	0.0374
	Inferiorer temporaler Gyrus (post.)	L	-3.62	0.0396
Amygdala (L)				
	Ziel	H	T	p_{FDR}
	Parahippocampaler Kortex	L	-4.99	0.0043
	Planum Temporale	L	-4.37	0.0126
	Planum Temporale	R	-4.32	0.0136
	Cerebellum 45	L	-4.07	0.0217
	Parietales Operculum	L	-3.97	0.0279
	Superiorer temporaler Gyrus (post.)	L	-3.89	0.0328
	Posteriores Cingulum	R	-3.67	0.0374
	Parietales Operculum	R	-3.53	0.0467
Superiorer frontaler Gyrus (R)				
	Ziel	H	T	p_{FDR}
	Inferiorer temporaler Gyrus (post.)	R	-4.37	0.0126
	Inferiorer frontaler Gyrus (tri.)	R	-4.13	0.0210
	Mittlerer temporaler Gyrus (temp.-occ.)	R	-4.10	0.0210
	Cerebellum 1	L	-3.82	0.0338
	Cerebellum 2	L	-3.54	0.0467
	Inferiorer temporaler Gyrus (post.)	L	-3.51	0.0493
Fusiformer Gyrus (temp.-occ., R)				
	Ziel	H	T	p_{FDR}
	Supracalcariner Kortex	L	-3.71	0.0374
Orbitofrontaler Kortex (R)				
	Ziel	H	T	p_{FDR}
	Inferiorer frontaler Gyrus (tri.)	R	-3.83	0.0338
	Mittlerer temporaler Gyrus (post.)	R	-3.82	0.0338

	Inferiorer temporaler Gyrus (temp.-occ.)	R	-3.70	0.0374
	Paracingulärer Gyrus	R	-3.49	0.0499
Amygdala (R)				
	Ziel	H	T	p_{FDR}
	Cerebellum 7	L	3.67	0.0374
Mittlerer frontaler Gyrus (L)				
	Ziel	H	T	p_{FDR}
	Inferiorer temporaler Gyrus (post.)	R	-4.60	0.0087
	Inferiorer temporaler Gyrus (post.)	L	-3.80	0.0342
	Cerebellum 2	R	-3.75	0.0368
Fusiformer Gyrus (temp.-occ., L)				
	Ziel	H	T	p_{FDR}
	Fusiformer Gyrus (post.)	R	-3.65	0.0374
Mittlerer frontaler Gyrus (R)				
	Ziel	H	T	p_{FDR}
	Inferiorer temporaler Gyrus (post.)	R	-4.52	0.0102
	Hirnstamm		-3.75	0.0368
	Inferiorer temporaler Gyrus (post.)	L	-3.54	0.0467
Superiorer temporaler Gyrus (L)				
	Ziel	H	T	p_{FDR}
	Superiorer temporaler Gyrus (ant.)	R	-4.09	0.0210
	Amygdala	L	-3.89	0.0328
	Temporaler Pol	L	-3.69	0.0374
Orbitofrontaler Kortex (L)				
	Ziel	H	T	p_{FDR}
	Superiorer frontaler Gyrus	L	-4.68	0.0076
	Mittlerer temporaler Gyrus (temp.-occ.)	L	-3.87	0.0338
Fusiformer Gyrus (post., R)				
	Ziel	H	T	p_{FDR}
	Superiorer frontaler Gyrus	L	-3.69	0.0374
	Fusiformer Gyrus (temp.-occ.)	L	-3.65	0.0374
Superiorer temporaler Gyrus (ant., R)				
	Ziel	H	T	p_{FDR}
	Superiorer temporaler Gyrus (post.)	L	-4.09	0.0210
Fusiformer Gyrus (occ., L)				
	Ziel	H	T	p_{FDR}
	Cerebellum 6	L	-3.63	0.0396
	Accumbens	R	-3.60	0.0403

Anmerkungen. Post = posterior, temp. = temporal, occ. = occipital, tri. = pars triangularis, ant. = anterior; L = links, R = rechts.

Tabelle 19. T – und p-Werte der Verbindungen zwischen ROIs und Zielregionen, die einen signifikanten Gruppenunterschied ($Q3 > Q1$) bei sozial-kongruenten Reizen und kurzer SOA zeigten; FDR (analysis-level)-korrigiert, $p < 0.05$.

Orbitofrontaler Kortex (L)				
Ziel	H	T	p_{FDR}	
Inferiorer temporaler Gyrus (temp.-occ.)	L	-5.06	0.0059	
Inferiorer temporaler Gyrus (temp.-occ.)	R	-4.22	0.0179	
Superiorer frontaler Gyrus	L	-3.85	0.0294	
Inferiorer frontaler Gyrus (tri.)	R	-3.83	0.0305	
Inferiorer frontaler Gyrus (tri.)	L	-3.66	0.0393	
Mittlerer frontaler Gyrus	L	-3.65	0.0393	
Superiorer frontaler Gyrus	R	-3.62	0.0393	
Orbitofrontaler Kortex (R)				
Ziel	H	T	p_{FDR}	
Superiorer frontaler Gyrus	R	-4.46	0.0102	
Inferiorer frontaler Gyrus (tri.)	R	-3.87	0.0294	
Mittlerer frontaler Gyrus	R	-3.63	0.0393	
Cerebellum 1	R	-3.54	0.0450	
Inferiorer temporaler Gyrus (temp.-occ.)	L	-3.49	0.0490	
Medialer frontaler Kortex				
Ziel	H	T	p_{FDR}	
Parahippocampaler Kortex	R	-4.59	0.0102	
Parahippocampaler Kortex	L	-3.69	0.0384	
Superiorer frontaler Gyrus (L)				
Ziel	H	T	p_{FDR}	
Inferiorer temporaler Gyrus (post.)	L	-4.78	0.0090	
Inferiorer temporaler Gyrus (temp.-occ.)	L	-4.62	0.0102	
Cerebellum 2	R	-4.16	0.0198	
Inferiorer temporaler Gyrus (temp.-occ.)	R	-3.98	0.0294	
Inferiorer temporaler Gyrus (post.)	R	-3.90	0.0294	
Fusiformer Gyrus (post.)	L	-3.87	0.0294	
Orbitofrontaler Kortex	L	-3.85	0.0294	
Inferiorer frontaler Gyrus (tri.)	R	-3.85	0.0294	
Cerebellum 7	R	-3.69	0.0384	
Mittlerer temporaler Gyrus (post.)	L	-3.54	0.0450	
Inferiorer temporaler Gyrus (ant.)	L	-3.51	0.0479	
Fusiformer Gyrus (temp.-occ., R)				
Ziel	H	T	p_{FDR}	
Supracalcarine Kortex	L	-4.25	0.0174	
Fusiform Gyrus (occ.)	R	-3.78	0.0317	
Superiorer frontaler Gyrus (R)				

Ziel	H	T	p_{FDR}
Inferiorer frontaler Gyrus (tri.)	R	-4.75	0.0090
Orbitofrontaler Kortex	R	-4.46	0.0102
Cerebellum 10	R	-3.99	0.0294
Mittlerer temporaler Gyrus (post.)	R	-3.88	0.0294
Cerebellum 1	L	-3.63	0.0393
Orbitofrontaler Kortex	L	-3.62	0.0393
Inferiorer temporaler Gyrus (post.)	R	-3.50	0.0482
Mittlerer frontaler Gyrus (L)			
Ziel	H	T	p_{FDR}
Frontaler Pol	L	-4.51	0.0102
Mittlerer temporaler Gyrus (post.)	L	-4.32	0.0149
Inferiorer temporaler Gyrus (temp.-occ.)	L	-3.97	0.0294
Cerebellum 2	R	-3.89	0.0294
Inferiorer temporaler Gyrus (post.)	L	-3.80	0.0317
Orbitofrontaler Kortex	L	-3.65	0.0393
Mittlerer frontaler Gyrus (R)			
Ziel	H	T	p_{FDR}
Inferiorer temporaler Gyrus (post.)	L	-3.76	0.0318
Orbitofrontaler Kortex	R	-3.63	0.0393
Inferiorer frontaler Gyrus (tri.)	R	-3.57	0.0433
Mittlerer temporaler Gyrus (post.)	R	-3.57	0.0433
Fusiformer Gyrus (temp.-occ., L)			
Ziel	H	T	p_{FDR}
Cerebellum 10	L	-5.20	0.0059
Cerebellum 10	R	-3.54	0.0450
Fusiformer Gyrus (post., L)			
Ziel	H	T	p_{FDR}
Superiorer frontaler Gyrus	L	-3.87	0.0294
Superiorer temporaler Gyrus (post., L)			
Ziel	H	T	p_{FDR}
Temporal Pol	L	-4.48	0.0102
Mittlerer temporaler Gyrus (ant.)	R	-3.78	0.0317
Fusiformer Gyrus (occ., R)			
Ziel	H	T	p_{FDR}
Temporal Pol	L	-4.15	0.0198
Fusiformer Gyrus (temp.-occ.)	R	-3.78	0.0317
Superiorer temporaler Gyrus (ant., R)			
Ziel	H	T	p_{FDR}
Planum Temporale	L	-3.50	0.0482

Anmerkungen. Post = posterior, temp. = temporal, occ. = occipital, tri. = pars triangularis, ant. = anterior; L = links, R = rechts.

3.4. Diskussion

Die Ergebnisse dieser Studie replizieren die Ergebnisse aus Teil 1 und zeigen, dass Blickreize im Gegensatz zu Pfeilreizen in erster Linie occipitale und temporale Regionen aktivieren. Demgegenüber zeigten Pfeilreize im Vergleich zu Blickreizen eine stärkere Aktivität in occipitalen und parietalen Arealen. Außerdem zeigen die Ergebnisse dieser Studie, dass sich das Alter der Probanden und die Dauer der Stimulus-Onset-Asynchronie (SOA) auf die Reaktionszeiten und auch auf die neuronale Aktivierung und die Konnektivität der beteiligten Gehirnregionen auswirken können.

3.4.1. Verhaltensergebnisse (Hypothesen 2 & 7)

Die Auswertung der Reaktionszeiten ergab einen signifikanten Unterschied zwischen kongruenten und inkongruenten Pfeilreizen bei beiden SOAs, was für eine schnelle Verschiebung der Aufmerksamkeit spricht. Dagegen zeigte sich bei Blickreizen, unabhängig von der SOA, kein signifikanter Unterschied zwischen kongruenten und inkongruenten Durchgängen. Dieses Ergebnis deckt sich mit dem Ergebnis aus Teil 1 der vorliegenden Arbeit und unterstreicht die Annahme, dass es sich beim Gaze-Cueing-Effekt nicht um einen universellen Effekt handelt.

3.4.1.1. Vergleich von kurzer und langer SOA (Hypothese 2)

Wie vermutet, zeigte sich bei Betrachtung der Verhaltensergebnisse ein so genannter „foreperiod effect“ (Bertelson, 1966; Mowrer, 1940; Ristic et al., 2002; Akiyama et al., 2008; Friesen & Kingstone, 1998). Das bedeutet, die Reaktionszeiten der Probanden waren schneller bei langer als bei kurzer SOA. Der „foreperiod effect“ beschreibt den Einfluss der SOA-Dauer auf die Reaktionszeiten eines Probanden und scheint ein Effekt nicht-spezifischer Vorbereitungsprozesse zum Zeitpunkt der Zielreiz-Präsentation zu sein (Los et al., 2001). Es hat sich gezeigt, dass der Effekt sehr stark abhängig von den Erwartungen des Probanden und anderen, indirekten Faktoren ist. Demnach können die subjektiv wahrgenommene SOA-Verteilung, Reihenfolgen – und Kontexteffekte, die Länge des Zeitintervalls (Länge von mehr als 30 Sekunden schwächt den Effekt ab), kurzzeitige Ermüdungserscheinungen, das plötzliche „Arousal“ durch einen intensiven Reiz, die Stimulus-Intensität, Geschwindigkeit-Genauigkeits-Abwägungen und Schwankungen in der motorischen Bereitschaft den Effekt beeinflussen (Niemi & Näätänen, 1981). Trotz dieser vielzähligen Einflussfaktoren wird der „foreperiod effect“ häufig bei Untersuchungen mit dem Gaze-Cueing-Paradigma nachgewiesen (s. z.B. Friesen & Kingstone, 1998; Friesen et al., 2005; Ristic et al., 2002; Friesen et al., 2004). Es sollte jedoch beachtet werden, dass nicht nur die Länge der SOA die Verarbeitung räumlicher Hinweisreize beeinflussen kann, sondern auch die genaue Abfolge und Verteilung der SOAs innerhalb eines Experiments (Correa et al., 2004; Gabay & Henik, 2008; Hayward & Ristic, 2015; Milliken et al., 2003). Zusätzlich zu räumlichen Erwartungen (Friesen et al., 2004), werden die Reaktionen der Probanden nämlich auch von zeitlichen Erwartungen beeinflusst (Correa et al., 2004; Hayward & Ristic, 2015). Da die Hinweisreize in

der vorliegenden Studie jedoch räumlich nicht-prädiktiv waren und Catch-Trials die Formung temporaler Erwartungen verhindert haben sollten (Busse et al., 2006; Correa et al., 2004), ist davon auszugehen, dass die Erwartungen der Probanden die Ergebnisse dieser Studie nicht entscheidend beeinflusst haben.

3.4.1.2. Vergleich der Altersgruppen Q1, Q2 und Q3 (Hypothese 7)

Anhand einer signifikanten Kongruenz x Altersgruppe – Interaktion zeigte sich, dass das Alter der Probanden den Kongruenz-Effekt beeinflusste. Bei kurzer SOA fand sich in Bezug auf den Kongruenz-Effekt ein signifikanter Unterschied zwischen Q1 und Q3. Jüngere Probanden (< 26,3 Jahre; Q1) demonstrierten eine signifikant größere Differenz zwischen inkongruenten und kongruenten Reizen – und damit einen stärkeren Kongruenz-Effekt – als ältere Probanden (> 34,3 Jahre; Q3). Bei der langen SOA ließ sich ein signifikanter Unterschied zwischen den Altersgruppen Q2 und Q3 nachweisen. Auch hier zeigten die jüngeren Probanden (26,3 bis 34,3 Jahre; Q2) einen stärkeren Kongruenz-Effekt als die älteren Probanden. Allerdings ließ sich keine Interaktion der Altersgruppe mit dem Reiztyp feststellen, was darauf hindeutet, dass sich ältere und jüngere Probanden hinsichtlich ihrer Reaktionen auf soziale und nicht-soziale Reize nicht differentiell unterscheiden.

Damit stimmen diese Ergebnisse mit früheren Befunden überein, die gezeigt haben, dass ältere Menschen einen reduzierten Kongruenz-Effekt aufweisen (Slessor et al., 2008; Slessor et al., 2010). Ein Grund dafür könnte sein, dass ältere Probanden Schwierigkeiten mit der visuellen Aufmerksamkeitsorientierung haben. Slessor et al. (2008) haben jedoch gezeigt, dass diese Möglichkeit unwahrscheinlich ist. Der schwächere Kongruenz-Effekt älterer Probanden scheint auch nicht auf einer verbesserten Inhibition von Störreizen (z.B. inkongruenter Hinweisreiz) zu beruhen, da ältere Menschen nachgewiesenermaßen an

inhibitorischen Defiziten leiden (Andrés et al., 2004; Sweeney et al., 2001). Ein möglicher Grund für den gefundenen Unterschied zwischen jüngeren und älteren Probanden könnte sein, dass jüngere Probanden einen „own-age-bias“ aufweisen. Das bedeutet, sie zeigen einen größeren Kongruenz-Effekt, wenn das als Hinweisreiz dienende Gesicht ihrer eigenen Altersgruppe entspricht (Slessor et al., 2010). Demnach könnten die in dieser Studie verwendeten, jüngeren Gesichter die Altersabhängigkeit des Kongruenz-Effekts verzerrt haben. Eine mögliche Erklärung für die Neigung jüngerer Probanden, sich eher an Gesichtern ihrer Altersgruppe zu orientieren, könnte sein, dass jüngere Menschen mehr Erfahrung im Umgang mit Menschen ihres Alters haben, während ältere Menschen an den Umgang mit verschiedenen Altersgruppen gewöhnt sind (Wiese et al., 2008). Auch die Bekanntheit eines Gesichts (Deaner et al., 2007) oder „Ingroup-Outgroup“-Phänomene (wie sie z.B. bei Sporer, 2001, beschrieben sind) könnten die Reaktionen jüngerer Probanden beeinflusst haben.

Im Gegensatz zu den Ergebnissen der vorliegenden Studie konnten Slessor et al. (2016) zeigen, dass die Defizite älterer Probanden spezifisch für soziale Reize zu sein scheinen. In ihrer Untersuchung fand sich eine altersabhängige Abnahme des Kongruenz-Effekts bei Blickreizen, aber kein Einfluss des Alters bei Pfeilreizen. Die Autoren vermuten, dass die geringere Komplexität des Pfeilreizes (im Vergleich mit einer Gesichter-Fotografie) zu dem Alterseffekt geführt haben könnte. An dieser Stelle soll darauf hingewiesen werden, dass die in dieser Studie verwendeten Pfeilreize deutlich komplexer sind, als die standardmäßigen Pfeilreize, die von anderen Studien (inklusive der Studie von Slessor et al., 2016) verwendet wurden. Dies könnte eine Erklärung dafür sein, dass in der vorliegenden Studie kein altersabhängiger Unterschied zwischen Blick- und Pfeilreizen gefunden werden konnte.

Außerdem sollte bei der Interpretation der Ergebnisse berücksichtigt werden, dass die von uns gebildeten Altersgruppen nicht mit denen anderer Studien übereinstimmen. Während

die in dieser Studie gebildete Gruppe Q3 mit den ältesten Probanden ein Altersmittel von 44,2 Jahren aufwies, lagen die älteren Probanden der anderen Studien mit ihren Mittelwerten deutlich darüber (72,11 Jahre in Slessor et al., 2008; 73,57 Jahre in Slessor et al., 2010; 72,71 Jahre in Slessor et al., 2016). Dagegen lagen die jüngeren Probanden der anderen Studien mit ihren Mittelwerten (20,20 Jahre in Slessor et al., 2008; 20,09 Jahre in Slessor et al., 2010; 20,67 Jahre in Slessor et al., 2016) unter den Mitteln der Gruppen Q1 und Q2 (24,0 und 29,7 Jahre). Umso erstaunlicher scheint es, dass sich selbst innerhalb der in dieser Studie verwendeten Alters-Spanne (20 bis 52 Jahre) ein signifikanter Einfluss des Alters bemerkbar gemacht hat. Allerdings findet man in vielen Studien, die Altersdekaden untersuchten, auch klare Unterschiede in den verwendeten Altersgruppen, z.B. bezüglich Wahl-Reaktionszeiten oder anderer kognitiven Leistungen (Murman, 2015; Hartshore & Germine, 2015; Park et al., 2002).

3.4.2. FMRT-Ergebnisse: Ganzkopfanalysen (Hypothesen 1, 3 & 8)

3.4.2.1. Vergleich sozialer und nicht-sozialer Hinweisreize (Hypothese 1)

Diese Studie konnte zeigen, dass soziale Blickreize occipitale (superiorer occipitaler Gyrus, Precuneus, Cuneus, calcariner Kortex) und temporale Regionen (mittlerer temporaler Gyrus, fusiformer Gyrus) stärker aktivierten als nicht-soziale Pfeilreize. Demgegenüber aktivierten Pfeilreize occipitale (superiorer und mittlerer occipitaler Gyrus) und parietale Regionen (superiorer parietaler Gyrus) stärker als Blickreize. Dieses Muster stimmt mit den Ergebnissen aus Teil 1 der vorliegenden Arbeit überein. Die Aktivierungen waren jedoch umfangreicher und umfassten oft auch das kontralateral gelegene Areal. Somit steht diese Studie im Einklang mit anderen Studien, die stärkere Aktivierungen in occipito-temporalen

Arealen für Blickreize und in occipito-parietalen Regionen für Pfeilreize finden konnten (Engell et al., 2010; Hietanen et al., 2006; Sato et al., 2009). Genau wie in Teil 1 dieser Arbeit wies der superiore parietale Lappen in der vorliegenden Studie eine signifikante Aktivierung im Kontrast Pfeilreize > Blickreize auf. Diese Aktivierung zeigte sich sogar bilateral bei beiden SOAs. Da der superiore parietale Lappen oft mit willentlicher Kontrolle der Aufmerksamkeit in Verbindung gebracht wird (Behrmann et al., 2004; Yantis et al., 2002; Yantis et al., 2003; Grosbras et al., 2005; Hahn et al., 2006; Corbetta et al., 2008), spricht dieses Ergebnis für eine stärker top-down modulierte Aufmerksamkeitskontrolle bei nicht-sozialen Reizen (im Vergleich zu sozialen Reizen).

Anders als in Teil 1 dieser Arbeit zeigte sich zusätzlich eine stärkere Aktivierung für Blickreize im Vergleich zu Pfeilreizen im linken Thalamus, im rechten lingualen Gyrus (bei kurzer SOA), im bilateralen Hippocampus, im inferioren frontalen Gyrus und im präzentralen Gyrus (bei langer SOA). Der inferiore frontale Gyrus ist im Modell von Pfeiffer et al. (2013) Teil des Spiegelneuronensystems und spielt eine wichtige Rolle bei der Verarbeitung sozialer Blickreize. Neben dem inferioren frontalen Gyrus wurden in der Vergangenheit auch der präzentrale Gyrus und der linguale Gyrus mit der Verarbeitung von Blickbewegungen assoziiert (Nummenmaa et al., 2010; Hooker et al., 2003), vor allem mit der Wahrnehmung bedeutungsvoller Blickrichtungen (Hooker et al., 2003). Dagegen scheint der Hippocampus in erster Linie für die Wahrnehmung von Blickkontakt zuständig zu sein (Nummenmaa & Calder, 2009). Es gibt aber auch Studien, die gezeigt haben, dass der Hippocampus mit der Wahrnehmung und Verarbeitung von Gesichtern zusammenhängt (Ishai et al., 2005; Vuilleumier & Driver, 2007). Bei Pfeilreizen im Vergleich zu Blickreizen zeigte sich in dieser Studie eine zusätzliche Aktivierung mittlerer und inferiorer temporaler Areale. Dieser Fund stimmt mit den Ergebnissen von Hietanen et al. (2006) überein, die ebenfalls temporale

Aktivierungen für nicht-soziale im Vergleich zu sozialen Hinweisreizen finden konnten. Besonders der mittlere temporale Gyrus wurde in der Vergangenheit häufig mit willentlicher Aufmerksamkeitskontrolle verknüpft (Kim et al., 1999; Rosen et al., 1999; Mayer et al., 2004), was die Annahme einer stärker willentlich beeinflussten Aufmerksamkeitskontrolle bei Pfeilreizen unterstreicht. Die zusätzlichen oder stärker ausgeprägten Aktivierungen, die im zweiten Teil der vorliegenden Arbeit gefunden wurden, könnten darauf zurückzuführen sein, dass durch die größere Anzahl an Probanden mehr Aktivierungen Signifikanz erreichten.

Insgesamt betrachtet, lässt sich sagen, dass die Aktivierungsmuster, die in dieser Studie für Blick- und Pfeilreize gefunden wurden, mit denen aus Teil 1 übereinstimmen. Durch den direkten Kontrast von Blick- und Pfeilreizen konnte daher erneut gezeigt werden, dass soziale und nicht-soziale Hinweisreize zu unterschiedlichen neuronalen Aktivierungen führen. Allerdings sollte beachtet werden, dass sich mit den hier berichteten Ergebnissen aufgrund der verwendeten Kontraste (Blickreize > Pfeilreize, Pfeilreize > Blickreize) keine Aussagen über überlappende Aktivierungen machen lassen.

3.4.2.2. Vergleich von kurzer und langer SOA (Hypothese 3)

Der Vergleich von kurzer und langer SOA zeigte eine stärkere Aktivierung im rechten mittleren temporalen Gyrus, im linken mittleren occipitalen Gyrus und im Cerebellum. Bei sozialen Hinweisreizen führte die kurze SOA außerdem zu einer Aktivierung im linken orbito-frontalen Kortex. Bei nicht-sozialen Reizen zeigte sich dagegen eine stärkere Aktivierung des rechten mittleren Cingulums. Die Aktivierung im orbito-frontalen Kortex in Reaktion auf soziale Reize steht im Einklang mit diversen Studien, die diese Region mit der Verarbeitung

von sozialem Verhalten (Beer et al., 2006) und höheren kognitiven Fertigkeiten, wie zum Beispiel Theory of Mind, in Verbindung gebracht haben (Carrington & Bailey, 2009).

Generell wird davon ausgegangen, dass die Orientierung der Aufmerksamkeit bei kurzer SOA einen reflexiven und bei langer SOA einen eher willentlichen Mechanismus darstellt (Brosch et al., 2011; Friesen et al., 2004; Hill et al., 2010; Kirchgessner et al., 2015). Daher herrscht die Annahme, dass bei langer SOA zusätzliche neuronale Verarbeitungsschritte durchlaufen werden (Hill et al., 2005; Hill et al., 2010). In Studien mit symbolischen Hinweisreizen kam es in der Vergangenheit bei langer SOA zu einer verstärkten frontalen Aktivierung (Kuzmanovic et al., 2009; Tian et al., 2009). Beispielsweise zeigten Tian et al. (2009) beim Vergleich von kurzer und langer SOA in einer endogenen (zentrale Pfeilreize) und einer exogenen (periphere Reize) Version der Cueing-Aufgabe, dass der mittlere frontale Gyrus bei beiden Aufgaben-Typen eine stärkere Aktivierung für lange SOA-Intervalle aufwies. Bei endogenen Reizen zeigte sich außerdem eine stärkere Aktivierung im medialen frontalen Gyrus. Im Gegensatz dazu konnten Haist et al. (2005) in ihrer Studie mit peripheren nicht-sozialen Reizen feststellen, dass Normalprobanden bei langer SOA eine stärkere Aktivierung posteriorer Areale in der rechten Hemisphäre zeigten. Darüber hinaus fanden sie bei der langen im Vergleich zur kurzen SOA eine schwächere Aktivierung frontaler Regionen. Dieses Ergebnis stimmt zum Teil mit den Ergebnissen der vorliegenden Studie überein, die auf eine stärkere posteriore, cinguläre und frontale Verarbeitung bei kurzer SOA hindeuten. Allerdings sollte beachtet werden, dass sich die in den erwähnten Studien (Kuzmanovic et al., 2009; Tian et al., 2009; Haist et al., 2005) verwendeten Reize stark von den Hinweisreizen dieser Studie unterscheiden, was die Vergleichbarkeit beeinträchtigen könnte.

An dieser Stelle ist auch zu erwähnen, dass die vorliegenden Ergebnisse im Rahmen eines Modells entstanden sind, das die Zielreize der Cueing-Aufgabe nicht als eigenständigen

Regressor berücksichtigt. Aufgrund der kurzen zeitlichen Abstände und der hohen Korrelation zwischen Hinweis- und Zielreiz wurden die Zielreize nicht als Regressor in das Modell aufgenommen. Theoretisch könnte es dadurch bei kurzer SOA wegen der rasch aufeinander folgenden Reize zu einer verstärkten BOLD-Signal-Antwort kommen. Eine Aufnahme der Zielreize in das Modell birgt hingegen das Risiko, mit dem Hinweisreiz verbundene Varianz, die eigentlich dem Cue-Regressor zugehörig ist, in den Target-Regressor zu verschieben (oder umgekehrt). Um davon einen Eindruck zu bekommen, wurde das zweite Modell zusätzlich berechnet. Die Ergebnisse sind nachfolgend im Diskussionsteil dargestellt, weil sie wegen der Beurteilbarkeit der Angemessenheit des für die Arbeit verwendeten Modells hier besser untergebracht sind. Wurden die Zielreize dem Modell als Regressor hinzugefügt, ergab sich nicht nur eine stärkere Aktivierung für kurze im Vergleich zu langen SOA-Intervallen, sondern auch eine stärkere Aktivierung für lange im Vergleich zu kurzen SOA-Intervallen. Ein Grund dafür könnte sein, dass durch die Aufnahme der Zielreize ins Modell mehr Varianz gebunden wird, was zu einer geringeren Fehler-Varianz und zu mehr überschwelligeren Aktivierungen führen könnte. Die Ergebnisse dieses Modells sind, zusammen mit den MNI-Koordinaten, T- und p-Werten, in den Tabellen 20 und 21 aufgelistet. Insgesamt zeigten sich bei beiden Kontrasten (kurze SOA > lange SOA, lange SOA > kurze SOA) stärkere Aktivierungen in occipitalen Regionen, die vermutlich visuelle Verarbeitungsprozesse reflektieren. Frontale Areale zeigten dagegen eine breitere Aktivierung bei langer SOA. Der superiore temporale Gyrus war bei langer SOA stärker aktiviert, der fusiforme Gyrus bei kurzer SOA. Der cinguläre Kortex zeigte Aktivierungen bei beiden SOAs, wobei der anteriore Teil bei langer SOA aktiviert war und der mittlere/ posteriore Teil bei kurzer SOA. Darüber hinaus zeigten der prä- und der postzentrale Gyrus stärkere Aktivierung bei kurzer SOA, der supramarginale Gyrus, der inferiore parietale Lappen und die Insula bei

langer SOA. Diese Ergebnisse stehen im Einklang mit Studien, die eine stärkere frontale Aktivierung für lange im Vergleich zu kurzen SOAs gefunden haben (Kuzmanovic et al., 2009; Tian et al., 2009) und mit der Vermutung, dass eine längere SOA zu zusätzlichen kognitiven Prozessen führt (Hill et al., 2010). Wir haben uns entschieden, das erste Modell in die Arbeit aufzunehmen, da es wahrscheinlich die mit dem Hinweisreiz assoziierte Aktivierung besser abbildet. Die hohe zeitliche Korreliertheit von Hinweis- und Zielreiz führt dazu, dass bei der Modellschätzung die Varianz nicht zuverlässig den Regressoren zugeordnet werden kann. Werden die Zielreiz-Ereignisse zusätzlich modelliert, besteht die Gefahr, dass nicht nur die mit dem Zielreiz assoziierte Varianz an den Regressor gebunden wird, sondern auch Varianz, die mit dem Hinweisreiz assoziiert ist, auf den Zielreiz-Regressor übergeht. Beim ersten Modell hingegen können beide Prozesse nicht getrennt werden. Dies wäre insbesondere dann ein Problem, wenn die mit der Zielreiz-Verarbeitung assoziierte Aktivierung in den verschiedenen Bedingungen ebenfalls unterschiedlich wäre. Ist dies nicht so, und davon gehen wir hier aus, dann wäre das erste Modell das statistisch robustere und auch das realistischere Modell.

Zusammenfassend deuten die Ergebnisse dieser Studie darauf hin, dass verschiedene Zeitabstände zwischen Hinweis- und Zielreiz zu einer unterschiedlichen neuronalen Verarbeitung führen. Diese Unterschiede zeigen sich nicht nur in einer stärkeren oder umfassenderen Aktivierung für lange SOAs, sondern machen sich vor allem in einer stärkeren Aktivierung für kurze SOAs bemerkbar, besonders in occipito-temporalen, frontalen und cingulären Arealen.

Tabelle 20. Modell 2 (Zielreize als Regressor); Gehirnregionen, die eine stärkere Aktivierung durch kurze als durch lange SOA zeigten (kurze SOA > lange SOA) bei sozialen und bei nicht-sozialen Reizen, $p < 0.05$, FWE-korrigiert.

Anatom. Region	sozial					nicht-sozial				
	Peak				p -Wert (FWE-korr.)	Peak				p -Wert (FWE-korr.)
	MNI-Koordinaten					MNI-Koordinaten				
x	y	z	T	x	y	z	T			
IOG (R)	39	-76	-5	13.47	<0.000	-27	-88	-8	12.51	<0.000
FFG (R)	30	-85	-5	13.41	<0.000	30	-85	-5	12.02	<0.000
IOG (L)	-36	-76	-5	13.34	<0.000	-	-	-	-	-
POC (L)	-33	-22	49	7.38	<0.000	-33	-22	49	7.28	<0.000
mCIN (R)	6	-31	28	5.60	0.002	6	-28	28	5.37	0.004
mCIN (L)	-15	-19	49	4.86	0.025	-15	-22	49	4.73	0.038
SFG (L)	-21	35	52	4.84	0.027	-	-	-	-	-
pCIN (L)	-6	-43	25	4.80	0.031	-	-	-	-	-
MOG (R)	30	-67	25	4.71	0.042	-	-	-	-	-
PRE (L)	-	-	-	-	-	-18	-49	16	7.00	<0.000
PCE (R)	-	-	-	-	-	45	2	31	4.72	0.040
ROP (L)	-	-	-	-	-	-51	2	13	4.70	0.042

Anmerkungen. Koordinaten reflektieren die Position Relation zum MNI Atlas (Montreal Neurological Institute Quebec, Kanada); FWE = Family Wise Error; R = rechte Hemisphäre, L = linke Hemisphäre; IOG = inferiorer occipitaler Gyrus, FFG = fusiformer Gyrus, POC = postzentraler Gyrus, mCIN = mittleres Cingulum, SFG = superiorer frontaler Gyrus, pCIN = posteriores Cingulum, MOG = mittlerer occipitaler Gyrus, PRE = Precuneus, PCE = präzentraler Gyrus, ROP = Rolandic Operculum

Tabelle 21. Modell 2 (Zielreize als Regressor); Gehirnregionen, die eine stärkere Aktivierung durch lange als durch kurze SOA zeigten (lange SOA > kurze SOA) bei sozialen und bei nicht-sozialen Reizen, $p < 0.05$, FWE-korrigiert.

Anatom. Region	sozial					nicht-sozial				
	Peak				p -Wert (FWE-korr.)	Peak				p -Wert (FWE-korr.)
	MNI-Koordinaten					MNI-Koordinaten				
x	y	z	T	x	y	z	T			
SMG (L)	-63	-31	31	6.89	<0.000	57	-37	40	4.71	0.040
IPL (L)	-60	-40	37	6.44	<0.000	-60	-40	37	6.93	<0.000
PRE (L)	-12	-43	1	6.45	<0.000	-12	-43	1	8.69	<0.000
LIN (R)	12	-43	1	6.32	<0.000	12	-43	1	8.05	<0.000
aCIN (L)	0	23	19	5.77	0.001	0	23	19	5.28	0.006
LIN (L)	-9	-73	-2	5.62	0.002	-9	-76	1	6.39	<0.000
INS (R)	45	-13	7	5.45	0.003	45	-10	4	5.31	0.005
IFG (L)	-54	23	7	5.10	0.011	-54	23	10	5.04	0.013
SFG (L)	0	26	49	5.05	0.013	0	26	52	5.41	0.003
CUN (L)	-3	-79	19	4.99	0.016	-	-	-	-	-
CAL (R)	9	-73	4	4.87	0.025	-	-	-	-	-
STG (L)	-63	-16	10	4.78	0.034	-	-	-	-	-
IFG (R)	57	23	10	4.75	0.037	57	23	10	5.67	0.001
INS (L)	-	-	-	-	-	-36	5	-11	5.04	0.013
oIFG	-	-	-	-	-	-48	26	-5	4.65	0.049

Anmerkungen. Koordinaten reflektieren die Position Relation zum MNI Atlas (Montreal Neurological Institute Quebec, Kanada); FWE = Family Wise Error; R = rechte Hemisphäre, L = linke Hemisphäre; SMG = supramarginaler Gyrus, IPL = inferiorer parietaler Lappen, PRE = Precuneus, LIN = linguale Gyrus, aCIN = anteriores Cingulum, INS = Insula, IFG = inferiorer frontaler Gyrus, SFG = superiorer frontaler Gyrus, CUN = Cuneus, CAL = calcariner Kortex, STG = superiorer temporaler Gyrus, IFG = inferiorer frontaler Gyrus, oIFG = orbitaler inferiorer frontaler Gyrus

3.4.2.3. Vergleich der Altersgruppen Q1 und Q3 (Hypothese 8)

Beim Vergleich der Altersgruppen Q1 und Q3 im Kontrast kurze SOA soziale > nicht-soziale Hinweisreize ergab sich ein signifikanter Unterschied im Bereich des bilateralen Thalamus. Demnach zeigten ältere Probanden eine stärkere Aktivierung des Thalamus als jüngere Probanden.

Der Thalamus ist eine Gehirnregion, die lange Zeit als passive Schnittstelle zwischen subkortikalen und kortikalen Regionen betrachtet wurde (Fama & Sullivan, 2015). Inzwischen konnte jedoch gezeigt werden, dass der Thalamus nicht nur von integraler Wichtigkeit für die Koordination des zerebralen Informationsflusses ist, sondern auch an der

Vermittlung, Kommunikation und Integration zahlreicher kognitiver Prozesse (z.B. Aufmerksamkeit, Gedächtnis und Wahrnehmung) beteiligt ist (Hughes et al., 2012; Tuch et al., 2005; Ystad et al., 2010). Dabei scheint der Thalamus eine besonders wichtige Rolle bei der Regulation von Aufmerksamkeits-Prozessen zu spielen (LaBerge & Buchsbaum, 1990; Radanovic et al., 2003; Edelstyn et al., 2014; De Bourbon-Teles et al., 2014). Es hat sich beispielsweise gezeigt, dass der Thalamus die visuelle Aufmerksamkeit im Raum lenken (Peterson & Posner, 1990) und irrelevante Informationen aus dem visuellen Feld herausfiltern kann (LaBerge & Buchsbaum, 1990; Peterson & Posner, 1990). Darüber hinaus zeigten Patienten mit einer Thalamus-Läsion Probleme bei der verdeckten Aufmerksamkeitsorientierung (Peterson et al., 1987; Posner et al., 1988). Vor diesem Hintergrund liegt die Vermutung nahe, dass der in dieser Studie gefundene Unterschied zwischen älteren und jüngeren Probanden auf die zentrale Rolle des Thalamus bei der Regulation von Aufmerksamkeits-Prozessen zurückzuführen ist. Wie sich in einer Studie von Madden et al. (2004) gezeigt hat, verlassen sich ältere Probanden stärker auf mediale Regionen (wie Caudate, Putamen, Insula und Thalamus), um altersbedingte Defizite bei der visuellen Verarbeitung in einer Oddball-Task auszugleichen. Die stärkere Aktivierung des Thalamus könnte demnach darauf hindeuten, dass Probanden mit zunehmendem Alter vermehrt auf die aufmerksamssteuernden Funktionen des Thalamus zurückgreifen, um Aufgaben wie die Gaze-Cueing-Task bewältigen zu können. Interessant ist außerdem, dass sich die beiden Altersgruppen nur bei kurzer SOA voneinander unterschieden, was dafür spricht, dass ältere Probanden besonders bei reflexiven Aufmerksamkeitsprozessen auf den regulierenden Einfluss des Thalamus angewiesen sind. Hierbei ist jedoch zu beachten, dass sich aufgrund des Kontrasts nicht sagen lässt, ob die stärkere Thalamus-Aktivierung bei älteren Probanden auf die sozialen oder die nicht-sozialen Reize zurückzuführen ist. Außerdem sollte beachtet

werden, dass bei den Verhaltensdaten mit drei Altersgruppen gearbeitet wurde, während bei den fMRT-Daten ein Kontrast zwischen den Extremgruppen Q1 und Q3 gebildet wurde. Zusammenfassend lässt sich sagen, dass die Ergebnisse dieser Studie klar darauf hindeuten, dass sich altersabhängige Unterschiede bei der Verarbeitung von sozialen und symbolischen Hinweisreizen in einer veränderten Aktivierung des Thalamus äußern.

3.4.3. FMRT-Ergebnisse: funktionelle Konnektivität (Hypothesen 4-6 & 9-11)

3.4.3.1. Vergleich von kurzer und langer SOA (Hypothesen 4-6)

Ein Vergleich der funktionellen Konnektivität zwischen kurzer und langer SOA ergab ein signifikant unterschiedlich aktiviertes Netzwerk, das bei nicht-sozialen Hinweisreizen hauptsächlich positive Verbindungen und bei sozialen Hinweisreizen sowohl positive als auch negative Verbindungen umfasste. Hierbei deuten positive Verbindungen auf eine stärkere funktionelle Konnektivität bei langer SOA hin, während negative Verbindungen eine stärkere funktionelle Konnektivität bei kurzer SOA andeuten. Demnach führte die lange SOA im Vergleich zur kurzen SOA zu einer stärkeren Konnektivität zwischen den anterioren Regionen des unterschiedlich aktivierten Netzwerks. Im Gegensatz dazu ergab sich bei der kurzen SOA im Vergleich zur langen SOA eine stärkere Konnektivität zwischen posterioren Regionen. Diese stärkere funktionelle Konnektivität in posterioren Regionen konnte jedoch nur bei sozialen Reizen nachgewiesen werden.

Ganz allgemein wird vermutet, dass lange Zeitintervalle zwischen Hinweis- und Zielreiz zu einer tieferen und stärker kontrollierten Verarbeitung der Reize führen würden als kurze Zeitintervalle. Die oben berichteten Ergebnisse unterstützen diese Vermutung. Bei beiden

Reiztypen hat die lange SOA zu einer verstärkten Konnektivität zwischen frontalen Regionen des unterschiedlich aktivierten Netzwerks geführt. Der präfrontale Kortex (PFC), vor allem der mediale präfrontale Kortex, wurde bisher mit der Verarbeitung sozialer Reize und Theory of Mind (Carrington & Bailey, 2009) in Verbindung gebracht. Außerdem soll der PFC Teil eines so genannten kognitiven Kontrollnetzwerks sein, zusammen mit dem anterioren cingulären Kortex, dem posterioren parietalen Kortex, motorischen Arealen und Teilen des Cerebellums (Niendam et al., 2013; Mushtaq et al., 2011). Darüber hinaus stimmen die hier dargestellten Ergebnisse mit denen anderer Studien überein, die eine stärkere frontale Aktivierung für lange Zeitintervalle gezeigt haben. Beispielsweise konnte Kuzmanovic (2009) finden, dass eine Variation der Blickrichtung zu einer stärkeren Reaktion in occipito-temporalen Arealen führte, während eine längere Blick-Dauer mit einer stärkeren Aktivierung in medialen frontalen Regionen einherging. Auch Tian et al. (2009) kamen zu dem Ergebnis, dass lange Zeitintervalle bei endogenen und exogenen Aufmerksamkeitsaufgaben zu stärkerer Aktivierung in frontalen Arealen führten. Außerdem wurde gefunden, dass eine lange im Vergleich zu einer kurzen SOA zusätzliche Anforderungen an motorische Prozesse stellt, was sich in einer stärkeren Aktivierung des supplementär-motorischen Areals, des Putamens und des Thalamus äußern würde (Coull et al., 2000). Diese Befunde, zusammen mit den Ergebnissen der vorliegenden Studie, zeigen eine stärkere Aktivierung frontaler Regionen bei langen Hinweisreiz-Zielreiz-Intervallen, was möglicherweise mit einer Zunahme an kognitiven Kontrollprozessen zu tun hat.

Allerdings gibt es auch einige abweichende Ergebnisse. In einer Studie von Mayer et al. (2004) konnte beim Vergleich von langer und kurzer SOA keine unterschiedliche Aktivierung gefunden werden. Eine andere Studie (Haist et al., 2005) verglich die neuronale Aktivierung, die durch periphere Hinweisreize ausgelöst wird, bei langer und kurzer SOA. Auf diese Weise

konnten die Autoren eine Zunahme an posteriorer Aktivierung und eine Abnahme frontaler Aktivierung nachweisen. In der vorliegenden Studie zeigte sich ein ähnliches, wenn auch umgekehrtes Muster: innerhalb des unterschiedlich aktivierten Netzwerks zeigten frontale Gehirnregionen eine stärkere Konnektivität mit parietalen und temporalen Arealen bei langer SOA, wohingegen occipitale Regionen eine stärkere Konnektivität bei kurzer SOA aufwiesen. Es sollte jedoch bedacht werden, dass Haist et al. (2005) periphere Hinweisreize verwendeten, die einen anderen Zeitverlauf zeigen und bei langen SOAs zu inhibitorischen Effekten führen können. Ganz allgemein sollte beachtet werden, dass die vorliegenden Ergebnisse auf einer Analyse basieren, die Unterschiede in der ROI-to-ROI-Konnektivität aufdeckt und nicht etwa Unterschiede in den regionalen Aktivierungen, die mit regulären fMRT-Methoden festgestellt werden können. Weiterhin sollte beachtet werden, dass die Ergebnisse des hier berichteten Vergleichs von kurzer und langer SOA auf eine Weise analysiert wurden, die nur Aussagen zu unterschiedlich aktivierten Netzwerken und nicht zu einzelnen Verbindungen erlaubt.

Die Ergebnisse der vorliegenden Studie lassen sich auf konsistente Weise in die im Theorie-Teil beschriebenen Modelle einfügen (Haxby et al., 2000; Pfeiffer et al., 2013). Pfeiffer et al. (2013) haben kürzlich ein viel beachtetes Modell aufgestellt, das Areale beschreibt, die mit der Verarbeitung sozialer Blickreize in Verbindung gebracht werden. Dieses Modell umfasste drei Teilsysteme, das „Mentalisierungs“-System (dorso-medialer PFC, temporo-parietal Junction, superiorer temporaler Sulcus), das System zur Verarbeitung motivationaler und affektiver Blickreiz-Komponenten (ventro-medialer PFC, Amygdala, ventrales Striatum), sowie das Spiegelneuronen-System (inferiorer frontaler Gyrus). Mit dem in dieser Studie verwendeten Netzwerk-Ansatz ließ sich zeigen, dass Gehirnareale, die mit der frühen visuellen Verarbeitung von Gesichtern und Objekten zu tun haben, auch eine wichtige Rolle

bei der Verarbeitung sozialer Reize spielen, vor allem in den frühen Phasen der Verarbeitung (kurze SOA). Da diese Regionen nur in der sozialen Bedingung Teil des unterschiedlich „konnektivierten“ Netzwerks waren, spricht dies für eine reflexivere und schnellere Verarbeitung sozialer Hinweisreize. Der inferiore frontale Gyrus, der im Modell von Pfeiffer et al. (2013) zum Spiegelneuronensystem gehört, war ebenfalls nur bei den sozialen Hinweisreizen Teil des Netzwerks. Dagegen fanden sich Regionen, die laut Pfeiffer et al. (2013) Teil eines Netzwerks zur motivationalen und affektiven Verarbeitung von Hinweisreizen sind, in erster Linie bei den nicht-sozialen Reizen.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass die Ergebnisse dieser Studie darauf hindeuten, dass unterschiedliche Zeitintervalle zwischen Hinweis- und Zielreiz mit einer veränderten funktionellen Konnektivität assoziiert sind. Der Vergleich von langer und kurzer SOA ergab sowohl bei sozialen als auch bei nicht-sozialen Reizen ein unterschiedlich aktiviertes Netzwerk. Innerhalb dieses Netzwerks führte die lange SOA zu einer verstärkten Konnektivität zwischen anterioren Regionen, die mit der Verarbeitung sozialer Reize und willentlicher kognitiver Kontrolle verknüpft werden. Darüber hinaus führte die kurze SOA bei sozialen Reizen zu einer stärkeren Konnektivität zwischen den posterioren Regionen des Netzwerks.

3.4.3.2. Vergleich der Altersgruppen Q1 und Q3 (Hypothesen 9-11)

Die Gruppen Q1 und Q3 zeigten bei der Verarbeitung sozialer Hinweisreize signifikante Unterschiede in der Konnektivität der von uns a priori gewählten ROI-Verbindungen (medialer frontaler Kortex (MedFC), orbito-frontaler Kortex (OrbFC), superiorer frontaler Gyrus (SFG), mittlerer frontaler Gyrus (MFG), superiorer temporaler Gyrus (STG), fusiformer Gyrus (FFG), Amygdala). Insgesamt wiesen jüngere Probanden eine stärkere Konnektivität auf als ältere Probanden, vor allem in den Verbindungen frontaler, temporaler und medialer

Areale. Dagegen zeigten ältere Probanden im Vergleich zu jüngeren Probanden eine stärkere Konnektivität zwischen Amygdala und Cerebellum. Durch dieses differentielle Ergebnis wird auch deutlich, dass der Effekt nicht auf metabolische Veränderungen, die für jeden Lebensabschnitt charakteristisch sind, zurückführbar ist (Cichocka & Bereś, 2018).

Frontale Regionen, besonders der mediale präfrontale Kortex (MPFC) und der OrbFC, spielen eine wichtige Rolle bei kognitiven Kontrollprozessen (Niendam et al., 2013; Mushtaq et al., 2011), der Verarbeitung sozialer Reize (Mosconi et al., 2005; Hooker et al., 2003), sowie bei Joint Attention und Theory of Mind (Carrington & Bailey, 2009; Penn, 2006). Gleichzeitig sind diese frontalen Strukturen aber auch stärker von Alterungsprozessen betroffen als andere Gehirnregionen (Raz & Rodrigue, 2006). Daher wurde vermutet, dass Veränderungen in diesen Regionen oder ihrer Konnektivität den altersbedingten Defiziten älterer Probanden bei der Blickwahrnehmung zugrunde liegen könnten. In der vorliegenden Studie zeigten die Verbindungen frontaler ROIs bei jüngeren Probanden eine fast durchgehend stärkere Konnektivität. Dabei demonstrierten der SFG, der MFG und der OrbFC eine stärkere Konnektivität untereinander, sowie mit dem Cerebellum und mit temporalen Regionen zur Gesichterwahrnehmung, wie dem FFG und dem inferioren und mittleren temporalen Gyrus (Rossion et al., 2003; Puce et al., 1995). Dagegen zeigte der MedFC bei jüngeren Probanden stärkere Verknüpfungen zu medialen Regionen, wie dem Hippocampus und dem posterioren Cingulum, die dem limbischen System zugeordnet und mit Gedächtnis, Emotionen und Aufmerksamkeit in Verbindung gebracht werden (Burgess et al., 2002; Maddock et al., 2003; Addis et al., 2007; Leech & Sharp 2014).

Die Verbindungen der temporalen ROIs (STG, FFG), die aufgrund ihrer Bedeutung für die Verarbeitung von Gesichtern und Blickreizen ausgewählt wurden (Mosconi et al., 2005), wiesen bei jüngeren Probanden eine stärkere Konnektivität untereinander, sowie mit

frontalen, occipitalen und medialen Regionen auf. Beispielsweise zeigte der STG eine stärkere Konnektivität mit der Amygdala, der FFG mit dem SFG und dem Nucleus Accumbens.

In Bezug auf die Amygdala, die eine wichtige Rolle bei der Verarbeitung salienter und sozialer Reize spielt (Adolphs et al., 2002; Cristinzio et al., 2010), zeigte sich ein etwas anderes Bild. Während die linke Amygdala bei jüngeren Probanden eine stärkere Konnektivität mit anderen medialen Regionen und dem STG, sowie mit dem Planum Temporale, dem parietalen Operculum und dem Cerebellum zeigte, wies die rechte Amygdala eine Verbindung zum Cerebellum auf, die bei älteren Probanden stärker „konnektiviert“ war. Eine Lateralisierung der Amygdala bei der Verarbeitung sozialer oder emotionaler Reize konnte bereits in einigen Studien festgestellt werden (Baas et al., 2004; Hardee et al., 2008). Dabei wurde gezeigt, dass die links-hemisphärische Amygdala stärker auf emotionale Reize reagierte (Hardee et al., 2008), besonders wenn diese eine tiefere Analyse und Interpretation erforderten. Die rechte Amygdala reagierte dagegen eher auf emotionale Reize, wenn diese nur eine oberflächliche Verarbeitung verlangten (Markowitsch et al., 1998; Phelps et al., 2001).

Interessanterweise zeigten sich die altersabhängigen Unterschiede in der funktionellen Konnektivität zwischen der Amygdala und ihren Zielregionen nur bei kurzer SOA. Ein ähnliches Muster ließ sich beim MedFC beobachten. Dagegen zeigten sich die Unterschiede bei den Verbindungen des MFG nur bei langer SOA. Die Konnektivitätsunterschiede zwischen jüngeren und älteren Personen treten also vor allem bei medialen Regionen besonders hervor, wenn reflexive Aufmerksamkeitsprozesse gefordert sind.

Die in dieser Studie altersabhängig betroffenen Areale lassen sich in etwa den von Redcay et al. (2012) identifizierten „Joint Attention“-Netzwerken zuordnen. Auf diese Weise zeigt sich,

dass in erster Linie ein sozial-kognitives Netzwerk (bestehend aus dorsalem und ventralem MPFC, posteriorem Cingulum, temporo-parietaler Junction, OrbFC, STG) von Alterseffekten betroffen zu sein scheint. Allerdings zeigten jüngere Probanden auch eine stärkere Konnektivität in Verbindungen zu Regionen, die dem visuellen Netzwerk (z.B. Calcariner Kortex) und dem Aufmerksamkeitsnetzwerk (z.B. Cerebellum, inferiorer und mittlerer frontaler Gyrus, temporaler Pol) zugeordnet werden. Wird das Modell zur Verarbeitung sozialer Blickreize von Pfeiffer et al. (2013) herangezogen, lassen sich altersabhängige Unterschiede in allen drei Subsystemen feststellen. Jüngere Probanden zeigten beispielsweise eine stärkere Konnektivität zwischen dem System für die Verarbeitung motivationaler und affektiver Komponenten der Blickwahrnehmung und dem System für soziale Aufmerksamkeit und Mentalisierungsfähigkeiten (in der Verbindung Amygdala-STG). Die Ergebnisse dieser Studie stimmen auch mit den Befunden einer Studie von Geerligs et al. (2015) überein, die die altersabhängigen Unterschiede in der funktionellen Konnektivität im Rahmen einer Resting-State-fMRT-Studie untersuchten. Auf diese Weise konnten die Autoren zeigen, dass das zunehmende Alter mit einer geringeren Konnektivität im „Default Mode“-Netzwerk, dem cingulo-opercularen und dem fronto-parietalen Netzwerk einherging. Das somato-motorische und das visuelle Netzwerk waren dagegen kaum von Alterseffekten betroffen. Eine mit steigendem Alter zunehmende Konnektivität in diesen Netzwerken konnte jedoch in der vorliegenden Studie nicht gefunden werden. Allerdings sollte dabei beachtet werden, dass die altersabhängigen Konnektivitätsunterschiede in dieser Studie nicht während einer Ruhe-Bedingung, sondern während der Verarbeitung sozialer Hinweisreize in einer räumlichen Aufmerksamkeitsaufgabe untersucht wurden.

Insgesamt betrachtet, zeigen die Ergebnisse dieser Studie, dass soziale Hinweisreize bei älteren und jüngeren Probanden zu einer unterschiedlichen Konnektivität führen. Diese

Veränderungen in der Konnektivität lassen sich in den Verbindungen frontaler, temporaler und medialer Areale beobachten. Frontale Regionen, die mit höheren kognitiven Fähigkeiten und kognitiven Kontrollprozessen in Verbindung gebracht werden, und temporale Regionen zur Verarbeitung von Gesichtern und Blickbewegungen zeigten bei jüngeren im Vergleich zu älteren Probanden eine stärkere Konnektivität untereinander, sowie zu Arealen für die Verarbeitung von emotionalen und motivationalen Reizen.

3.4.4. Fazit

3.4.4.1. Soziale und nicht-soziale Reize

Am Anfang der vorliegenden Arbeit stand unter anderem die Frage, inwiefern es sich beim menschlichen Blick um einen besonderen visuellen Reiz handelt, der aufgrund seiner Bedeutung für die soziale Kommunikation auf spezielle Weise verarbeitet wird. Ein Hinweis auf die besondere Bedeutung von Blickreizen ist der Umstand, dass abgewandte Augen zu einer automatischen und nur schwer zu unterdrückenden Verschiebung der Aufmerksamkeit eines Beobachters in Blickrichtung führen (Gaze-Cueing-Effekt, Friesen & Kingstone, 1998). Allerdings gibt es auch Befunde, die die besondere Bedeutung und spezielle Verarbeitung von Blickreizen in Frage stellen. Beispielsweise hat sich gezeigt, dass auch Pfeilreize die räumliche Aufmerksamkeit eines Beobachters auf reflexive Weise lenken können (Ristic et al., 2002; Tipples, 2002). Während die Verhaltensreaktionen auf Blick- und Pfeilreize in den meisten Studien keinen Unterschied aufwiesen, hat die Untersuchung der neuronalen Grundlagen dieser Aufmerksamkeitsverschiebung bislang noch keine finale Klarheit erbringen können.

In Teil 1 und Teil 2 der vorliegenden Arbeit hat sich durch den direkten Kontrast von Blick- und Pfeilreizen gezeigt, dass soziale und nicht-soziale Hinweisreize zu einer unterschiedlichen neuronalen Verarbeitung führen. Soziale Reize aktivierten in erster Linie occipito-temporale Regionen, die mit der Verarbeitung von Gesichtern und Blickreizen assoziiert werden (STS, FFG). Dagegen führten nicht-soziale Reize in erster Linie zu einer verstärkten Aktivierung in occipito-parietalen, aber auch in temporalen Arealen, die mit willentlicher Aufmerksamkeits-Kontrolle verknüpft werden. Außerdem hat sich in Teil 1 gezeigt, dass Gehirnregionen zur Verarbeitung von Blickreizen und Gesichtern (STS, FFG) während der Verarbeitung sozialer Reize verstärkt mit Arealen zur Verarbeitung von Aufmerksamkeit (frontale Augenfelder, intraparietaler Sulcus) und salienter sozialer Reize (Amygdala) verbunden waren.

Diese Ergebnisse unterstützen klar die Position, die eine spezielle Verarbeitung menschlicher Blickreize, die sich von der Verarbeitung nicht-sozialer direktonaler Hinweisreize unterscheidet, befürwortet.

3.4.4.2. SOA

Die Verhaltensergebnisse der vorliegenden Studie und auch viele andere Untersuchungen haben gezeigt, dass es sich beim Gaze-Cueing-Effekt nicht um einen universellen Effekt handelt. Neben dem Geschlecht des Probanden und den Auswirkungen mancher Krankheiten, können sich auch das Alter des Probanden und die Zeit zwischen Hinweisreiz und Zielreiz (Stimulus-Onset-Asynchrony, SOA) auf den Kongruenz-Effekt auswirken.

In der vorliegenden Arbeit konnte zunächst gezeigt werden, dass lange SOA-Intervalle zu schnelleren Reaktionszeiten führen („foreperiod effect“), die vermutlich mit Vorbereitungsprozessen und Erwartungen seitens des Probanden einhergehen. Im Einklang damit wurde

vermutet, dass längere SOAs zu einer zusätzlichen neuronalen Aktivierung führen würden. Die Ergebnisse dieser Studien zeigten jedoch, dass nicht nur lange, sondern auch kurze SOA-Intervalle zu mehr Gehirnaktivierung führten. Diese zusätzliche Aktivierung umfasste vor allem occipito-temporale, aber auch cinguläre und frontale Areale. Darüber hinaus führte der Vergleich von kurzer und langer SOA auch zu einem unterschiedlich aktivierten funktionellen Netzwerk. Innerhalb dieses Netzwerks zeigte sich bei langer SOA eine stärkere Konnektivität zwischen anterioren Regionen, was auf eine Zunahme kognitiver Kontrollprozesse hindeutet. Bei den sozialen Reizen zeigte sich dazu noch eine stärkere Konnektivität zwischen posterioren Regionen für kurze SOA-Intervalle, was auf eine frühe visuelle Verarbeitung der Blickreize hinweisen könnte. Da sich diese Form der frühen Verarbeitung nur bei den Blickreizen und nicht bei den Pfeilreizen nachweisen ließ, spricht dieses Ergebnis für eine stärker reflexiv geprägte Verarbeitung sozialer Reize.

3.4.4.3. Alter

Neben der SOA kann sich auch das Alter des Probanden auf den Gaze-Cueing-Effekt auswirken. In der Vergangenheit hat sich gezeigt, dass ältere Probanden einen schwächeren Kongruenz-Effekt aufweisen, vor allem bei sozialen Hinweisreizen (Slessor et al., 2016). Dieses Ergebnis konnte in der vorliegenden Studie repliziert werden. Jüngere Probanden wiesen einen signifikant stärkeren Kongruenz-Effekt auf als ältere Probanden. Gleichzeitig wiesen die älteren Probanden eine ausgeprägtere Aktivierung des Thalamus auf, was mit der Bedeutung dieser Gehirnregion für die Regulation von Aufmerksamkeitsprozessen und die Integration kortikaler und subkortikaler Signale zusammenhängen könnte. Darüber hinaus zeigte sich bei den jüngeren Probanden (verglichen mit den älteren Probanden) in Reaktion

auf die sozialen Reize eine erhöhte Konnektivität zwischen frontalen, temporalen und medialen Regionen, die mit höheren sozialen Fähigkeiten, mit Blick- und Gesichter-Wahrnehmung, sowie mit der Verarbeitung von besonders bedeutsamen oder emotionalen Reizen in Verbindung gebracht werden.

Zusammengefasst zeigen die Ergebnisse dieser Studie klar, dass sowohl die SOA als auch das Alter des Probanden einen nicht zu vernachlässigenden Einfluss auf die Reaktionszeiten, die neuronalen Aktivierungen und die funktionelle Konnektivität im Rahmen des Gaze-Cueing-Paradigmas ausüben. Die unterschiedlichen Auswirkungen verschiedener Altersgruppen und SOA-Intervalle zu kennen, könnte vielleicht dabei helfen, einige der Unstimmigkeiten in der Gaze-Cueing-Literatur besser zu verstehen und zukünftige Inkonsistenzen zu vermeiden.

Tabelle 22. Hypothesen Teil 2 – Fazit.

Hypothese 1	Soziale und nicht-soziale Hinweisreize führen zum gleichen Aktivierungsmuster wie in Teil 1.	Bestätigt.
Hypothese 2	Die lange SOA führt zu einer schnelleren Reaktion auf den Zielreiz („foreperiod effect“).	Bestätigt.
Hypothese 3	Sowohl bei sozialen als auch bei nicht-sozialen Hinweisreizen führen kurze und lange SOA zu einer unterschiedlichen neuronalen Aktivierung.	Bestätigt.
Hypothese 4	Sowohl bei sozialen als auch bei nicht-sozialen Hinweisreizen aktivieren kurze und lange SOA unterschiedliche Konnektivitäts-Netzwerke.	Bestätigt.
Hypothese 5	Bei nicht-sozialen Reizen führt eine lange SOA im Vergleich zu einer kurzen SOA zu einer erhöhten funktionellen Konnektivität zwischen Arealen zur willentlichen Aufmerksamkeits-Kontrolle.	Bestätigt. Stärkere Konnektivität zwischen frontalen Arealen.
Hypothese 6	Bei sozialen Reizen führt eine lange SOA im Vergleich zu einer kurzen SOA zu einer erhöhten funktionellen Konnektivität zwischen Arealen zur Verarbeitung sozialer Informationen.	Teilweise Bestätigt. Stärkere Konnektivität zwischen frontalen Arealen. Temporale Areale eher bei kurzer SOA. Amygdala bei nicht-sozialen Reizen.
Hypothese 7	Probanden aus Q3 zeigen einen schwächeren Kongruenz-Effekt als Probanden aus Q1.	Bestätigt bei kurzer SOA.
Hypothese 8	Die Altersgruppen Q1 und Q3 unterscheiden sich hinsichtlich ihrer neuronalen Aktivität bei der Verarbeitung von sozialen und nicht-sozialen Hinweisreizen.	Bestätigt. Stärkere Aktivierung für Q3 im Thalamus.
Hypothese 9	Bei sozialen Reizen gibt es einen Unterschied zwischen den Altersgruppen Q1 und Q3, der sich in einer veränderten funktionellen Konnektivität der Verbindungen frontaler Regionen zeigt.	Bestätigt.
Hypothese 10	Bei sozialen Reizen gibt es einen Unterschied zwischen den Altersgruppen Q1 und Q3, der sich in einer veränderten funktionellen Konnektivität der Verbindungen temporaler Regionen zeigt.	Bestätigt.
Hypothese 11	Bei sozialen Reizen gibt es einen Unterschied zwischen den Altersgruppen Q1 und Q3, der sich in einer veränderten funktionellen Konnektivität der Verbindungen der Amygdala zeigt.	Bestätigt.

4. Ausblick

Die vorliegende Arbeit hat gezeigt, wie sich die Verarbeitung von sozialen und nicht-sozialen räumlichen Hinweisreizen unterscheidet und wie die Zeit zwischen Hinweis- und Zielreiz und das Alter des Probanden den Gaze-Cueing-Effekt und seine neuronale Verarbeitung beeinflussen. In Zukunft sollten weitere Studien den Einfluss anderer SOA-Intervalle und Altersgruppen untersuchen. Es ist durchaus möglich, dass sich mit älteren Probanden das von Slessor et al. (2016) gefundene, für soziale Hinweisreize spezifische Defizit älterer Menschen nachweisen lässt. In diesem Fall könnten die Ergebnisse dieser Studie bereits einen ersten Hinweis darauf geben, welche Regionen und funktionellen Verbindungen von diesem sozialen Defizit betroffen sein dürften.

In Bezug auf die verwendeten Hinweisreize hat diese Studie bereits einen Schritt nach vorne gemacht. Mit dem Verzicht auf eine neutrale Blick-Bedingung wurden die Schwierigkeiten anderer Baseline-Bedingungen (z.B. direkter Blick) umgangen. Zusätzlich sollte die Verwendung komplexer symbolischer Hinweisreize den in vorherigen Studien vielfach vorhandenen Komplexitäts-Unterschied zwischen Blick- und Pfeilreizen ausgleichen. Dagegen sollte die Verwendung naturalistischer Blickreize zu einer realistischeren Cueing-Situation beitragen. Klar ist jedoch, dass in Zukunft noch andere Ansätze gefunden werden müssen, um das soziale Blickverhalten unter realistischen oder alltäglichen Bedingungen zu untersuchen. Das heißt, es muss versucht werden, soziale Kognition in einer echten sozialen Interaktion zu erforschen. Es hat sich nämlich gezeigt, dass die aktive Auseinandersetzung mit dem Interaktionspartner von entscheidender Wichtigkeit für das Verständnis mentaler Zustände und die Entwicklung von Theory of Mind ist (Schilbach et al., 2013). Daher sollte in Zukunft

der Tatsache Rechnung getragen werden, dass ein sozialer Blick mindestens zwei Personen benötigt, die miteinander von Angesicht zu Angesicht und in Echtzeit interagieren (Pfeiffer et al., 2013). Während die bisherige Gaze-Cueing-Forschung wichtige Erkenntnisse in Bezug auf die neuronalen Grundlagen der Blick-Verarbeitung erbracht hat, müssen zukünftige Studien Paradigmen schaffen, die auch die Initiierung von Blickkontakt und das Beobachten von Reaktionen auf das eigene Blickverhalten berücksichtigen (Schilbach et al., 2013; Pfeiffer et al., 2013). Derzeit gibt es schon einige neuere Entwicklungen und Ansätze, die sich mit diesem Thema befassen (für eine Übersicht siehe Pfeiffer et al., 2013). Beispielsweise werden in „Virtual reality“-Studien die Interaktionen von Probanden mit virtuellen Avataren untersucht (z.B. Wilms et al., 2010). Zuvor konnte gezeigt werden, dass die Interaktion mit anthropomorphen Figuren zu den gleichen Verhaltensweisen und Reaktionen führte, wie sie in realen zwischenmenschlichen Interaktionen auftreten (Hoyt et al., 2003; Bailenson et al., 2003; Gillath et al., 2008). In anderen Studien kamen statt virtuellen Avataren Live-Video-Aufnahmen zum Einsatz. Zum Beispiel nutzten Redcay et al. (2010) eine Live-Übertragung in den Scanner-Raum, damit der Proband während der fMRT-Messung mit dem Versuchsleiter interagieren konnte. Beim Vergleich einer Live-Bedingung mit einer aufgenommenen Bedingung, bei der der Proband nur eine vorher gemachte Aufnahme des Versuchsleiters zu sehen bekam, zeigte sich eine stärkere Aktivierung in Arealen, die mit sozialer Kognition und Belohnungsprozessen verknüpft werden. Neben virtueller Realität und Video-Chats werden auch fMRT – und EEG – Hyperscanning – Experimente eingesetzt, bei denen zwei oder mehr Personen gleichzeitig gemessen werden können (z.B. Saito et al., 2010).

Es ist leicht, zu erkennen, dass diese Art, soziale Kognition zu untersuchen, viele Vorteile hat. Beispielsweise könnten die neuen Methoden sehr hilfreich dabei sein, Personen mit Autismus zu untersuchen, bei denen abstraktere Methoden nicht fein oder genau genug sein

könnten, um die wahre Natur ihrer sozialen Defizite aufzudecken (Redcay et al., 2010). Allerdings bergen die neuen Methoden nicht nur eine Menge Vorteile, sondern auch Probleme, die überwunden werden müssen. Ein Problem von realen Interaktionen ist beispielsweise, dass sie relativ unkontrolliert ablaufen. Beispielsweise beinhaltet das Gesicht einer Person neben der Augenregion auch noch viele andere, non-verbale Hinweisreize, deren Auswirkungen nicht gut vom Effekt des Blickreizes zu trennen sind. Virtuelle Avatare bieten eine Möglichkeit, diese Auswirkungen besser zu kontrollieren, stellen aber gleichzeitig wieder eine Abstraktion von der Realität dar (Pfeiffer et al., 2013).

Auch in Bezug auf die verwendeten Methoden stellt diese Arbeit einen Schritt in eine vielversprechende Richtung dar. Mithilfe der Analyse der funktionellen Konnektivität konnten modellunabhängig Fragestellungen untersucht werden, die mit anderen Methoden nicht beantwortet werden können. Auf diese Weise wurden Zusammenhänge zwischen Gehirnregionen aufgedeckt, die darauf hindeuten, dass verschiedene Areale bei der Verarbeitung sozialer Hinweisreize zusammenarbeiten und dass die Verbindungen zwischen den Regionen methodischen und altersabhängigen Variationen unterworfen sind. Damit unterstützen diese Ergebnisse die Annahme, dass gesunde oder unbeeinträchtigte Gehirnfunktion nicht nur aus der Aktivität einzelner Regionen, sondern aus der dynamischen Aktivität eines oder mehrerer über das ganze Gehirn verteilter Netzwerke entsteht. Aufgrund ihrer Eignung, diese dynamischen Zusammenhänge zwischen Regionen zu untersuchen, wird die Analyse der funktionellen Konnektivität wohl auch in Zukunft eine wichtige Rolle bei der Untersuchung neuronaler Abläufe spielen. Es ist zu erwarten, dass das „Human Connectome Project“ schon bald den bislang größten und detailreichsten Einblick in das Zusammenspiel der Regionen im gesunden menschlichen Gehirn gewähren und dabei Daten hervorbringen wird, die eine noch bessere Analyse und Einordnung bisheriger Forschungs-

ergebnisse ermöglichen. Darüber hinaus wird vermutlich auch die Untersuchung der effektiven Konnektivität, mit deren Hilfe sich Aussagen über Kausalzusammenhänge im Gehirn machen lassen, weiterhin an Bedeutung gewinnen. Methoden wie das „structural equation model“, die „granger causality analysis“ und das „dynamic causal modeling“ ermöglichen es schon jetzt, effektive Konnektivität in Reaktion auf eine Aufgabe darzustellen (Friston, 2011). Allerdings gibt es auch noch einige Kontroversen in Bezug auf die Anwendung dieser Verfahren im Rahmen von fMRT-Analysen (Friston, 2011; Sala-Llonch et al., 2015), die in Zukunft mit neuen Methoden oder Verfahren erst überwunden werden müssen.

Zusätzlich zu diesen methodischen Überlegungen sollte in Zukunft versucht werden, weitere Einflussfaktoren zu untersuchen, die sich auf den Gaze-Cueing-Effekt auswirken können. Den Effekt und seine modulierenden Bedingungen genau zu charakterisieren, wird nötig sein, um das Paradigma in zukünftigen Untersuchungen bei Patienten mit verschiedenen Erkrankungen sinnvoll einsetzen zu können. Ein Beispiel wären hier Patienten mit Schizophrenie. Diese weisen neben allgemein-kognitiven Störungen, unter anderem im Bereich der Aufmerksamkeit, auch soziale Funktionsdefizite auf. Häufig sind davon auch höhere sozial-kognitive Fähigkeiten, wie Theory of Mind, betroffen. Einige Studien (Akiyama et al., 2008; Langdon et al., 2006; Dalmaso et al., 2013) haben bereits gezeigt, dass sich soziale Defizite von Patienten mit Schizophrenie mit dem Gaze-Cueing-Paradigma erfassen lassen. In diesen Studien zeigten die Patienten meist schwächere Reaktionen auf soziale Blickreize als die gesunden Probanden. Gleichzeitig weisen an Schizophrenie erkrankte Patienten häufig Volumendefizite in Gehirnarealen auf, die mit der Verarbeitung sozialer Blickreize in Verbindung gebracht werden (z.B. superiorer temporaler Sulcus; Kasai et al., 2003).

Demnach könnte es sein, dass den sozialen Defiziten der Patienten ein neuronales Korrelat zugrunde liegt.

Die vorliegende Arbeit hat gezeigt, welche Regionen durch soziale und nicht-soziale Hinweisreize bei gesunden Probanden aktiviert werden und wie SOA und Alter den Effekt und seine neuronalen Grundlagen beeinflussen. Dadurch wird es in Zukunft hoffentlich möglich sein, Menschen mit verschiedenen psychischen Erkrankungen zu untersuchen und die Herkunft ihrer sozial-kognitiven Defizite besser zu verstehen. Natürlich liegt diesem Plan der ultimative Wunsch zugrunde, eine bessere Behandlung für die sozialen Schwierigkeiten der Patienten zu finden.

Literaturverzeichnis

- Adams, R. B., & Kleck, R. E. (2005). Effects of direct and averted gaze on the perception of facially communicated emotion. *Emotion, 5*(1), 3–11. <https://doi.org/10.1037/1528-3542.5.1.3>
- Addis, D. R., Wong, A. T., & Schacter, D. L. (2007). Remembering the past and imagining the future: Common and distinct neural substrates during event construction and elaboration. *Neuropsychologia, 45*(7), 1363–1377. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2006.10.016>
- Adolphs, R., Baron-Cohen, S., & Tranel, D. (2002). Impaired Recognition of Social Emotions following Amygdala Damage. *Journal of Cognitive Neuroscience, 14*(8), 1264–1274. <https://doi.org/10.1162/089892902760807258>
- Aertsen, A. M., Gerstein, G. L., Habib, M. K., & Palm, G. (1989). Dynamics of neuronal firing correlation: modulation of “effective connectivity.” *Journal of Neurophysiology, 61*(5), 900–917. <https://doi.org/10.1152/jn.1989.61.5.900>
- Akiyama, T., Kato, M., Muramatsu, T., Maeda, T., Hara, T., & Kashima, H. (2008). Gaze-triggered orienting is reduced in chronic schizophrenia. *Psychiatry Research, 158*(3), 287–296. <https://doi.org/10.1016/j.psychres.2006.12.004>
- Akiyama, T., Kato, M., Muramatsu, T., Saito, F., Umeda, S., & Kashima, H. (2006). Gaze but not arrows: A dissociative impairment after right superior temporal gyrus damage. *Neuropsychologia, 44*(10), 1804–1810. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2006.03.007>
- Alexander, N., Klucken, T., Koppe, G., Osinsky, R., Walter, B., Vaitl, D., ... Hennig, J. (2012). Interaction of the serotonin transporter-linked polymorphic region and environmental adversity: Increased amygdala-hypothalamus connectivity as a potential mechanism linking neural and endocrine hyperreactivity. *Biological Psychiatry, 72*(1), 49–56. <https://doi.org/10.1016/j.biopsych.2012.01.030>
- Allison, T., Puce, A., & McCarthy, G. (2000). Social perception from visual cues: Role of the STS region. *Trends in Cognitive Sciences, 4*(7), 267–278. [https://doi.org/10.1016/S1364-6613\(00\)01501-1](https://doi.org/10.1016/S1364-6613(00)01501-1)
- Alwall, N., Johansson, D., & Hansen, S. (2010). The gender difference in gaze-cueing: Associations with empathizing and systemizing. *Personality and Individual Differences, 49*(7), 729–732. <https://doi.org/10.1016/j.paid.2010.06.016>
- Andrés, P., Van der Linden, M., & Parmentier, F. B. R. (2004). Directed forgetting in working memory: Age-related differences. *Memory, 12*(2), 248–256. <https://doi.org/10.1080/09658210244000612>

- Aschersleben, G., Hofer, T., & Jovanovic, B. (2008). The link between infant attention to goal-directed action and later theory of mind abilities. *Developmental Science*, *11*(6), 862–868. <https://doi.org/10.1111/j.1467-7687.2008.00736.x>
- Ashwin, E. S., Hietanen, J., Baron-Cohen, S., Ashwin, E. S., & Hietanen, J. K. (2015). Title: Atypical integration of social cues for orienting to gaze direction in adults with autism Atypical integration of social cues for orienting to gaze direction in adults with autism. *Journal Title: Molecular Autism. Brain, Cognition and Behavior*, *6*, 1–10. <https://doi.org/10.1186/2040-2392-6-5>
- Astington, J. W., & Barriault, T. (2001). Children's theory of mind - How young children come to understand that people have thoughts and feelings. *Infants & Young Children*.
- Awh, E., Armstrong, K. M., & Moore, T. (2006). Visual and oculomotor selection: Links, causes and implications for spatial attention. *Trends in Cognitive Sciences*, *10*(3), 124–130. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2006.01.001>
- Baas, D., Aleman, A., & Kahn, R. S. (2004). Lateralization of amygdala activation: A systematic review of functional neuroimaging studies. *Brain Research Reviews*, *45*(2), 96–103. <https://doi.org/10.1016/j.brainresrev.2004.02.004>
- Bailenson, J. N., Blascovich, J., Beall, A. C., & Loomis, J. M. (2003). Interpersonal Distances in Virtual Environments. *Personality and Social Psychology Bulletin*, *29*(7), 819–833. <https://doi.org/10.1177/0146167203253270>
- Baron-Cohen, S. (1989). The Autistic Child's Theory of Mind: a Case of Specific Developmental Delay. *Journal of Child Psychology & Psychiatry*, *30*(2), 285–297.
- Baron-Cohen, S. (1995). The eye direction detector (EDD) and the shared attention mechanism (SAM): Two cases for evolutionary psychology. In C. Moore & P. J. Dunham (Eds.), *Joint attention: Its origins and role in development* (pp. 41-59). Hillsdale, NJ, US: Lawrence Erlbaum Associates, Inc
- Baron-Cohen, S., Wheelwright, S., & Jolliffe, T. (1997). Is there a language of the eyes? Evidence from normal adults, and adults with autism or Asperger syndrome. *Visual Cognition*, (March 2012), 37–41. Retrieved from <http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/713756761>
- Baron-Cohen, S., Baldwin, D. A., & Crowson, M. (1997). Do Children with Autism Use the Speaker's Direction of Gaze Strategy to Crack the Code of Language. *Child Development*, *68*(1), 48–57.
- Baron-Cohen, S., Wheelwright, S., Skinner, R., Martin, J., & Clubley, E. (2001). The Autism Spectrum Quotient : Evidence from Asperger syndrome/high functioning autism, males and females, scientists and mathematicians. *Journal of Autism and Developmental Disorders*, *31*(1), 5–17. <https://doi.org/10.1023/A:1005653411471>

- Baron-Cohen, S., Jolliffe, T., Mortimore, C., Robertson, M., & Baron-Cohen. (1997). Another advanced test of theory of mind: evidence from very high functioning adults with autism or Asperger Syndrome. *Journal of Child Psychology & Psychiatry*, *38*(7), 813–822. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7610.1997.tb01599.x>
- Baron-Cohen, S., O’Riordan, M., Stone, V., Jones, R., Plaisted, K. (1999). Recognition of faux pas by normally developing children and children with Asperger syndrome or high-functioning autism. *J Autism Dev Disord*, *29*(5), 407-18.
- Batki, A., Baron-Cohen, S., Wheelwright, S., Connellan, J., & Ahluwalia, J. (2000). Is there an innate gaze module? Evidence from human neonates. *Infant Behavior and Development*, *23*(2), 223–229. [https://doi.org/10.1016/S0163-6383\(01\)00037-6](https://doi.org/10.1016/S0163-6383(01)00037-6)
- Bayliss, A. P., & Tipper, S. P. (2007). Predictive Gaze Cues and Personality Judgments : Should Eye Trust You, *17*(6), 514–520. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9280.2006.01737.x>. Predictive
- Bayliss, A. P., Paul, M. A., Cannon, P. R., & Tipper, S. P. (2006). Gaze cuing and affective judgments of objects: I like what you look at. *Psychonomic Bulletin and Review*, *13*(6), 1061–1066. <https://doi.org/10.3758/BF03213926>
- Bayliss, A. P., Pellegrino, G. D., & Tipper, S. P. (2005). Sex differences in eye gaze and symbolic cueing of attention. *Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A: Human Experimental Psychology*, *58*(4), 631–650. <https://doi.org/10.1080/02724980443000124>
- Bayliss, A. P., & Tipper, S. P. (2005). Gaze and arrow cueing of attention reveals individual differences along the autism spectrum as a function of target context. *British Journal of Psychology*, *96*(1), 95–114. <https://doi.org/10.1348/000712604X15626>
- Beer, J. S., John, O. P., Scabini, D., & Knight, R. T. (2006). Orbitofrontal cortex and social behavior: Integrating self-monitoring and emotion-cognition interactions. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *18*(6), 871–879. <https://doi.org/10.1162/jocn.2006.18.6.871>
- Behrmann, M., Geng, J. J., & Shomstein, S. (2004). Parietal cortex and attention. *Current Opinion in Neurobiology*, *14*(2), 212–217. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2004.03.012>
- Bertelson, P. (1966). The Time Course of Preparation. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *272–279*.
- Bischoff M, Walter B, Blecker CR, Morgen K, Vaitl D, Sammer G. Utilizing the ventriloquism-effect to investigate audio-visual binding. *Neuropsychologia*. 2007; *45*:578–586.
- Blais, C., Jack, R. E., Scheepers, C., Fiset, D., & Caldara, R. (2008). Culture shapes how we look at faces. *PLoS ONE*, *3*(8). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0003022>
- Bobak, A. K., & Langton, S. R. H. (2015). Working memory load disrupts gaze-cued orienting of attention. *Frontiers in Psychology*, *6*(August), 1–11. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2015.01258>

- Bock, S. W., Dicke, P., & Thier, P. (2008). How precise is gaze following in humans? *Vision Research*, 48(7), 946–957. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2008.01.011>
- Brooks, R., & Meltzoff, A. (2005). The development of gaze following and its relations to language. *Developmental Science*, 8(6), 535–543. <https://doi.org/10.1111/j.1467-7687.2005.00445.x>.The
- Brooks, R., Meltzoff, A. (2002). The Importance of Eyes: How Infants Interpret Adult Looking Behavior. *Developmental Psychology*, 38(6), 958–966. <https://doi.org/10.1007/s11103-011-9767-z>.Plastid
- Brosch, M., Selezneva, E., & Scheich, H. (2011). Representation of Reward Feedback in Primate Auditory Cortex. *Frontiers in Systems Neuroscience*, 5(February), 1–12. <https://doi.org/10.3389/fnsys.2011.00005>
- Brothers, L. (1990). The Neural Basis of Primate Social Communication. *Motivation and Emotion*, 14(2), 81–91. <https://doi.org/10.1007/BF00991637>
- Brüne, M. (2005). “Theory of mind” in schizophrenia: A review of the literature. *Schizophrenia Bulletin*, 31(1), 21–42. <https://doi.org/10.1093/schbul/sbi002>
- Brunet, E., Sarfati, Y., Hardy-Baylé, M. C., & Decety, J. (2000). A PET investigation of the attribution of intentions with a nonverbal task. *NeuroImage*, 11(2), 157–166. <https://doi.org/10.1006/nimg.1999.0525>
- Burgess, N., Maguire, E. A., & O’Keefe, J. (2002). The human hippocampus and spatial and episodic memory. *Neuron*, 35(4), 625–641. [https://doi.org/10.1016/S0896-6273\(02\)00830-9](https://doi.org/10.1016/S0896-6273(02)00830-9)
- Burra, N., Kerzel, D., & Ramon, M. (2017). Gaze-cueing requires intact face processing – Insights from acquired prosopagnosia. *Brain and Cognition*, 113, 125–132. <https://doi.org/10.1016/j.bandc.2017.01.008>
- Busse, L., Katzner, S., & Treue, S. (2006). Spatial and feature-based effects of exogenous cueing on visual motion processing. *Vision Research*, 46(13), 2019–2027. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2005.12.016>
- Butterworth, G. (1995). Origins of mind in perception and action. In C. Moore and P.J. Dunham (eds.), *Joint Attention: Its Origins and Role in Development*. Hillsdale, NJ: Erlbaum, 29-40.
- Caldara, R., Schyns, P., Mayer, E., Smith, M. L., Gosselin, F., & Rossion, B. (2005). Does prosopagnosia take the eyes out of face representations? Evidence for a defect in representing diagnostic facial information following brain damage. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 17, 1652–1666. <https://doi.org/10.1162/089892905774597254>

- Calder, A. J., Lawrence, A. D., Keane, J., Scott, S. K., Owen, A. M., Christoffels, I., & Young, A. W. (2002). Reading the mind from eye gaze. *Neuropsychologia*, *40*(8), 1129–1138. [https://doi.org/10.1016/S0028-3932\(02\)00008-8](https://doi.org/10.1016/S0028-3932(02)00008-8)
- Callejas, A., Shulman, G. L., & Corbetta, M. (2013). Dorsal and Ventral Attention Systems Underlie Social and Symbolic Cueing. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *26*(1), 63–80. <https://doi.org/10.1162/jocn>
- Carraro, L., Dalmaso, M., Castelli, L., & Galfano, G. (2015). The politics of attention contextualized: gaze but not arrow cuing of attention is moderated by political temperament. *Cognitive Processing*, *16*(3), 309–314. <https://doi.org/10.1007/s10339-015-0661-5>
- Carraro, L., Dalmaso, M., Castelli, L., Galfano, G., Bobbio, A., & Mantovani, G. (2017). The appeal of the devil's eye: social evaluation affects social attention. *Cognitive Processing*, *18*(1), 97–103. <https://doi.org/10.1007/s10339-016-0785-2>
- Carrington, S. J., & Bailey, A. J. (2009). Are there theory of mind regions in the brain? A review of the neuroimaging literature. *Human Brain Mapping*, *30*(8), 2313–2335. <https://doi.org/10.1002/hbm.20671>
- Caruana, N., Stieglitz Ham, H., Brock, J., Woolgar, A., Kloth, N., Palermo, R., & McArthur, G. (2017). Joint attention difficulties in autistic adults: An interactive eye-tracking study. *Autism*. <https://doi.org/10.1177/1362361316676204>
- Castelli, F., Happé, F., Frith, U., & Frith, C. (2000). Movement of mind : a functional imaging study of perception and interpretation of complex intentional movement patterns
Movement and Mind : A Functional Imaging Study of Perception and Interpretation of Complex Intentional Movement Patterns. *Neuroimage*, *12*(3), 314–325. <https://doi.org/10.1006/nimg.2000.0612>
- Charman, T. (2003). Why is joint attention a pivotal skill in autism? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *358*(1430), 315–324. <https://doi.org/10.1098/rstb.2002.1199>
- Charman, T., Baron-Cohen, S., Swettenham, J., Baird, G., Cox, A., & Drew, A. (2000). Testing joint attention, imitation, and play as infancy precursors to language and theory of mind. *Cognitive Development*, *15*(4), 481–498. [https://doi.org/10.1016/S0885-2014\(01\)00037-5](https://doi.org/10.1016/S0885-2014(01)00037-5)
- Cheal, M. & Chastain, G. (2002). Timing of facilitatory and inhibitory effects of visual attention. *Visual Cognition*, *9* (8), 969-1002.
- Chica, A. B., Bartolomeo, P., & Valero-Cabre, A. (2011). Dorsal and Ventral Parietal Contributions to Spatial Orienting in the Human Brain. *Journal of Neuroscience*, *31*(22), 8143–8149. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5463-10.2010>

- Chow, V., Poulin-Dubois, D., & Lewis, J. (2008). To see or not to see: Infants prefer to follow the gaze of a reliable looker: PAPER. *Developmental Science*, *11*(5), 761–770. <https://doi.org/10.1111/j.1467-7687.2008.00726.x>
- Cichocka, M., & Bereś, A. (2018). From fetus to older age: A review of brain metabolic changes across the lifespan. *Ageing Res Rev*, *1*(46), 60–73.
- Cline, M. (1967). The Perception of Where a Person Is Looking. *The American Journal of Psychology*, *80*(1), 41–50.
- Connellan, J., Baron-Cohen, S., Wheelwright, S., Batki, A., & Ahluwalia, J. (2000). Sex differences in human neonatal social perception. *Infant Behavior and Development*, *23*(1), 113–118. [https://doi.org/10.1016/S0163-6383\(00\)00032-1](https://doi.org/10.1016/S0163-6383(00)00032-1)
- Conty, L., Gimmig, D., Belletier, C., George, N., & Huguet, P. (2010). The cost of being watched: Stroop interference increases under concomitant eye contact. *Cognition*, *115*(1), 133–139. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2009.12.005>
- Conty, L., Tijus, C., Hugueville, L., Coelho, E., & George, N. (2006). Searching for asymmetries in the detection of gaze contact versus averted gaze under different head views: A behavioural study. *Spatial Vision*, *19*(6), 529–545. <https://doi.org/10.1163/156856806779194026>
- Corbetta, M., Kincade, J. M., Ollinger, J. M., McAvoy, M. P., & Shulman, G. L. (2000). Voluntary orienting is dissociated from target detection in human posterior parietal cortex. *Nature Neuroscience*, *3*(3), 292–297. <https://doi.org/10.1038/73009>
- Corbetta, M., Patel, G., & Shulman, G. L. (2008). The Reorienting System of the Human Brain: From Environment to Theory of Mind. *Neuron*, *58*(3), 306–324. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2008.04.017>
- Corbetta, M., & Shulman, G. L. (2002). Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nature Reviews Neuroscience*, *3*(3), 201–215. <https://doi.org/10.1038/nrn755>
- Corbetta, M., & Shulman, G. L. (2011). *Spatial Neglect and Attention Networks*. *Annual Review of Neuroscience* (Vol. 34). <https://doi.org/10.1146/annurev-neuro-061010-113731>
- Correa, Á., Lupiáñez, J., Milliken, B., & Tudela, P. (2004). Endogenous temporal orienting of attention in detection and discrimination tasks. *Perception and Psychophysics*, *66*(2), 264–278. <https://doi.org/10.3758/BF03194878>
- Coull, J. T., Frith, C. D., Büchel, C., & Nobre, A. C. (2000). Orienting attention in time: Behavioural and neuroanatomical distinction between exogenous and endogenous shifts. *Neuropsychologia*, *38*(6), 808–819. [https://doi.org/10.1016/S0028-3932\(99\)00132-3](https://doi.org/10.1016/S0028-3932(99)00132-3)

- Crespi, B. J. (2001). The evolution of social behavior in microorganisms. *Trends in Ecology & Evolution*, *16*(4), 178–183. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02115-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02115-2)
- Cristinzio, C., N'Diaye, K., Seeck, M., Vuilleumier, P., & Sander, D. (2010). Integration of gaze direction and facial expression in patients with unilateral amygdala damage. *Brain*, *133*(1), 248–261. <https://doi.org/10.1093/brain/awp255>
- Dalmaso, M., Galfano, G., Tarqui, L., Forti, B., & Castelli, L. (2013). Is social attention impaired in schizophrenia? Gaze, but not pointing gestures, is associated with spatial attention deficits. *Neuropsychology*, *27*(5), 608–613. <https://doi.org/10.1037/a0033518>
- Dawson, G., Meltzoff, A. N., Osterling, J., Rinaldi, J., & Brown, E. (1998). Children with autism fail to orient to naturally occurring social stimuli. *Journal of Autism and Developmental Disorders*, *28*(6), 479–485. <https://doi.org/10.1023/A:1026043926488>
- Dawson, G., Munson, J., Estes, A., Osterling, J., McPartland, J., Toth, K., ... Abbott, R. (2002). Neurocognitive function and joint attention ability in young children with autism spectrum disorder versus developmental delay. *Child Development*, *73*(2), 345–358. <https://doi.org/10.1111/1467-8624.00411>
- De Bourbon-Teles, J., Bentley, P., Koshino, S., Shah, K., Dutta, A., Malhotra, P., ... Soto, D. (2014). Thalamic control of human attention driven by memory and learning. *Current Biology*, *24*(9), 993–999. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.03.024>
- De Jong, M. C., Van Engeland, H., & Kemner, C. (2008). Attentional effects of gaze shifts are influenced by emotion and spatial frequency, but not in autism. *Journal of the American Academy of Child and Adolescent Psychiatry*, *47*(4), 443–454. <https://doi.org/10.1097/CHI.0b013e31816429a6>
- Deaner, R. O., Shepherd, S. V., & Platt, M. L. (2007). Familiarity accentuates gaze cuing in women but not men. *Biology Letters*, *3*(1), 65–68. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2006.0564>
- Deen, B., Koldewyn, K., Kanwisher, N., & Saxe, R. (2015). Functional organization of social perception and cognition in the superior temporal sulcus. *Cerebral Cortex*, *25*(11), 4596–4609. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhv111>
- Desikan, R. S., Ségonne, F., Fischl, B., Quinn, B.T., Dickerson, B. C., Blacker, D., Buckner, R. L., Dale, A. M., Maguire, R. P., Hyman, B. T., Albert, M. S., Killiany, R. J. (2006). An automated labeling system for subdividing the human cerebral cortex on MRI scans into gyral based regions of interest. *Neuroimage*, *31*(3), 968–80.
- Dodd, M. D., Hibbing, J. R., & Smith, K. B. (2011). The politics of attention: Gaze-cuing effects are moderated by political temperament. *Attention, Perception, and Psychophysics*, *73*(1), 24–29. <https://doi.org/10.3758/s13414-010-0001-x>
- Doherty, M. J., Anderson, J. R., & Howieson, L. (2009). The rapid development of explicit gaze judgment ability at 3 years. *Journal of Experimental Child Psychology*, *104*(3), 296–312. <https://doi.org/10.1016/j.jecp.2009.06.004>

- Driver, J., Davis, G., Ricciardelli, P., Kidd, P., Maxwell, E., & Baron-Cohen, S. (1999). Gaze perception triggers reflexive visuospatial orienting. *Visual Cognition*, 6(5), 509–540.
- Edelstyn, N., Mayes, A., Ellis, S. (2014). Damage to the dorsomedial thalamic nucleus, central lateral intralaminar thalamic nucleus, and midline thalamic nuclei on the right-side impair executive function and attention under conditions of high demand but not low demand. *The Neural Basis of Cognition*, 20 (2), 121-132.
- Eisenbarth, H., & Alpers, G. W. (2011). Happy Mouth and Sad Eyes: Scanning Emotional Facial Expressions. *Emotion*, 11(4), 860–865. <https://doi.org/10.1037/a0022758>
- Emery, N. J. (2000). The eyes have it: The neuroethology, function and evolution of social gaze. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 24(6), 581–604. [https://doi.org/10.1016/S0149-7634\(00\)00025-7](https://doi.org/10.1016/S0149-7634(00)00025-7)
- Engell, A. D., & Haxby, J. V. (2007). Facial expression and gaze-direction in human superior temporal sulcus. *Neuropsychologia*, 45(14), 3234–3241. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2007.06.022>
- Engell, A. D., Nummenmaa, L., Oosterhof, N. N., Henson, R. N., Haxby, J. V., & Calder, A. J. (2010). Differential activation of frontoparietal attention networks by social and symbolic spatial cues. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 5(4), 432–440. <https://doi.org/10.1093/scan/nsq008>
- Esslinger C, Walter H, Kirsch P, Erk S, Schnell K, Arnold C, et al. (2009) Neural mechanisms of a genome-wide supported psychosis variant. *Science*, 324:605.
- Ethofer, T., Gschwind, M., & Vuilleumier, P. (2011). Processing social aspects of human gaze: A combined fMRI-DTI study. *NeuroImage*, 55(1), 411–419. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2010.11.033>
- Fama, R., & Sullivan, E. (2015). Thalamic structures and associated cognitive functions: Relations with age and aging. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 54, 29–37. <https://doi.org/10.1515/jci-2013-0007>. Targeted
- Farroni, T., Menon, E., & Johnson, M. H. (2006). Factors influencing newborns' preference for faces with eye contact. *Journal of Experimental Child Psychology*, 95(4), 298–308. <https://doi.org/10.1016/j.jecp.2006.08.001>
- Filley, C., (2001). *The Behavioral Neurology of White Matter*. Oxford University Press.
- Fox, E., Calder, A. J., & Yiend, J. (2007). Anxiety and sensitivity to gaze direction in emotionally expressive faces. *Emotion*, 7(3), 478–486. <https://doi.org/10.1037/1528-3542.7.3.478>. Anxiety
- Frazier, J. A., Chiu, S., Breeze, J. L., Makris, N., Lange, N., Kennedy, D. N., Herbert, M.R., Bent, E. K., Koneru, V. K., Dieterich, M. E., Hodge, S. M., Rauch, S. L., Grant, P. E., Cohen, B. M., Seidman, L. J., Caviness, V. S., Biederman, J. (2005). Structural brain magnetic

- resonance imaging of limbic and thalamic volumes in pediatric bipolar disorder. *Am J Psychiatry*, 162(7),1256-65.
- Friesen, C. K., & Kingstone, A. (1998). The eyes have it! Reflexive orienting is triggered by nonpredictive gaze. *Psychonomic Bulletin and Review*, 5(3), 490–495.
<https://doi.org/10.3758/BF03208827>
- Friesen, C. K., Moore, C., & Kingstone, A. (2005). Does gaze direction really trigger a reflexive shift of spatial attention? *Brain and Cognition*, 57(1), 66–69.
<https://doi.org/10.1016/j.bandc.2004.08.025>
- Friesen, C. K., Ristic, J., & Kingstone, A. (2004). Attentional Effects of Counterpredictive Gaze and Arrow Cues. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 30(2), 319–329. <https://doi.org/10.1037/0096-1523.30.2.319>
- Frischen, A., Bayliss, A. P., & Tipper, S. P. (2007). Gaze Cueing of Attention: Visual Attention, Social Cognition, and Individual Differences. *Psychological Bulletin*, 133(4), 694–724.
<https://doi.org/10.1037/0033-2909.133.4.694>
- Frischen, A., & Tipper, S. P. (2004). Orienting attention via observed gaze shift evokes longer term inhibitory effects: Implications for social interactions, attention, and memory. *Journal of Experimental Psychology: General*, 133(4), 516–533.
<https://doi.org/10.1037/0096-3445.133.4.516>
- Friston, K. (1995). Functional and effective connectivity in neuroimaging: a synthesis. *Human Brain Mapping*, 2, 56–78.
- Friston, K. (2002). Functional integration and inference in the brain. *Progress in Neurobiology*, 59(1), 1–31.
- Friston, K. J. (2011). Functional and Effective Connectivity: A Review. *Brain Connectivity*, 1(1), 13–36. <https://doi.org/10.1089/brain.2011.0008>
- Friston, K., Frith, C., Liddle, P., & Frackowiak, R. (1993). Functional connectivity: the principal-component analysis of large (PET) data sets. *Journal of Cerebral Blood Flow Metabolism*, 13, 5–14. Retrieved from
- Frith, C. D., & Corcoran, R. (1996). Exploring ‘theory of mind’ in people with schizophrenia. *Psychological Medicine*, 26(03), 521. <https://doi.org/10.1017/S0033291700035601>
- Frith, U., & Frith, C. (2001). The biological basis of social interaction. *Current Directions in Psychological Science*, 10(5), 151–155. <https://doi.org/10.1111/1467-8721.00137>
- Gabay, S., & Henik, A. (2008). The effects of expectancy on inhibition of return. *Cognition*, 106(3), 1478–1486. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2007.05.007>
- Galfano, G., Dalmaso, M., Marzoli, D., Pavan, G., Coricelli, C., & Castelli, L. (2012). Eye gaze cannot be ignored (but neither can arrows). *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 65(10), 1895–1910. <https://doi.org/10.1080/17470218.2012.663765>

- Gamer, M., & Hecht, H. (2007). Are You Looking at Me? Measuring the Cone of Gaze. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 33(3), 705–715. <https://doi.org/10.1037/0096-1523.33.3.705>
- Geerligs, L., Renken, R. J., Saliassi, E., Maurits, N. M., & Lorist, M. M. (2015). A Brain-Wide Study of Age-Related Changes in Functional Connectivity. *Cerebral Cortex*, 25(7), 1987–1999. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhu012>
- George, N., Driver, J., & Dolan, R. J. (2001). Seen gaze-direction modulates fusiform activity and its coupling with other brain areas during face processing. *NeuroImage*, 13(6), 1102–1112. <https://doi.org/10.1006/nimg.2001.0769>
- Geschwind N., (1965) Disconnexion syndromes in animals and man: Part 1. *Brain*, 88, 237–294
- Gillath, O., McCall, C., Shaver, P., & Blascovich, J. (2008). What can virtual reality teach us about prosocial tendencies in real and virtual environments? *Media Psychology*, 11(2), 259-282.
- Goldstein, J. M., Seidman, L. J., Makris, N., Ahern, T., O'Brien, L. M., Caviness, V. S., Kennedy, D. N., Faraone, S. V., Tsuang, M. T. (2007). Hypothalamic abnormalities in schizophrenia: sex effects and genetic vulnerability. *Biol Psychiatry*, 61(8), 935-45.
- Graham, R., Friesen, C., Fichtenholtz, H. & LaBar, K. (2010). Modulation of reflexive orienting to facial expressions. *Visual Cognition*, 18 (3), 331-368.
- Greene, D. J., Mooshagian, E., Kaplan, J. T., Zaidel, E., & Iacoboni, M. (2009). The neural correlates of social attention: Automatic orienting to social and nonsocial cues. *Psychological Research*, 73(4), 499–511. <https://doi.org/10.1007/s00426-009-0233-3>
- Grinnell, J., & McComb, K. (2001). Roaring and social communication in african lions: The limitations imposed by listeners. *Animal Behaviour*, 62(1), 93–98. <https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1735>
- Grosbras, M. H., Laird, A. R., & Paus, T. (2005). Cortical regions involved in eye movements, shifts of attention, and gaze perception. *Human Brain Mapping*, 25(1), 140–154. <https://doi.org/10.1002/hbm.20145>
- Hahn, B., Ross, T., & Stein, E. (2006). Neuroanatomical dissociation between bottom-up and top-down processes of visuospatial selective attention. *Neuroimage*, 32(2), 842–853. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.04.177>.
- Hains, S. M. J., & Muir, D. W. (1996). Infant Sensitivity to Adult Eye Direction. *Child Development*, 67(5), 1940–1951.
- Haist, F., Adamo, M., Westerfield, M., Courchesne, E., & Townsend, J. (2005). Developmental Neuropsychology The Functional Neuroanatomy of Spatial Attention in Autism Spectrum Disorder. *Developmental Neuropsychology*, 27(3), 425–458.

- Hamilton, A. F. de C. (2016). Gazing at me: the importance of social meaning in understanding direct gaze cues. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences.*, 371. <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0080>
- Hardee, J. E., Thompson, J. C. J. C., & Puce, A. (2008). The left amygdala knows fear: Laterality in the amygdala response to fearful eyes. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 3(1), 47–54. <https://doi.org/10.1093/scan/nsn001>
- Harrington, F. H., & Mech, D. L. (1978). Wolf Howling and its Role in Territory Maintenance. *Behaviour*, LXVIII(3–4), 207–249.
- Hartshore, J.K., & Germine, L.T. (2015). When does cognitive functioning peak? The asynchronous rise and fall of different cognitive abilities across the lifespan. *Psychological Science*, 26(4), 433-443.
- Haxby, J. V., Hoffman, E. A., & Gobbini, M. I. (2002). Human neural systems for face recognition and social communication. *Biol Psychiatry*, 51(1), 59–67. [https://doi.org/10.1016/S0006-3223\(01\)01330-0](https://doi.org/10.1016/S0006-3223(01)01330-0)
- Haxby, J. V., Hoffman, E. A., & Gobbini, M. I. (2000). The distributed human neural system for face perception. *Trends in Cognitive Sciences*, 4(6), 223–233. [https://doi.org/10.1016/S1364-6613\(00\)01482-0](https://doi.org/10.1016/S1364-6613(00)01482-0)
- Hayward, D. A., & Ristic, J. (2015). Exposing the cuing task: the case of gaze and arrow cues. *Attention, Perception, and Psychophysics*, 77(4), 1088–1104. <https://doi.org/10.3758/s13414-015-0877-6>
- Hayward, D. A., & Ristic, J. (2017). Feature and motion-based gaze cuing is linked with reduced social competence. *Nature Scientific Reports*, 7(March), 1–15. <https://doi.org/10.1038/srep44221>
- He, B. J., Snyder, A. Z., Vincent, J. L., Epstein, A., Shulman, G. L., & Corbetta, M. (2007). Breakdown of functional connectivity in frontoparietal networks underlies behavioral deficits in spatial neglect. *Neuron*, 53, 905–918. doi:10.1016/j.neuron.2007.02.013
- Heimler, B., van Zoest, W., Baruffaldi, F., Rinaldi, P., Caselli, M. C., & Pavani, F. (2015). Attentional orienting to social and nonsocial cues in early deaf adults. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 41(6), 1758–1771. <https://doi.org/10.1037/xhp0000099>
- Hein, G., & Knight, R. T. (2008). Superior Temporal Sulcus—It’s My Area: Or Is It? *Journal of Cognitive Neuroscience*, 20(12), 2125–2136. <https://doi.org/10.1162/jocn.2008.20148>
- Helminen, T. M., Kaasinen, S. M., & Hietanen, J. K. (2011). Eye contact and arousal: The effects of stimulus duration. *Biological Psychology*, 88(1), 124–130. <https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2011.07.002>

- Henderson, J. M., Williams, C. C., & Falk, R. J. (2005). Eye movements are functional during face learning. *Memory and Cognition*, *33*(1), 98–106. <https://doi.org/10.3758/BF03195300>
- Hermens, F. (2018). When do arrows start to compete? A developmental mouse-tracking study. *Acta Psychologica*, *182*(April 2017), 177–188. <https://doi.org/10.1016/j.actpsy.2017.11.015>
- Hermens, F., Bindemann, M., & Mike Burton, A. (2017). Responding to social and symbolic extrafoveal cues: cue shape trumps biological relevance. *Psychological Research*, *81*(1), 24–42. <https://doi.org/10.1007/s00426-015-0733-2>
- Hermens, F., & Walker, R. (2016). The influence of social and symbolic cues on observers' gaze behaviour. *British Journal of Psychology (London, England : 1953)*, *107*(3), 484–502. <https://doi.org/10.1111/bjop.12159>
- Herrington, John; Taylor, James; Grupe, Daniel; Curby, Kim; Schultz, R. (2011). Bidirectional communication between amygdala and fusiform gyrus during facial recognition. *NeuroImage*, *56*(4), 2348–2355. <https://doi.org/10.1007/s10439-011-0452-9>.Engineering
- Hietanen, J. K., Leppänen, J. M., Peltola, M. J., Linna-aho, K., & Ruuhiala, H. J. (2008). Seeing direct and averted gaze activates the approach-avoidance motivational brain systems. *Neuropsychologia*, *46*(9), 2423–2430. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2008.02.029>
- Hietanen, J. K., Nummenmaa, L., Nyman, M. J., Parkkola, R., & Hämäläinen, H. (2006). Automatic attention orienting by social and symbolic cues activates different neural networks: An fMRI study. *NeuroImage*, *33*(1), 406–413. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.06.048>
- Hill, H., Ott, F., & Weisbrod, M. (2005). SOA-dependent N400 and P300 semantic priming effects using pseudoword primes and a delayed lexical decision. *International Journal of Psychophysiology*, *56*(3), 209–221. <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2004.12.004>
- Hill, J. L. (2010). Social Orientin: reflexive versus voluntary control. *Vision Research*, *50*(20), 2080–2092. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2010.07.020>.Social
- Hoffman, E. A., & Haxby, J. V. (2000). Distinct representations of eye gaze and identity in the distributed human neural system for face perception. *Nature Neuroscience*, *3*(1), 80–84.
- Hommel, B., Pratt, J., Colzato, L., & Godjin, R. (2001). Symbolic Control of Visual Attention. *Psychological Science*.
- Hooker, C. I., Paller, K. A., Gitelman, D. R., Parrish, T. B., Mesulam, M. M., & Reber, P. J. (2003). Brain networks for analyzing eye gaze. *Cognitive Brain Research*, *17*(2), 406–418. [https://doi.org/10.1016/S0926-6410\(03\)00143-5](https://doi.org/10.1016/S0926-6410(03)00143-5)

- Hori, E., Tazumi, T., Umeno, K., Kamachi, M., Kobayashi, T., Ono, T., & Nishijo, H. (2005). Effects of facial expression on shared attention mechanisms. *Physiology and Behavior*, *84*(3), 397–405. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2005.01.002>
- Hoyt, C., Blascovich, J., Swinth, K. (2003). Social Inhibition in Immersive Virtual Environments. *Presence: Teleoperators and Virtual Environments*, *12* (2), 183-195.
- Hughes, E. J., Bond, J., Svrckova, P., Makropoulos, A., Ball, G., Sharp, D. J., ... Counsell, S. J. (2012). Regional changes in thalamic shape and volume with increasing age. *NeuroImage*, *63*(3), 1134–1142. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2012.07.043>
- Hutton, S. B., & Nolte, S. (2011). The effect of gaze cues on attention to print advertisements. *Applied Cognitive Psychology*, *25*(6), 887–892. <https://doi.org/10.1002/acp.1763>
- Ishai, A., Schmidt, C. F., & Boesiger, P. (2005). Face perception is mediated by a distributed cortical network. *Brain Research Bulletin*, *67*(1–2), 87–93. <https://doi.org/10.1016/j.brainresbull.2005.05.027>
- Isik, L., Koldewyn, K., Beeler, D., & Kanwisher, N. (2017). Perceiving social interactions in the posterior superior temporal sulcus. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *201714471*. <https://doi.org/10.1073/pnas.1714471114>
- Itier, R. J., & Batty, M. (2009). Neural bases of eye and gaze processing: The core of social cognition. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *33*(6), 843–863. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2009.02.004>
- Jellema, T., Baker, C. I., Wicker, B., & Perrett, D. I. (2000). Neural representation for the perception of the intentionality of actions. *Brain and Cognition*, *44*(2), 280–302. <https://doi.org/10.1006/brcg.2000.1231>
- Jones, B. C., DeBruine, L. M., Main, J. C., Little, A. C., Welling, L. L. M., Feinberg, D. R., & Tiddeman, B. P. (2010). Facial cues of dominance modulate the short-term gaze-cuing effect in human observers. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *277*(1681), 617–624. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1575>
- Jones, B. C., DeBruine, L. M., Little, A. C., Conway, C. A., & Feinberg, D. R. (2006). Integrating gaze direction and expression in preferences for attractive faces. *Psychological Science*, *17*(7), 588–591. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9280.2006.01749.x>
- Jonides, J. (1981). Voluntary versus Automatic Control over the Mind's Eye's Movement. In J. B. Long & A. Baddeley (Eds.), *Attention and Performance IX* (pp. 187–203). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Joseph, R. M., Fricker, Z., & Keehn, B. (2015). Activation of frontoparietal attention networks by non-predictive gaze and arrow cues. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, *10*(2), 294–301. <https://doi.org/10.1093/scan/nsu054>

- Kanwisher, N., & Yovel, G. (2006). The fusiform face area: a cortical region specialized for the perception of faces. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 361(1476), 2109–2128. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1934>
- Kanwisher, N., McDermott, J., & Chun, M. M. (1997). The fusiform face area: a module in human extrastriate cortex specialized for face perception. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 17(11), 4302–4311. <https://doi.org/10.1098/Rstb.2006.1934>
- Kasai, K., Shenton, M., Salisbury, D., Hirayasu, Y., Lee, C., ..., McCarley, R. (2003). Progressive decrease of left superior temporal gyrus gray matter volume in patients with schizophrenia with first-episode schizophrenia. *The American Journal of Psychiatry*, 160(1), 156-164.
- Karnath, H., & Thier, P. (2006). *Neuropsychologie* (2., aktualisierte und erweiterte Auflage.). Berlin, Heidelberg: Springer Medizin Verlag Heidelberg.
- Kawashima, R., Sugiura, M., Kato, T., Nakamura, A., Hatano, K., Ito, K., ... Nakamura, K. (1999). The human amygdala plays an important role in gaze monitoring. *Brain*, 122(4), 779–783. <https://doi.org/10.1093/brain/122.4.779>
- Khurana, B., Habibi, R., Po, J., & Wright, D. B. (2009). Jane versus John: Facial Evaluation as a Function of Informative Eye Gaze. *Social Cognition*, 27(1), 150–160. <https://doi.org/10.1521/soco.2009.27.1.150>
- Kim, Y. H., Gitelman, D. R., Nobre, A. C., Parrish, T. B., Labar, K. S., & Mesulam, M. M. (1999). The large-scale network for spatial attention displays multifactorial overlap but different asymmetry. *Neuroimage*, 9(3), 269–277.
- Kincade, J. M., Abrams, R. A., Astafiev, S. V., Shulman, G. L., & Corbetta, M. (2005). An Event-Related Functional Magnetic Resonance Imaging Study of Voluntary and Stimulus-Driven Orienting of Attention. *Journal of Neuroscience*, 25(18), 4593–4604. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0236-05.2005>
- Kingstone, A., Tipper, C., Ristic, J., & Ngan, E. (2004). The eyes have it!: An fMRI investigation. *Brain and Cognition*, 55(2), 269–271. <https://doi.org/10.1016/j.bandc.2004.02.037>
- Kirchgessner, M. A., Chuang, A. Z., Patel, S. S., & Sereno, A. B. (2015). Intact reflexive but deficient voluntary social orienting in autism spectrum disorder. *Frontiers in Neuroscience*, 9(DEC), 1–13. <https://doi.org/10.3389/fnins.2015.00453>
- Klucken, T., Schweckendiek, J., Koppe, G., Merz, C.J., Kagerer, S., Walter, B., et al. (2012). Neural correlates of disgust- and fear-conditioned responses. *Neuroscience*, 201, 209-218. doi: 10.1016/j.neuroscience.2011.11.007
- Kobayashi, H., & Kohshima, S. (2001). Unique morphology of the human eye and its adaptive meaning: Comparative studies on external morphology of the primate eye. *Journal of Human Evolution*, 40(5), 419–435. <https://doi.org/10.1006/jhev.2001.0468>

- Koelkebeck, K., Pedersen, A., Suslow, T., Kueppers, K. A., Arolt, V., & Ohrmann, P. (2010). Theory of Mind in first-episode schizophrenia patients: Correlations with cognition and personality traits. *Schizophrenia Research*, *119*(1–3), 115–123. <https://doi.org/10.1016/j.schres.2009.12.015>
- Kuhn, G., Pagano, A., Maani, S., & Bunce, D. (2014). Age-related decline in the reflexive component of overt gaze following. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *68*(6), 1073–1081.
- Kuhn, G., Benson, V., Fletcher-Watson, S., Kovshoff, H., McCormick, C. A., Kirkby, J., & Leekam, S. R. (2010). Eye movements affirm: Automatic overt gaze and arrow cueing for typical adults and adults with autism spectrum disorder. *Experimental Brain Research*, *201*(2), 155–165. <https://doi.org/10.1007/s00221-009-2019-7>
- Kuhn, G., & Kingstone, A. (2009). Look away! Eyes and arrows engage oculomotor responses automaticall. *Attention, Perception & Psychophysics*, *71*(3), 481–489. <https://doi.org/10.3758/APP>
- Kuhn, G., Tewson, L., Morpurgo, L., Freebody, S. F., Musil, A. S., & Leekam, S. R. (2011). Developmental changes in the control of saccadic eye movements in response to directional eye gaze and arrows. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *64*(10), 1919–1929. <https://doi.org/10.1080/17470218.2011.592592>
- Kuzmanovic, B., Georgescu, A. L., Eickhoff, S. B., Shah, N. J., Bente, G., Fink, G. R., & Vogeley, K. (2009). Duration matters: Dissociating neural correlates of detection and evaluation of social gaze. *NeuroImage*, *46*(4), 1154–1163. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2009.03.037>
- Kylliäinen, A., & Hietanen, J. K. (2004). Attention orienting by another's gaze direction in children with autism. *Journal of Child Psychology and Psychiatry and Allied Disciplines*, *45*(3), 435–444. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7610.2004.00235.x>
- Laberge, D., & Buchsbaum, M. S. (1990). Positron Emission Tomographic Measurements of Pulvinar Activity During an Attention Task. *The Journal of Neuroscience*, *(2)*, 613–619.
- Lambert, A., Roser, M., Wells, I., & Heffer, C. (2006). The spatial correspondence hypothesis and orienting in response to central and peripheral spatial cues. *Visual Cognition*, *13*(1), 65–88. <https://doi.org/10.1080/13506280500264460>
- Lancaster, J. L., Rainey, L., Summerlin, J. L., Freitas, C. .-, Fox, P. T., Evans, A. C., ... Mazziotta, J. C. (1997). Automated Labeling of the Human Brain : A Preliminary Report of Development and Evaluation of a Forward-Transform Method. *Hum Brain Mapp*, *5*(4), 238–242. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-0193\(1997\)5](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-0193(1997)5)
- Lancaster, J. L., Woldorff, M. G., Parsons, L. M., Liotti, M., Freitas, C. S., Rainey, L., ... Fox, P. T. (2000). Automated Talairach Atlas Labels for Functional Brain Mapping. *Hum Brain Mapp*, *10*, 120–131. [https://doi.org/Doi 10.1002/1097-0193\(200007\)10:3<120::Aid-Hbm30>3.0.Co;2-8](https://doi.org/Doi%2010.1002/1097-0193(200007)10:3<120::Aid-Hbm30>3.0.Co;2-8)

- Langdon, R., & Coltheart, M. (2004). Recognition of metaphor and irony in young adults: The impact of schizotypal personality traits. *Psychiatry Research, 125*(1), 9–20. <https://doi.org/10.1016/j.psychres.2003.10.005>
- Langdon, R., Corner, T., McLaren, J., Coltheart, M., & Ward, P. B. (2006). Attentional orienting triggered by gaze in schizophrenia. *Neuropsychologia, 44*(3), 417–429. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2005.05.020>
- Langdon, R., Seymour, K., Williams, T., & Ward, P. B. (2017). Automatic attentional orienting to other people's gaze in schizophrenia. *Quarterly Journal of Experimental Psychology, 70*(8), 1549–1558. <https://doi.org/10.1080/17470218.2016.1192658>
- Langton, S. R. H., & Bruce, V. (1999). Reflexive Visual Orienting in Response to the Social Attention of Others. *Visual Cognition, 6*(5), 541–567.
- Lassalle, A., & Itier, R. J. (2015). Autistic traits influence gaze-oriented attention to happy but not fearful faces. *Social Neuroscience, 10*(1), 70–88. <https://doi.org/10.1080/17470919.2014.958616>
- Leech, R., & Sharp, D. J. (2014). The role of the posterior cingulate cortex in cognition and disease. *Brain, 137*(1), 12–32. <https://doi.org/10.1093/brain/awt162>
- Leslie, A. M. (1987). Pretense and representation: The origins of “theory of mind.” *Psychological Review, 94*(4), 412–426. <https://doi.org/10.1037/0033-295X.94.4.412>
- Lewis, M. B., & Edmonds, A. J. (2003). Face detection: Mapping human performance. *Perception, 32*(8), 903–920. <https://doi.org/10.1068/p5007>
- Li, K., Guo, L., Nie, J., Li, G., & Liu, T. (2009) Review of methods for functional brain connectivity detection using fMRI. *Comput Med Imaging Graph, 33*:131–139
- Liszkowski, U., Carpenter, M., Henning, A., Striano, T., & Tomasello, M. (2004). Twelve-month-olds point to share attention and interest. *Developmental Science, 7*(3), 297–307. <https://doi.org/10.1111/j.1467-7687.2004.00349.x>
- Lockhofen, D. E. L., Gruppe, H., Ruprecht, C., Gallhofer, B., & Sammer, G. (2014). Hemodynamic Response Pattern of Spatial Cueing is Different for Social and Symbolic Cues. *Frontiers in Human Neuroscience, 8*(November), 1–11. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2014.00912>
- Los, S. A., Knol, D. L., & Boers, R. M. (2001). The foreperiod effect revisited : conditioning as a basis for nonspecific preparation. *Acta Psychologica, 106*, 121–145.
- Lutchmaya, S., & Baron-Cohen, S. (2002). Human sex differences in social and non-social looking preferences, at 12 months of age. *Infant Behavior and Development, 25*(3), 319–325. [https://doi.org/10.1016/S0163-6383\(02\)00095-4](https://doi.org/10.1016/S0163-6383(02)00095-4)

- Madden, D. J., Whiting, W. L., Provenzale, J. M., & Huettel, S. A. (2004). Age-related Changes in Neural Activity during Visual Target Detection Measured by fMRI. *Cerebral Cortex*, *14*(2), 143–155. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhg113>
- Maddock, R. J., Garrett, A. S., & Buonocore, M. H. (2003). Posterior cingulate cortex activation by emotional words: fMRI evidence from a valence decision task. *Human Brain Mapping*, *18*(1), 30–41. <https://doi.org/10.1002/hbm.10075>
- Makris, N., Goldstein, J. M., Kennedy, D., Hodge, S. M., Caviness, V. S., Faraone, S. V., Tsuang, M. T., & Seidman, L. J. (2006). Decreased volume of left and total anterior insular lobule in schizophrenia. *Schizophr Res*, *83*(2-3), 155-71
- Manera, V., Elena, M. R., Bayliss, A. P., & Becchio, C. (2014). When seeing is more than looking: Intentional gaze modulates object desirability. *Emotion*, *14*(4), 824–832. <https://doi.org/10.1037/a0036258>
- Manssuer, L. R., Pawling, R., Hayes, A. E., & Tipper, S. P. (2016). The role of emotion in learning trustworthiness from eye-gaze: Evidence from facial electromyography. *Cognitive Neuroscience*, *7*(1–4), 82–102. <https://doi.org/10.1080/17588928.2015.1085374>
- Markowitsch, H. J. (1999). Differential Contribution of Right and Left Amygdala to Affective Information Processing. *Behavioural Neurology*, *11*(4), 233–244. <https://doi.org/10.1155/1999/180434>
- Mason, M. F., Tatkov, E. P., & Macrae, C. N. (2005). The look of love. *Psychological Science*, *16*(3), 236–239. <https://doi.org/10.1111/j.0956-7976.2005.00809.x>
- Materna, S., Dicke, P. W., & Thier, P. (2008). The posterior superior temporal sulcus is involved in social communication not specific for the eyes. *Neuropsychologia*, *46*(11), 2759–2765. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2008.05.016>
- Mathews, A., Yiend, J., & Lawrence, A. D. (2004). Individual differences in the modulation of fear-related brain activation by attentional control. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *16*(10), 1683–1694. <https://doi.org/10.1162/0898929042947810>
- Mayer, A. R., Dorflinger, J. M., Rao, S. M., & Seidenberg, M. (2004). Neural networks underlying endogenous and exogenous visual-spatial orienting. *NeuroImage*, *23*(2), 534–541. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2004.06.027>
- Maylor, E. A., & Hockey, R. (1985). Inhibitory Component of Externally Controlled Covert Orienting in Visual Space. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *11*(6), 777–787. <https://doi.org/10.1037/0096-1523.11.6.777>
- Mccarthy, G., Puce, A., Gore, J. C., & Truett, A. (1997). Face-Specific Processing in the Human Fusiform Gyrus. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *9*(5), 605–610. <https://doi.org/10.1162/jocn.1997.9.5.605>

- McComb, K. E. (1991). Female choice for high roaring in red deer, *Cervus elaphus*. *Animal Behaviour*, 41(September 1989), 79–88. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80504-4](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80504-4)
- McDowell, J. E., Dyckman, K. A., Austin, B. P., & Clementz, B. A. (2008). Neurophysiology and neuroanatomy of reflexive and volitional saccades: Evidence from studies of humans. *Brain and Cognition*, 68(3), 255–270. <https://doi.org/10.1016/j.bandc.2008.08.016>
- Meyer-Lindenberg, A. (2009). Neural connectivity as an intermediate phenotype: brain networks under genetic control. *Hum Brain Mapp*, 30:1938–1946.
- Milliken, B., Lupiáñez, J., Roberts, M., & Stevanovski, B. (2003). Orienting in space and time: Joint contributions to exogenous spatial cuing effects. *Psychonomic Bulletin and Review*, 10(4), 877–883. <https://doi.org/10.3758/BF03196547>
- Moore, C., & Corkum, V. (1994). Social understanding at the end of the first year of life. *Developmental Review*. <https://doi.org/10.1006/drev.1994.1014>
- Moran, J. M., Jolly, E., & Mitchell, J. P. (2012). Social-Cognitive Deficits in Normal Aging. *Journal of Neuroscience*, 32(16), 5553–5561. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5511-11.2012>
- Moriuchi, J. M., Klin, A., & Jones, W. (2017). Mechanisms of diminished attention to eyes in Autism. *American Journal of Psychiatry*, 174(1), 26–35. <https://doi.org/10.1176/appi.ajp.2016.15091222>
- Mosconi, M. W., Mack, P. B., McCarthy, G., & Pelphrey, K. A. (2005). Taking an “intentional stance” on eye-gaze shifts: A functional neuroimaging study of social perception in children. *NeuroImage*, 27(1), 247–252. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2005.03.027>
- Mowrer, O. H. (1940). Preparatory set (expectancy) - some methods of measurement. *Psychological Monographs*, 52(2), i-43.
- Müller, H. J., & Rabbitt, P. M. A. (1989). Reflexive and Voluntary Orienting of Visual Attention: Time Course of Activation and Resistance to Interruption. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 15(2), 315–330. <https://doi.org/10.1037/0096-1523.15.2.315>
- Mundy, P., Block, J., & Hecke, A. (2007). Individual Differences and the Development of Joint Attention in Infancy. *Child Development*, 78(3), 938–954. <https://doi.org/10.1111/j.1467-8624.2007.01042.x> Individual
- Murman, D.L. (2015). The impact of age on cognition. *Seminars in Hearing*, 36(3), 111-121.
- Mushtaq, F., Bland, A. R., & Schaefer, A. (2011). Uncertainty and cognitive control. *Frontiers in Psychology*, 2(SEP), 1–14. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2011.00249>

- Myllyneva, A., & Hietanen, J. K. (2015). There is more to eye contact than meets the eye. *Cognition*, *134*, 100–109. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2014.09.011>
- Narumoto, J., Okada, T., Sadato, N., Fukui, K., & Yonekura, Y. (2001). Attention to emotion modulates fMRI activity in human right superior temporal sulcus. *Cognitive Brain Research*. [https://doi.org/10.1016/S0926-6410\(01\)00053-2](https://doi.org/10.1016/S0926-6410(01)00053-2)
- Nation, K., & Penny, S. (2008). Sensitivity to eye gaze in autism: Is it normal? Is it automatic? Is it social? *Development and Psychopathology*, *20*(1), 79–97. <https://doi.org/10.1017/S0954579408000047>
- Neath, K., Nilsen, E. S., Gittsovich, K., & Itier, R. J. (2013). Attention orienting by gaze and facial expressions across development. *Emotion*, *13*(3), 397–408. <https://doi.org/10.1037/a0030463>
- Neider, M. B., Chen, X., Dickinson, C. A., Brennan, S. E., & Zelinsky, G. G. J. (2010). Coordinating spatial referencing using shared gaze. *Psychonomic Bulletin and Review*, *17*(5), 718–724. <https://doi.org/10.3758/PBR.17.5.718>
- Nichols, K. A., & Champness, B. G. (1971). Eye gaze and the GSR. *Journal of Experimental Social Psychology*, *7*(6), 623–626. [https://doi.org/10.1016/0022-1031\(71\)90024-2](https://doi.org/10.1016/0022-1031(71)90024-2)
- Niemi, P., & Naatanen, R. (1981). Foreperiod and Simple Reaction Time. *Psychological Bulletin*, *89*(1), 133–162. <https://doi.org/10.1037/0033-2909.89.1.133>
- Niendam, T. A., Laird, A. R., Ray, K. L., Dean, Y. M., & Carter, C. S. (2013). Meta-analytic evidence for a superordinate cognitive control network subserving diverse executive functions. *Cognitive Affective Behavioral Neuroscience*, *12*(2), 241–268. <https://doi.org/10.3758/s13415-011-0083-5>.Meta-analytic
- Nuku, P., & Bekkering, H. (2008). Joint attention: Inferring what others perceive (and don't perceive). *Consciousness and Cognition*, *17*(1), 339–349. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2007.06.014>
- Nummenmaa, L., & Calder, A. J. (2009). Neural mechanisms of social attention. *Trends in Cognitive Sciences*, *13*(3), 135–143. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2008.12.006>
- Nummenmaa, L., Passamonti, L., Rowe, J., Engell, A. D., & Calder, A. J. (2010). Connectivity analysis reveals a cortical network for eye gaze perception. *Cerebral Cortex*, *20*(8), 1780–1787. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhp244>
- Oberwelling, E., Schilbach, L., Barisic, I., Krall, S. C., Vogeley, K., Fink, G. R., ... Schulte-Rüther, M. (2016). Look into my eyes: Investigating joint attention using interactive eye-tracking and fMRI in a developmental sample. *NeuroImage*, *130*, 248–260. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2016.02.026>
- Ohlsen, G., van Zoest, W., & van Vugt, M. (2013). Gender and Facial Dominance in Gaze Cuing: Emotional Context Matters in the Eyes That We Follow. *PLoS ONE*, *8*(4). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0059471>

- Okada, T., Sato, W., Kubota, Y., Toichi, M., & Murai, T. (2012). Right hemispheric dominance and interhemispheric cooperation in gaze-triggered reflexive shift of attention. *Psychiatry and Clinical Neurosciences*, *66*(2), 97–104. <https://doi.org/10.1111/j.1440-1819.2011.02302.x>
- Olafsen, K. S., Rønning, J. A., Kaaresen, P. I., Ulvund, S. E., Handegård, B. H., & Dahl, L. B. (2006). Joint attention in term and preterm infants at 12 months corrected age: The significance of gender and intervention based on a randomized controlled trial. *Infant Behavior and Development*, *29*(4), 554–563. <https://doi.org/10.1016/j.infbeh.2006.07.004>
- Pageler, N. M., Menon, V., Merin, N. M., Eliez, S., Brown, W. E., & Reiss, A. L. (2003). Effect of head orientation on gaze processing in fusiform gyrus and superior temporal sulcus. *NeuroImage*, *20*(1), 318–329. [https://doi.org/10.1016/S1053-8119\(03\)00229-5](https://doi.org/10.1016/S1053-8119(03)00229-5)
- Park, D.C., Lautenschlager, G., Hedden, T., Davidson, N.S., Smith, A.D., & Smith, P.K. (2002). Models of visuospatial and verbal memory across the adult life span. *Psychology and Aging*, *17*(2), 299-320.
- Pelphrey, K. a., Goldstein, J., Reznick, J. S., Piven, J., Allison, T., & McCarthy, G. (2003). Brain Activation Evoked by the Perception of Gaze Shifts: Influences of Timing and Context. *Imaging*, *41*, 6–6.
- Pelphrey, K. a., Viola, R. J., & McCarthy, G. (2004). When Strangers Pass. Processing of Mutual and Averted Social Gaze in the Superior Temporal Sulcus. *Psychological Science*, *15*(9), 598–603. <https://doi.org/10.1111/j.0956-7976.2004.00726.x>
- Penn, D. L., Addington, J., & Pinkham, A. (2006). Social Cognitive Impairments. In J. A. Lieberman, S. Stroup, & D. Perkins, *The American Psychiatry Textbook of Schizophrenia* (1 Ausg., S. 261-274). Washington DC: American Psychiatry Pub.
- Perner, J., & Wimmer, H. (1985). John thinks that Mary thinks that: attribution of second order beliefs by 5-year-old to 10-year-old children. *Journal of Experimental Child Psychology*, *39*(3), 437–471. [https://doi.org/10.1016/0022-0965\(85\)90051-7](https://doi.org/10.1016/0022-0965(85)90051-7)
- Perrett, D. I., Rolls, E. T., & Caan, W. (1982). Visual neurones responsive to faces in the monkey temporal cortex. *Experimental Brain Research*, *47*(3), 329–342. <https://doi.org/10.1007/BF00239352>
- Petersen, S. E., & Posner, M. I. (1990). The attention system of the human brain. *Annual Review of Neuroscience*, *13*, 25–42. <https://doi.org/10.1146/annurev-neuro-062111-150525>
- Petersen, S. E., Robinson, D. L., & Morris, J. D. (1987). Contributions of the pulvinar to visual spatial attention. *Neuropsychologia*, *25*(1 PART 1), 97–105. [https://doi.org/10.1016/0028-3932\(87\)90046-7](https://doi.org/10.1016/0028-3932(87)90046-7)
- Pfeiffer, U. J., Vogeley, K., & Schilbach, L. (2013). From gaze cueing to dual eye-tracking: Novel approaches to investigate the neural correlates of gaze in social interaction.

- Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 37(10), 2516–2528.
<https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2013.07.017>
- Phelps, E. A., O'Connor, K. J., Gatenby, J. C., Gore, J. C., Grillon, C., & Davis, M. (2001). Activation of the left amygdala to a cognitive representation of fear. *Nature Neuroscience*, 4(4), 437–441. <https://doi.org/10.1038/86110>
- Pinkham, A. E., Penn, D. L., Perkins, D. O., & Lieberman, J. (2003). Implications for the neural basis of social cognition for the study of schizophrenia. *American Journal of Psychiatry*, 160(5), 815–824. <https://doi.org/10.1176/appi.ajp.160.5.815>
- Pitcher, D., Japee, S., Rauth, L., & Ungerleider, L. G. (2017). The Superior Temporal Sulcus Is Causally Connected to the Amygdala: A Combined TBS-fMRI Study. *The Journal of Neuroscience*, 37(5), 1156–1161. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0114-16.2016>
- Posner, M. I. (1980). Orienting of Attention. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 32, 3–25.
- Posner, M. I., & Cohen, Y. (1984). Components of Visual Orienting. *Attention and Performance X*, 32, 531–556.
- Posner, M. I., Petersen, S. E., Fox, P. T., & Raichle, M. E. (1988). Localization of cognitive operations in the human brain. *Science*, 240(4859), 1627–1631.
<https://doi.org/10.1126/science.3289116>
- Premack, D., & Woodruff, G. (1978). Does the chimpanzee have a theory of mind? *Behavioral and Brain Sciences*, 1(4), 515–526.
<https://doi.org/10.1017/S0140525X00076512>
- Pruett, J. R., Lamacchia, A., Hoertel, S., Squire, E., McVey, K., Todd, R. D., ... Petersen, S. E. (2011). Social and non-social cueing of visuospatial attention in autism and typical development. *Journal of Autism and Developmental Disorders*, 41(6), 715–731.
<https://doi.org/10.1007/s10803-010-1090-z>
- Puce, A., Allison, T., Gore, J. C., & McCarthy, G. (1995). Face-sensitive regions in human extrastriate cortex studied by functional MRI. *Journal of Neurophysiology*, 74(3), 1192–1199.
- Putman, P., Hermans, E., & Van Honk, J. (2006). Anxiety meets fear in perception of dynamic expressive gaze. *Emotion*, 6(1), 94–102. <https://doi.org/10.1037/1528-3542.6.1.94>
- Quadflieg, S., Mason, M. F., & Neil Macrae, C. (2004). The owl and the pussycat: Gaze cues and visuospatial orienting. *Psychonomic Bulletin and Review*, 11(5), 826–831.
<https://doi.org/10.3758/BF03196708>
- Radanovic, M., Azambuja, M., Mansur, L. L., Sellitto Porto, C., & Scaff, M. (2003). Interface with attention, memory and executive functions. *Arquivos de Neuro-Psiquiatria*, 61(1), 34–42. <https://doi.org/10.1590/S0004-282X2003000100006>

- Raz, N., & Rodrigue, K. M. (2006). Differential aging of the brain: Patterns, cognitive correlates and modifiers. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *30*(6), 730–748. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2006.07.001>
- Redcay, E. (2008). The superior temporal sulcus performs a common function for social and speech perception: Implications for the emergence of autism. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *32*(1), 123–142. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2007.06.004>
- Redcay, E., Dodell-Feder, D., & Pearrow, M. (2010). Live face-to-face interaction during fMRI: a new tool for social cognitive neuroscience. *Neuroimage*, *50*(4), 1639–1647. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2010.01.052.Live>
- Redcay, E., Kleiner, M., & Saxe, R. (2012). Look at this: the neural correlates of initiating and responding to bids for joint attention. *Frontiers in Human Neuroscience*, *6*(June), 1–14. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2012.00169>
- Remington, R. W., Johnston, J. C., & Yantis, S. (1992). Attentional Capture by Abrupt Onsets. *Perception & Psychophysics*, *51*(3), 279–290.
- Ricciardelli, P., Bricolo, E., Aglioti, S. M., & Chelazzi, L. (2002). My eyes want to look where your eyes are looking: Exploring the tendency to imitate another individual's gaze. *NeuroReport*, *13*(17), 2259–2264. <https://doi.org/10.1097/00001756-200212030-00018>
- Ristic, J., Kelland Friesen, C., & Kingstone, A. (2002). Are eyes special? It depends on how you look at it. *Psychonomic Bulletin and Review*, *9*(3), 507–513. <https://doi.org/10.3758/BF03196306>
- Rosen, A. C., Rao, S. M., Caffarra, P., Scaglioni, A., Bobholz, J. A., Woodley, S. J., ... Binder, J. R. (1999). Neural basis of endogenous and exogenous spatial orienting: A functional MRI study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *11*(2), 135–152. <https://doi.org/10.1162/089892999563283>
- Rossion, B., Caldara, R., Seghier, M., Schuller, A. M., Lazeyras, F., & Mayer, E. (2003). A network of occipito-temporal face-sensitive areas besides the right middle fusiform gyrus is necessary for normal face processing. *Brain*, *126*(11), 2381–2395. <https://doi.org/10.1093/brain/awg241>
- Rutherford, M. D., & Towns, A. M. (2008). Scan path differences and similarities during emotion perception in those with and without autism spectrum disorders. *Journal of Autism and Developmental Disorders*, *38*(7), 1371–1381. <https://doi.org/10.1007/s10803-007-0525-7>
- Saito, D. N., Tanabe, H. C., Izuma, K., Hayashi, M. J., Morito, Y., Komeda, H., ... Sadato, N. (2010). “Stay Tuned”: Inter-Individual Neural Synchronization During Mutual Gaze and Joint Attention. *Frontiers in Integrative Neuroscience*, *4*(November), 1–12. <https://doi.org/10.3389/fnint.2010.00127>

- Sala-Llonch, R., Bartrés-Faz, D., & Junqué, C. (2015). Reorganization of brain networks in aging: a review of functional connectivity studies. *Frontiers in Psychology, 6*(May), 1–11. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2015.00663>
- Sato, W., Kochiyama, T., Uono, S., & Toichi, M. (2016). Neural mechanisms underlying conscious and unconscious attentional shifts triggered by eye gaze. *NeuroImage, 124*, 118–126. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2015.08.061>
- Sato, W., Kochiyama, T., Uono, S., & Yoshikawa, S. (2009). Commonalities in the neural mechanisms underlying automatic attentional shifts by gaze, gestures, and symbols. *NeuroImage, 45*(3), 984–992. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2008.12.052>
- Scaife, M.; Bruner, J. S. (1975). The capacity for joint visual attention in the infant. *Nature, 253*, 265–266.
- Schall J.D. (2009). Frontal Eye Fields. In: Binder M.D., Hirokawa N., Windhorst U. (eds) *Encyclopedia of Neuroscience*. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Schilbach, L., Wilms, M., Eickhoff, S. B., Romanzetti, S., Tepest, R., Bente, G., ... Vogeley, K. (2009). Minds Made for Sharing: Initiating Joint Attention Recruits Reward-related Neurocircuitry. *Journal of Cognitive Neuroscience, 22*(12), 2702–2715. <https://doi.org/10.1162/jocn.2009.21401>
- Schilbach, L., Timmermans, B., Reddy, V., Costall, A., Bente, G., Schlicht, T., Vogeley, K. (2013). Towards a second-person neuroscience. *Behavioral Brain Science, 36*(4), 393–414.
- Schilbach, L., Wohlschlaeger, A. M., Kraemer, N. C., Newen, A., Shah, N. J., Fink, G. R., & Vogeley, K. (2006). Being with virtual others: Neural correlates of social interaction. *Neuropsychologia, 44*(5), 718–730. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2005.07.017>
- Schyns, P. G., Bonnar, L., & Gosselin, F. (2002). Show me the features! Understanding recognition from the use of visual information. *Psychological Science, 13*(5), 402–409. <https://doi.org/10.1111/1467-9280.00472>
- Senju, A., & Hasegawa, T. (2005). Direct gaze captures visuospatial attention. *Visual Cognition, 12*(1), 127–144. <https://doi.org/10.1080/13506280444000157>
- Senju, A., & Johnson, M. H. (2009). The eye contact effect: mechanisms and development. *Trends in Cognitive Sciences, 13*(3), 127–134. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2008.11.009>
- Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (2003). Signalers and Receivers in Animal Communication. *Annual Review of Psychology, 54*(1), 145–173. <https://doi.org/10.1146/annurev.psych.54.101601.145121>
- Shepherd. (2010). Following gaze: gaze-following behavior as a window into social cognition. *Frontiers in Integrative Neuroscience, 4*(March), 1–13. <https://doi.org/10.3389/fnint.2010.00005>

- Shepherd, G. M. (1972). The neuron doctrine: a revision of functional concepts. *Yale Journal of Biology and Medicine*, 45(6), 584–599.
- Slessor, G., Laird, G., Phillips, L. H., Bull, R., & Filippou, D. (2010). Age-related differences in gaze following: Does the age of the face matter? *Journals of Gerontology - Series B Psychological Sciences and Social Sciences*, 65 B(5), 536–541.
<https://doi.org/10.1093/geronb/gbq038>
- Slessor, G., Phillips, L. H., & Bull, R. (2008). Age-Related Declines in Basic Social Perception: Evidence From Tasks Assessing Eye-Gaze Processing. *Psychology and Aging*, 23(4), 812–822. <https://doi.org/10.1037/a0014348>
- Slessor, G., Venturini, C., Bonny, E. J., Insch, P. M., Rokaszewicz, A., & Finnerty, A. N. (2016). Specificity of age-related differences in eye-gaze following: Evidence from social and nonsocial stimuli. *Journals of Gerontology - Series B Psychological Sciences and Social Sciences*, 71(1), 11–22. <https://doi.org/10.1093/geronb/gbu088>
- Sormaz, M., Andrews, T. J., & Young, A. W. (2013). Contrast negation and the importance of the eye region for holistic representations of facial identity. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 39(6), 1667–1677.
<https://doi.org/10.1037/a0032449>
- Sowell, E. R., Peterson, B. S., Thompson, P. M., Welcome, S. E., Henkenius, A. L., & Toga, A. W. (2003). Mapping cortical change across the human life span. *Nature Neuroscience*, 6(3), 309–315. <https://doi.org/10.1038/nn1008>
- Spezio, M. L., Huang, P.-Y. S., Castelli, F., & Adolphs, R. (2007). Amygdala Damage Impairs Eye Contact During Conversations with Real People. *Journal of Neuroscience*, 27(15), 3994–3997. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3789-06.2007>
- Sporer, S. (2001). Recognizing Faces of Other Ethnic Groups. *Psychology, Public Policy, and Law*, 7(1), 36–97.
- Strachan, J. W. A., & Tipper, S. P. (2017). Examining the durability of incidentally learned trust from gaze cues. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 70(10), 2060–2075.
<https://doi.org/10.1080/17470218.2016.1220609>
- Strom, J. C., & Buck, R. W. (1979). Staring and Participants' Sex: Physiological and Subjective Reactions. *Personality and Social Psychology Bulletin*, 5(1), 114–117.
- Sweeney, J. A., Rosano, C., Berman, R. A., & Luna, B. (2001). Inhibitory control of attention declines more than working memory during normal aging. *Neurobiology of Aging*, 22, 39–47.
- Swettenham, J., Condie, S., Campbell, R., Milne, E., & Coleman, M. (2003). Does the perception of moving eyes trigger reflexive visual orienting in autism? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 358(1430), 325–334.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2002.1203>

- Tian, Y., Zhang, Q., & Yao, D. (2009). fMRI Study Revealing Neural Mechanisms of the Functions of SOA in Spatial Orienting. *Journal of Electronic Science and Technology of China*, 7(3), 236–239.
- Tipper, C. M., Handy, T. C., Giesbrecht, B., & Kingstone, A. (2008). Brain responses to biological relevance. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 20(5), 879–891. <https://doi.org/10.1162/jocn.2008.20510>
- Tipples, J. (2002). Eye gaze is not unique: Automatic orienting in response to uninformative arrows. *Psychonomic Bulletin and Review*, 9(2), 314–318. <https://doi.org/10.3758/BF03196287>
- Tisserand, D. J., & Jolles, J. (2003). Special Issue on the Involvement of Prefrontal Networks in Cognitive Ageing. *Cortex*, 39, 1107–1128.
- Toepper, M., Markowitch, H.J., Gebhardt, H., Beblo, T., Bauer, E., Woermann, F.G., et al. (2014). The impact of age on load-related dorsolateral prefrontal cortex activation. *Front Aging Neurosci*, 6(9), doi: 10.3389/fnagi.2014.00009
- Tomasello, M., & Farrar, M. J. (1986). Joint attention and early language. *Child Development*, 57(6), 1454–1463. <https://doi.org/10.1111/j.1467-8624.1986.tb00470.x>
- Tomasello, M., Hare, B., Lehmann, H., & Call, J. (2007). Reliance on head versus eyes in the gaze following of great apes and human infants: the cooperative eye hypothesis. *Journal of Human Evolution*, 52(3), 314–320. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2006.10.001>
- Tong, F., Nakayama, K., Moscovitch, M., Weinrib, O., & Kanwisher, N. (2000). Response properties of the human fusiform face area. *Cognitive Neuropsychology*, 17, 257–280. <https://doi.org/10.1080/026432900380607>
- Tuch, D. S., Salat, D. H., Wisco, J. J., Zaleta, A. K., Hevelone, N. D., & Rosas, H. D. (2005). Choice reaction time performance correlates with diffusion anisotropy in white matter pathways supporting visuospatial attention. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(34), 12212–12217. <https://doi.org/10.1073/pnas.0407259102>
- Tzourio-Mazoyer, N., Landeau, B., Papathanassiou, D., Crivello, F., Etard, O., Delcroix, N., et al. (2002). Automated anatomical labeling of activations in SPM using a macroscopic anatomical parcellation of the MNI MRI single-subject brain. *NeuroImage*, 15, 273–89. doi:10.1006/nimg.2001.0978
- Van den Heuvel, M. P., & Hulshoff Pol, H. E. (2010). Exploring the brain network: A review on resting-state fMRI functional connectivity. *European Neuropsychopharmacology*, 20(8), 519–534. <https://doi.org/10.1016/j.euroneuro.2010.03.008>
- Van Essen, D. C., Smith, S. M., Barch, D. M., Behrens, T. E. J., Yacoub, E., & Ugurbil, K. (2013). The WU-Minn Human Connectome Project: An Overview. *NeuroImage*, 80, 62–79. <https://doi.org/10.1016/j.asi.2008.09.006.EAST>

- Vinette, C., Gosselin, F., & Schyns, P. G. (2004). Spatio-temporal dynamics of face recognition in a flash: It's in the eyes. *Cognitive Science*, 28(2), 289–301. <https://doi.org/10.1016/j.cogsci.2004.01.002>
- Villiers, J. (2007). The Interface of Language and Theory of Mind. *Lingua. International Review of General Linguistics. Revue Internationale de Linguistique Generale*, 117(11), 1858–1878. <https://doi.org/10.1016/j.lingua.2006.11.006>
- Von Grünau, M., & Anston, C. (1995). The detection of gaze direction: A stare-in-the-crowd effect. *Perception*, 24 (11), 1297–1313
- Vossel, S., Geng, J. J., & Fink, G. R. (2014). Dorsal and ventral attention systems: Distinct neural circuits but collaborative roles. *Neuroscientist*, 20(2), 150–159. <https://doi.org/10.1177/1073858413494269>
- Vuilleumier, P., & Driver, J. (2007). Modulation of visual processing by attention and emotion: Windows on causal interactions between human brain regions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1481), 837–855. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2092>
- Vuilleumier, P., George, N., Lister, V., Armony, J., & Driver, J. (2005). Effects of perceived mutual gaze and gender on face processing and recognition memory. *Visual Cognition*, 12(1), 85–101. <https://doi.org/10.1080/13506280444000120>
- Wang, J. J., & Apperly, I. A. (2017). Just one look: Direct gaze briefly disrupts visual working memory. *Psychonomic Bulletin and Review*, 24(2), 393–399. <https://doi.org/10.3758/s13423-016-1097-3>
- Wang, Y., Newport, R., & Hamilton, A. F. d. C. (2011). Eye contact enhances mimicry of intransitive hand movements. *Biology Letters*, 7(1), 7–10. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2010.0279>
- Warner, C. B., Juola, J. F., & Koshino, H. (1990). Voluntary allocation versus automatic capture of visual attention. *Perception & Psychophysics*, 48(3), 243–251. <https://doi.org/10.3758/BF03211524>
- Waters, C. M., & Bassler, B. L. (2005). QUORUM SENSING: Cell-to-Cell Communication in Bacteria. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, 21(1), 319–346. <https://doi.org/10.1146/annurev.cellbio.21.012704.131001>
- Whitfield-Gabrieli, S., & Nieto-Castanon, A. (2012). Conn : A Functional Connectivity Toolbox for Correlated and Anticorrelated Brain Networks. *Brain Connectivity*, 2(3), 125–141. <https://doi.org/10.1089/brain.2012.0073>
- Wicker, B., Michel, F., Henaff, M., & Decety, J. (1997). Brain regions involved in the perception of gaze: A PET study. *Neuroimage*, 8, 221–227. <https://doi.org/10.1006/nimg.1998.0357>

- Wiese, H., Schweinberger, S. R., & Hansen, K. (2008). The age of the beholder: ERP evidence of an own-age bias in face memory. *Neuropsychologia*, *46*(12), 2973–2985. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2008.06.007>
- Willemse, C., Marchesi, S., & Wykowska, A. (2018). Robot faces that follow gaze facilitate attentional engagement and increase their likeability. *Frontiers in Psychology*, *9*(FEB), 1–11. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2018.00070>
- Williams, J. H. G., Waiter, G. D., Perra, O., Perrett, D. I., & Whiten, A. (2005). An fMRI study of joint attention experience. *NeuroImage*, *25*(1), 133–140. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2004.10.047>
- Wilms, M., Schilbach, L., Pfeiffer, U., Bente, G., Fink, G. R., & Vogeley, K. (2010). It's in your eyes-using gaze-contingent stimuli to create truly interactive paradigms for social cognitive and affective neuroscience. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, *5*(1), 98–107. <https://doi.org/10.1093/scan/nsq024>
- Wyatt TD (2003) Pheromones and animal behaviour: communication by smell and taste. Cambridge University Press, Cambridge.
- Yantis, S., Schwarzbach, J., Serences, J. T., Carlson, R. L., Steinmetz, M. A., Pekar, J. J., & Courtney, S. M. (2002). Transient neural activity in human parietal cortex during spatial attention shifts. *Nature Neuroscience*, *5*(10), 995–1002. <https://doi.org/10.1038/nn921>
- Yantis, S., & Serences, J. T. (2003). Cortical mechanisms of space-based and object-based attentional control. *Current Opinion in Neurobiology*, *13*(2), 187–193. [https://doi.org/10.1016/S0959-4388\(03\)00033-3](https://doi.org/10.1016/S0959-4388(03)00033-3)
- Yokoyama, T., Sakai, H., Noguchi, Y., & Kita, S. (2014). Perception of direct gaze does not require focus of attention. *Scientific Reports*, *4*, 1–8. <https://doi.org/10.1038/srep03858>
- Young, A. W., Aggleton, J. P., Hellawell, D. J., Johnson, M., Broks, P., & Hanley, J. R. (1995). Face processing impairments after amygdalotomy. *Brain*, *118*(1), 15–24. <https://doi.org/10.1093/brain/118.1.15>
- Ystad, M., Eichele, T., Lundervold, A. J., & Lundervold, A. (2010). Subcortical functional connectivity and verbal episodic memory in healthy elderly-A resting state fMRI study. *NeuroImage*, *52*(1), 379–388. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2010.03.062>
- Yu, C., & Smith, L. B. (2017). Hand–Eye Coordination Predicts Joint Attention. *Child Development*, *88*(6), 2060–2078. <https://doi.org/10.1111/cdev.12730>
- Yuste, R. (2015). From the neuron doctrine to neural networks. *Nature Reviews Neuroscience*, *16*(8), 487–497. <https://doi.org/10.1038/nrn3962>
- Zalesky, A., Fornito, A., & Bullmore, E. T. (2010). Network-based statistic: Identifying differences in brain networks. *NeuroImage*, *53*(4), 1197–1207. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2010.06.041>

Zhu, L. L., & Beauchamp, M. S. (2017). Mouth and Voice: A Relationship between Visual and Auditory Preference in the Human Superior Temporal Sulcus. *The Journal of Neuroscience*, 37(10), 2697–2708. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2914-16.2017>

Tabellenverzeichnis

Tabelle 1. Hypothesen Teil 1.

Tabelle 2. Versuchsdesign mit den unabhängigen Variablen Typ des Hinweisreizes, Kongruenz und SOA sowie der Anzahl der jeweiligen Trials im Block (Trials/Block)

Tabelle 3. Die 18 in das Modell eingehenden Regressoren.

Tabelle 4. Gehirnregionen, die eine stärkere Aktivierung auf directionale Blickreize als auf directionale Pfeilreize zeigten (Blickreize > Pfeilreize) bei 100 ms und 800 ms SOA, $p < 0.05$, FWE-korrigiert.

Tabelle 5. Gehirnregionen, die eine stärkere Aktivierung auf directionale Pfeilreize als auf directionale Blickreize zeigten (Pfeilreize > Blickreize) bei 100 ms und 800 ms SOA, $p < 0.05$, FWE-korrigiert.

Tabelle 6. Unterschiede in der Aktivierung zwischen Blick- und Pfeilreizen (Blickreize > Pfeilreize, voxel-level, $p < 0.05$, FWE-korrigiert).

Tabelle 7. Unterschiede zwischen Blick- und Pfeilreizen in der funktionellen Konnektivität zwischen dem fusiformen Gyrus und den ROI-Regionen (Blickreize > Pfeilreize, $p < 0.05$, FWE-korrigiert).

Tabelle 8. Unterschiede zwischen Blick- und Pfeilreizen in der funktionellen Konnektivität zwischen dem Superioren Temporalen Sulcus und den ROI-Regionen (Blickreize > Pfeilreize, $p < 0.05$, FWE-korrigiert).

Tabelle 9. Hypothesen Teil 1 – Fazit.

Tabelle 10. Hypothesen Teil 2A.

Tabelle 11. Hypothesen Teil 2 B.

Tabelle 12. Gehirnregionen, die eine stärkere Aktivierung auf directionale Blickreize als auf directionale Pfeilreize zeigten (Blickreize > Pfeilreize) bei 100 ms und 800 ms SOA, $p < 0.05$, FWE-korrigiert.

Tabelle 13. Gehirnregionen, die eine stärkere Aktivierung auf directionale Pfeilreize als auf directionale Blickreize zeigten (Pfeilreize > Blickreize) bei 100 ms und 800 ms SOA, $p < 0.05$, FWE-korrigiert.

Tabelle 14. Gehirnregionen, die eine stärkere Aktivierung durch kurze als durch lange SOA zeigten (kurze SOA > lange SOA) bei sozialen und bei nicht-sozialen Reizen, $p < 0.05$, FWE-korrigiert.

Tabelle 15. Peak Voxel des Clusters, das im Kontrast kurze SOA soziale Reize > nicht-soziale Reize eine stärkere Aktivierung für die Altersgruppe Q3 als für die Altersgruppe Q1 (Q3 > Q1) zeigte, $p_c < 0.05$ FWE-korrigiert; Cluster-Größe $k_E = 174$.

Tabelle 16. Ergebnisse der ROI-to-ROI-Konnektivitäts-Analyse im Kontrast sozial kongruente Reize lange SOA > kurze SOA. NBS-korrigiert, $p < 0.05$. (Anhang)

Tabelle 17. Ergebnisse der ROI-to-ROI-Konnektivitäts-Analyse im Kontrast nicht-sozial kongruente Reize lange SOA > kurze SOA. NBS-korrigiert, $p < 0.05$. (Anhang)

Tabelle 18. T – und p-Werte der Verbindungen zwischen ROIs und Zielregionen, die einen signifikanten Gruppenunterschied (Q3 > Q1) bei sozial-kongruenten Reizen und kurzer SOA zeigten; FDR (analysis-level)-korrigiert, $p < 0.05$.

Tabelle 19. T – und p-Werte der Verbindungen zwischen ROIs und Zielregionen, die einen signifikanten Gruppenunterschied (Q3 > Q1) bei sozial-kongruenten Reizen und kurzer SOA zeigten; FDR (analysis-level)-korrigiert, $p < 0.05$.

Tabelle 20. Modell 2 (Zielreize als Regressor); Gehirnregionen, die eine stärkere Aktivierung durch kurze als durch lange SOA zeigten (kurze SOA > lange SOA) bei sozialen und bei nicht-sozialen Reizen, $p < 0.05$, FWE-korrigiert.

Tabelle 21. Modell 2 (Zielreize als Regressor); Gehirnregionen, die eine stärkere Aktivierung durch lange als durch kurze SOA zeigten (lange SOA > kurze SOA) bei sozialen und bei nicht-sozialen Reizen, $p < 0.05$, FWE-korrigiert.

Tabelle 22. Hypothesen Teil 2 – Fazit.

Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1. Schematische Darstellung sozialer Situationen, in denen Blickreize zum Einsatz kommen.

Abbildung 2. Darstellung des Paradigmas von Posner & Cohen (1984).

Abbildung 3. Beispiel für eine kongruente, eine inkongruente und eine neutrale Bedingung aus der Studie von Friesen & Kingstone (1998).

Abbildung 4. Beispiele der verwendeten Stimuli.

Abbildung 5. Präsentationsbildschirm und Reaktionsapparatur.

Abbildung 6. Gemittelte Mediane der Reaktionszeiten (ms) als Funktion von Kongruenz und Typ des Hinweisreizes bei kurzer (100 ms) und langer (800 ms) SOA.

Abbildung 7. Überschwellige Aktivierungen in Gehirnregionen, die eine stärkere BOLD-Antwort auf directionale Blick- im Vergleich zu Pfeilreizen (rot) und auf Pfeilreize im Vergleich zu Blickreizen zeigten (grün) bei 100 und 800 ms SOA.

Abbildung 8. Reaktionszeiten der Probanden in Abhängigkeit von Kongruenz (kongruent, inkongruent), Reiztyp (sozial, nicht-sozial) und SOA (100 ms, 800 ms).

Abbildung 9. Reaktionszeit-Differenzen (inkongruente – kongruente Reize) in Abhängigkeit von SOA (100 ms, 800 ms) und Altersgruppe (Q1, Q2, Q3).

Abbildung 10. Überschwellige Aktivierungen in Gehirnregionen, die eine stärkere BOLD-Antwort auf directionale Blick- im Vergleich zu Pfeilreizen (rot) und auf Pfeilreize im Vergleich zu Blickreize zeigten (grün) bei 100 und 800 ms SOA.

Abbildung 11. Grafische Darstellung des Clusters (primary threshold $p < 0.001$ unkorrigiert, $k \geq 100$), das eine Aktivierung im Gruppenvergleich $Q3 > Q1$ beim Kontrast kurze SOA soziale Reize $>$ nicht-soziale Reize zeigte.

Abbildung 12. Visualisierung der funktionellen Netzwerke aus dem Kontrast lange SOA $>$ kurze SOA bei sozialen (A) und nicht-sozialen (B) Reizen.

Abbildung 13. Visualisierung der signifikanten Verbindungen im Kontrast $Q3 > Q1$ bei sozialen Reizen und kurzer (A), sowie langer (B) SOA.

Abbildung 14. Visualisierung aller signifikanten Verbindungen der ROIs MedFC (A,D), SFG (B,E) und OrbFC (C,F) im Kontrast $Q3 > Q1$ bei sozial-kongruenten Reizen und kurzer (oben) bzw. langer (unten) SOA.

Abbildung 15. Grafische Darstellung der bilateralen Amygdala und aller sie betreffenden Verbindungen, die einen signifikanten Gruppeneffekt (kurze SOA, sozial, kongruent, Q3 > Q1) zeigten.

5. Anhang

A. Tabelle 16. Ergebnisse der ROI-to-ROI-Konnektivitäts-Analyse im Kontrast sozial kongruente Reize lange SOA > kurze SOA. NBS-korrigiert, $p < 0.05$.

Network 1/3					
Intensity = 240.53, $p_{FWE} = 0.0044$; Size = 61, $p_{FWE} = 0.0063$					
Fusiformer Gyrus (temp.-occ.; R)		$F_{19,73} = 2.79$, $p_{FDR} = 0.03$	Intensity = 50.48, $p_{FWE} = 0.01$	Size = 12, $p_{FWE} = 0.02$	
	Ziel		H	T	p_{FDR}
	Cuneus		R	-5.15	0.0002
	Intracalcariner Kortex		L	-5.02	0.0002
	Cuneus		L	-4.92	0.0002
	Supracalcariner Kortex		R	-4.82	0.0002
	Lingualer Gyrus		L	-4.55	0.0004
	Supracalcariner Kortex		L	-4.50	0.0004
	Intracalcariner Kortex		R	-4.47	0.0004
	Lingualer Gyrus		R	-4.24	0.0009
	Fusiformer Gyrus (occ.)		L	-3.28	0.0212
	Fusiformer Gyrus (occ.)		R	-3.19	0.0233
	Lateraler Occ. Kortex		L	-3.17	0.0233
	Fusiformer Gyrus (temp.-occ.)		L	-3.16	0.0233
Fusiformer Gyrus (temp.-occ.; L)		$F_{19,73} = 2.02$, $p_{FDR} = 0.10$	Intensity = 21.74, $p_{FWE} = 0.14$	Size = 6, $p_{FWE} = 0.18$	
	Ziel		H	T	p_{FDR}
	Supracalcariner Kortex		R	-4.15	0.0096
	Cuneus		L	-3.69	0.0175
	Cuneus		R	-3.63	0.0175
	Intracalcariner Kortex		L	-3.57	0.0175
	Supracalcariner Kortex		L	-3.52	0.0175
	Fusiformer Gyrus (temp.-occ.)		R	-3.16	0.0465
Supracalcariner Kortex (L)		$F_{19,73} = 3.24$, $p_{FDR} = 0.02$	Intensity = 21.55, $p_{FWE} = 0.15$	Size = 6, $p_{FWE} = 0.18$	
	Ziel		H	T	p_{FDR}
	Fusiformer Gyrus (temp.-occ.)		R	-4.50	0.0027
	Angularer Gyrus		L	3.65	0.0282
	Fusiformer Gyrus (temp.-occ.)		L	-3.52	0.0292
	Präzentraler Gyrus		R	3.39	0.0336
	Präzentraler Gyrus		L	3.29	0.0377
	Superiorer frontaler Gyrus		L	3.19	0.0423
Precuneus		$F_{19,73} = 1.83$, $p_{FDR} = 0.16$	Intensity = 19.47, $p_{FWE} = 0.18$	Size = 5, $p_{FWE} = 0.25$	
	Ziel		H	T	p_{FDR}
	Mittlerer frontaler Gyrus		L	4.64	0.0015
	Angularer Gyrus		L	3.89	0.0099

	Supramarginaler Gyrus	L	3.84	0.0099
	Angularer Gyrus	R	3.63	0.0155
	Mittlerer frontaler Gyrus	R	3.46	0.0214
Mittlerer Frontaler Gyrus (L)	$F_{19,73} = 2.34,$ $p_{FDR} = 0.06$	Intensity = 14.88, $p_{FWE} = 0.28$	Size = 4, $p_{FWE} = 0.35$	
	Ziel	H	T	p_{FDR}
	Precuneus		4.64	0.0015
	Präzentraler Gyrus	R	3.45	0.0365
	Supplementär-motorischer Kortex	L	3.42	0.0365
	Supplementär-motorischer Kortex	R	3.37	0.0365
Intracalcariner Kortex (R)	$F_{19,73} = 2.30,$ $p_{FDR} = 0.06$	Intensity = 11.48, $p_{FWE} = 0.39$	Size = 3, $p_{FWE} = 0.5$	
	Ziel	H	T	p_{FDR}
	Fusiformer Gyrus (temp.-occ.)	R	-4.47	0.0029
	Präzentraler Gyrus	R	3.51	0.0314
	Präzentraler Gyrus	L	3.50	0.0314
Angularer Gyrus (R)	$F_{19,73} = 1.26,$ $p_{FDR} = 0.47$	Intensity = 10.75, $p_{FWE} = 0.46$	Size = 3, $p_{FWE} = 0.50$	
	Ziel	H	T	p_{FDR}
	Lateraler occipitaler Kortex	R	3.75	0.0309
	Precuneus		3.63	0.0309
	Lateraler occipitaler Kortex	L	3.37	0.0477
Präzentraler Gyrus (R)	$F_{19,73} = 2.03,$ $p_{FDR} = 0.10$	Intensity = 10.34, $p_{FWE} = 0.50$	Size = 3, $p_{FWE} = 0.50$	
	Ziel	H	T	p_{FDR}
	Intracalcariner Kortex	R	3.50	0.0448
	Mittlerer frontaler Gyrus	L	3.45	0.0448
	Supracalcariner Kortex	L	3.39	0.0448
Supracalcariner Kortex (R)	$F_{19,73} = 3.04,$ $p_{FDR} = 0.02$	Intensity = 8.98, $p_{FWE} = 0.50$	Size = 2, $p_{FWE} = 0.71$	
	Ziel	H	T	p_{FDR}
	Fusiformer Gyrus (temp.-occ.)	R	-4.82	0.0007
	Fusiformer Gyrus (temp.-occ.)	L	-4.15	0.0048
Cuneus (R)	$F_{19,73} = 1.92,$ $p_{FDR} = 0.13$	Intensity = 8.79, $p_{FWE} = 0.51$	Size = 2, $p_{FWE} = 0.71$	
	Ziel	H	T	p_{FDR}
	Fusiformer Gyrus (temp.-occ.)	R	-5.15	0.0002
	Fusiformer Gyrus (temp.-occ.)	L	-3.63	0.0302
Fusiformer Gyrus (occ., R)	$F_{19,73} = 2.15,$ $p_{FDR} = 0.09$	Intensity = 8.65, $p_{FWE} = 0.51$	Size = 2, $p_{FWE} = 0.71$	
	Ziel	H	T	p_{FDR}
	Inferiorer frontaler Gyrus	L	4.48	0.0028
	Fusiformer Gyrus (occ.)	L	-4.16	0.0046
Cuneus (L)	$F_{19,73} = 2.03,$ $p_{FDR} = 0.10$	Intensity = 8.61, $p_{FWE} = 0.51$	Size = 2, $p_{FWE} = 0.71$	
	Ziel	H	T	p_{FDR}
	Fusiformer Gyrus (temp.-occ.)	R	-4.92	0.0005

	Fusiformer Gyrus (temp.-occ.)	L	-3.69	0.0251
Intracalcariner Kortex (L)	$F_{19,73} = 2.31,$ $p_{FDR} = 0.06$	Intensity = 8.59, $p_{FWE} = 0.51$	Size = 2, $p_{FWE} = 0.71$	
	Ziel	H	T	p_{FDR}
	Fusiformer Gyrus (temp.-occ.)	R	-5.02	0.0003
	Fusiformer Gyrus (temp.-occ.)	L	-3.57	0.0370
Inferiorer Frontaler Gyrus (L)	$F_{19,73} = 1.71,$ $p_{FDR} = 0.19$	Intensity = 8.15, $p_{FWE} = 0.53$	Size = 2, $p_{FWE} = 0.71$	
	Ziel	H	T	p_{FDR}
	Fusiformer Gyrus (occ.)	R	4.48	0.0028
	Lateraler occipitaler Kortex	R	3.67	0.0270
Angularer Gyrus (L)	$F_{19,73} = 1.78,$ $p_{FDR} = 0.17$	Intensity = 7.55, $p_{FWE} = 0.61$	Size = 2, $p_{FWE} = 0.71$	
	Ziel	H	T	p_{FDR}
	Precuneus		3.89	0.0247
	Supracalcariner Kortex	L	3.65	0.0282
Lingualer Gyrus (L)	$F_{19,73} = 2.37,$ $p_{FDR} = 0.06$	Intensity = 4.55, $p_{FWE} = 0.72$	Size = 1, $p_{FWE} = 0.91$	
	Ziel	H	T	p_{FDR}
	Fusiformer Gyrus (temp.-occ.)	R	-4.55	0.0022
Lingualer Gyrus (R)	$F_{19,73} = 1.58,$ $p_{FDR} = 0.26$	Intensity = 4.24, $p_{FWE} = 0.74$	Size = 1, $p_{FWE} = 0.91$	
	Ziel	H	T	p_{FDR}
	Fusiformer Gyrus (temp.-occ.)	R	-4.24	0.0070
Fusiformer Gyrus (occ., L)	$F_{19,73} = 1.85,$ $p_{FDR} = 0.1$	Intensity = 4.16, $p_{FWE} = 0.75$	Size = 1, $p_{FWE} = 0.91$	
	Ziel	H	T	p_{FDR}
	Fusiformer Gyrus (occ.)	R	-4.16	0.0093
Supramarginaler Gyrus (L)	$F_{19,73} = 1.56,$ $p_{FDR} = 0.2$	Intensity = 3.84, $p_{FWE} = 0.83$	Size = 1, $p_{FWE} = 0.91$	
	Ziel	H	T	p_{FDR}
	Precuneus		3.84	0.0297
Lateraler Occipitaler Kortex (R)	$F_{19,73} = 1.21,$ $p_{FDR} = 0.5$	Intensity = 3.75, $p_{FWE} = 0.88$	Size = 1, $p_{FWE} = 0.91$	
	Ziel	H	T	p_{FDR}
	Angularer Gyrus	R	3.75	0.0405

B. Tabelle 17. Ergebnisse der ROI-to-ROI-Konnektivitäts-Analyse im Kontrast nicht-sozial kongruente Reize lange SOA > kurze SOA. NBS-korrigiert, $p < 0.05$.

Network 1/3				
Intensity = 144.94, $p_{FWE} = 0.0176$; Size = 40, $p_{FWE} = 0.0179$				
Amygdala (L)		$F_{19,73} = 2.37$, $p_{FDR} = 0.18$	Intensity = 33.55, $p_{FWE} = 0.04$	Size = 9, $p_{FWE} = 0.06$
		Ziel	H	T
		Anterior Cingulum		4.48
		Orbitofrontal Cortex	L	4.40
		Inferior frontal Gyrus	L	3.72
		Paracingulate Gyrus	R	3.67
		Insular Cortex	L	3.62
		Frontal Operculum	L	3.57
		Heschl's Gyrus	L	3.54
		Paracingulate Gyrus	L	3.44
		Heschl's Gyrus	R	3.11
Inferior Gyrus (L)	Frontal	$F_{19,73} = 2.01$, $p_{FDR} = 0.18$	Intensity = 27.04, $p_{FWE} = 0.08$	Size = 8, $p_{FWE} = 0.09$
		Ziel	H	T
		Putamen	L	4.27
		Amygdala	L	3.72
		Amygdala	R	3.39
		Putamen	R	3.25
		Pallidum	L	3.14
		Planum Polare	L	3.14
		Insular Cortex	L	3.07
		Subcallosal Cortex		3.05
Middle Gyrus (L)	Frontal	$F_{19,73} = 1.41$, $p_{FDR} = 0.41$	Intensity = 17.28, $p_{FWE} = 0.23$	Size = 5, $p_{FWE} = 0.25$
		Ziel	H	T
		Planum Polare	L	3.81
		Subcallosal Cortex		3.59
		Planum Temporale	L	3.43
		Insular Cortex	L	3.24
		Parietal Operculum	R	3.21
Parahippocampal Cortex (L)		$F_{19,73} = 1.92$, $p_{FDR} = 0.19$	Intensity = 17.17, $p_{FWE} = 0.23$	Size = 5, $p_{FWE} = 0.25$
		Ziel	H	T
		Anterior Cingulum		3.51
		Subcallosal Cortex		3.49
		Orbitofrontal Cortex	L	3.46
		Orbitofrontal Cortex	R	3.42
		Temporal Pole	R	3.29
Orbitofrontal Cortex (L)		$F_{19,73} = 1.42$, $p_{FDR} = 0.41$	Intensity = 11.80, $p_{FWE} = 0.37$	Size = 3, $p_{FWE} = 0.50$

	Ziel	H	T	p_{FDR}
	Amygdala	L	4.40	0.0039
	Amygdala	R	3.94	0.0104
	Parahippocampal Cortex	L	3.46	0.0358
Anterior Cingulum	$F_{19,73} = 1.75,$ $p_{FDR} = 0.23$	Intensity = 8.00, $p_{FWE} = 0.54$	Size = 2, $p_{FWE} = 0.72$	
	Ziel	H	T	p_{FDR}
	Amygdala	L	4.48	0.0028
	Parahippocampal Cortex	L	3.51	0.0453
Heschl's Gyrus (L)	$F_{19,73} = 1.78,$ $p_{FDR} = 0.22$	Intensity = 7.26, $p_{FWE} = 0.68$	Size = 2, $p_{FWE} = 0.72$	
	Ziel	H	T	p_{FDR}
	Superior frontal Gyrus	R	3.72	0.0411
	Amygdala	L	3.54	0.0411
Subcallosal Cortex	$F_{19,73} = 0.92,$ $p_{FDR} = 0.70$	Intensity = 7.08, $p_{FWE} = 0.71$	Size = 2, $p_{FWE} = 0.72$	
	Ziel	H	T	p_{FDR}
	Middle frontal Gyrus	L	3.59	0.0486
	Parahippocampal Cortex	L	3.49	0.0486
Putamen (L)	$F_{19,73} = 1.48,$ $p_{FDR} = 0.37$	Intensity = 4.27, $p_{FWE} = 0.74$	Size = 1, $p_{FWE} = 0.91$	
	Ziel	H	T	p_{FDR}
	Inferior frontal Gyrus	L	4.27	0.0062
Amygdala (R)	$F_{19,73} = 1.71,$ $p_{FDR} = 0.25$	Intensity = 3.94, $p_{FWE} = 0.81$	Size = 1, $p_{FWE} = 0.91$	
	Ziel	H	T	p_{FDR}
	Orbitofrontal Cortex	L	3.94	0.0208
Planum Polare (L)	$F_{19,73} = 0.94,$ $p_{FDR} = 0.68$	Intensity = 3.81, $p_{FWE} = 0.86$	Size = 1, $p_{FWE} = 0.91$	
	Ziel	H	T	p_{FDR}
	Middle frontal Gyrus	L	3.81	0.0336
Superior frontal Gyrus (R)	$F_{19,73} = 0.98,$ $p_{FDR} = 0.65$	Intensity = 3.72, $p_{FWE} = 0.90$	Size = 1, $p_{FWE} = 0.91$	
	Ziel	H	T	p_{FDR}
	Heschl's Gyrus	L	3.72	0.0449

Erklärung

Ich erkläre: Ich habe die vorgelegte Dissertation selbstständig und ohne unerlaubte fremde Hilfe und nur mit den Hilfen angefertigt, die ich in der Dissertation angegeben habe.

Alle Textstellen, die wörtlich oder sinngemäß aus veröffentlichten Schriften entnommen sind, und alle Angaben, die auf mündlichen Auskünften beruhen, sind als solche kenntlich gemacht. Ich stimme einer evtl. Überprüfung meiner Dissertation durch eine Antiplagiat-Software zu.

Bei den von mir durchgeführten und in der Dissertation erwähnten Untersuchungen habe ich die Grundsätze guter wissenschaftlicher Praxis, wie sie in der „Satzung der Justus-Liebig-Universität Gießen zur Sicherung guter wissenschaftlicher Praxis“ niedergelegt sind, eingehalten.

Gießen, den 04.07.2018

Denise Elfriede Liesa Lockhofen