

# 44 Nichtverbale Kommunikation

*Martin A. Giese, Beatrice de Gelder*

Kommunikation wird im Alltagssprachgebrauch oft mit verbaler Interaktion gleichgesetzt. Jedoch verwenden wir, großenteils unbewusst, auch eine ganze Reihe nichtverbaler Kommunikationssignale. Dazu gehören Gesichtsausdrücke, Gesten und Körperhaltungen sowie spezifische Körperbewegungen. Viele dieser Signale finden sich in ähnlicher Form auch bei nichthumanen Primaten und anderen Tieren. Verschiedene neurologische Defizite führen zu charakteristischen Fehlleistungen bei der Interpretation und Ausführung solcher nichtsprachlicher Kommunikationssignale. Wir fokussieren uns in diesem Kapitel auf nichtverbale Signale in Form von Körper- und Gesichtsbewegungen. Generelle Aspekte bezogen auf die Wahrnehmung von Gesichtern wurden in Kapitel 15 behandelt. Ein weiteres nichtverbales Signal ist die ‚Sprachmelodie‘ (Prosodie); dieser Aspekt wurde zusammen mit der Verarbeitung von Sprache in den vorangegangenen Kapiteln behandelt.

Ein wesentliches Merkmal des Menschen ist seine Fähigkeit zur verbalen Kommunikation unter Verwendung von Sprache. Dennoch benutzen wir kontinuierlich auch eine Reihe nichtverbaler Signale. Dazu gehören Gesichtsausdrücke und Blickverhalten, die Information über unseren emotionalen Zustand vermitteln oder Rückschlüsse darüber erlauben, worauf unsere Aufmerksamkeit gerichtet ist. Ein anderes Beispiel sind Gesten, die verbale Aussagen unterstützen, oder wie im Falle der Pantomime, auch alleine ausreichend sein können, um Kommunikationspartnern wesentliche Inhalte zu vermitteln. Die Bedeutung solcher nichtverbaler Signale wurde bereits von Darwin in seinem berühmten Buch *The Expression of Emotion in Man and Animals* (1872) erkannt.

In Ermangelung des sprachlichen Kommunikationskanals spielen nonverbale Signale eine noch größere Rolle bei Tieren und nichthumanen Primaten. Viele Tiere zeigen charakteristische Körperhaltungen und Bewegungen bei Furcht- oder Aggressionsverhalten (Panksepp 1998), z.B. verlangsamen sich ihre Bewegungen bei Furcht, und sie zeigen charakteristisches Drohverhalten wenn sie aggressiv sind. Menschenaffen und Halbaffen zeigen charakteristische Gesichtsausdrücke, deren Bedeutung z.T. erheblich von denen des Menschen abweicht. Vor allem bei Menschenaffen gibt es jedoch auch Hinweise auf Ähnlichkeiten mit der Gesichtsmimik mit dem Menschen. Solche Homologien deuten auf eine evolutionäre Kontinuität bei der Entstehung sozialer Signale hin (Parr et al. 2005). Jedoch sind im Besonderen höhere Primaten in der Lage, ihre Gesichtsausdrücke und Gesten bewusst zu kontrollieren und intentional zur Erreichung bestimmter Ziele einzusetzen (Pollick u. de Waal 2007). Beispielweise ist es gelungen, Schimpansen den Gebrauch von Gesten und der **American Sign Language (ASL)** beizubringen (Gardner u. Gardner 1969). Der stereotype und unbewusste Gebrauch nonverbaler Kommunikationssignale wird also bei höheren Spezies zunehmend durch aktive Kontrollmechanismen ersetzt, die erlauben nonverbale Signale gezielt für die Kommunikation einzusetzen. Aus diesem Grund scheint es möglich, dass sich die menschliche Sprache durch Weiterentwicklung aus einer Gestensprache entwickelt hat. Die enge kortikale Nachbarschaft von Regionen, die an der Verarbeitung von Gesten und Sprachsignalen beteiligt sind, scheint konsistent mit dieser Hypothese zu sein (Rizzolatti & Arbib, 1998).

Trotz der Entwicklung von Sprache ist normale menschliche Kommunikation durch eine enge Verflechtung verbaler und nonverbaler Kommunikationssignale gekennzeichnet. Nonverbale Signale haben einen starken Einfluss darauf, wie wir sprachliche Kommunikation wahrnehmen. Eine Reihe von Studien hat Versucht die Beiträge von Sprache und nonverbaler Signale zur Informationsübertragung quantitativ zu erfassen. In vielen Experimenten wurde dabei ein großes Gewicht der nichtverbaler im Vergleich zu den verbalen Signalen gefunden (Mehrabian, 1971). Das Verständnis der neuronalen Mechanismen der Verarbeitung nichtverbaler Signale, und ihrer Störungen bei neurologischen Erkrankungen, ist somit fundamental für das Verständnis der menschlichen Kommunikation.

Die folgenden Abschnitte behandeln drei Kernthemen der Verarbeitung nichtverbaler Signale: Gesichtsausdrücke, Körperausdrücke und die Wahrnehmung biologischer Bewegung.

## 44.1 Erkennen von Gesichtsausdrücken und Gesichtsbewegungen

---

Das Gesicht stellt möglicherweise den wichtigsten nichtverbalen Kommunikationskanal bei Primaten dar, und bei Affen tragen emotionale Gesichtsausdrücke nachweislich zur Stabilisierung der sozialen Gruppenstruktur bei. Dabei

liefert das Gesicht wichtige Information über die Identität sozialer Kommunikationspartner. Dies erlaubt eine Anpassung des Interaktionsverhaltens an die soziale Rolle des Partners und an die sozialen Vorerfahrungen mit ihm. Zum anderen vermitteln Gesichtsausdrücke Informationen über spontane emotionale Zustände, und sie können auch gezielt zur Aussendung sozialer Signale eingesetzt werden, z.B. bei Drohverhalten oder Lächeln. Schließlich vermittelt das Blickverhalten wichtige Hinweise über den Aufmerksamkeitszustand potentieller Kommunikationspartner.

Auf der Basis früher psychologischer Modelle (Bruce, 1988) und zahlreicher Resultate aus der funktionellen Bildgebung beim Menschen haben Haxby und Mitarbeiter (2000) ein konzeptionelles Modell für die Struktur des neuronalen Systems für die Verarbeitung von Gesichtsstimuli abgeleitet, das in Abb. 44.1 skizziert ist. Das Modell postuliert eine Aufteilung in zwei Verarbeitungspfade. Es wird angenommen dass temporale Strukturen, z.B. im **Gyrus fusiformis**, spezialisiert sind auf die Verarbeitung **invarianter Aspekte**, d.h. zeitlich unveränderlicher Eigenschaften von Gesichtern, wie der Identität. Dagegen postuliert das Modell, dass v.a. Strukturen im **Sulcus Temporalis Superior (STS)** auf die Verarbeitung **veränderlicher Aspekte** von Gesichtern spezialisiert sind. Dazu gehören der Gesichtsausdruck, die Wahrnehmung von Lippenbewegungen und die Erkennung von Blickbewegungen des Interaktionspartners.

! **Veränderliche und nicht-veränderliche Aspekte von Gesichtern werden zum Teil von verschiedenen neuronalen Strukturen verarbeitet.**

#### **Unter der Lupe**

##### **Neuronale Strukturen für die Verarbeitung von Gesichtern**

Wichtige neuronale Strukturen für die Verarbeitung der Identität von Gesichtern befinden sich beim Menschen im lateralen und inferioren Okzipitallappen und im Gyrus fusiformis (Kanwisher et al. 1997; s. hierzu ausführlicher Kap. 14). Neuere Arbeiten haben detailliert die gesichtsspezifischen Areale bei Menschen und Affen verglichen. Dabei zeigt sich, dass die gesichtsspezifischen Regionen im menschlichen Kortex weitgehend mit den entsprechenden Regionen im Gehirn des Makaken übereinstimmen, in denen in elektrophysiologischen Experimenten gesichtsselektive Neurone gefunden wurden (Tsao u. Livingstone 2008). Durch Kombination von funktioneller Bildgebung beim Affen mit Elektrophysiologie wurde ein System von sechs hochspezifischen lokalen Regionen – sog. **Face-Patches** – identifiziert, die zu einem sehr hohen Anteil gesichtsselektive Neurone enthalten. Die verschiedenen Face-Patches sind untereinander verbunden und tragen wahrscheinlich zu verschiedenen Informationsverarbeitungsschritten bei der Wahrnehmung von Gesichtern bei. Die Gesichts-Patches im Gehirn des Makaken entsprechen auch relativ genau den beim Menschen gefundenen gesichtsselektiven kortikalen Regionen, was darauf hinweist, dass die funktionelle Architektur des neuronalen Systems zur Verarbeitung von Gesichtern bei beiden Spezies sehr ähnlich ist (Pinsk et al. 2005). Zellen mit Selektivität für Gesichtsstimuli wurden zudem auch im Mandelkern (**Amygdala**) und im Präfrontalkortex des Makaken gefunden. Die Ähnlichkeit der neuronalen Systeme für die Verarbeitung von Gesichtsstimuli zwischen humanen und nichthumanen Primaten wird außerdem auch durch Einzelzellableitungen beim Menschen bestätigt. In einer Serie von Experimenten mit Epilepsiepatienten, denen zur Lokalisation epileptischer Foki Elektroden implantiert worden waren, konnten Fried und Kollegen die Existenz von gesichtsselektiven Neuronen im Temporallappen, der Amygdala und im Hippocampus des menschlichen Gehirns nachweisen (Quiroga et al. 2008).

#### **Dynamische Gesichter**

Die Bedeutung von Gesichtsausdrücken für die Vermittlung von Emotionen wurde bereits von Darwin (1872) beschrieben, und er bemühte sich bereits, eine Kontinuität von Gesichtsausdrücken über verschiedene Spezies nachzuweisen. Zudem wies er auf die Beziehung einzelner Gesichtsausdrücke zur Aktivierung einzelner beteiligter Gesichtsmuskeln hin. Eine wesentliche Erkenntnis in diesem Zusammenhang war der Nachweis einer **Universalität** von Gesichtsausdrücken, d.h. ihrer Gültigkeit über verschiedene Kulturen hinweg. Dies wurde durch Ekman und Friesen (1971) in einer Reihe von transkulturellen Studien nachgewiesen. Der Ausdruck von Basisemotionen, wie Furcht, Freude, Ärger oder Ekel, weist große Ähnlichkeiten zwischen verschiedenen Kulturen auf. Entsprechend können Menschen emotionale Gesichtsausdrücke aus anderen Kulturen typischerweise richtig interpretieren. Dennoch wurden darüber hinaus auch kultur- und kontextspezifische Variationen des emotionalen Gesichtsausdrucks nachgewiesen. Basierend auf der Beteiligung verschiedener Gruppen von Gesichtsmuskeln an den verschiedenen Gesichtsausdrücken entwickelten Ekman und Friesen (1978) ein allgemeines System zur systematischen Kodierung von Gesichtsausdrücken durch Kombination von sogenannten **Gesichtsausdruckseinheiten (facial action units)**. Dieses System erlaubt es, beliebige Gesichtsausdrücke quantitativ zu parametrisieren und stellt bis heute die wichtigste Standardmethode zur quantitativen Analyse von Gesichtsausdrücken in der Psychologie dar.

Interessanterweise beziehen sich die meisten Arbeiten zur Untersuchung der Wahrnehmung von Gesichtsausdrücken auf statische Bilder, obwohl natürliche Gesichtsausdrücke durch zeitliche Variation gekennzeichnet sind (O'Toole et al.

2002). Erst in letzter Zeit hat die Forschung in den Neurowissenschaften damit begonnen, auch die Grundlagen der Verarbeitung dynamischer Gesichter im Detail genauer zu untersuchen (Curio et al. 2010). Psychophysische Studien zeigen einen Wahrnehmungsvorteil für dynamische im Vergleich mit statischen Gesichtern. Auch werden dynamische Gesichter effizienter gelernt. Jedoch werden solche Vorteile bei der Verarbeitung dynamischer Stimuli nicht in allen psychophysischen Studien gefunden. Gesichtsausdrücken können alleine anhand von Punktlichtstimuli erkannt werden (Bassili, 1979). Dies deutet auf eine Beteiligung bewegungsspezifischer Mechanismen an der Verarbeitung von dynamischen Gesichtsausdrücken hin. Eine Reihe von Studien zeigt eine enge Interaktion zwischen der Verarbeitung von Gesichtsbewegungen beim Sprechen und den zugehörigen auditorischen Signalen. Ein wohlbekanntes Beispiel ist der **McGurk-Effekt**, bei dem abhängig vom der visuell wahrgenommenen Lippenbewegung die akustische Wahrnehmung eines auditorischen Stimulus (einer Silbe) verändert wird (McGurk & MacDonald, 1976). Konsistent mit dieser Beobachtung auf Verhaltensebene ist, dass der STS des Makaken multimodale Neurone enthält, die sowohl bei visueller als auch bei akustischer Stimulation antworten (Baylis et al. 1987).

Konsistent mit der oben skizzierten Theorie wurden bei elektrophysiologischen Experimente im Makaken Neurone mit Selektivität für Gesichts- und Kopfbewegungen vorwiegend im oberen STS gefunden, während Neurone mit Selektivität für die Identität des Gesichtes eher im inferotemporalen Kortex lokalisiert sind (Puce u. Perrett 2003). Zudem gibt es in dieser Region auch Neurone, deren Antwortrate auch mit der beobachteten Blickrichtung des wahrgenommenen Gesichtes variiert. Sie spielen wahrscheinlich eine wesentliche Rolle bei der sozialen Steuerung der Aufmerksamkeit. Neuere Arbeiten zeigen zudem Neurone im STS, deren Antworten dynamisch mit kritischen kinematischen Merkmalen von Gesichtsbewegungen variieren, z.B. mit der Mundöffnung. Elektrophysiologische Daten suggerieren, dass solche Neurone den zeitlichen Verlauf von Gesichts und Kopfbewegungen präzisieren. Ein solches Verhalten wäre kompatibel mit theoretisch postulierten neuronalen Mechanismen, die auch als Basis für die Repräsentation der dynamischen Struktur von Ganzkörperbewegungen diskutiert wurden (Serre u. Giese 2010).

Die zentrale Bedeutung des STS für die Verarbeitung von Gesichtsbewegungen wird auch durch EEG-Studien und funktionelle Bildgebungsstudien untermauert. Frühe EEG und PET-Studien, z.B. von Puce und Mitarbeitern, zeigten selektive Veränderungen der neuronalen Aktivität während der Präsentation von Gesichtsausdrücken und von Augen- und Mundbewegungen (Allison et al. 2000). Dynamisch veränderliche Gesichtsstimuli aktivieren gesichtsselektive Regionen im STS und in der Amygdala mehr als statische Bilder von Gesichtern. Es wurde daher postuliert, dass relevante Bewegungs- und Formsignale bei der Gesichtswahrnehmung möglicherweise im STS integriert werden. Insbesondere der posteriore Teil des STS scheint an der Verarbeitung dynamischer Aspekte von Gesichtsbewegungen beteiligt zu sein. Da diese Region auch Selektivität für Körperbewegungen und auditorische emotionale Stimuli zeigt, wurde sie auch als polymodales Integrationszentrum für emotionale Stimuli diskutiert (Peelen et al. 2010).

Interessanterweise führt die Beobachtung von Gesichtsbewegungen auch zu Aktivierungen in motorischen Strukturen, wie der supplementären motorischen Rinde (supplementary motor area, SMA) (van der Gaag et al. 2007). Dies suggeriert eine Beteiligung, oder zumindest eine Koaktivierung, von Motorrepräsentationen bei der visuellen Verarbeitung dynamischer Gesichter. Diese Beobachtung ist kompatibel mit der Motorresonanztheorie für die Erkennung von Körperbewegungen (s. Kap. 44.3). Zudem erklärt eine solche Kopplung motorischer Strukturen mit der Erkennung von Gesichtsbewegungen auch den sogenannten **Mimikry-Effekt** (Dimberg 1982): Die Beobachtung von bedeutungstragenden Gesichtsbewegungen führt zu zeitlich korrelierten unterschwelligen Erregungen spezifischer Gesichtsmuskeln, die in EMG-Ableitungen nachweisbar sind.

### **Klinische Phänomene**

Die "Prosopagnosie" (s. hierzu Kap. 15) ist durch Defizite der Wahrnehmung der Identität von Gesichtern, selbst von nahen Angehörigen, gekennzeichnet aber nicht durch die Beeinträchtigung von der Erkennung von Gesichtsausdrücken. Diese Dissoziation bildete eine wesentliche Grundlage für die oben diskutierten Modelle mit zwei Verarbeitungspfaden. Konsistent mit dieser Annahme zeigen Prosopagnosie-Patienten Defizite bei der Verarbeitung statischer emotionaler Gesichter, während die Verarbeitung von dynamischen Gesichtern oder Punktlicht-Gesichtern wesentlich weniger beeinträchtigt ist (de Gelder u. Van den Stock 2010). Defizite bei der Verarbeitung emotionaler Gesichtsausdrücke wurden bei einer Reihe von Syndromen beobachtet, u.a. bei der Huntingtonschen Krankheit, Williams Syndrom, oder Schizophrenie, Alzheimer und fronto-temporalen Demenz (de Gelder u. Van den Stock 2010). In vielen dieser Studien wurden statische Bilder von emotionalen Gesichtern benutzt. Zum Teil zeigt sich dabei eine verbesserte Erkennung für dynamische Gesichter (Tomlinson et al. 2006). Auch bei bestimmten Patienten mit gestörter Bewegungswahrnehmung wurden Defizite bei der Verarbeitung dynamischer Gesichter beobachtet. Zihl und Kollegen beschrieben eine Patientin mit bilateralen Läsionen in der visuellen Area V5, der nicht prosopagnosisch war. Sie konnte Sprache anhand statischer Bilder von Gesichtern erkennen, nicht aber anhand von Filmen (Campbell et al. 1997). Eine weitere interessante Gruppe von Patienten in diesem Zusammenhang sind Patienten mit **primärer**

**Rindenblindheit** (Weiskrantz 2009). Interessanterweise können solche Patienten dynamische, aber nicht statische Gesichtsausdrücke mit hoher Reliabilität erkennen (de Gelder et al. 1999) und es können durch dynamische Gesichtsausdrücke sogar ‚Mimikry-Effekte‘ (s. oben) ausgelöst werden (Tamietto u. de Gelder 2010).

## 44.2 Erkennen von Körperausdrücken

---

Im alltäglichen Leben können wir mühelos Informationen aus den Körperhaltungen und -bewegungen anderer Menschen extrahieren, selbst wenn aufgrund des Abstandes oder von Verdeckungen das Gesicht nicht erkennbar ist. Wenn wir jemanden laufen sehen während er die Hände schützend vor das Gesicht hält interpretieren wir dieses Verhalten spontan als Furcht oder als Suche nach einer schützenden Deckung. Auch können wir zwanglos Emotionen anhand verschiedener Körperhaltungen erkennen, selbst wenn sie keine klar definierten emotionalen Gesten darstellen. Diese Information wird automatisch ohne größere kognitive Anstrengungen extrahiert und erlaubt uns adäquat zu reagieren. Dadurch können wir z.B. Furcht erkennen lange bevor wir einer Person nahe genug kommen, um ihren Gesichtsausdruck zu analysieren. Wenn Personen Probleme haben, die Körpersprache anderer richtig zu interpretieren, wird dies typischerweise als ein Zeichen schlechter Kommunikationsfähigkeit interpretiert.

### **Wahrnehmung von Emotionen anhand von Körperausdrücken im Vergleich mit Gesichtern**

Zahlreiche Arbeiten in den letzten Jahren zeigen, dass Emotionen anhand von Körperausdrücken leicht erkannt werden können, und das nicht weniger effizient als anhand von Gesichtsausdrücken (de Gelder et al. 2010). Eine Reihe von Arbeiten hat versucht, die neurofunktionalen Grundlagen der Erkennung von Körperausdrücken mit der gleichen Methodik zu studieren wie die Erkennung von Gesichtsausdrücken. Dazu wurden zunächst zentrale Hirnregionen identifiziert, die essentiell an der Wahrnehmung von Körperformen und -bewegungen beteiligt sind. Danach wurde genauer untersucht, inwieweit die Aktivität in solchen Regionen spezifisch durch die affektive Bedeutung der dargebotenen Stimuli beeinflusst wird. Erste Studien dieser Art unter Verwendung von EEG, MEG und fMRI zeigten eindeutig, dass Körperausdrücke Informationen über Emotionen in ähnlicher Art wie Gesichtsausdrücke vermitteln (de Gelder 2006). In diesem Zusammenhang wurde insbesondere die Bedeutung von Regionen (wie der extrastriatalen Gesichtsregion, extra-striate body area, EBA) diskutiert, die selektiv auf die menschliche Körperform unabhängig von Gesichtern reagieren (Downing et al. 2001). Jedoch ist die Bedeutung dieser Region im Rahmen der Erkennung emotionaler Körperausdrücke weiterhin umstritten (de Gelder u. Van den Stock 2010).

Konsistent mit der Bedeutung des Gyrus frontalis und der Amygdala in der Wahrnehmung emotionaler Gesichtsausdrücke konnte gezeigt werden, dass dieselben Strukturen auch durch die Präsentation von Bildern von Körperausdrücken von Furcht aktiviert wurden (Hadjikhani u. de Gelder 2003) (☉ Abb. 44.2). Neuere Studien mit dynamischen Stimuli (Filmen) haben versucht, die Beziehung zwischen Aktivierungskomponenten aufzuschlüsseln, die primär aus der Verarbeitung von Körperbewegungen per se resultieren oder aus der Repräsentation emotionaler Aspekte. Grosbras u. Paus (2006) fanden bei der Präsentation ärgerlicher Handbewegungen Aktivierungen in ähnlichen Arealen wie bei emotionalen Gesichtsausdrücken. Für Drohausdrücke wurde erhöhte Aktivität im STS und im temporo-parietalen Übergang (temporoparietal junction, TPJ) gefunden (Pichon et al. 2009). Diese Region spielt wahrscheinlich auch bei höheren sozialen Kognitionsleistungen eine Rolle und wird durch biologische Bewegungsstimuli (s. unten) und durch Beobachtung zielgerichtete motorischer Handlungen aktiviert (Allison et al. 2000).

Interessanterweise ist die Interpretation von Körperausdrücken nicht notwendigerweise von bewusster visueller Wahrnehmung abhängig. Das wurde in einer Studie gezeigt, bei der ein Patient mit einer Läsion des Striatums untersucht wurde, der eine kortikale Rindenblindheit eines visuellen Halbfeldes aufwies (Tamietto et al. 2010). Die Wahrnehmungsantworten bei der Präsentation von Gesichts- und Körperstimuli wurden unter Ausnutzung des Mimikry-Effektes (s. oben) untersucht, indem die Erregung von Gesichtsmuskeln durch EMG-Messungen registriert wurde. Interessanterweise führte die Präsentation von Gesichtsstimuli im blinden Teil des Gesichtsfeldes dennoch zu einer spezifischen Erregung der korrespondierenden Gesichtsmuskeln, und dieses sogar 300 ms eher als bei Präsentation des Stimulus im gesunden Halbfeld, die dann zu einem bewussten Sinneseindruck führte (☉ Abb. 44.3). Eine emotionale Interpretation des Stimulus fand also auch dann statt, wenn der Stimulus aufgrund der Rindenblindheit nicht bewusst wahrgenommen wurde. Zudem waren die Reaktionen auf nicht bewusst wahrgenommene Stimuli sogar stärker und schneller als auf bewusst wahrgenommene Stimuli. Außerdem wurden die Reaktionen für Gesichter und Körperausdrücke mit derselben Emotionen verglichen. Die resultierenden Muskelaktivierungsmuster waren extrem ähnlich (☉ Abb. 44.3). Dieses Resultat bedeutet, dass die emotionale Interpretation dieser Stimuli nicht einfach eine Imitation des beobachteten motorischen Verhaltensmusters beinhaltet

sondern dass die motorischen Reaktionen eher die abstrahierte affektive Bedeutung der Stimuli widerspiegeln. Zusammenfassend zeigen solche Studien dass es neben der bewussten Verarbeitung emotionaler Stimuli im Kortex auch subkortikale Verarbeitungsmechanismen gibt, die kein bewusstes Sehen erfordern. Eine solche Koexistenz von subkortikalen und kortikalen Verarbeitungsmechanismen ist kompatibel mit der Idee, dass die Entwicklung des Gehirns im Verlaufe der Evolution durch eine progressive Vergrößerung des Neokortex gekennzeichnet ist, bei der primitive subkortikale Mechanismen durch verfeinerte kortikale Mechanismen überlagert wurden (MacLean, 1954).

**! Neben der bewussten Verarbeitung emotionaler Stimuli im Kortex gibt es auch subkortikale Verarbeitungsmechanismen, die kein bewusstes Sehen erfordern.**

### **Klinische Phänomene**

Störungen der Wahrnehmung emotionaler Körperausdrücke wurden bei verschiedenen neurologischen Störungsbildern nachgewiesen. Dazu zählen Autismus und Schizophrenie, aber auch Erkrankungen, die überwiegend das motorische System betreffen, wie Parkinson und die Huntingtonsche Krankheit. Patienten mit **Autismus** können animierte Formen erkennen, beschreiben sie aber nicht im Sinne sozialer Interaktionen (Castelli et al. 2002). Auch sind bei Huntington-Patienten Defizite bei der Erkennung von Körperbewegungen und Emotionsausdrücken beobachtet worden (de Gelder et al. 2008). Autismus ist eine komplexe Erkrankung, die typischerweise durch Defizite der sozialen Kommunikation, Imitation, Empathie, stereotype Verhaltensweisen und die Unfähigkeit das Verhalten anderer zu verstehen gekennzeichnet ist. Autismus wurde mit strukturellen und funktionellen Abnormalitäten in verschiedenen Hirnarealen in Verbindung gebracht, z.B. dem STS, der Amygdala und dem orbitofrontalen und anterioren Cingulum. Auch wurden Störungen des Spiegelneuronensystems als mögliche Ursachen diskutiert. Jedoch zeigen Studien mit Autisten ohne andere weitreichende Defizite, dass ihre Fähigkeit, die eigenen und fremde Handlungen in Beziehung zu setzen, intakt war während sie deutliche Defizite bei der Interpretation sozialer Stimuli hatten (Grèzes et al. 2009). Die Beziehung zwischen den neuronalen Strukturen, die an der Erkennung von Handlungsintentionen und von sozialen Signalen beteiligt sind, muss daher durch weitere Untersuchungen geklärt werden (de Gelder 2006).

Studien zur Wahrnehmung emotionaler statischer Gesichter haben Defizite bei Patienten mit **Schizophrenie** nachgewiesen (Mandal et al. 1998). Schizophrene zeigten klare Defizite bei der Erkennung emotionaler Körperausdrücke verglichen mit normalen Kontrollprobanden (Van den Stock et al. 2011). Dieses Defizit ist kompatibel mit der Beobachtung in anderen Studien zur Erkennung von Emotionen anhand von Gesichtsstimuli. In weiteren Studien wurde beobachtet, dass auch die Integration visueller und auditorischer emotionaler Stimuli bei Schizophrenen verändert ist, wobei emotionsirrelevante Merkmale einen höheren Einfluss haben als bei normalen Personen. Jedoch sind die Defizite deutlich geringer für dynamische Stimuli als für statische Körperausdrücke.

### **44.3 Erkennen von Körperbewegungen und biologischer Bewegung**

---

Das Erkennen sozialer Kommunikationssignale, wie bewegter Gesichter oder Körperausdrücke, steht in unmittelbarem Zusammenhang mit dem visuellen Erkennen von Körperbewegungen allgemein. Der bewegte menschliche Körper spezifiziert sowohl Form als auch Bewegungsinformation. In der Psychologie wurde das Erkennen von Körperbewegungen häufig mit **Punktlichtstimuli** untersucht (Abb. 44.4). Solche Reize zeigen nur die Bewegungen der wichtigsten Gelenke als Punkte in der Bildebene. In klassischen Experimenten konnte Johansson (1973) zeigen, dass Versuchspersonen solche bewegten Stimuli hervorragend erkennen konnten, während sie nicht in der Lage waren, einzelne Bilder aus solchen Filmen korrekt zu interpretieren. Das weist darauf hin, dass die Bewegung der Punkte in den Punktlichtmustern entscheidend ist für ihre korrekte Interpretation. Zudem zeigt dieses Experiment, dass das visuelle System auch aus stark verarmten Bewegungstimuli Information über menschliche Körperbewegungen extrahieren kann. Klassisch wurde angenommen, dass solche Reize primär Strukturen zur Verarbeitung von Bewegung ansprechen. Jedoch ist diese Interpretation zu einfach, da statische Punktlichtmuster auch einen Formstimulus darstellen, der v.a. bei ausreichendem Training ebenfalls zum Erkennen genutzt werden kann. Folgeexperimente von Johanssons Studie haben gezeigt, dass Versuchspersonen auch sehr subtile Informationen aus Punktlichtstimuli extrahieren, z.B. die Identität, das Geschlecht oder die Emotion gehender Personen oder das Gewicht angehobener Objekte (Überblick in Blake u. Shiffrar 2007). Jedoch können Körperbewegungen nicht nur anhand von bewegten Stimuli sondern auch anhand der Körperform in statischen Bildern erkannt werden (**implizierte Bewegung, implied motion**). Das ist offensichtlich wenn man an die Fotografien auf den Sportseiten von Zeitungen denkt. Interessanterweise wurde in fMRT-Studien nachgewiesen, dass statische Bilder, die eine Bewegung implizieren, Aktivität in Arealen wie der mediotemporalen Area (hMT) auslösen können, die klassisch als rein bewegungssensitive Areale angesehen wurden (Kourtzi u. Kanwisher 2000).

Das Erkennen von biologischen Bewegungen aus Punktlichtstimuli ist erstaunlich robust. Versuchspersonen erkennen

solche Muster selbst dann noch, wenn man eine Vielzahl bewegter Hintergrundpunkte hinzufügt oder wenn die Punkte nicht genau auf den Gelenken positioniert werden, oder sogar in jedem Stimulusframe auf dem Skelett der Figur wandern (Beintema u. Lappe 2002). Zudem ist das Erkennen robust gegen Kontrastinversion der Punkte oder bei widersprüchlicher Tiefeninformation der bewegten Punkte (Bülthoff et al. 1998). Dagegen wird das Erkennen deutlich gestört, wenn die zeitliche Beziehung (Phase) zwischen den Punkten verändert wird und wenn der Stimulus um 180 Grad gedreht wird (Blake u. Shiffrar 2007). Dieser Inversionseffekt ist ähnlich wie bei der Wahrnehmung von Gesichtern.

Die Wahrnehmung biologischer Bewegung hängt wahrscheinlich von verschiedenen Typen von Merkmalen ab. Neuronale Modelle zeigen, dass Form- und Bewegungsinformation zur Erkennung solcher Stimuli genutzt werden kann (Giese u. Poggio 2003). Der sich bewegende menschliche Körper spezifiziert eine zeitliche Sequenz von Formstimuli, die durch formselektive neuronale Mechanismen erkannt werden. Zum anderen spezifizieren Körperbewegungen lokale Bewegungsmuster, die durch geeignete neuronale Detektoren erkannt werden können. Während es in der Psychophysik eine lange Diskussion in der Literatur gibt, ob biologische Punktlichtbewegungen nur durch Form oder nur durch Bewegungsmerkmale erkannt werden (Beintema & Lappe, 2002; Shiffrar & Blake, 2007; Thurman et al. 2010), so zeigen neuere Ergebnisse aus Einzelzellableitungen, dass wahrscheinlich beide Typen von Merkmalen genutzt und integriert werden (Vangeneugden et al. 2009). Außerdem weisen psychophysische Daten darauf hin, dass das Erkennen biologischer Bewegung sowohl von Bottom-up-Mechanismen abhängt, die automatisch Merkmale aus den Stimulussequenzen extrahieren, als auch von Top-Down-Mechanismen wie der Aufmerksamkeit. Zum Beispiel zeigten Thornton et al. (2002), dass das Erkennen von biologischen Bewegungstimuli, die durch bewegte Punktmuster maskiert waren, unter bestimmten Bedingungen Aufmerksamkeit erfordert. Zudem kann das Erkennen von Körperbewegungen die Wahrnehmung lokaler Bewegung beeinflussen, weil die Körperbewegung genutzt werden kann um Mehrdeutigkeiten bei der lokalen Bewegungsschätzung aufzulösen (Fujimoto 2003).

! Die Wahrnehmung von Körperbewegungen integriert merkmale aus verschiedenen Verarbeitungspfaden.

### Bezug zum motorischen System

Eine Reihe von Studien zeigt, dass das Erkennen von Körperbewegungen mit ihrer Planung und Ausführung direkt wechselwirkt. Beispielsweise hängt die Diskrimination von Gehgeschwindigkeiten bei wahrgenommenen Punktlichtstimuli davon ab, ob der Beobachter selber geht oder steht (Jacobs & Shiffrar, 2005). Dabei scheint der Einfluss der Bewegungsausführung auf das Erkennen kritisch davon abzuhängen, ob der wahrgenommene Bewegungsstimulus mit der aufgeführten Bewegung zeitlich und räumlich kongruent ist, d.h. ob sie zeitlich synchronisiert sind und auch räumlich in einer sinnvollen Beziehung zueinander stehen (Christensen et al. 2011). Umgekehrt gibt es auch Hinweise, dass die Genauigkeit der Ausführung von Bewegungen durch die gleichzeitige Wahrnehmung von ähnlichen oder unähnlichen Bewegungen beeinflusst wird (Kilner et al. 2003). Ausserdem ist die Wahrnehmung von Körperbewegungen abhängig davon, welche Bewegungen der Beobachter auch motorisch ausführen kann. Das Lernen neuer motorischer Bewegungen verbessert das visuelle Erkennen der gelernten Bewegungen (Casile u. Giese 2006; Calvo-Merino et al. 2006). Konsistent mit der höheren Erkennensleistung für Bewegungen, die auch motorisch realisiert werden können, ist die Beobachtung in verschiedenen Experimenten, dass Probanden eigene Bewegungen oft leichter erkennen als die anderer Personen (z.B. Knoblich u. Flach 2001).

Diese Ergebnisse sind konsistent mit der **Hypothese der gemeinsamen Kodierung** von Wahrnehmung und Handlung (Common Coding Theory) (Prinz 1997), die annimmt, dass die Repräsentationen für die Planung und Ausführung von Bewegungen überlappen. Eine verwandte Theorie ist die **Motorresonanzhypothese** von Rizzolatti und Mitarbeitern (2001), die annimmt dass das Erkennen von Bewegungen essentiell die Aktivierung von Spiegelneuronen involviert, die auch bei der motorischen Ausführung dieser Bewegungen aktiviert werden. Nach dieser Theorie entsteht erst durch diese Aktivierung motorischer Strukturen ein ‚Verstehen‘ der beobachteten Bewegungen.

! Die Wahrnehmung und exekutive Kontrolle von Gesichts- und Körperbewegungen sind eng miteinander gekoppelt.

### Unter der Lupe

#### Neuronale Strukturen für das Erkennen von Körperbewegungen und biologischer Bewegung

Einzelne Neurone, die selektiv für biologische Bewegungsstimuli sind, wurden zuerst von Perrett und Mitarbeitern im Sulcus temporalis superior (STS) gefunden (Puce u. Perrett 2003). In dieser Region gibt es Zellen, die selektiv durch die

menschliche Körperform, Körperbewegungen, oder durch Kombinationen der Körperform mit spezifischen Bewegungsmerkmalen aktiviert werden. Auch gibt es in dieser Region Neurone die auf bewegte Punktlichtstimuli reagieren. Der STS integriert daher wahrscheinlich Form- und Bewegungsmerkmale, die spezifisch für menschliche Bewegungen sind. Neuere quantitativ sehr gut kontrollierte Studien zeigen zudem, dass es einen Gradienten im STS bezüglich der Selektivität für verschiedene relevante Merkmale gibt. Vor allem der ventrale Teil des STS enthält ‚Formneurone‘, die auch durch unbewegte Bilder aus Bewegungssequenzen des menschlichen Körpers antworten. Diese Zellen erfordern eine Stimulation mit relativ globalen Stimulismustern, die größere Anteile des menschlichen Körpers zeigen. Dagegen gibt es im dorsalen Teil des STS ‚Bewegungsneurone‘, die auch auf sehr lokale Konfigurationen von Stimuluspunkten antworten, die aus Punktlichtstimuli abgeleitet wurden (Vangeneugden et al. 2009).

Weitere Regionen in denen Neurone gefunden wurden, die selektiv auf visuelle Körperbewegungsstimuli reagieren, sind der prämotorische und der Parietalkortex (Rizzolatti et al. 2001; Fogassi et al. 2005). Ein Teil der Neurone in diesen Regionen sind **Spiegelneurone**. Solche Neurone können sowohl durch die Ausführung als auch durch die Beobachtung von Körperbewegungen stimuliert werden. Viele dieser Neurone reagieren spezifisch auf zielgerichtete Bewegungen, wie Greifen, die auf ein Zielobjekt (z.B. einen Gegenstand) gerichtet sind. In der Literatur wurde viel darüber diskutiert ob solche Neurone essentiell für das Imitationslernen von Bewegungen sind. Zudem suggeriert die Nähe der relevanten Areale im Menschen zum Brocaschen Sprachzentrum einen Zusammenhang zwischen präfrontalen Spiegelneuronen und der Verarbeitung von Sprache. So erscheint es möglich, dass die Spracherkennung evolutionär mit der Verarbeitung von Körperbewegungen im Zusammenhang steht (Rizzolatti u. Arbib 1998).

### **Klinische Phänomene**

Die Beteiligung zahlreicher Hirnstrukturen an der visuellen Verarbeitung von Körperbewegungen wird auch durch eine Reihe von Studien mit Patienten mit fokalen Läsionen unterstützt. Defizite beim Erkennen von Punktlichtstimuli in bewegten Hintergründen wurden bei beidseitigen parietalen Läsionen beobachtet, während bei diesen Patienten die Wahrnehmung kohärenter Bewegungsstimuli unbeeinträchtigt war (Schenk u. Zihl 1997). Dagegen wurde bei Patienten mit Läsionen im posterioren Teil des dorsalen Verarbeitungspfad es Beeinträchtigungen der Wahrnehmung kohärenter Bewegung beobachtet, während die Wahrnehmung von Körperbewegungen anhand von Punktlichtstimuli unbeeinträchtigt war (Vaina et al. 1990). Dies weist auf eine Dissoziation der Verarbeitungspfade für das Erkennen von globaler Bewegung und von Körperbewegungen hin. Andere Läsionsstudien weisen auf eine Beteiligung des rechten somatosensorischen Kortex an der Verarbeitung emotionaler Körperbewegungen hin, während der frontale Opercularkortex an der Extraktion von Persönlichkeitsmerkmalen beteiligt ist (Blake & Shiffrar, 2007). Eine andere Gruppe von Patienten, für die Defizite bei der Verarbeitung biologischer Bewegung nachgewiesen wurden, sind **Autisten**. Autistische Kinder haben größere Probleme Punktlichtbewegungen in bewegten Hintergrundmasken zu erkennen und zeigen veränderte visuelle Strategien bei ihrer Verarbeitung (Klin et al. 2009; Shiffrar u. Blake 2007). Autismus ist in einigen Studien mit Läsionen im STS in Verbindung gebracht worden.

Demgegenüber scheint das Erkennen von Punktlichtbewegungen bei Kleinhirnpatienten unbeeinträchtigt zu sein (Jokisch et al. 2005). Das zeigt, dass das Kleinhirn trotz seiner möglichen Beteiligung an prädiktiven Vorwärtsmodellen zur Vorhersage sensorischer Konsequenzen von motorischen Handlungen (Wolpert et al. 1995) nicht essentiell für die Wahrnehmung von biologischen Bewegungen ist.

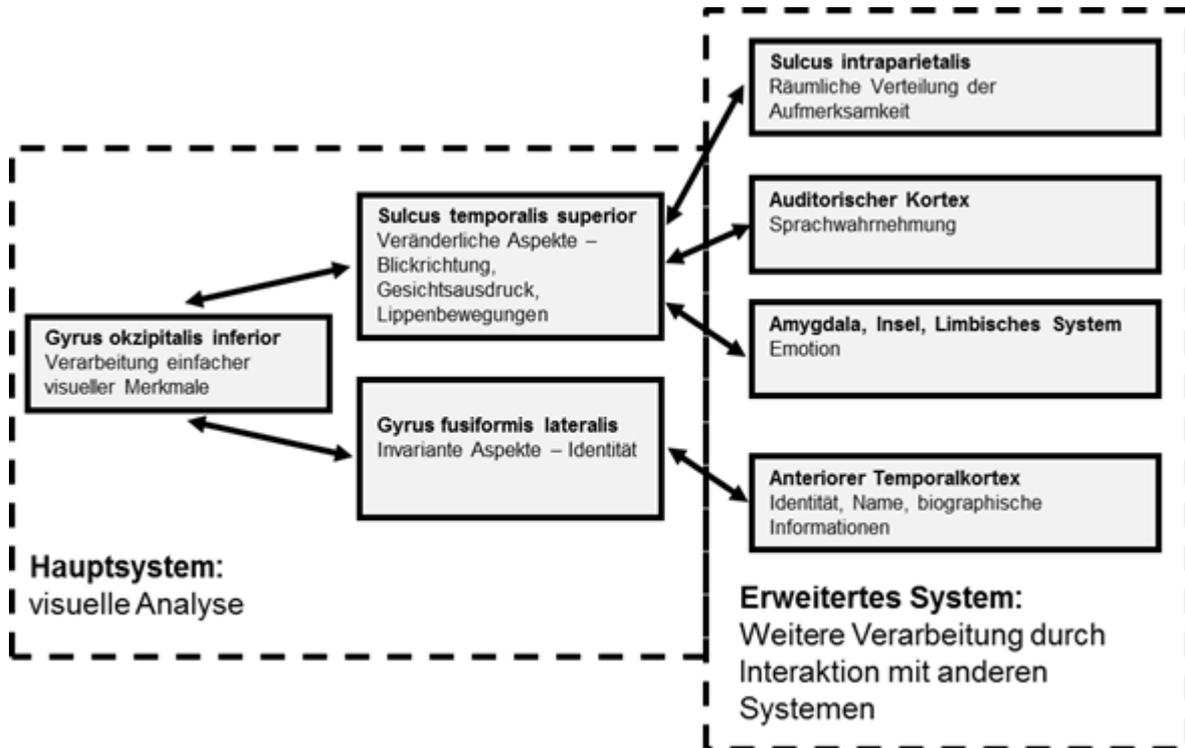
### **Zusammenfassung**

Neben der verbalen Kommunikation nutzt der Mensch eine Vielzahl nonverbaler Kommunikationssignale. Eines der wichtigsten Signale bei Primaten ist das Gesicht. Die neuronalen Substrate der Verarbeitung von konstanten und zeitlich veränderlichen Aspekten des Gesichtes sind wahrscheinlich zum Teil unterschiedlich. Eine Reihe neurologischer Störungen ist durch eine veränderte Fähigkeit zur Wahrnehmung dynamischen Aspekte gekennzeichnet, die bei der klassischen Prosopagnosie nicht massiv beeinträchtigt ist. Außerdem sind wahrscheinlich subkortikale Mechanismen an der Verarbeitung emotionaler Gesichtsausdrücke beteiligt, die die Erkennung solcher Stimuli sogar bei kortikaler Rindenblindheit ermöglichen.

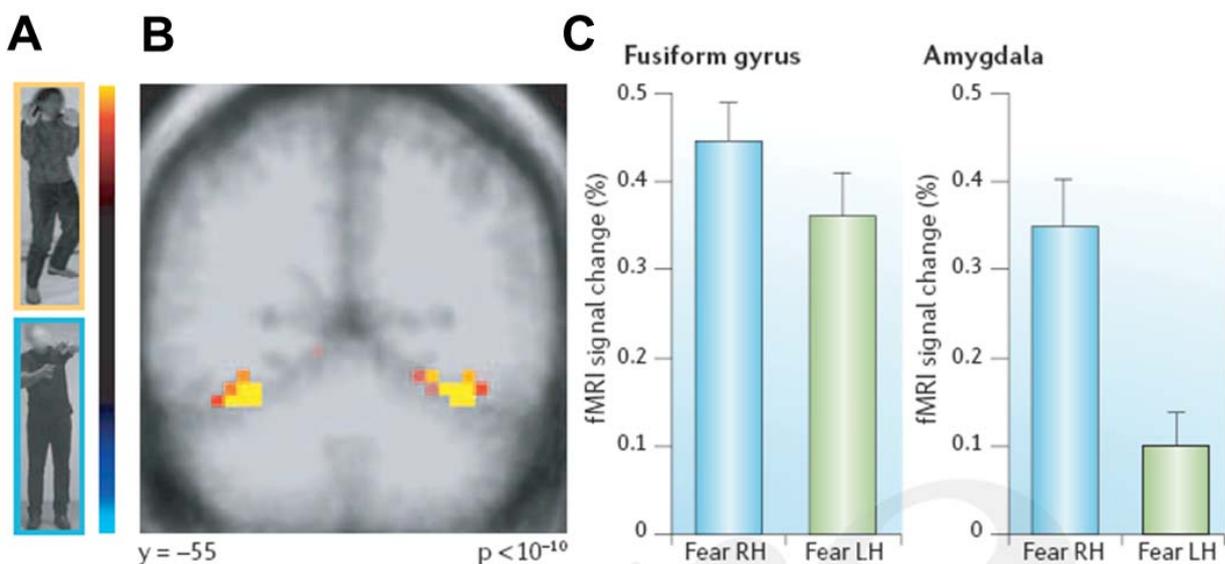
Körperausdrücke, d.h. Körperhaltungen und -bewegungen ermöglichen das Erkennen sozialer Signale sogar wenn das Gesicht nicht erkennbar ist. Viele Eigenschaften des Erkennens emotionaler Körpersignale sind ähnlich wie beim Erkennen emotionaler Gesichtsausdrücke. Die zugrundeliegenden neuronalen Strukturen sind jedoch nur zum Teil überlappend und konvergieren auf modalitätsübergreifende Repräsentationen, die durch verschiedene Typen emotionaler Stimuli (Gesichter, Körperausdrücke) aktiviert werden. Bei einer Reihe neurologischer Störungen, u.a. Autismus und Schizophrenie, ist das Erkennen sozialer Körpersignale beeinträchtigt.

Psychologischen Studien zur Wahrnehmung von biologischer Bewegung belegen die hohe Effizienz, mit der das visuelle System Körperbewegungen erkennen kann. Mit hoher Genauigkeit können wir Bewegungen sogar lediglich anhand bewegter Punktlichtmuster erkennen. Die Verarbeitung solcher Reize integriert wahrscheinlich Form- und Bewegungsmerkmale und kombiniert Bottom-up- und Top-down-Prozesse. Patienten mit Läsionen im dorsalen visuellen

Verarbeitungspfad und im Parietalkortex zeigen Defizite bei der Wahrnehmung biologischer Bewegung. Ebenso zeigen auch Autisten charakteristische Veränderungen bei der Verarbeitung solcher Stimuli.

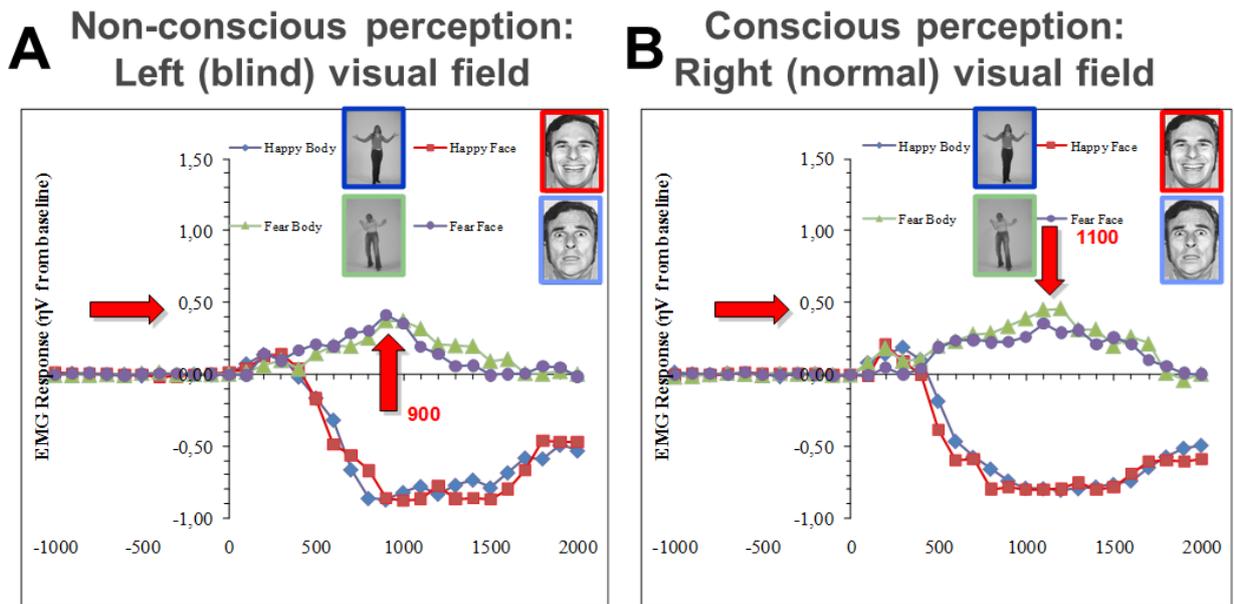


• **Abb. 44.1.** Strukturen für die visuelle Verarbeitung von Gesichtsstimuli. Nach der Extraktion von visuellen Merkmalen (z.B. orientierte Kanten oder lokale Formmerkmale) im Okzipitalkortex teilt sich der Verarbeitungspfad für Gesichtsstimuli auf. Während gesichtsselektive Strukturen im Temporalkortex eher invariante Eigenschaften von Gesichtern, wie die Gesichtsidentität verarbeiten, werden in neuronalen Strukturen im Sulcus Temporalis Superior (STS) v.a. zeitlich veränderliche Eigenschaften des Gesichtes verarbeitet. Dazu gehören Gesichtsausdruck, Blickverhalten und die Erkennung von Mundbewegungen.

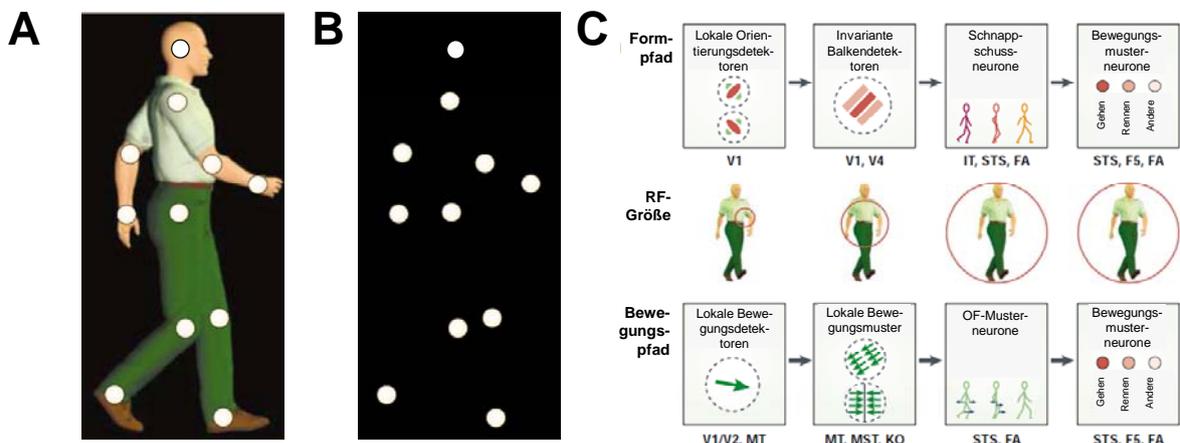


• **Abb. 44.2.** Aktivierung kortikaler Strukturen durch emotionale Körperausdrücke. A Stimuli: Ängstlicher und neutraler Körperausdruck. B. Beidseitige lokalisierte Aktivierung im Gyrus fusiformis (fusiform face area, FFA). C Summenaktivierung im Gyrus fusiformis und in der Amygdala

für die Präsentation des Stimuli im rechten und linken visuellen Halbfeld.



• **Abb. 44.3.** Reaktionen auf emotionale Gesichter und Körperstimuli bei einem Patienten mit kortikaler Rindenblindheit. A Bei Präsentation der Stimuli in der blinden linken Gesichtsfeldhälfte bleibt der Sinneseindruck unbewusst. Dennoch wird durch die Präsentation emotionaler Stimuli eine schwache Aktivierung des Corrugator Supercilii induziert, der beim Gesichtsausdruck für Angst kontrahiert wird. Diese Reaktion erfolgt unabhängig davon, ob die Emotion als Gesicht oder als Köperausdruck dargeboten wird. B Eine ähnliche, aber langsamere Aktivierung des Muskels erfolgt, wenn die gleichen Stimuli in der intakten Gesichtsfeldhälfte dargeboten werden, wobei sie bewusst wahrgenommen werden.



• **Abb. 44.4.** Erkennung biologischer Bewegungsstimuli. A Erzeugung des Stimulus nach Johansson (1973) durch Befestigung von leuchtenden Markern auf den wichtigen Gelenken des Körpers. B Biologischer Bewegungsstimulus aus Lichtpunkten, die sich in der Ebene bewegen. Trotz des stark reduzierten Stimulus können Beobachter Körperbewegungen leicht erkennen C Neuronales Modell von Giese u Poggio für die visuelle Erkennung von Körperbewegungen. Die Verarbeitung erfolgt in einem Form- und einem Bewegungspfad. Die Pfade bestehen aus Hierarchien von neuronalen Detektoren, die Eigenschaften kortikaler Neurone nachbilden. Formbasierte Erkennung erfolgt über die Erkennung von zeitlichen Sequenzen von ‚Schnappschüssen‘ von Körperformen. Die bewegungsbasierte Erkennung beruht auf charakteristischen optischen Flussmustern, die bei Körperbewegungen auftreten. (OF: optischer Fluss; RF: rezeptives Feld). (Details siehe Giese u. Poggio, 2003)

# Literatur

- Allison T, Puce A, McCarthy G (2000) Social perception from visual cues: role of the STS region. *Trends in Cognitive Sciences* 4:267-278
- Bassili JN (1979) Emotion recognition: the role of facial movement and the relative importance of upper and lower areas of the face. *Journal of Personality and Social Psychology* 37:2049-2058
- Baylis GC, Rolls ET, Leonard CM (1987) Functional subdivisions of the temporal lobe neocortex. *Journal of Neuroscience* 7:330-342
- Beintema JA, Lappe M (2002) Perception of biological motion without local image motion. *Proceeding of the National Academy of Science USA* 99:5661-5663
- Blake R, Shiffrar M (2007) Perception of human motion. *Annu Rev Psychol* 58:47-73
- Bruce V (1988) *Recognising faces*. Lawrence Erlbaum, Hove London Hillsdale
- Bülthoff I, Bülthoff H, Sinha P (1998) Top-down influences on stereoscopic depth-perception. *Nature Neuroscience* 1:254-257
- Calvo-Merino B, Grezes J, Glaser DE, Passingham RE, Haggard P (2006) Seeing or doing? Influence of visual and motor familiarity in action observation. *Curr Biol* 16:1905-1910
- Campbell R, Zihl J, Massaro D, Munhall K, Cohen MM (1997) Speechreading in the akinetopsic patient, L.M. 120:1793-1803
- Casile A, Giese MA (2006) Nonvisual motor training influences biological motion perception. *Curr Biol* 16: 69-74
- Castelli F, Frith C, Happe F, Frith U (2002) Autism, Asperger syndrome and brain mechanisms for the attribution of mental states to animated shapes. *Brain* 125:1839-1849
- Christensen A, Ilg W, Giese MA (2011) Spatiotemporal tuning of the facilitation of biological motion perception by concurrent motor execution. *J Neurosci* 31: 3493-3499
- Curio C, Bülthoff HH, Giese MA (2010) *Dynamic Faces: Insights from Experiments and Computation*. MIT Press, Cambridge MA
- Darwin C (1872) *The Expression of the Emotions in Man and Animals*. John Murray, London
- de Gelder B (2006) Towards the neurobiology of emotional body language. *Nature Reviews Neuroscience* 7:242-249
- de Gelder B, Van den Stock (2010) Moving and being moved: the importance of dynamic information in clinical populations. In: Curio C, Bülthoff HH, Giese MA (2010) *Dynamic Faces: Insights from Experiments and Computation*. MIT Press, Cambridge MA, pp. 161-173
- de Gelder B, Vroomen J, Pourtois G, Weiskrantz L (1999) Non-conscious recognition of affect in the absence of striate cortex. *Neuroreport* 10:3759-3763
- de Gelder B, Van den Stock, J, de Diego Balaguer R, Bachoud-Lévi AC (2008) Huntington's disease impairs recognition of angry and instrumental body language. *Neuropsychologia* 46:369-373.
- de Gelder B, Van den Stock J, Meeren HK, Sinke CB, Kret ME, Tamietto M (2010) Standing up for the body. Recent progress in uncovering the networks involved in the perception of bodies and bodily expressions. *Neuroscience Biobehav Reviews* 34:513-527
- Dimberg U (1982) Facial reactions to facial expressions. *Psychophysiology* 19:643-647
- Downing PE, Jiang Y, Shuman M, Kanwisher N (2001) A cortical area selective for visual processing of the human body. *Science* 293:2470-2473
- Ekman P, Friesen WV (1971) Constants across cultures in the face and emotion. *Journal of Personality and Social Psychology*, 17, 124-129
- Ekman P, Friesen WV (1978) *Facial Action Coding System: A Technique for the Measurement of Facial Movement*. Consulting Psychologists Press, Palo Alto
- Fogassi L, Ferrari PF, Gesierich B, Rozzi S, Chersi F, Rizzolatti G. (2005) Parietal lobe: from action organization to intention understanding. *Science* 308:662-667
- Fujimoto K. (2003) Motion induction from biological motion. *Perception* 32:1273-1277
- Gardner RA, Gardner BT (1969) Teaching sign language to a chimpanzee. *Science* 165:664-672
- Giese MA, Poggio T (2003) Neural mechanisms for the recognition of biological movements. *Nature Reviews Neuroscience* 4:179-92.
- Grosbras MH, Paus T (2006) Brain networks involved in viewing angry hands or faces. *Cereb Cortex* 16:1087-1096
- Grezes J, Wicker B, Berthoz S, de Gelder B (2009) A failure to grasp the affective meaning of actions in autism spectrum disorder subjects. *Neuropsychologia* 47:1816-1825
- Hadjikhani N, de Gelder B (2006) Seeing fearful body expressions activates the fusiform cortex and amygdala. *Current Biology* 13:2201-2205
- Haxby JV, Hoffman EA, Gobbini MI (2000) The distributed human neural system for face perception. *Trends in Cognitive Sciences* 4:223-233
- Jacobs A, Shiffrar M. (2005) Walking perception by walking observers. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance* 31:157-69
- Johansson G (1973) Visual perception of biological motion and a model for its analysis. *Perception and Psychophysics* 14:201-211
- Jokisch D, Troje NF, Koch B, Schwarz M, Daum I (2005) Differential involvement of the cerebellum in biological and coherent motion perception. *Eur J Neurosci* 21:3439-46
- Kanwisher N, McDermott J, Chun M (1997) The fusiform face area: a module in human extrastriate cortex specialized for the perception of faces. *Journal of Neuroscience*. 17:4302-4311
- Kilner JM, Paulignan Y, Blakemore SJ (2003) An interference effect of observed biological movement on action. *Curr Biol* 13:522-525
- Klin A, Lin DJ, Gorrindo P, Ramsay G, Jones W (2009) Two-year-olds with autism orient to non-social contingencies rather than biological motion. *Nature* 459:257-261
- Knoblich G, Flach R. (2001) Predicting the effects of actions: interactions of perception and action. *Psychological Science* 2:467-472
- Kourtzi Z, Kanwisher N (2000) Activation in human MT/MST by static images with implied motion. *J Cogn Neurosci*. 12:48-55
- MacLean PD (1954) The limbic system and its hippocampal formation. *Journal of Neurosurgery* 11:29-44
- Mandal MK, Pandey R, Prasad AB (1998) Facial expressions of emotions and schizophrenia: a review. *Schizophrenia Bulletin* 24:399-412
- McGurk H, MacDonald J (1976) Hearing lips and seeing voices. *Nature* 264:746-748
- Mehrabian A (1971) *Silent Messages*. Wadsworth, Belmont CA
- O'Toole, A. J. Roark, D. & Abdi, H. (2002) Recognition of moving faces: A psychological and neural framework. *Trends in Cognitive Sciences* 6:261-266
- Panksepp J (1998) *Affective Neuroscience: The Foundations of Human and Animal Emotions*. Oxford University Press, New York
- Parr LA, Waller BM, Fugate J (1991) Emotional communication in primates: implications for neurobiology. *Current Opinion in Neurobiology* 15:716-720
- Peelen MV, Atkinson AP, Vuilleumier P (2010) Supramodal representations of perceived emotions in the human brain. *Journal of Neuroscience* 30:10127-10134
- Pichon S, de Gelder B, Grèzes J (2009) Two different faces of threat. Comparing the neural systems for recognizing fear and anger in dynamic body

- expressions. *Neuroimage* 47:1873-1883
- Pinsk MA, DeSimone K, Moore T, Gross CG, Kastner S (2005) Representations of faces and body parts in macaque temporal cortex: a functional MRI study. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 102:6996-7001
- Pollick AS, de Waal FB (2007) Ape gestures and language evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 104:8184-8189
- Prinz W. (1997) Perception and action planning. *European Journal of Cognitive Psychology* 9:129-54
- Puce A, Perrett D (2003) Electrophysiology and brain imaging of biological motion. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B Biological Sciences* 358:435-445
- Quiroga RQ, Kreiman G, Koch C, Fried I (2008) Sparse but not 'grandmother-cell' coding in the medial temporal lobe. *Trends Cognitive Sciences* 12:87-91
- Rizzolatti G, Arbib MA (1998) Language within our grasp. *Trends in Neurosciences* 21:188-194
- Rizzolatti G, Fogassi L, Gallese V. (2001) Neurophysiological mechanisms underlying the understanding and imitation of action. *Nature Reviews Neuroscience* 2:661-670
- Schenk T, Zihl J (1997) Visual motion perception after brain damage: II. Deficits in form-from-motion perception. *Neuropsychologia* 35:1299-310
- Serre T, Giese MA (2010) Elements for a neural theory of the processing of dynamic faces. In: Curio C, Bülthoff HH, Giese MA (2010) *Dynamic Faces: Insights from Experiments and Computation*. MIT Press, Cambridge MA, pp. 187-210
- Tamietto M, de Gelder B (2010) Neural bases of the non-conscious perception of emotional signals. *Nature Review Neuroscience* 11:697-709
- Thornton IM, Rensink RA, Shiffrar M. (2002) Active versus passive processing of biological motion. *Perception* 31:837-53
- Thurman SM, Giese MA, Grossman ED (2010) Perceptual and computational analysis of critical features for biological motion. *Journal of Vision* 10:1-15
- Tomlinson EK, Jones CA, Johnston RA, Meaden A, Wink B (2006) Facial emotion recognition from moving and static point-light images in schizophrenia. *Schizophrenia Research* 85:96-105
- Tsao DY, Livingstone MS (2008) Mechanisms of face perception. *Annual Review of Neuroscience*. 31: 411-437
- Van den Stock J., de Jong J., Hodiamont PPG, de Gelder B (2011) Perceiving emotions from bodily expressions and multisensory integration of emotion cues in schizophrenia. *Social Neuroscience*, [in press](#).
- Vaina LM, Lemay M, Bienfang DC, Choi AY, Nakayama K (1990) Intact "biological motion" and "structure from motion" perception in a patient with impaired motion mechanisms: a case study. *Visual Neuroscience* 5:353-369
- van der Gaag C, Minderaa RB, Keysers C (2007) Facial expressions: what the mirror neuron system can and cannot tell us. *Social Neuroscience* 2:179-222
- Vangeneugden J, Pollick F, Vogels R (2009) Functional differentiation of macaque visual temporal cortical neurons using a parametric action space. *Cereb Cortex* 19:593-611
- Weiskrantz L (2009) Is blindsight just degraded normal vision? *Experimental Brain Research* 192:413-416
- Wolpert DM, Ghahramani Z, Jordan MI (1995) An internal model for sensorimotor integration. *Science* 269:1880-1882