

**Der Einfluss der sexuellen Orientierung auf die Wahrnehmung  
und Verarbeitung schwach emotionaler Reize**

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät  
der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf

vorgelegt von

**Dunja Gina Ramona Storch**

aus Neuss

Düsseldorf, November 2019

Aus dem Institut für Experimentelle Psychologie  
der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf

Gedruckt mit der Genehmigung der  
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der  
Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf

Berichterstatter:

1. Prof. Dr. Bettina M. Pause
2. PD Dr. Raoul Bell

Tag der mündlichen Prüfung: 28.01.2020

## Inhalt

1. Zusammenfassung .....	6
2. Abstract .....	7
3. Theoretischer Hintergrund .....	8
3.1. Nonverbale Kommunikation von Emotionen.....	8
3.1.1. <i>Mimik</i> .....	8
3.1.2. <i>Chemosensorische Kommunikation</i> .....	8
3.2. Geschlechtsunterschiede innerhalb der emotionalen Kommunikation .....	11
3.3. Homosexualität beim Menschen .....	11
3.4. Evolutionäre Theorien zur Homosexualität.....	13
3.5. Effekte der sexuellen Orientierung auf soziale Fertigkeiten .....	15
3.6. Ableitung der Fragestellung .....	17
3.6.1. <i>Studie 1: „Chemosensory communication of aggression: Women’s fine-tuned neural processing of male aggression signals“</i> .....	17
4. Material und Methode .....	19
4.1. Stichprobe.....	19
4.1.1. <i>Studie 1: „Chemosensory communication of aggression: Women’s fine-tuned neural processing of male aggression signals“</i> .....	19
4.1.2. <i>Studie 2: „Heightened sensitivity towards weakly salient social aggression signals within same-sex oriented individuals“</i> .....	20
4.1.2.1. Design 1.....	20
4.1.2.2. Design 2.....	20
4.2. Körpergerüche .....	20
4.2.1. <i>Spenderbeschreibung</i> .....	23
4.2.2. <i>Emotionaler Status</i> .....	26
4.2.3. <i>Physiologische Maße</i> .....	26
4.2.4. <i>Aggressionssitzung</i> .....	27
4.2.4.1. Priming .....	27
4.2.4.2. Aggressionsinduktion.....	28
4.2.4.3. Coverstory .....	29
4.2.5. <i>Kontrollsitzung</i> .....	29
4.2.5.1. Dokumentarfilm .....	29
4.2.5.2. Konstruktionsspiel.....	30

4.2.5.3. Coverstory .....	30
4.2.6. Körpergeruchspräsentation .....	31
4.3. Gesichterstimuli .....	32
4.4. EEG Aufzeichnung und Datenreduktion .....	33
4.4.1. Ereigniskorrelierte Potentiale .....	35
4.4.2. Stromdichteverteilung und Quellenanalyse .....	36
4.5. Visuelle Analogskalen zur Einschätzung der Spenderemotionen .....	36
4.6. Beschreibung der Geruchsqualität .....	37
4.7. Verbale Deskriptoren zur Geruchsbeschreibung .....	38
4.8. Olfaktorischer Screening Test .....	38
4.9. Ablauf .....	38
4.9.1. Studie 1: <i>“Chemosensory communication of aggression: Women’s fine-tuned neural processing of male aggression signals”</i> .....	38
4.9.2. Studie 2: <i>„Heightened sensitivity towards weakly salient social aggression signals within same-sex oriented individuals“</i> .....	41
4.9.2.1 Design 1 .....	41
4.9.2.2 Design 2 .....	41
5. Studienübersicht .....	43
5.1. Studie 1: <i>“Chemosensory communication of aggression: Women’s fine-tuned neural processing of male aggression signals”</i> .....	43
5.2. Studie 2: <i>„Heightened sensitivity towards weakly salient social aggression signals within same-sex oriented individuals“</i> .....	46
5.2.1. CSEKPs .....	46
5.2.2. VEKPs .....	49
6. Zusammenfassende Diskussion .....	52
7. Literaturverzeichnis .....	54
8. Danksagung .....	62
9. Anhang .....	I
9.1. Manuskripte .....	I
In press in Zeitschriften mit peer-review Prozess: .....	I
in Vorbereitung zum Einreichen in Zeitschriften mit peer-review Prozess .....	I
9.1.1. Studie 1: <i>„Chemosensory communication of aggression: Women’s fine-tuned neural processing of male aggression signals“</i> .....	II

9.1.2. Studie 2: „Heightened sensitivity towards weakly salient social aggression signals within same-sex oriented individuals“ .....	XLVIII
9.2. Deskriptorenliste aus Studie 1 und Studie 2a .....	LXXXIX
9.3. Bildmaterial aus Studie 2b.....	XC
9.3.1. Originalbilder: .....	XC
9.3.2. verwendete Stimuli:.....	XCII

## 1. Zusammenfassung

Neben dem mimischen Ausdruck ist die chemosensorische Vermittlung emotionaler Zustände ein wichtiger Faktor menschlicher Kommunikation. In neueren Studien stellte sich der Körpergeruch (KG) von ängstlichen Menschen als wichtiges soziales Alarmsignal heraus, welches besonders in weiblichen Empfängern verstärkt verarbeitet wird. Im Kontext des KGs von aggressiven Menschen gibt es bislang nur wenige empirische Untersuchungen und keine Erkenntnisse über den Einfluss von Geschlecht und sexueller Orientierung.

Um diese Lücke zu füllen, wurde in den hier beschriebenen Studien die neuronale Verarbeitung von chemosensorischen Aggressionssignalen in Abhängigkeit des Geschlechts und der sexuellen Orientierung untersucht. Hierzu wurden zunächst KGs von aggressiven, heterosexuellen Männern und Frauen gesammelt und neben Kontrollgerüchen derselben Personen anderen heterosexuellen Frauen und Männern präsentiert, während die neuronale Aktivität mittels EEG aufgenommen wurde. In einem zweiten Schritt wurden homosexuelle Männern und Frauen in das erste Studiendesign integriert. Um zu prüfen, ob die gefundenen Effekte auch auf andere Modalitäten übertragbar sind, wurden die KGs in einem dritten Schritt durch schwach ärgerliche und neutrale Gesichter von Männern und Frauen ersetzt.

Die erste Studie zeigte anhand der Analyse chemosensorisch ereigniskorrelierter Potentiale (CSEKPs) eine stärkere neuronale Verarbeitung des Aggressionsgeruchs im Vergleich zum Kontrollgeruch. Dies galt insbesondere für den männlich aggressiven KG. Die starke Verarbeitung ist zudem bei Frauen deutlicher ausgeprägt, als bei Männern. Die Ergebnisse unterstützen die Annahme, dass chemosensorische Aggressionssignale neben dem Angstgeruch ebenfalls ein wichtiges soziales Alarmsignal darstellen. Insbesondere die Anwesenheit eines aggressiven Mannes scheint eine Bedrohung darzustellen, auf die Frauen noch stärker reagieren, als Männer. Die Analyse der CSEKPs der zweiten Studie ergab eine stärkere neuronale Verarbeitung der männlichen Aggressionssignale bei schwulen Männern im Vergleich zu heterosexuellen Männern. Diese Ergebnisse gehen mit einer erhöhten Empathiefähigkeit schwuler Männer einher und unterstützen die Theorie der Allianzenbildung. Auch im Kontext von visuellen Aggressionssignalen (Studie 3) zeigen schwule Männer eine höhere Sensitivität im Vergleich zu heterosexuellen Männern.

Zusammenfassend zeigen die Ergebnisse einen deutlichen Einfluss der sexuellen Orientierung und des Geschlechts auf die chemosensorische Kommunikation von Aggression beim Menschen.

## 2. Abstract

Within humans, chemosensory signals are, beside facial expressions, important within the communication of emotions. Recent studies indicate the body odor of fearful people to be an important social alarm signal, processed in particular by females. In context of aggressive persons' body odors, there are only a few empirical studies to date and still no insights regarding the influence of sex and sexual orientation.

To fill this gap, the studies described herein investigated the effect of sex and sexual orientation on the neural processing of chemosensory aggression signals. At first, body odors of aggressive, heterosexual men and women were collected, together with control body odors of the same individuals, and presented to different heterosexual men and women, while neural activity was recorded by EEG. In a second study, homosexual men and women were integrated into the first design. To examine if the located effects could be transferred to other modalities, the body odors were replaced in a third study with weak salient facial expressions of men and women (20% anger, neutral).

Neural processing was analyzed by chemosensory related potentials (CSERPs). The first study showed a pronounced neural processing of the aggression signal compared to the control signal, especially for the male aggression odor. Additionally, compared to men, the processing was intensified within women. Results support the assumption that chemosensory aggression signals, similar to chemosensory anxiety signals, also function as an important social alarm signal. In particular the presence of an aggressive man seems to be a threat, to which women respond more strongly than men.

Analysis of CSERPs in study 2 result in a stronger processing of male aggression signals within gay men compared to heterosexual men. These findings accompany an increased empathy of gay men and support the alliance theory. Also, in the context of visual aggression signals (study 3), gay men show a stronger sensitivity compared to heterosexual men.

In summary, the results show a great impact of sexual orientation and sex on chemosensory communication of aggression within humans.

### **3. Theoretischer Hintergrund**

#### **3.1. Nonverbale Kommunikation von Emotionen**

Als nonverbale Kommunikation wird der Informationsaustausch zwischen Individuen ohne den Gebrauch von Sprache bezeichnet. Sie umfasst unter anderem Körperhaltung, Tonalität und Mimik (zusammengefasst in Tracy, Randles, & Steckler, 2015). Signale der nonverbalen Kommunikation sind über verschiedene Kulturen hinweg detektierbar (Ekman, 1971; Sauter, Eisner, Ekman, & Scott, 2010). Besonders emotionale Zustände werden über nonverbale Kommunikationsformen zum Ausdruck gebracht (Shariff & Tracy, 2011; Simon-Thomas, Keltner, Sauter, Sinicropi-Yao, & Abramson, 2009; Tracy et al., 2015).

##### **3.1.1. Mimik**

Emotionen werden beim Menschen besonders stark über die Mimik ausgedrückt. Gesichtsausdrücke gelten somit als wichtiges soziales Signal. Die Mimik encodieren zu können bringt evolutionäre Vorteile mit sich, denn sie enthält sowohl Informationen über den emotionalen Zustand des Senders, als dass sie auch Auskunft über seine Absicht gegenüber dem Empfänger geben kann (Horstmann, 2003). Bereits sehr geringe Intensitäten eines emotionalen Gesichtsausdrucks können korrekt identifiziert werden (Hess, Blairy, & Kleck, 1997) und auch ohne bewusste Wahrnehmung den Zustand und das Verhalten des Empfängers beeinflussen (Mogg & Bradley, 1999; Tracy & Robins, 2008). Bedrohliche Gesichter beispielsweise ziehen im Vergleich zu neutralen oder positiven Gesichtern bevorzugt die Aufmerksamkeit des Betrachters auf sich (Holmes, Bradley, Kragh Nielsen, & Mogg, 2009; Öhman, 2001) oder reduzieren das Konsumverhalten des Empfängers (Winkielman, Berridge, & Wilbarger, 2005). Fröhliche Gesichter hingegen steigern das Gefühl der Zugehörigkeit zum Sender und steigern die ihm zugeschriebene Dominanz (Knutson, 1996).

##### **3.1.2. Chemosensorische Kommunikation**

Eine weitere Art der nonverbalen Kommunikation erfolgt über chemosensorische Signale. Diese Kommunikationsform ist über viele Spezies hinweg stark ausgeprägt, um Informationen zwischen Individuen auszutauschen (Wyatt, 2003). Auch beim Menschen

ist die chemosensorische Kommunikation hochgradig relevant und bietet gegenüber dem visuellen und dem auditorischen System zahlreiche Vorteile (zusammengefasst in Lübke & Pause, 2015). Gerüche können sowohl bei Dunkelheit, als auch bei großer Lautstärke ausgetauscht werden. Sie können physische Hindernisse überwinden und über lange Distanzen sowie in unterschiedlichen Medien übertragen werden (Lübke & Pause, 2015; Pause, 2012; Wyatt, 2003)). Chemosensorische Kommunikation erfordert keine dauerhafte Anwesenheit des Senders, denn auch nachdem dieser den Ort verlassen hat, können die hinterlassenen chemosensorische Signale noch eine gewisse Zeit lang wahrgenommen werden (Pause, 2012; Wyatt, 2003). Der Mensch verarbeitet Chemosignale dabei größtenteils unbewusst (Lundström & Olsson, 2010; Pause, 2012)

Chemosensorische Kommunikation beim Menschen spielt eine große Rolle in der Partnerwahl (Jacob, McClintock, Zelano, & Ober, 2002; Santos, Schinemann, Gabardo, & Bicalho Mda, 2005; Thornhill, 2003; Wedekind, & Furi, 1997; Wedekind, Seebeck, Bettens, & Paepke, 1995) sowie bei der Ausbildung der Mutter-Kind Bindung (zusammengefasst von Porter & Winberg, 1999; Porter & Schaal, 2003; Schaal, 2004). Des Weiteren wird der Fruchtbarkeits- (Doty, Ford, Preti, & Huggins, 1975; Gildersleeve, Haselton, Larson, & Pillsworth, 2012; Singh, 2001) sowie der Gesundheitsstatus über Körpergerüche codiert (Olsson et al., 2014).

Die neuste Forschung fokussiert die Kommunikation von Emotionen mittels chemosensorischer Signale. Neben Glück (de Groot et al., 2015), Trauer (Gelstein et al., 2011) und Ekel (de Groot, Smeets, Kaldewaij, Duijndam, & Semin, 2012; Zheng et al., 2018) wurde in erster Linie der Einfluss von Angstschweiß untersucht (für eine Metaanalyse siehe de Groot, Semin, & Smeets, 2017). Chemosensorische Angstsignale bewirken eine emotionale Ansteckung des Empfängers, die sich sowohl in der erlebten Angst (Albrecht et al., 2011) als auch in einer angstvollen Mimik (de Groot et al., 2012) widerspiegelt und die auf die Aktivierung emotionsregulatorischer Regionen im Gehirn zurückgeführt werden kann (Pregn-Kristensen, 2009). Die Übernahme des emotionalen Zustands des Empfängers ist vermutlich der Ursprung der, durch Angstschweiß ausgelösten, reduzierten Wahrnehmung von sozialen Sicherheitssignalen (Pause, Ohrt, Pregn, & Ferstl, 2004) sowie der erhöhten Aufmerksamkeit auf soziale Gefahrensignale (Adolph, Meister, & Pause, 2013; Mujica-Parodi et al., 2009; Zhou, 2009). Des Weiteren lösen chemosensorische Angstsignale einen gesteigerten Schreckreflex in Erwachsenen und Kindern aus, der als Bestandteil des Rückzugverhaltens verstanden wird (Lübke et al., 2017a; Pregn, Ohrt, Sojka, Ferstl, & Pause, 2006). Angstschweiß wird neuronal besonders

stark auf der evaluativen Ebene verarbeitet (gesteigerte P3, Pause, Lübke, Laudien, & Ferstl, 2010). Zusammengefasst lassen die bisherigen Erkenntnisse darauf schließen, dass chemosensorische Angstsignale als wichtiges soziales Alarmsignal dienen.

Neben der Angst deuten neuste Erkenntnisse darauf hin, dass auch Ärger und Aggression über chemosensorische Signale kommuniziert werden können und dabei eine wichtige soziale Funktion innehaben. Schlösser (2014) untersuchte den Einfluss von männlichen, chemosensorischen Aggressionssignalen auf das Vertrauensverhalten von Probanden mit Hilfe des Trust Games (Berg, 1995). Die Teilnehmer zeigten ein reduziertes Vertrauensverhalten, nachdem ihnen der Aggressions-Geruch präsentiert worden war, jedoch nicht in den zwei Kontrollbedingungen (Sportschweiß und reine Luft). In einer anderen Studie wurde ein Einfluss von Aggressionsgerüchen auf das physiologische Arousal nachgewiesen. Körpergerüche von männlichen Spendern, die während eines Badmintonmatches gesammelt worden sind, erhöhten die Hautleitfähigkeit der Empfänger im Gegensatz zu den Sport-Körpergerüchen derselben Spender ohne kompetitiven Einfluss (Adolph, Schlösser, Hawighorst, & Pause, 2010). Ähnlich wie chemosensorische Angstsignale erhöhen chemosensorische Aggressionssignale auch die Aufmerksamkeit auf potentielle Gefahrenreize (Mutic, Parma, Brunner, & Freiherr, 2016). Es wurden chemosensorische Aggressionssignale von Männern im Rahmen eines Boxtrainings gewonnen und, neben Sportschweiß derselben Spender sowie reiner Luft, gesunden Probanden während einer Emotional Stroop Task in einem fMRI Setting präsentiert. Im Kontext von Aggressionsgeruch, nicht aber in den Kontrollbedingungen, zeigte sich ein Aufmerksamkeits-Bias auf Wörter, die mit Gefahr assoziiert werden sowie eine Aktivierung von Hirnregionen, die auf eine verstärkte Aufmerksamkeitskorrelierte, neuronale Verarbeitung hindeuten. In einer weiteren fMRI Studie zeigten Mutic et al. (2017), dass dieselben chemosensorischen Aggressionssignale bevorzugt im limbischen System verarbeitet werden und dass, unter deren Einfluss, der ACC zusammen mit dem Thalamus bei der Präsentation von Wörtern, die mit Gefahr assoziiert werden, verstärkt aktiviert werden.

Die bisherigen Erkenntnisse bezüglich chemosensorischer Aggressionssignale weisen darauf hin, dass diese, ähnlich wie chemosensorische Angstsignale, als soziales Alarmsignal dienen. Allerdings fehlen bisher Untersuchungen, die insbesondere die neuronale Verarbeitung von chemosensorischen Aggressionssignalen zeitlich hochauflösend untersuchen.

### **3.2. Geschlechtsunterschiede innerhalb der emotionalen Kommunikation**

Männer weisen gegenüber Frauen einen generellen Verarbeitungsnachteil für soziale Signale auf (Proverbio, Zani, & Adorni, 2008). Dieser Unterschied wird besonders bei schwach salienten Reizen deutlich (Li, Yuan, & Lin, 2008). Auch Hoffmann (2010) konnte zeigen, dass emotionale Gesichtsausdrücke von Männern insbesondere bei niedrigen Intensitäten schlechter detektiert werden können als von Frauen, während bei hohen Intensitäten oftmals kein Geschlechtsunterschied gefunden werden kann. Frauen berichten im Vergleich zu Männern eine höhere Emotionalität als Reaktion auf die Betrachtung emotionaler Gesichter (Thayer, 2000). Besonders bei negativen Gesichtsausdrücken berichten Frauen eine stärkere emotionale Betroffenheit einhergehend mit einer höheren Erregung (Kuypers, 2017). Diese Selbstbeschreibung wird durch ein erhöhtes physiologisches Arousal bei Frauen gestützt (EDA; Johnsen, Thayer, & Hugdahl, 1995). Auch in der neuronalen Verarbeitung zeigen Frauen eine höhere Sensitivität auf emotionale Gesichtsausdrücke als Männer (P450, Orozco, 1998). Des Weiteren ist die neuronale Verarbeitung von visuellen sozialen Informationen bei Frauen schneller, als bei Männern (Pavlova, Guerreschi, Lutzenberger, Sokolov, & Krageloh-Mann, 2010).

Innerhalb der chemosensorischen Kommunikation detektieren Frauen emotionale Chemosignale besser als Männer (Chen & Haviland-Jones, 2000). Des Weiteren ist die evaluative Verarbeitung von chemosensorischen Angstsignalen bei Frauen stärker ausgeprägt, als bei Männern (P3, Pause et al., 2010). Die reduzierte Wahrnehmung sozialer Sicherheitssignale (Pause et al., 2004) und die Ausprägung ängstlicher Mimik unter dem Einfluss chemosensorischer Angstsignale (de Groot, Semin, & Smeets, 2014) lässt sich nur für die Frauen, nicht aber für die Männer nachweisen.

Die bisherige Befundlage deutet darauf hin, dass Frauen eine höhere, modalitätsübergreifenden Sensitivität auf emotionale, soziale Reize zeigen als Männer.

### **3.3. Homosexualität beim Menschen**

Homosexualität ist in zahlreichen Spezies vertreten (Bailey & Zuk, 2009). In der Psychologie wird sie als „emotionale, romantische und/oder sexuelle Anziehung zu gleichgeschlechtlichen Menschen“ (APA, 2008) definiert. Homosexualität beim Menschen wird seit Jahrhunderten in der Literatur beschrieben (z.B. in Platons Symposion). Sie ist des Weiteren über Kulturen und Spezies hinweg persistent vertreten (Bagemihl, 1999; Bailey et al., 2016; Caceres, Konda, Segura, & Lyerla, 2008; Kirkpatrick, 2000; Whitam, 1983; Whitam, Daskalos, Sobolewski, & Padilla, 1998). Der Anteil, der sich selbst als

homosexuell beschreibenden Menschen in der amerikanischen Bevölkerung liegt laut einer Studie von 2014 bei 1,6 % (Ward, Dahlhamer, Galinsky, & Joestl, 2014) der in Deutschland bei 1 % (Haversath et al., 2017).

Wie Zwillingsstudien zeigen, scheint die sexuelle Orientierung zum Teil erblich bedingt zu sein (Bailey et al., 2000; Bailey & Pillard, 1991; Bailey et al., 1993; Burri et al., 2011; Kendler et al., 2000; Langström, Rahman, Carlstrom, & Lichtenstein, 2010). Dafür spricht ebenfalls das Auftreten einer familiäre Häufung von Homosexualität (Bailey et al., 1999; Bailey et al., 1993; Pattatucci & Hamer, 1995; Schwartz, Kim, Kolundzija, Rieger, & Sanders, 2010). Als Ursache wird ein X-chromosomaler Erbgang vermutet, da Stammbaumanalysen im Falle der schwulen Männer eine Häufung der homosexuellen Individuen innerhalb der mütterlichen Linie aufzeigen konnten (Hamer, Hu, Magnuson, Hu, & Pattatucci, 1993; Rahman et al., 2008).

Ein weiterer Einflussfaktor auf die sexuelle Orientierung stellt laut der *Pränatalen Androgen Hypothese* die im Mutterleib vorhandene Konzentration von Androgenen während der Embryonalentwicklung dar. Eine niedrige Konzentration führt bei einem männlichen Fötus zu einer Feminisierung, während eine hohe Konzentration bei einem weiblichen Fötus zu einer Maskulinisierung des Gehirns führt (Collaer & Hines, 1995; Ellis & Ames, 1987; Meyer-Bahlburg, Dolezal, Baker, & New, 2008). Befunde von geschlechtsatypischen neuroanatomischen und neuropsychologischen Differenzierungen bei Homosexuellen (für einen Überblick siehe Rahman & Wilson, 2003) stützen diese Annahme. Dieses Modell wurde im Rahmen des SA-Epi-Mark Models (Rice, Friberg, & Gavrilets, 2012, 2013) um eine epigenetische Komponente erweitert: Die Autoren nehmen an, dass die Androgen-Sensitivität von epigenetischen Markern in den embryonalen Stammzellen reguliert wird. Werden diese Marker nach der Geburt nicht entfernt, kommt es bei einer Vererbung an ein gegengeschlechtliches Kind auf Grund der geschlechtsatypischen Androgen-Sensitivität zu einer Feminisierung bzw. Maskulinisierung des Gehirns. Truck und Vilian (2014) stimmen dem Modell in den Hauptaspekten zu, kritisieren jedoch, dass die Datenlage ausschließlich bei homosexuellen Männern, nicht aber bei homosexuellen Frauen für diesen Ansatz spricht.

Welchen evolutionären Nutzen die Homosexualität mit sich bringt, konnte jedoch bislang noch nicht vollständig geklärt werden. Da der Reproduktionserfolg von homosexuellen Menschen im darwinistischen Sinne stark reduziert ist, stellt sich die Frage, warum das Konstrukt speziesübergreifend überlebt hat.

### 3.4. Evolutionäre Theorien zur Homosexualität

Es gibt verschiedene Theorien zur Persistenz von Homosexualität beim Menschen (eine Übersicht findet sich in Bailey et al., 2016). Die Theorie der *Kin Selection* (Wilson, 1975) geht davon aus, dass homosexuelle Individuen in erster Linie das Überleben naher Verwandter über eine zusätzliche soziale und physische Versorgung sichern. Durch die erhöhte Reproduktion der Verwandten, werden die Gene des homosexuellen Individuums indirekt weiter gegeben. Einen ähnlichen Ansatz verfolgt die *Parental Manipulation Theorie* (Trivers, 1974). Hierbei induzieren jedoch die Eltern aktiv die Homosexualität ihrer Kinder und erziehen sie in eine homosexuelle Rolle hinein. In dieser stellen sie keine Konkurrenz für ihre Geschwister dar und können sich um das Wohl deren Nachwuchses kümmern. Beide Theorien stehen auf Grund schwacher Annahmen unter Kritik (Kirkpatrick, 2000). Es gibt des Weiteren bisher keinen Hinweis darauf, dass nahe Verwandte von homosexuellen Individuen einen höheren Reproduktionserfolg haben (Kirkpatrick, 2000).

Die *Theorie des ausbalancierten Polymorphismus'* (Miller, 2000) versteht Homosexualität als polygenetisches Merkmal, das die Sensitivität des Fötus während der Ontogenese für spezifische Hormone ändert. Durch die Vererbung einzelner Allele wird das Gehirn, ähnlich wie bei der Androgen Hypothese feminisiert bzw. maskulinisiert. Bei Männern führt das zu einer höheren Sensibilität, Empathiefähigkeit und Freundlichkeit, sowie zu einer reduzierten Aggressivität. Männer mit prosozialem Verhalten sind laut Miller bessere Väter und somit attraktiver für Frauen (Rahman & Wilson, 2003; Sprecher, Sullivan, & Hatfield, 1994). Dies führt zu einem höheren Reproduktionserfolg. Bei Frauen bewirkt die Maskulinisierung des Gehirns eine erhöhte Durchsetzungsfähigkeit, welche einen besseren Zugang zu Ressourcen ermöglicht. Nur im Fall einer Vererbung von mehreren Allelen entsteht laut Miller homosexuelles Verhalten. In einer Zwillingsstudie konnte unterstützend gezeigt werden, dass sich selbst als feminin beschreibende, heterosexuelle Männer und sich als maskulin beschreibende, heterosexuelle Frauen mehr Sexualpartner hatten, als die geschlechtstypischen Männer und Frauen (Zietsch et al., 2008).

Zeitgleich zu Millers Ansatz wurde die *Theorie der Allianzenbildung* (Kirkpatrick, 2000; Muscarella, 2000) postuliert. Sie basiert auf der Annahme von Vasey (1995) und Ross (2000), dass homosexuelles Verhalten die Entstehung und Aufrechterhaltung gleichgeschlechtlicher Allianzen fördert und somit individuelle Überlebensvorteile über

soziale Unterstützung und einen besseren Zugang zu Ressourcen sichert. Sowohl Muscarella als auch Kirkpatrick gehen davon aus, dass der homosexuelle Mensch bisexuelle Tendenzen hat und somit ebenfalls Nachwuchs generiert. Muscarella sieht einen Vorteil von gleichgeschlechtlichen Allianzen besonders zwischen Jugendlichen und jungen Erwachsenen (Muscarella, 2000). Sie ermöglichen jungen Männern einen sozialen Aufstieg in der Hierarchie und einen besseren Zugang zu Ressourcen. Der hierarchische Aufstieg führt zu einer größeren Verfügbarkeit von potentiellen Fortpflanzungs-Partnerinnen und somit einem höheren Reproduktionserfolg. Bei Frauen würden Allianzen zu einem Aufstieg in den Mittelpunkt der Gruppe führen. Dies bedeutet einen höheren Schutz und ebenfalls einen besseren Zugang zu Ressourcen.

Kirkpatrick (2000) sieht den Grund in der Bildung von gleichgeschlechtlichen Allianzen in einer Reduktion der intrasexuellen Aggression. Die soziale Bindung wird dabei gestärkt und eine dauerhafte gegenseitige Unterstützung gefördert, die die Gruppe gegen Feinde absichert und den Erfolg bei der Erschließung von Ressourcen erhöht. Dies fördert das eigene Überleben sowie das der Nachkommen. Für die *Theorie der Allianzenbildung* spricht ein positiver Zusammenhang zwischen homoerotischer Motivation von Frauen und der Ausschüttung von Progesteron (Fleischman, Fessler, & Cholakians, 2015), da Progesteron an der Förderung und Aufrechterhaltung von sozialen Bindungen beteiligt ist. Des Weiteren zeigen Männer, die zuvor mit affiliativen Reizen konfrontiert werden, eine höhere Tendenz zu homoerotischem Verhalten. Dies gilt besonders für Männer mit einem höheren Progesteronspiegel. Laut den Autoren sprechen die Ergebnisse ebenfalls dafür, dass homosexuelles Verhalten sowohl zur Gruppenstabilität als auch zur Entwicklung sozialer Bindungen beiträgt.

Weder Muscarella, noch Kirkpatrick liefern eine biologische Erklärung für die Persistenz von Homosexualität. Rahman und Wilson (2003) kombinieren daher die *Theorie der Allianzenbildung* mit einem abgewandelten Modell des *ausbalancierten Polymorphismus*. Sie sehen eine Mutation als Auslöser für die Entwicklung von feminisierten Männern mit bisexuellen Tendenzen. Diese Männer vermindern die intrasexuelle Aggression, die bei rein heterosexuellen Individuen zu einer starken Reduktion der eigenen Überlebensrate und Kindstötungen führen. Zusätzlich erhöhen die prosozialen Eigenschaften der feminisierten Männer deren Attraktivität für weibliche Partnerinnen, was wiederum zu einer höheren Reproduktion führt. Bei durch Mutation maskulinisierten Frauen erhöht eine gesteigerte Durchsetzungsfähigkeit analog zu Miller

den Reproduktionserfolg. Es wird davon ausgegangen, dass der reproduktive Nachteil einer exklusiven Homosexualität mit der erhöhten Reproduktionsrate der bisexuellen Individuen ausgeglichen wird.

Auch wenn es noch keine eindeutige Erklärung für die Persistenz von Homosexualität gibt, sprechen mehrere Ansätze dafür, dass homosexuelles Verhalten zu einer Bildung von gleichgeschlechtlichen Allianzen führt.

### **3.5. Effekte der sexuellen Orientierung auf soziale Fertigkeiten**

Die Theorien sprechen dafür, dass homosexuelles Verhalten durch die Entstehung und Aufrechterhaltung gleichgeschlechtlicher Allianzen zu einer Reduktion von intrasexueller Aggression führt. Zusätzliche werden Ressourcen besser zugänglich und die individuelle Überlebenschance steigt. Um diese sozialen Allianzen stabil aufrecht halten zu können, bedarf es neben der sexuellen Komponente auch ein ausgeprägtes Sozialverhalten. So stellt sich die Frage, ob Homosexuelle im Vergleich zu Heterosexuellen gesteigerte soziale Fertigkeiten besitzen.

Schwule Männer beschreiben sich generell als empathischer als heterosexuelle Männer (Salais & Fischer, 1995; Sergeant, Dickins, Davies, & Griffiths, 2006). Diese Einschätzung konnte in neuropsychologischen Messungen sowie in Verhaltensuntersuchungen bestätigt werden (Perry, Walder, Hendler, & Shamay-Tsoory, 2013). Zusätzlich schreiben sich Männer mit homoerotischen Erfahrungen im Vergleich zu exklusiv heterosexuellen Männern höhere altruistische Werte zu (Cochran, Mays, Corliss, Smith, & Turner, 2009). Ebenfalls zeigen sich schwule Männer generell weniger physisch aggressiv (Dickins & Sergeant, 2008; Ellis, Hoffman, & Burke, 1990; Gladue & Bailey, 1995; Sergeant et al., 2006) und berichten weniger gewaltsame sowie nicht gewaltsame persönliche Vergehen im Vergleich zu heterosexuellen Männern (Beaver et al., 2016).

Bei Frauen hingegen ist die Datenlage uneinheitlich: Die Empathie bei lesbischen Frauen ist im Vergleich zu heterosexuellen Frauen niedriger ausgeprägt (Perry et al., 2013). Damit einhergehend beurteilen heterosexuelle Frauen die Gedanken und Emotionen anderer Frauen akkurater als lesbische Frauen (Ruben, Hill, & Hall, 2014). Allerdings gaben Frauen mit homosexuellen Erfahrungen ein größeres Spektrum an altruistischem Engagement an als exklusiv heterosexuelle Frauen (Cochran et al., 2009). Die Gruppen unterscheiden sich nicht bezüglich ihrer selbstbeschriebenen Aggressivität (Gladue, 1991;

Gladue & Bailey, 1995). Allerdings berichten lesbische Frauen mehr persönliche Vergehen als heterosexuelle Frauen (Beaver et al., 2016).

Auch bezüglich der Wahrnehmung sozialer Signale gibt es Einflüsse der sexuellen Orientierung. Schwule Männer weisen im Vergleich zu heterosexuellen Männern eine erhöhte chemosensorische Sensitivität gegenüber Androstenon, einer wichtigen Komponente des menschlichen Körpergeruchs, auf (Lübke, Schablitzky, & Pause, 2009). Des Weiteren zeigen sowohl schwule Männer, als auch lesbische Frauen eine verstärkte evaluative Verarbeitung des Körpergeruches heterosexueller Männer (P3-Amplitude; Lübke, Hoenen, & Pause, 2012). Die sexuelle Orientierung beeinflusst auch die hedonische Bewertung von Körpergerüchen (Martins et al., 2005; Sergeant, Dickins, Davies, & Griffiths, 2007). Dabei spielen sowohl die sexuelle Orientierung des Spenders, als auch die des Empfängers eine Rolle.

Bei der neuronalen Verarbeitung von emotionalen Gesichtsausdrücken zeigen schwule Männer ein ähnliches Muster wie heterosexuelle Frauen, was von den Autoren als Feminisierung diskutiert wird (Rahman & Yusuf, 2015). Beide Gruppen unterscheiden sich dabei in ihren Mustern stark von den heterosexuellen Männern. Für die Identifikationsleistung von emotionalen Gesichtern konnte bisher kein Einfluss der sexuellen Orientierung nachgewiesen werden (Rahman, Wilson, & Abrahams, 2004). Allerdings ist dies vermutlich auf die zu hohe Intensität der verwendeten Stimuli zurückzuführen (Hoffmann et al., 2010).

Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass die sozialen Fertigkeiten von homosexuellen Männern stärker ausgebildet zu sein scheinen, als die von heterosexuellen Männern. Insbesondere scheint das Aggressionslevel niedriger und die Empathiefähigkeit stärker ausgeprägt zu sein. Für Frauen ist das Bild uneinheitlich. Weitere Evidenz ist nötig, um die bisherige Datenlage zu unterfüttern.

### 3.6. Ableitung der Fragestellung

#### 3.6.1. Studie 1: „*Chemosensory communication of aggression: Women’s fine-tuned neural processing of male aggression signals*“

Pause, B. M., Storch, D., Lübke, K. T. (2019). Chemosensory communication of aggression: Women’s fine-tuned neural processing of male aggression signals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, in press.

Bisherige Studien konnten zeigen, dass die chemosensorische Kommunikation von Ärger- verwandten Signalen, ähnlich der von chemosensorischen Angstsignalen, zu einer physiologischen Anpassung (Adolph et al., 2010; Mutic et al., 2017) sowie einer Veränderung der sozialen Wahrnehmung im Empfänger führt (Mutic et al., 2016) und das Verhalten beeinflusst (Schlösser, 2014). Dies leitet zu der Annahme, dass chemosensorische Aggressionssignale ein ähnlich relevantes soziales Alarmsignal wie die chemosensorischen Angstsignale (vgl. Lübke & Pause, 2015) darstellen.

In Studie 1 soll geprüft werden, ob sich die neuronale Verarbeitung von chemosensorischen Aggressionssignalen von der von nicht-emotionalen Kontrollgerüchen unterscheidet. Weiterhin soll der Einfluss des Spendergeschlechts sowie der des Empfängergeschlechts auf die Stärke der neuronalen Verarbeitung untersucht werden. Hierzu werden männlichen und weiblichen heterosexuellen Teilnehmern Körpergerüche von Männern und Frauen präsentiert, die zuvor in einer emotional neutralen (Kontrolle) und einer frustrierenden Situation (Aggression) abgenommen worden sind. Um Aussagen sowohl über frühe als auch über späte Verarbeitungsschritte treffen zu können, werden zeitsensitive CSEKPs ausgewertet.

Es wird erwartet, dass chemosensorische Aggressionssignale im Vergleich zur Kontrolle, ähnlich wie Angstsignale, neuronal verstärkt verarbeitet werden. Des Weiteren wird angenommen, dass Frauen, im Einklang mit einer generellen Sensitivität bezüglich sozialer Reize, eine stärkere neuronale Aktivität auf die Aggressionssignale im Vergleich zu Männern zeigen.

### **3.6.2. Studie 2: „Heightened sensitivity towards weakly salient social aggression signals within same-sex oriented individuals“**

Lübke, K. T., Storch, D., Pause, B. M. (2019). Heightened sensitivity towards weakly salient social aggression signals within same-sex oriented individuals. *Psychological Science*, Manuscript in preparation.

Nach der *Theorie der Allianzenbildung* (Kirkpatrick, 2000; Muscarella, 2000) reduziert Homosexualität die intrasexuelle Aggression und sichert damit eine höhere Gruppenstabilität. Allianzen können besonders durch die gesteigerten sozialen Fertigkeiten von homosexuellen Individuen gebildet und aufrechterhalten werden. Gerade auch eine verstärkte Wahrnehmung und der geschlechtsatypische Umgang mit sozialen Aggressionssignalen innerhalb der Gruppe könnte für homosexuelle Individuen ein wichtiges Alleinstellungsmerkmal sein. Hierzu gibt es jedoch bisher nur wenige Untersuchungen, sodass weitere Evidenz vonnöten ist.

In Studie 2a (Design 1) wird zunächst untersucht, ob die sexuelle Orientierung einen Einfluss auf die neuronale Verarbeitung von chemosensorischen Aggressionssignalen hat. Dazu wird das Design aus Studie 1 seitens der Empfänger um homosexuelle Männer und Frauen erweitert. Es wird erwartet, dass neben den heterosexuellen Frauen insbesondere die schwulen Männer mit einer verstärkten neuronalen Aktivität auf die chemosensorischen Aggressionssignale reagieren.

Anschließend (Studie 2b, Design 2) soll überprüft werden, ob sich die Ergebnisse aus 2a für eine weitere Modalität ähnlicher Reizstärke replizieren lassen. Dazu werden hetero- und homosexuellen Männern und Frauen schwach ärgerliche (20%) und neutrale männliche sowie weibliche Gesichter präsentiert und die neuronale Verarbeitung über VEKPs ausgewertet. Einhergehend mit den Erwartungen von Studie 2a wird angenommen, dass heterosexuelle Frauen und schwule Männer eine erhöhte neuronale Aktivität auf die Ärger-Gesichter zeigen.

## 4. Material und Methode

Alle hier berichteten Studien inklusiv der Körpergeruchsspende wurden vom Ethikkomitee der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf genehmigt. Der Lesben- und Schwulenverband in Deutschland (LSVD) wurde über die Durchführung von Studie 2 informiert.

### 4.1. Stichprobe

#### 4.1.1. Studie 1: „Chemosensory communication of aggression: Women’s fine-tuned neural processing of male aggression signals“

Pause, B. M., Storch, D., Lübke, K. T. (2019). Chemosensory communication of aggression: Women’s fine-tuned neural processing of male aggression signals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, in press.

Die Teilnehmer<sup>1</sup> wurden über Aushänge innerhalb der Heinrich-Heine-Universität sowie über soziale Medien rekrutiert. Von ursprünglich 168 Interessenten<sup>1</sup> erfüllten 50 die Teilnahmebedingungen (siehe unten). Die Daten von zwei Personen mussten auf Grund von zu vielen Artefakten innerhalb der EEG Daten (siehe Kapitel 4.4) aus der Analyse ausgeschlossen werden. Die finale Stichprobe bestand aus 23 Männern und 25 Frauen ( $n = 48$ ;  $M = 25.7$  Jahre,  $SD = 5.2$  Jahre; Range = 19-43 Jahre; kein Altersunterschied zwischen den Gruppen:  $p = .266$ ), die sich alle als heterosexuell beschrieben (erfasst über die Kinsey Skalen, Kinsey, Pomeroy, & Martin, 2003). Alle Teilnehmer waren europäischer Abstammung und rechtshändig (bestimmt über den Annett Handedness Questionnaire; Annett, 1967). Sie nahmen keine Medikamente und litten nicht an neurologischen, psychischen, hormonellen, immunologischen oder die Atemwege betreffenden Krankheiten. Des Weiteren waren alle Teilnehmer Nichtraucher, konsumierten keine Drogen und zeigten keine Auffälligkeiten im olfaktorischen Screening Test (siehe Kapitel 4.8). Die teilnehmenden Frauen nahmen keine oralen Kontrazeptiva und hatten alle einen regelmäßigen Zyklus. Keiner der Teilnehmer hatte zuvor an der Geruchsspende teilgenommen. Die Teilnehmer gaben ihr schriftliches Einverständnis und wurden für die Teilnahme bezahlt.

---

<sup>1</sup> In der folgenden Arbeit wird der Übersichtlichkeit halber das generische Maskulinum verwendet. Es ist, falls nicht explizit anders deklariert, immer sowohl die weibliche wie auch die männliche Form gemeint.

#### **4.1.2. Studie 2: „Heightened sensitivity towards weakly salient social aggression signals within same-sex oriented individuals“**

Lübke, K. T., Storch, D., Pause, B. M. (2019). Heightened sensitivity towards weakly salient social aggression signals within same-sex oriented individuals. *Psychological Science*, manuscript in preparation.

##### **4.1.2.1. Design 1**

Die Teilnehmer wurden über Aushänge innerhalb der Heinrich-Heine-Universität sowie über soziale Medien rekrutiert. Von ursprünglich 168 Interessenten erfüllten 91 Personen die Teilnahmebedingungen (siehe unten). Sechs weitere Personen mussten auf Grund von zu vielen Artefakten innerhalb der EEG Daten (siehe Kapitel 4.4) aus der Analyse ausgeschlossen werden. Die finale Stichprobe setzte sich aus 48 (25 Frauen) heterosexuellen (Kinsey Skalen, Kinsey et al., 2003) und 37 (19 Frauen) homosexuellen, Teilnehmern zusammen ( $n = 85$ ;  $M = 25.1$  Jahre,  $SD = 4.6$  Jahre; Range = 19-43 Jahre; kein Altersunterschied zwischen den Gruppen: alle  $ps < .147$ ). Die Teilnehmer erfüllten dieselben Kriterien, wie die Teilnehmer aus Studie 1 (siehe Kapitel 4.1.1), zeigten keine Auffälligkeiten im olfaktorischen Screening Test und hatten zuvor nicht an der Geruchsspende teilgenommen.

##### **4.1.2.2. Design 2**

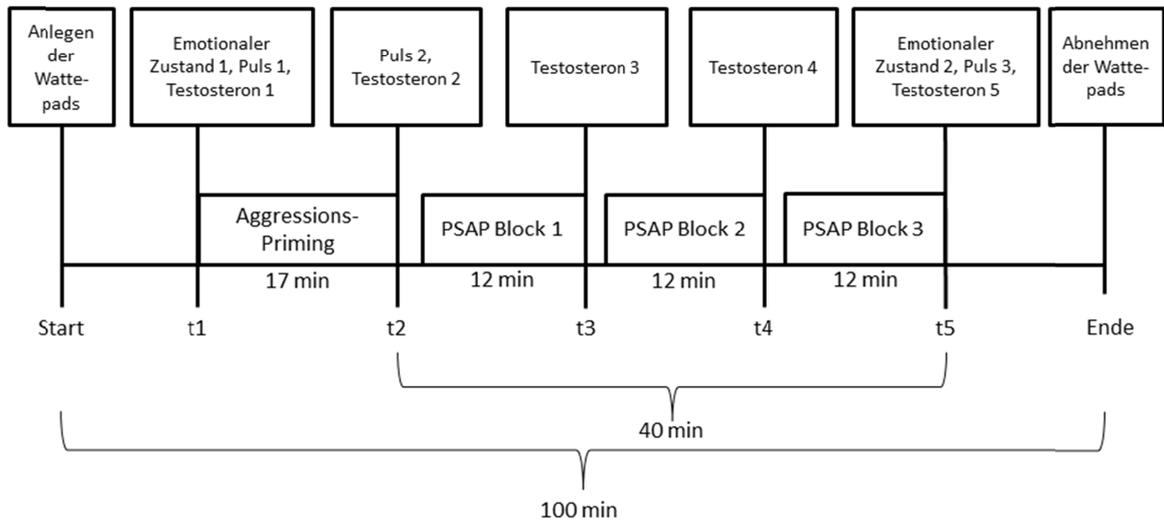
Die Stichprobe für Design 2 wurde aus denselben 91 Interessenten gewonnen, wie in Design 1. Die Daten von zwei Personen mussten auf Grund von zu vielen Artefakten innerhalb der EEG Daten (siehe Kapitel 4.4) aus der Analyse ausgeschlossen werden. Die finale Stichprobe bestand aus 49 (26 Frauen) heterosexuellen und 40 homosexuellen (19 Frauen) Teilnehmern ( $n = 89$ ;  $M = 24.9$  Jahre,  $SD = 4.7$  Jahre; Range = 18-43 Jahre; kein Altersunterschied zwischen den Gruppen: alle  $ps < .175$ ) mit mindestens 70% Sehfähigkeit (gemessen mit Landoltringen, EN ISO 8596, Oculus GmbH, Deutschland).

## **4.2. Körpergerüche**

Die in Studie 1 und Studie 2a (Design 1) präsentierten Körpergerüche stammen von insgesamt 34 Spendern<sup>1</sup> (17 weiblich). Die Gerüche wurden über in der Achsel angebrachte Baumwollpads (Ebelin, dm-drogerie markt GmbH & Co. KG, Karlsruhe,

Deutschland) abgenommen. Die Spender nahmen jeweils an zwei Sitzungen teil, die an unterschiedlichen Tagen, jedoch zur selben Uhrzeit stattfanden. Die Teilnahme an der ersten Sitzung (Aggressionssitzung) lag zwischen einem und 16 Tagen vor der zweiten Sitzung (Kontrollsituation). In der Aggressionssitzung wurden die Teilnehmer mit Videoclips mit aggressivem Inhalt geprimed (siehe Kapitel 4.2.4.1) und anschließend mittels eines Aggressionsparadigmas (PSAP, siehe Kapitel 4.2.4.2) frustriert. In der Kontrollsituation wurde denselben Probanden<sup>1</sup> ein wissenschaftlicher Dokumentationsfilm gezeigt (siehe Kapitel 4.2.5.1). Anschließend sollten sie sich mit einem computerbasierten Konstruktionsspiel (siehe Kapitel 4.2.5.2) frei beschäftigen. In beiden Sitzungen wurde zu Beginn und am Ende der emotionale Status der Teilnehmer abgefragt (siehe Kapitel 4.2.2) und zu fünf Zeitpunkten Speichel zur Testosteronbestimmung abgenommen (siehe Kapitel 4.2.3). Des Weiteren wurde der Puls an drei Zeitpunkten gemessen (siehe Kapitel 4.2.3). Der zeitliche Ablauf wurde bei beiden Sitzungen gleich gehalten (siehe Abb. 1). Ausschließlich das Material von Spendern, deren Ärger in der Aggressionssitzung stärker anstieg als in der Kontrollsituation, wurde verwendet. Die Schweißproben wurden getrennt nach Bedingung und Spendergeschlecht homogenisiert (vier Klassen: männlich Kontrolle, weiblich Kontrolle, männlich aggressiv, weiblich aggressiv) und in Portionen von 0.4 g bei -20 °C eingefroren.

### Aggressionssitzung



### Kontrollsituation

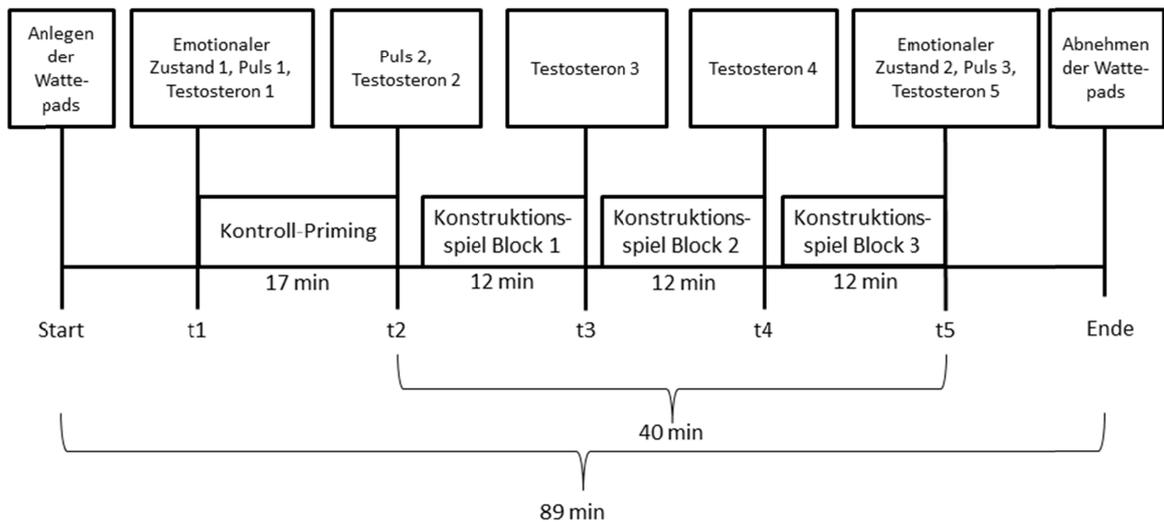


Abbildung 1. Zeitliche Abfolge der Aggressionssitzung (oben) und der Kontrollsituation (unten) innerhalb der Körpergeruchsspende. Zu Beginn beider Sitzungen wurden die Watte-pads angelegt. Anschließend wurde die Baseline-Messung (t1) des emotionalen Zustands, des Pulses und des Testosterons durchgeführt. In beiden Sitzungen folgte ein Priming Film (Aggression / neutral), nach dem ein zweites Mal Puls und Testosteronwerte bestimmt worden sind (t2). In der Aggressionssitzung wurden anschließend drei Blöcke des PSAP und in der Kontrollsituation drei zeitlich gleichwertige Blöcke des Konstruktions-spiels durchlaufen, mit Testosteronmessungen nach jedem Block (t3-t5). Nach dem dritten Block wurden in beiden Sitzungen zusätzlich der Puls und der emotionale Zustand gemessen (t5) und anschließend die Watte-pads abgenommen.

#### 4.2.1. Spenderbeschreibung

Alle Spender waren europäischer Abstammung. Sie nahmen keine Medikamente ein und litten nicht an neurologischen, psychischen, hormonellen oder immunologischen Krankheiten. Keiner der Spender konsumierte Drogen. Der Body-Mass-Index der Spender lag zwischen 18.0 und 28.6 kg/m<sup>2</sup>. An der Spende nahmen nur Nichtraucher teil. Alle Spender rasierten ihre Achselhaare zwei Tage vor jeder Spende. Sie wurden angewiesen, stark gewürzte und stark aromatische Speisen wie beispielsweise Knoblauch oder Zwiebeln in den 24 Stunden vor der Spende zu vermeiden. Des Weiteren sollten sie in diesem Zeitraum kein Deodorant benutzen und ihre Achseln am Tag der Spende nur mit Wasser waschen. Zusätzlich wurden die Spender instruiert, am Vortag der Spende ihre Achseln ausschließlich mit einer geruchslosen, medizinischen Seife (Eubos®, Dr. Holbein GmbH, Deutschland) zu reinigen. Alle Spenderinnen verhüteten entweder hormonell (n = 12) oder hatten einen natürlichen, regelmäßigen Zyklus (n = 5) und befanden sich zum Zeitpunkt der beiden Spendensitzungen jeweils in der folliculären Phase. Die Spender berichteten einen stärkeren Anstieg von Ärger (M = 1.96, SD = 1.88) während der Aggressionssitzung als während der Kontrollsituation (M = -0.16, SD = 1.34; Sitzung: F(1, 32) = 37.96, p < .001,  $\eta^2_p = .54$ , Power: 1.00; kein Anstieg der anderen Basisemotionen, siehe. Abb. 2).

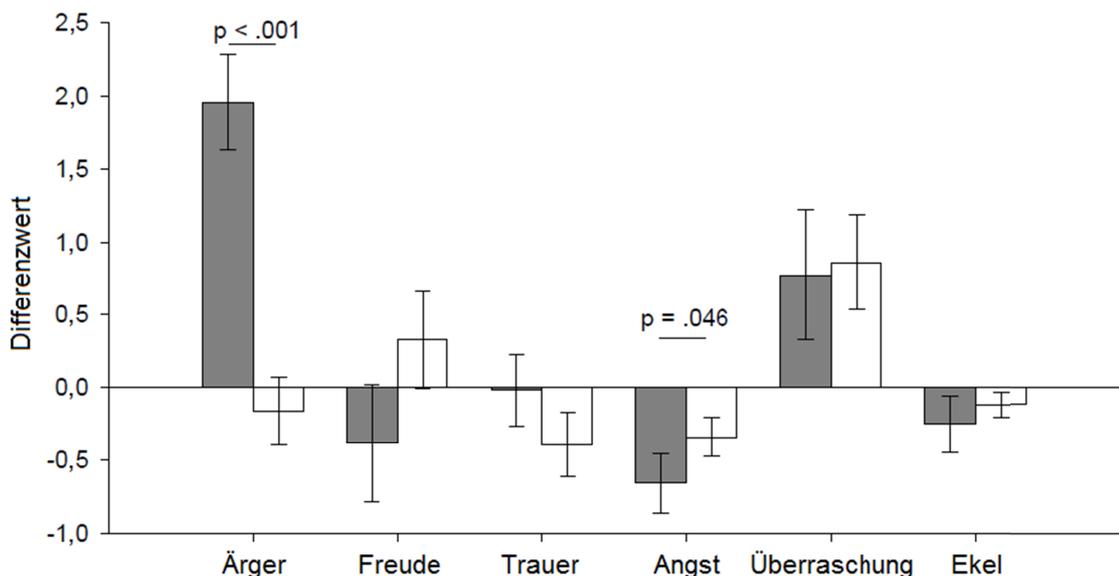


Abbildung 2. Mittlere Differenzwerte (t5-t1) der eigeneingeschätzten Basisemotionen der Spender während der Aggressionssitzung (grau) und der Kontrollsituation (weiß). Der Anstieg von Ärger ist signifikant höher in der Aggressionssitzung als in der Kontrollsituation. Innerhalb der Aggressionssitzung geht die Angst stärker zurück, als innerhalb der Kontrollsituation. Für die

anderen Basisemotionen (Freude, Trauer, Überraschung, Ekel) ergeben sich keine Unterschiede zwischen den Sitzungen. Die Fehlerbalken geben den Standardfehler an.

Des Weiteren stieg der Testosteronwert im Speichel während der Aggressions Sitzung signifikant an ( $M = 9.28 \text{ pg/ml}$ ,  $SD = 24.26 \text{ pg/ml}$ ; Mittelwert der Baseline-korrigierten Werte  $t_2$ ,  $t_3$  und  $t_4$ ;  $t(29) = 2.09$ ,  $p = .045$ ; einseitiger t-Test gegen 0) während er nach dem PSAP ( $t_5$ ) wieder auf Baseline-Niveau zurückkehrte ( $M = -1.38 \text{ pg/ml}$ ,  $SD = 27.29 \text{ pg/ml}$ ; Baseline-korrigiert; Verlauf: siehe Abb. 3). Die Daten von vier Spendern mussten auf Grund von extrem hohen Werten (Werte überschritten das obere Quartil um mehr als das Dreifache des Interquartilsabstandes) von der Analyse ausgeschlossen werden ( $n = 30$ ).

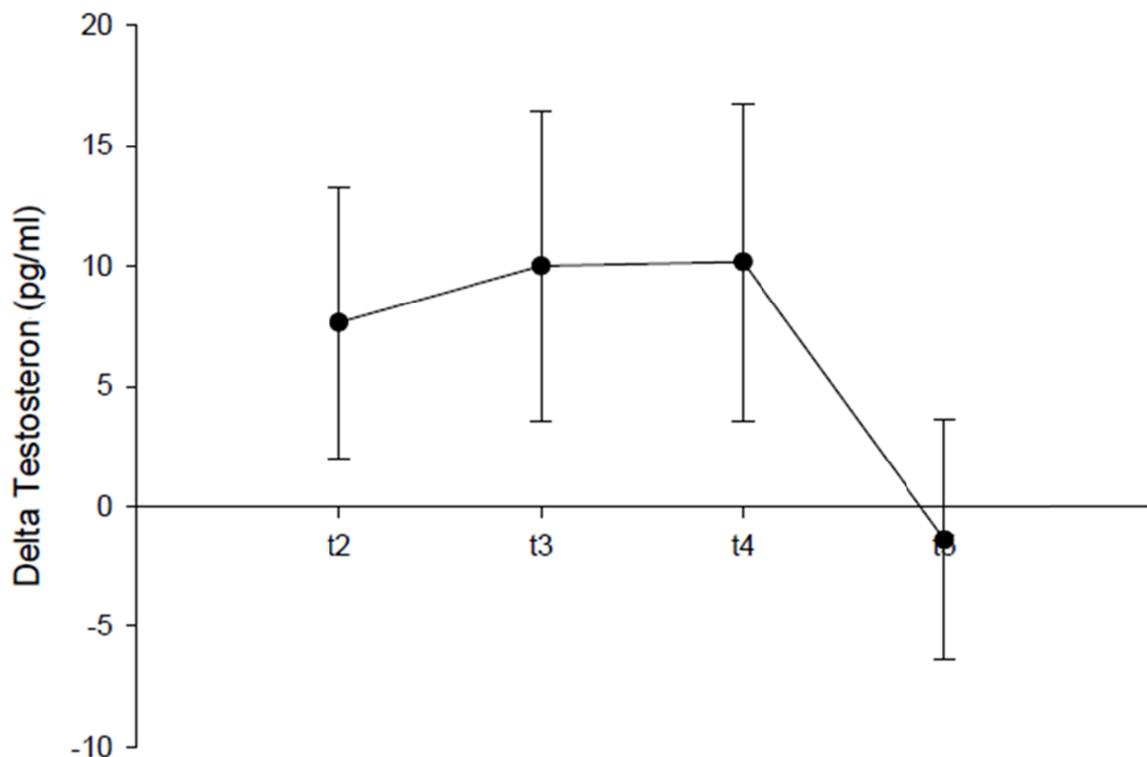


Abbildung 3. Verlauf der mittleren Baseline-korrigierten Testosteronkonzentrationen im Speichel der Spender während der Aggressions Sitzung. Bei  $t_2$  liegt die Konzentration über dem Baseline-Niveau (0), steigt zu  $t_3$  an und bleibt zu  $t_4$  konstant. Nach Beendigung der Aggressionsinduktion ( $t_5$ ) sinkt die Testosteronkonzentration zurück auf Baseline-Niveau.  $t_2$  = nach dem Aggressions-Priming,  $t_3$  = nach dem ersten Block des Point Subtraction Aggression Paradigm (PSAP),  $t_4$  = nach dem zweiten Block des PSAP,  $t_5$  = nach dem dritten Block des PSAP / Ende der Sitzung. Die Fehlerbalken geben den Standardfehler an.

Zusätzlich zeigten nahezu alle Spender (n = 30 von 34; 15 Männer, 15 Frauen) aggressives Verhalten während der Aggressionsinduktion (Drücken der Taste 2 im PSAP; vgl. Kapitel 4.2.4.2). Der Puls der Spender sank während der Kontrollsituation im Vergleich zur Baseline (M = -4.56, SD = 6.18, Mittelwert der Baseline-korrigierten Werte t2 und t5), änderte sich hingegen nicht in der Aggressionssituation (M = 0.57, SD = 5.39; Mittelwert der Baseline-korrigierten Werte t2 und t5; Haupteffekt Sitzung:  $F(1, 32) = 13.18, p = .001, \eta^2_p = .29$ ; Power = 0.94; Verlauf: siehe Abb. 4).

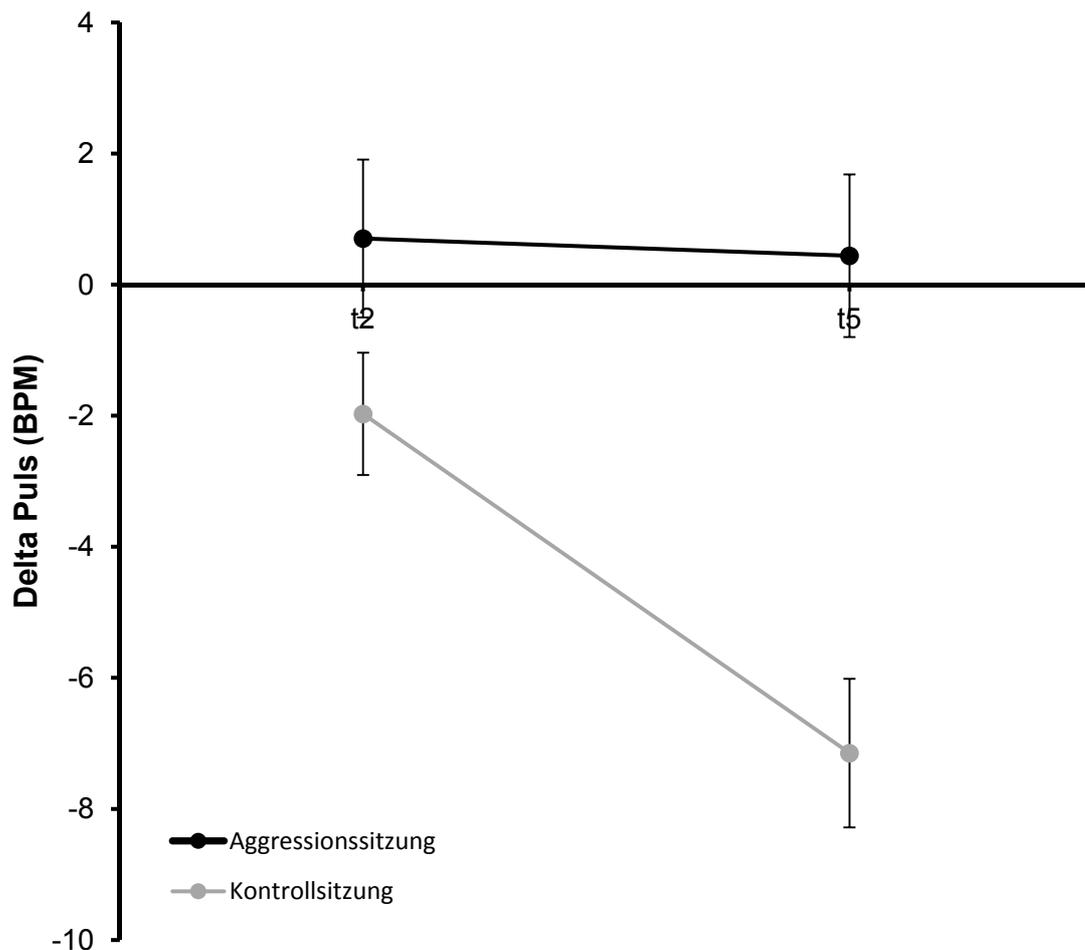


Abbildung 4. Verlauf des mittleren Baseline-korrigierten Pulses der Spender während der Aggressionssitzung (schwarz) und der Kontrollsituation (grau). Während der Aggressionssitzung unterscheidet der Puls sich zu t2 und zu t5 kaum von der Baseline (0). Während der Kontrollsituation sinkt der Puls von t2 zu t5 stark. . t2 = nach dem Aggressions-Priming, t5 = nach dem dritten Block des PSAP/Konstruktionsspiels / Ende der Sitzung. Die Fehlerbalken geben den Standardfehler an.

Keiner der Spender hatte Zweifel an der Coverstory (siehe Kapitel 4.2.4.3 und Kapitel 4.2.5.3). Alle Teilnehmer wurden nach Abschluss der Geruchsspende über die wahren Ziele der Studie aufgeklärt.

#### **4.2.2. Emotionaler Status**

Mittels visueller Analogskalen für die sechs Basisemotionen (Freude, Trauer, Ärger, Überraschung, Ekel, Angst; Ekman, 1971) gaben die Spender zu Beginn und zum Ende beider Sitzungen (siehe Abb. 1) an, wie sie ihren aktuellen emotionalen Status einschätzen. Jede Analogskala war zehn Zentimeter lang und reichte von 0 („trifft gar nicht zu“) bis 100 („trifft völlig zu“, siehe Abb. 5).



Abbildung 5. Visuelle Analogskala für die Eigeneinschätzung des aktuellen emotionalen Status' mit den verbalen Ankern „trifft gar nicht zu“ und „trifft völlig zu“.

#### **4.2.3. Physiologische Maße**

Um die Änderung des Testosteronlevels während der Aggressionsinduktion und der Kontrollbedingung zu bestimmen, wurde zu fünf verschiedenen Messzeitpunkten (siehe Abb. 1) Speichelproben genommen und biochemisch analysiert („Testosterone Saliva Kits“, Tecan IBL international, Hamburg, Deutschland). Auf Grund einer Modifikation der Kits seitens IBL im Rahmen einer Neuauflage, konnten nur die Daten der Aggressionssitzung analysiert werden.

Der Puls der Spender wurde sowohl in der Aggressionssitzung, als auch in der Kontrollsituation zu drei Zeitpunkten (t1, t2, t5; siehe Abb. 1) mit einem Blutdruckmessgerät (Omron R4 Plus Intellisense, Omron Medizintechnik Handelsgesellschaft mbH, Mannheim, Deutschland) erfasst.

#### 4.2.4. Aggressionssitzung

Die Aggressionsinduktion fand bei allen Spendern in der ersten Sitzung (Aggressionssitzung) und damit vor der Kontrollsituation statt. Während der gesamten Sitzung trugen die Teilnehmer die für die Abnahme der Körpergerüche verwendeten Wattepaden unter den Armen.

##### 4.2.4.1. Priming

Das Aggressions-Priming erfolgte über einen Zusammenschnitt aus 70.35 % gewalthaltigen (aggressiven) und 29.65 % emotional neutralen Videoclips (siehe Tabelle 1). Der entstandene Film hatte eine Gesamtlänge von 17:12 Minuten. Die einzelnen Szenen stammten aus frei zugänglichen Internetportalen.

Tabelle 1. Titel, Valenz und Dauer der einzelnen Videoclips des Films zum Aggressions-Priming.

<b>Titel</b>	<b>Valenz</b>	<b>Dauer/min</b>
Sylvester in London, „Big Ben“	Neutral	01:18
Cage Fighting „Rio Heros“	Aggression	01:57
Kletterwand in Sheffield	Neutral	00:34
Nazi Boxkampf	Aggression	01:28
Schlägerei Hockeyspieler	Aggression	00:41
Fußball-Fouls	Aggression	00:48
Kinskis Angriff auf Werner Herzog	Aggression	00:19
Formel 1	Neutral	01:11
Kickboxen	Aggression	01:17
Demonstration gegen Nazis	Aggression	00:54
„Girl attacked in Jail“	Aggression	01:02
U-Bahn Prügelei	Aggression	00:43
Schlägerei Hockeyspieler	Aggression	00:38
Berlin Alexanderplatz	Neutral	00:25
Straßenschlacht	Aggression	00:22
Wrestling (USA)	Aggression	01:57
Inline-Skating	Neutral	01:38

#### *4.2.4.2. Aggressionsinduktion*

Die Aggressionsinduktion erfolgte über die Frustration der Probanden mittels des Point Subtraction Aggression Paradigms (PSAP, Cherek, 1981). Die verwendete, modifizierte Version nach Carré und McCormick (2008) gliedert sich in drei Blöcke a zwölf Minuten mit zwei dazwischenliegenden Pausen von je zwei Minuten. Insgesamt dauert das PSAP 40 Minuten.

In allen drei Blöcken spielen die Probanden gegen einen Mitspieler (fiktiv, siehe Coverstory: Kapitel 4.2.4.3) am Computer um Geld. Dazu haben sie eine Konsole mit drei nummerierten Tasten vor sich liegen (siehe Abb. 6, links). Parallel werden diese Tasten als rote Felder auf dem Bildschirm dargestellt (siehe Abb. 6, rechts). Es wird ein visuelles Feedback gegeben, wenn eine der Tasten betätigt worden ist. Über der Darstellung der Tasten wird der Punktestand des Probanden, beginnend bei 0, mitgezählt. Ein Punkt entspricht 20 Cent. Durch ein hundertmaliges Drücken der Taste 1 gewinnt der Proband einen Punkt dazu. Durch zehnmaliges Drücken der Taste 2 wird dem Gegner ein Punkt abgezogen. Dieser Punkt verfällt. Durch zehnmaliges Drücken der Taste 3 kann der Proband sein Konto vorübergehend gegen Angriffe des Gegners schützen. Eine begonnene Option muss erst zu Ende ausgeführt werden, bevor wieder alle drei Tasten freigegeben werden. Für den Mitspieler gelten laut Instruktion dieselben Regeln. Eine Ausnahme besteht darin, dass ihm die mit der Taste 2 gestohlenen Punkte gutgeschrieben werden. Die Probanden werden informiert, dass die Punkte, die am Ende des dritten Blocks auf den jeweiligen Konten stehen, ausgezahlt werden.

Eine Frustration durch Punktabzug vom Konto des Probanden erfolgt in randomisierten Intervallen von 6 und 60 Sekunden. Das provokationsfreie Intervall, welches nach dem zehnmaligen Betätigen der Taste 3 aktiviert wird, hat eine Länge von 60 bis 120 Sekunden (randomisiert).

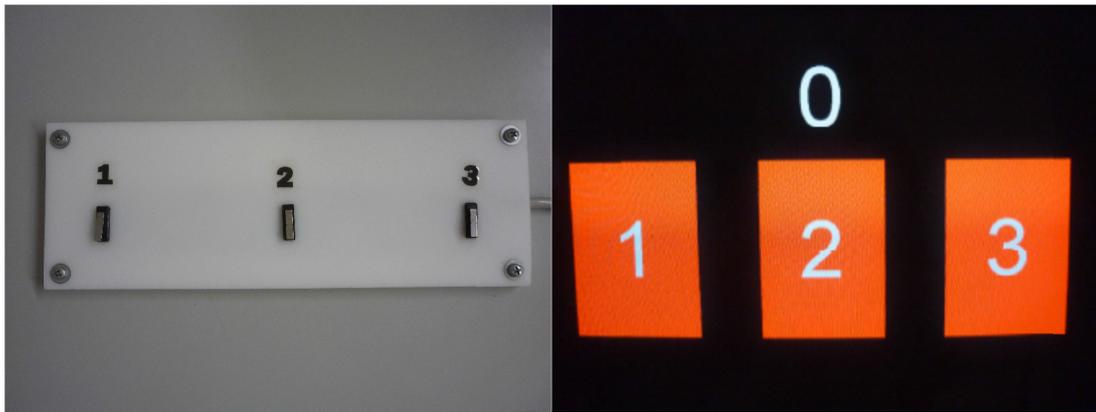


Abbildung 6. links: Konsole des Point Subtraction Aggression Paradigms mit den Tasten 1, 2 und 3. rechts: Darstellung der drei Tasten (rot) und des Punktestands (oben) auf dem Monitor.

#### 4.2.4.3. Coverstory

Den Probanden wurde glaubhaft vermittelt, sie würden gegen einen zweiten Probanden spielen, der sich im Nachbarraum aufhielt. Dieser war fiktiv. Die Probanden spielten tatsächlich gegen den Computer. Des Weiteren wurde ihnen mitgeteilt, sie würden die Anzahl der Punkte, die am Ende des dritten Blocks auf ihrem Spielkonto seien, ausgezahlt bekommen. Jedoch bekamen alle Probanden nach der Teilnahme denselben „Gewinn“ ausgehändigt. Der Betrag lag mit 16 Euro höher, als die im Spiel mögliche Gewinnsumme.

#### 4.2.5. Kontrollsituation

Das Ziel der Kontrollsituation war es, den Probanden Schweiß abzunehmen, ohne dabei eine Emotion zu induzieren. Dabei sollte die Struktur und der Zeitverlauf der Sitzung möglichst ähnlich zu der der Aggressionssitzung gehalten werden. Dazu wurden der Primingfilm und das PSAP der ersten Sitzung gegen neutrale Elemente ähnlicher Art ersetzt (vgl. Abb. 1).

##### 4.2.5.1. Dokumentarfilm

In der Kontrollbedingung wurden die Videoclips durch einen Ausschnitt aus der frei zugänglichen ORF Dokumentation „Vom Atom zum Universum – Die Grenzen der Wahrnehmung“ (Titel der Original DVD: Grenzen der Wahrnehmung – eine Reise vom Mikrokosmos an den Rand des Universums, 2004, von Alfred Vendl und Steve Nicholls,

WVG Medien GmbH, Hamburg, Deutschland) ersetzt. Der Ausschnitt hatte insgesamt eine Länge von 17:46 Minuten.

#### 4.2.5.2. *Konstruktionsspiel*

Das PSAP wurde in der Kontrollsituation durch ein computerbasiertes Konstruktionsspiel (Lego Digital Designer 4.3, LEGO Group, Dänemark) ersetzt. Ebenso wie im Aggressionsinduktionsspiel wurden hier dreimal zwölf Minuten mit jeweils zwei Minuten Pause dazwischen gespielt. Die Benutzeroberfläche des Lego Digital Designers besteht aus einer leeren Baufläche und zwei Werkzeugleisten (siehe Abb. 7). Dem Bediener ist es damit möglich, Legosteine und Figuren auf die Fläche zu setzen und sie in ihrer Position sowie in ihren Eigenschaften zu verändern. Die Aufgabe der Probanden bestand darin, die Steuerung und die Möglichkeiten des Konstruktionsspiels frei zu erkunden und zu testen.

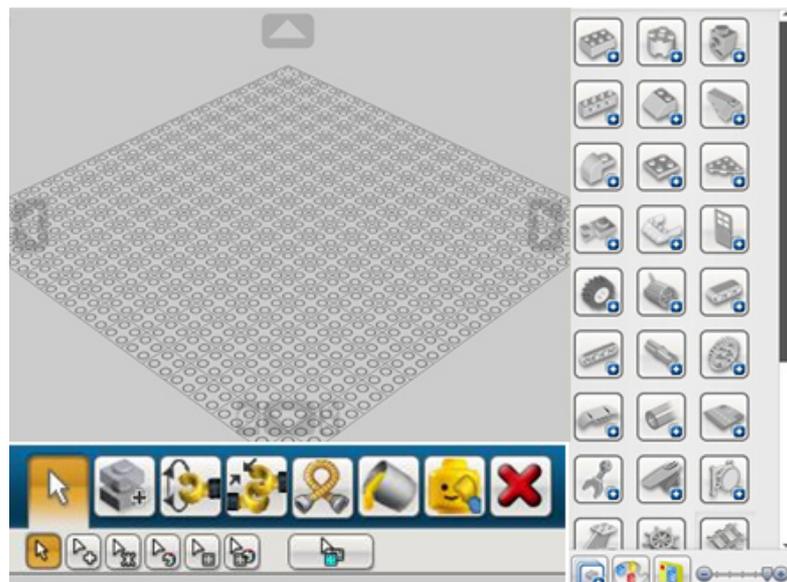


Abbildung 7. Baufläche und Werkzeugleisten des Lego Digital Designers. links: Leere Baufläche mit Navigationspfeilen an den Seiten des Bildausschnittes (oben, unten, rechts, links), rechts: Bausteinkleiste, unten: Funktionswerkzeuge.

#### 4.2.5.3. *Coverstory*

Um den Einsatz des Wissenschaftsfilm und des Lego Digital Designers vor den Probanden zu erklären, ohne das eigentliche Ziel der Studie zu verraten, wurde ihnen zu Beginn der Kontrollsituation gesagt, sowohl der Film als auch das Konstruktionsspiel müsse jeweils von unabhängigen Personen auf ihre Eignung als Teil neuer wissenschaftlicher Studien

beurteilt werden. Dabei ginge es um die Struktur und Verständlichkeit beider Elemente. Um die Coverstory zu untermauern, wurden den Probanden Fragebögen ausgehändigt, auf denen sie den Film und das Spiel bewerten sollten.

#### **4.2.6. Körpergeruchspräsentation**

Die Körpergeruchspräsentation wurde nach Kobal (2003) durchgeführt. Die Proben wurden nach Geruchsklasse getrennt (siehe Kapitel 4.2) in je zwei, mit warmem Wasser umspülte Glaskammer gefüllt. Bei der Reizpräsentation wurde durch die jeweils angesteuerten Kammern für 0.4 Sekunden ein konstanter Luftstrom von je 100 ml/s geleitet (Latenz des Stimulus-Onset nach Ventilansteuerung = 40 ms, Rise time = 50 ms) und für beide Nasenvorhöfe parallel durch Teflonschläuche zu den beiden Nasenstücken des 8-Kanal-Olfaktometers (OL023, Burghart, Wedel, Deutschland, siehe Abb. 8) transportiert. Dabei wurden beide Ströme durch zwei unabhängige Masseflussregler kontrolliert. Die Temperatur des austretenden Luftstroms betrug 37 °C und die relative Luftfeuchtigkeit lag über 80 %. Während der EEG Aufzeichnung und der Geruchsbeschreibungen führten die Probanden die velopharyngiale Verschlussatmung durch (Kobal, 2003; B. M. Pause, Krauel, Sojka, & Ferstl, 1999).

Um zu verhindern, dass die Probanden das Schalten des Olfaktometers hören konnten, wurde ihnen über Kopfhörer (Etymotic Research, ER3-14A) weißes Rauschen mit 75 dB (A) präsentiert.



Abbildung 8. links: 8-Kanal-Olfaktometer OL023, rechts: Positionierung des Probanden. Die beiden Nasenstücke des Olfaktometers führen den Luftstrom in die beiden Nasenvorhöfe des Probanden.

### 4.3. Gesichterstimuli

Für die Studie 2b wurden neutrale und ärgerliche Gesichter von zehn kaukasischen Modells (fünf Frauen) aus der frei zugänglichen Radboud Faces Database (Langner et al., 2010) verwendet (siehe Anhang 9.3). Insgesamt umfasst die Datenbank Gesichtsaufnahmen von 19 Frauen, 20 Männern, sechs Mädchen und vier Jungen, die jeweils Freude, Ärger, Trauer, Überraschung, Missachtung, Ekel und einen neutralen Gesichtsausdruck darstellen. Jeder Gesichtsausdruck wurde unter kontrollierten Lichtverhältnissen aus fünf verschiedenen Perspektiven vor einem weißen Hintergrund aufgenommen (rechts, schrägrechts, vorne, schräglinks und links). Innerhalb jeder Perspektive wurden drei Blickrichtungen (rechts, geradeaus, links) dargestellt. Alle Personen trugen schwarze T-Shirts, kein Makeup und keine Accessoires. Lange Haare wurden zusammengebunden oder nach hinten frisiert, sodass das Gesicht nicht von Haaren verdeckt wurde.

In der vorliegenden Studie wurden ausschließlich frontale Aufnahmen mit geradem Blick präsentiert. Die zehn Modells wurden anhand der Deutlichkeit der ärgerlichen Gesichtsausdrücke ausgewählt. Die verwendeten Ärger-Gesichter wurden anschließend mit den dazugehörigen neutralen Gesichtern auf eine Intensität von 20 % gemorpht (FaceMorpher 2.51 Multi, siehe Abb. 9). Alle Bilder wurden so zugeschnitten, dass die Schultern nicht mehr zu sehen sind und der Kopf das ganze Bild ausfüllt (vgl. mit Originalbildern, Anhang 9.3.1). Sowohl die neutralen Gesichter, als auch die 20 % Ärger-Gesichter wurden auf 409 x 614 Pixel skaliert.

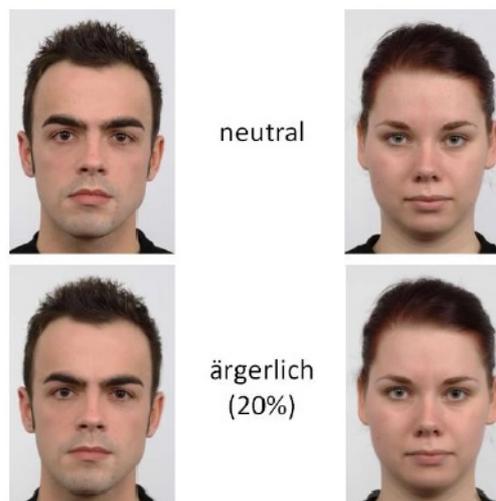


Abbildung 9. Stimuli der männlichen (links) und weiblichen (rechts) Gesichter mit neutralen (oben) und 20 % ärgerlichem Ausdruck (gemorpt) auf Basis der Radboud Database.

#### 4.4. EEG Aufzeichnung und Datenreduktion

Um ereigniskorrelierte Potentiale (EKPs, siehe Kapitel 4.4.1) und Stromdichteverteilungen (current source density, CSDs, siehe Kapitel 4.4.2) ermitteln zu können, wurde ein EEG über 61 Ag/AgCl Kopfelektroden mit 500 Hz aufgezeichnet und online mit einem 135 Hz Tiefpassfilter reduziert (Verstärker: QuickAmp-72, Brain Products GmbH, München, Deutschland; Software: BrainVision Recorder, Brain Products GmbH, München, Deutschland). Die Elektrodenpositionen wurden für die spätere Analyse auf neun Pools aufgeteilt (sagittale Ebene: anterior (a), zentral (c), posterior (p); transversale Ebene: links (l), mittig (m), rechts (r); Zuordnung: al: AF7, AF3, F7, F5, F3; am: Fpz, AFz, F1, Fz, F2; ar: AF4, AF8, F4, F6, F8; cl: FT7, FC5, FC3, T7, C5, C3, TP7, CP5, CP3; cm: FC1, FCz, FC2, C1, Cz, C2, CP1, CPz, CP2; cr: FC4, FC6, FT8, C4, C6, T8, CP4, CP6, TP8; pl: P7, P5, P3, PO7, PO3, O1; pm: P1, Pz, P2, POz, Oz; pr: P4, P6, P8, PO4, PO8, O2; siehe Abb. 10). Zwei zusätzliche Elektroden wurden zur nachträglichen Rereferenzierung der Daten an den beiden Ohrläppchen befestigt. Eine weitere Elektrode 1,5 cm schräg rechts unter dem rechten Auge diente zusammen mit der Fp2 Elektrode zur Detektion der Augenbewegungen. Da die Fp2 aus diesem Grund nicht mit in die Analyse der EKPs einbezogen wurde, wurde die Fp1 ebenfalls aus der Analyse entfernt. Die Ground wurde auf der FT10 Position befestigt. Die Impedanz der Elektroden lag durchschnittlich unter 10 k $\Omega$  und zu jeder Zeit unter 20 k $\Omega$ .

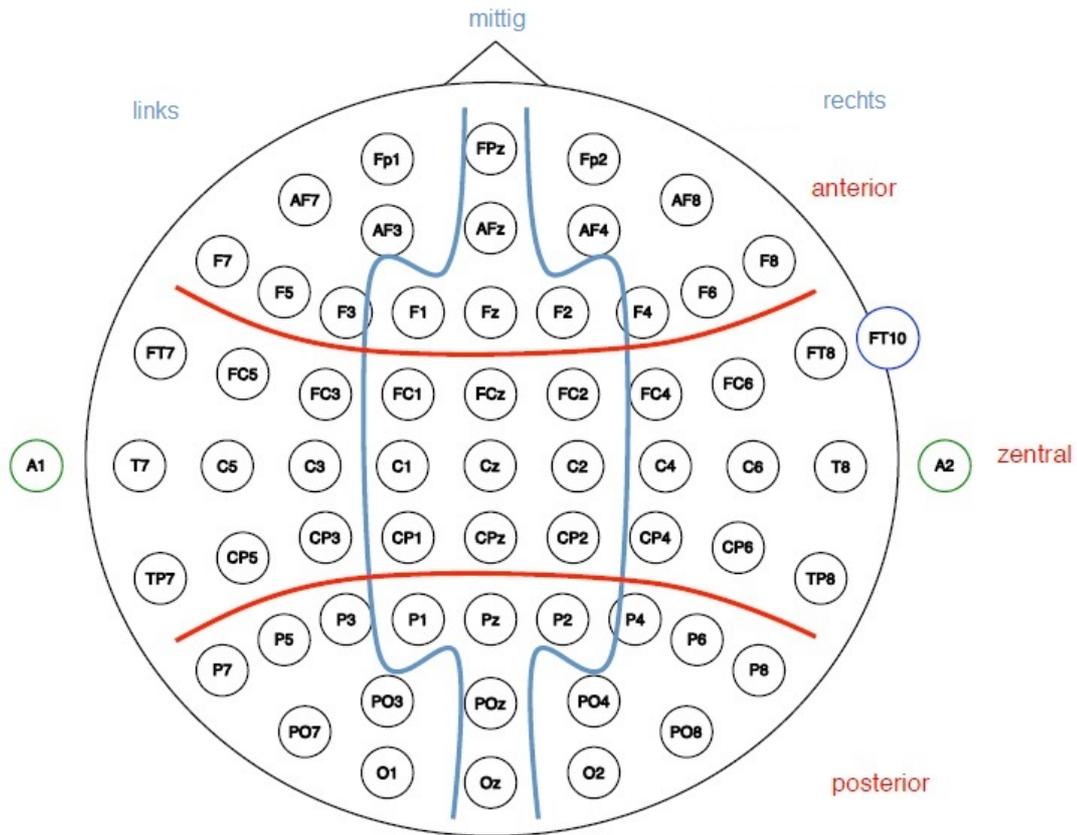


Abbildung 10. Position der Kopfelektroden (schwarz), der beiden Ohrelektroden (grün) und der Ground (blau). Die Kopfelektroden werden in neun Pools aufgeteilt: anterior-links, anterior-mittig, anterior-rechts, zentral-links, zentral-mittig, zentral-rechts, posterior-links, posterior-mittig und posterior-rechts.

Zur Berechnung der EKPs in Studie 1 und 2a wurden die Daten der Elektroden offline mit einem 40 Hz Tiefpassfilter (48 dB/Oktave) und einem 0.05 Hz Hochpassfilter (48 dB/Oktave) reduziert. In Studie 2b wurden ein Tiefpassfilter von 20 Hz (48 dB/octave) und ein Hochpassfilter von 0.1 Hz (48 dB/octave) angewendet. Zusätzlich wurde in allen Studien mittels eines 50 Hz Kerbfilters (48 dB/Oktave) das Signal des Stromnetzes aus den Daten entfernt. Die Augenartefaktkorrektur wurde jeweils nach Gratton & Coles (1983) durchgeführt und die Daten anschließend Baseline-korrigiert (500 ms - 0 ms vor der Stimuluspräsentation). Kanäle mit extremen Spannungsunterschieden ( $> 75 \mu\text{V}$  Differenz zwischen zwei Peaks innerhalb von 100 ms) wurden aus der Analyse entfernt (innerhalb des betroffenen Trials). Trials, in denen mehr als 1/3 der Kanäle eines Elektrodenpools (siehe oben) mit Artefakten behaftet waren, wurden komplett von der Analyse ausgeschlossen. Daten von Probanden mit weniger als 13 von insgesamt 25 Trials

innerhalb einer Bedingung wurden nicht ausgewertet (Studie 1: n = 2, Studie 2a: n = 6, Studie 2b: n = 2).

Nach der Artefaktkorrektur wurden die Daten mit einem Tiefpassfilter von 7 Hz (48 dB/Oktave) geglättet und die Elektroden innerhalb eines Pools für die Peak Detektion (siehe Kapitel 4.4.1) gemittelt.

#### ***4.4.1. Ereigniskorrelierte Potentiale***

Mittels ereigniskorrelierter Potentiale (EKPs) kann der zeitliche Verlauf einer neuronalen Antwort auf einen Reiz hochauflösend aufgezeigt und analysiert werden. Über die Betrachtung einzelner Komponenten ist es möglich, verschiedene Verarbeitungsschritte unabhängig voneinander zu betrachten (eine allgemeine Übersicht über ereigniskorrelierte Potentiale findet sich in Luck, 2005). Dabei unterscheidet man zwischen der frühen, vorbereiteten (N1, P2) und der späten, bewertenden Verarbeitung (P3-1, P3-2). Die einzelnen Komponenten werden im Regelfall über das Maximum ihrer Amplitude detektiert. Die relative Menge an neuronaler Aktivität, die durch einen Reiz hervorgerufen wird, lässt sich über die Amplitude einer Komponente abbilden, während die Verarbeitungsgeschwindigkeit durch die Latenz codiert wird.

*Peak Detection.* In Studie 1 und 2a wurde die N1 Komponente der chemosensorischen EKPs (CSEKPs) zwischen 250-600 ms detektiert, wobei sie, auf Grund einer geringen Ausprägung, in beiden Fällen aus der Analyse ausgeschlossen wurde. Die P2 wurde über einen Wendepunkt zwischen 500-700 ms bestimmt, da sie mit der P3-1 (Maximum zwischen 700-900 ms) überlappte (vgl. Pause, Sojka, & Ferstl, 1997). Als späteste Komponente wurde in den hier beschriebenen Studien die P3-2 zwischen 900-1100 ms detektiert. Die im Vergleich zu visuellen oder auditorischen EKPs längere Latenz der CSEKPs resultiert aus einer um 140-570 ms verzögerten Antwort der olfaktorischen Rezeptor-Neurone (Firestein & Werblin, 1989). Für die visuellen EKPs (VEKPs) in Studie 2b wurde die Gesichter-sensitive N170 zwischen 130-220 ms und die P3 zwischen 280-480 ms detektiert.

#### **4.4.2. Stromdichteverteilung und Quellenanalyse**

Die Stromdichteverteilung (current source density, CSD) stellt die neokortikalen Quellen der gemessenen elektrischen Signale über den Kopf in  $\mu\text{V}/\text{m}^2$  dar. Dabei wird der sphärische Laplace-Operator zu einem festen Zeitpunkt auf die Spannungsverteilung über den Kopf angewendet. Über die Spannungen an den Elektrodenpositionen werden die Werte der restlichen Bereiche über die sphärische Spline-Interpolation berechnet (BrainVision Analyzer; Brain Products GmbH, München, Deutschland; nach Perrin, Pernier, Bertrand, & Echallier, 1989; Ordnung der Splines:  $m = 4$ ; maximaler Grad der Legendre Polynome = 20).

Um die Quellen der Hirnaktivität zu lokalisieren, wurde die Low Resolution Electromagnetic Tomography (LORETA) verwendet (Pascual-Marqui, Michel, & Lehmann, 1994). Der dreidimensionale Lösungsraum wird in 2364 Voxel mit einer Kantenlänge von je 7 mm aufgeteilt, und umfasst die kortikale graue Substanz und den Hippocampus (Pascual-Marqui et al., 1999). Die Grundlage dieser Einteilung stellt ein Modellgehirn des Brain Imaging Centers vom Montreal Neurological Institute (MNI, (Collins, Neelin, Peters, & Evans, 1994) dar. Für die Analyse mittels LORETA wurde ein 3-Schalen-Modell des Kopfes verwendet, dass mit Daten aus dem Talairach Anatomical Brain Atlas (Talairach & Tournoux, 1988) kombiniert wurde.

#### **4.5. Visuelle Analogskalen zur Einschätzung der Spenderemotionen**

Mittels visueller Analogskalen für die sechs Basisemotionen (Freude, Trauer, Ärger, Überraschung, Ekel, Angst; Ekman, 1971) gaben die Probanden in Studie 1 und Studie 2a an, wie sie die emotionale Lage des Spenders für jede der vier Geruchsklassen einschätzen. In Studie 2b wurden dieselben visuellen Analogskalen verwendet, um einzuschätzen, welche Emotion/en von den Probanden in den präsentierten Gesichtern erkannt worden sind und zu welchem Anteil diese ihrer Einschätzung nach vertreten waren. Jede Analogskala war zehn Zentimeter lang und reichte von 0 („trifft gar nicht zu“) bis 100 („trifft völlig zu“, siehe Abb. 11).

## Ärger

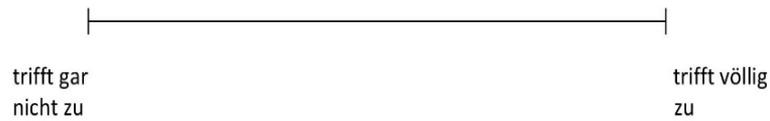


Abbildung 11. Visuelle Analogskala für die Einschätzung der Spenderemotionen und der Gesichtsausdrücke in Bezug auf Ärger, mit den verbalen Ankern „trifft gar nicht zu“ und „trifft völlig zu“.

### 4.6. Beschreibung der Geruchsqualität

In Studie 1 und 2a bewerteten die Probanden die Intensität der vier chemosensorischen Stimuli anhand einer piktographischen Skala von 1 („nicht wahrnehmbar“) bis 9 („extrem intensiv“, siehe Abb. 12, oben). Auf der Skala konnten sowohl die großen, bebilderten Kästchen, als auch die dazwischenliegenden kleineren Kästchen angekreuzt werden. In Studie 2b wurde den Probanden zusätzlich die Skalen der Angenehmheit und der Unangenehmheit für die Bewertung der Stimuli von 1 („gar nicht angenehm“, „gar nicht unangenehm“) bis 9 („extrem angenehm“, „extrem unangenehm“) vorgelegt (siehe Abb. 12, Mitte und unten).

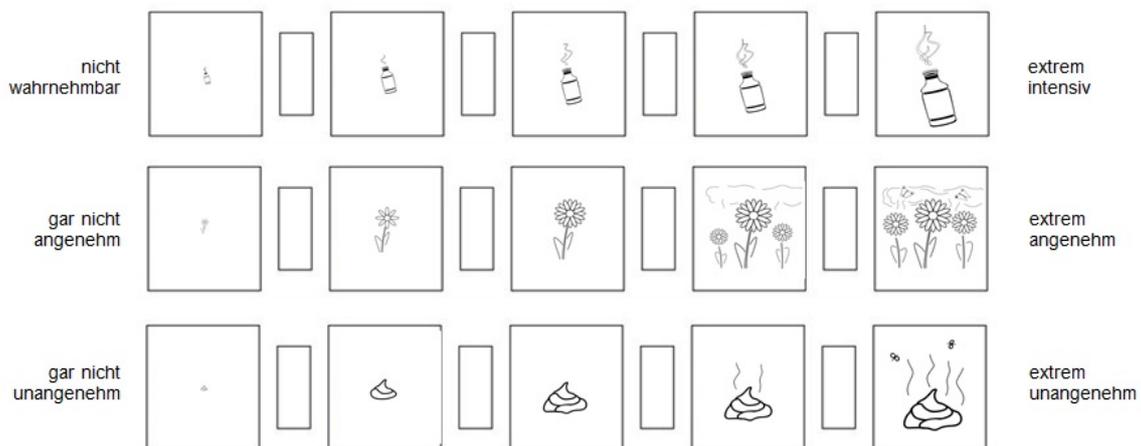


Abbildung 12. Piktographische Skalen der Intensität (oben), Angenehmheit (Mitte) und Unangenehmheit (unten) mit jeweils neun Stufen.

#### **4.7. Verbale Deskriptoren zur Geruchsbeschreibung**

Die verbale Beschreibung der chemosensorischen Stimuli wurde von den Probanden anhand einer Liste von 147 verbalen Deskriptoren vorgenommen (Dravnieks, Masurat, & Lamm, 1984; siehe Anhang 9.2). Die Liste beinhaltet sowohl Begriffe mit negativer (z.B. Katzenurin) als auch mit neutraler (z.B. Pappe) oder positiver Valenz (z.B. fruchtig). Es werden sowohl trigeminale (z.B. brennend) als auch rein olfaktorische (z.B. Rose) Deskriptoren aufgeführt. Von den Begriffen sollten all diejenigen markiert werden (keine Begrenzung), die die Qualität der Gerüche am besten widerspiegeln. Mindestens einer der Begriffe musste ausgewählt werden.

#### **4.8. Olfaktorischer Screening Test**

Alle Teilnehmer der Studien 1 und 2a durch durchliefen einen olfaktorischen Screening Test, um eine generelle Anosmie auszuschließen. Der Test bestand aus drei Runden, in denen die Probanden eine Flasche mit Phenyl-Ethyl-Alkohol (PEA, 99 %, 1:100 (v/v) gelöst in 1,2-Propandiol, 99 %, jeweils Sigma-Aldrich, St. Louis, Missouri, USA) von zwei identisch aussehenden Flaschen mit demselben Volumen an Lösungsmittel (1,2-Propandiol) unterscheiden mussten. PEA riecht nach Rose und wird standartmäßig für die Testung olfaktorischer Sensitivität verwendet (Doty, 1997).

#### **4.9. Ablauf**

##### ***4.9.1. Studie 1: “Chemosensory communication of aggression: Women’s fine-tuned neural processing of male aggression signals”***

Pause, B. M., Storch, D., Lübke, K. T. (2019). Chemosensory communication of aggression: Women’s fine-tuned neural processing of male aggression signals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, in press.

Nach dem Einholen des schriftlichen Einverständnisses der Teilnehmer und der Einführung in den Versuchsablauf startete die Sitzung mit dem olfaktorischen Screening Test (siehe Kapitel 4.8). Wurde dieser erfolgreich bestanden, wurde den Teilnehmern die Deskriptorenliste (siehe Kapitel 4.7) ausgehändigt. Um sich mit dieser vertraut zu machen, füllten sie die Liste nach vorherigen Instruktionen für den PEA Geruch (aus dem vorherigen Screening Test) aus. Anschließend wurde die velopharyngeale

Verschlussatmung instruiert und von den Probanden unter der Aufsicht der Studienleitung geübt. Sie wurden instruiert, dass die Atemtechnik sowohl während der Geruchsbewertungen, als auch während der EEG Aufzeichnung lückenlos durchgeführt werden muss. Erst wenn sie selbstständig und ohne große Anstrengung ausgeführt werden konnte, durften die Teilnehmer die Geruchsbewertung durchführen. Dazu wurden sie vor das Olfaktometer gesetzt und die Schläuche so arrangiert, dass die Nasenstücke in den Nasenvorhöfen endeten, den Probanden jedoch nicht unangenehm waren (vgl. Abb. 8).

Die Probanden wurden darüber informiert, dass es sich bei den eingesetzten Gerüchen um Schweißproben handelt, jedoch erhielten sie keine Informationen über das Geschlecht oder den emotionalen Zustand der Spender. Die Geruchsbewertung startete mit der Intensitätsbewertung (siehe Kapitel 4.6). Nach einer Übungsrunde wurde in randomisierter Reihenfolge für je 0.4 Sekunden jede Geruchsklasse einmal präsentiert. Nach jeder Präsentation sollten die Teilnehmer die Intensität des Geruches angeben. Anschließend wurde nach demselben Schema die Deskriptorenliste bearbeitet und eine Einschätzung der emotionalen Lage der Spender (siehe Kapitel 4.5) abgegeben. Die Reihenfolge der Gerüche wurde für jeden Block neu randomisiert.

Nach der Geruchsbewertung wurden den Teilnehmern die Elektroden angelegt und Artefakte, die beispielsweise beim Blinzeln entstehen, vorgeführt. Die Probanden erhielten die Information, dass sie während der EEG Aufzeichnung zufällig Körpergerüche oder auch Luft präsentiert bekommen können, und dass sie sich auf ihren Geruchssinn konzentrieren sollen. Sie wurden instruiert, während der EEG Aufzeichnung möglichst still zu sitzen und Augenbewegungen während der Präsentation des Fixationskreuzes (Programmablauf, siehe unten) zu vermeiden. Die dadurch entstehenden Artefakte wurden demonstriert. Anschließend wurden vier Übungstrials (ohne Gerüche) durchgespielt und dann die EEG Aufzeichnung gestartet.

Während der EEG Aufzeichnung wurde jede Geruchsklasse 25 Mal präsentiert. Die Reihenfolge der Stimuluspräsentationen wurde vorher randomisiert und war für alle Teilnehmer gleich. Innerhalb der Randomisierung wurde weder dieselbe Emotion, noch dasselbe Geschlecht öfter als dreimal in Folge präsentiert. Die insgesamt 100 Durchgänge wurden in drei Blöcke (33, 33, 34 Durchgänge) unterteilt. Zwischen den Blöcken lagen Pausen, deren Länge an den Zustand des jeweiligen Probanden angepasst worden sind.

*Programmablauf.* Zu Beginn eines jeden Trials wurde ein schwarzes Fixationskreuz für 5.5 Sekunden präsentiert, das die Teilnehmer fixieren sollten. Währenddessen wurde, 2-3 Sekunden (randomisiert) nachdem das Kreuz erschien, eine Geruchsklasse für 0.4 Sekunden präsentiert. Auf das Kreuz folgte für 2-3 Sekunden ein grauer Bildschirm (randomisiert). Anschließend erschien für 3 Sekunden die Frage „Haben Sie etwas gerochen?“ mit den Antwortalternativen „Ja“ und „Nein“. Die Probanden konnten die Antwort mit der Maus auswählen. Für weitere 3 Sekunden folgte die Frage „Von welchem Geschlecht stammt der Geruch?“ mit den Antwortalternativen „Frau“ und „Mann“. Diese Frage wurde auch präsentiert, wenn die Teilnehmer vorher angegeben hatten, nichts gerochen zu haben. Um die Aufmerksamkeit der Probanden während des relativ langen Interstimulus-Intervalls (ISI) zu binden, sollten sie dem Geruch anschließend eine von 16 Farben zuordnen (3 s). Am Ende des Durchgangs wurde für 2-5 Sekunden (randomisiert) ein grauer Bildschirm präsentiert. Ein Durchgang dauerte zwischen 18.5 und 22.5 Sekunden (randomisiert). Die EEG Aufzeichnung dauerte im Mittel 41 Minuten (SD = 4 min). Die gesamte zeitliche Abfolge der Sitzung wird in Abbildung 13 dargestellt.

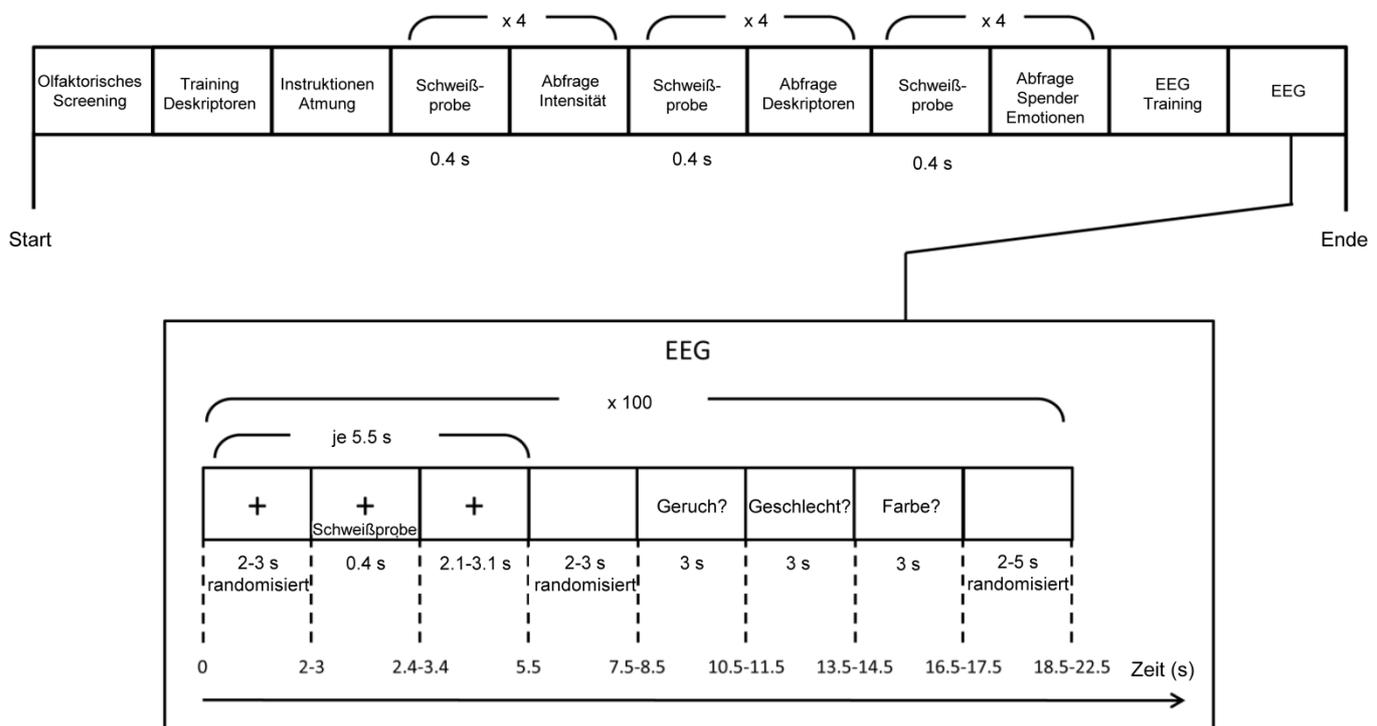


Abbildung 13. Zeitlicher Ablauf der Sitzung in Studie 1 und 2a. Zunächst wurde ein olfaktorisches Screening durchgeführt und anschließend der Umgang mit der Deskriptorenliste geübt. Danach wurde die velopharyngeale Verschlussatmung instruiert und geübt und die Geruchsbewertung (Intensität, Deskriptoren und Spenderemotionen) durchlaufen. Im Anschluss wurden EEG Artefakte demonstriert, vier Übungsdurchgänge absolviert und die EEG Aufzeichnung gestartet.

Diese enthielt die Messung der Detektionsraten (= „Geruch?“) sowie die Abfrage des Spendergeschlechts (= „Geschlecht?“).

#### **4.9.2. Studie 2: „Heightened sensitivity towards weakly salient social aggression signals within same-sex oriented individuals“**

Lübke, K. T., Storch, D., Pause, B. M. (2019). Heightened sensitivity towards weakly salient social aggression signals within same-sex oriented individuals. *Psychological Science*, Manuscript in preparation.

##### **4.9.2.1 Design 1**

Der Ablauf der Sitzung in Studie 2a entsprach dem Ablauf in Studie 1 (siehe Kapitel 4.9.1). Zusätzlich wurde in Studie 2a die Angenehmheit sowie die Unangenehmheit der Körpergerüche (siehe Kapitel 4.6) bewertet. Die Abfragen wurden zusammen mit der Intensitätsabfrage (3 s, vgl. Abb. 13) präsentiert.

##### **4.9.2.2 Design 2**

Nach dem Einholen des schriftlichen Einverständnisses der Teilnehmer und der Einführung in den Versuchsablauf startete die Sitzung mit dem Anlegen der EEG Elektroden. Die Teilnehmer wurden instruiert, während der EEG Aufzeichnung möglichst still zu sitzen und Augenbewegungen während der Präsentation des Fixationskreuzes und des Gesichts (Programmablauf, siehe unten) zu vermeiden. Die dadurch entstehenden Artefakte wurden demonstriert. Nach zwei Übungstrials wurde die EEG Aufzeichnung gestartet.

Während der EEG-Aufzeichnung wurde jedes Gesicht viermal präsentiert. Somit wurde jede Klasse (männlich Ärger, männlich neutral, weiblich Ärger, weiblich neutral) 20-mal in insgesamt 80 Durchgängen (2 Blöcke á 20 Durchgänge, Pause individuell) präsentiert. Die Reihenfolge der Präsentation wurde vorher randomisiert, wobei dasselbe Model nicht öfter als zweimal und dieselbe Emotion nicht öfter als dreimal hintereinander gezeigt werden durfte, und war für alle Teilnehmer gleich.

*Programmablauf.* Jeder Durchgang begann mit einem weißen Bildschirm (2 s), gefolgt von einem schwarzen Fixationskreuz (1.5 – 2.5 s, randomisiert). Danach wurde ein neutrales- oder ein Ärger-Gesicht für 0.5 Sekunden präsentiert. Es folgte ein weißer

Bildschirm für 2 – 3 Sekunden (randomisiert). Anschließend wurden sechs visuelle Analogskalen (eine für jede Basisemotion, siehe Kapitel 4.5) für 12 Sekunden präsentiert, auf denen die Teilnehmer die Intensität der jeweiligen Emotion in dem vorher präsentierten Gesicht mittels Mausklick angeben konnten. Danach startete ein neuer Durchgang. Ein Durchgang dauerte zwischen 18 und 20 Sekunden (randomisiert). Die EEG Aufzeichnung dauerte im Mittel 28 Minuten (SD = 2 min). Die gesamte zeitliche Abfolge der Sitzung wird in Abbildung 14 dargestellt.

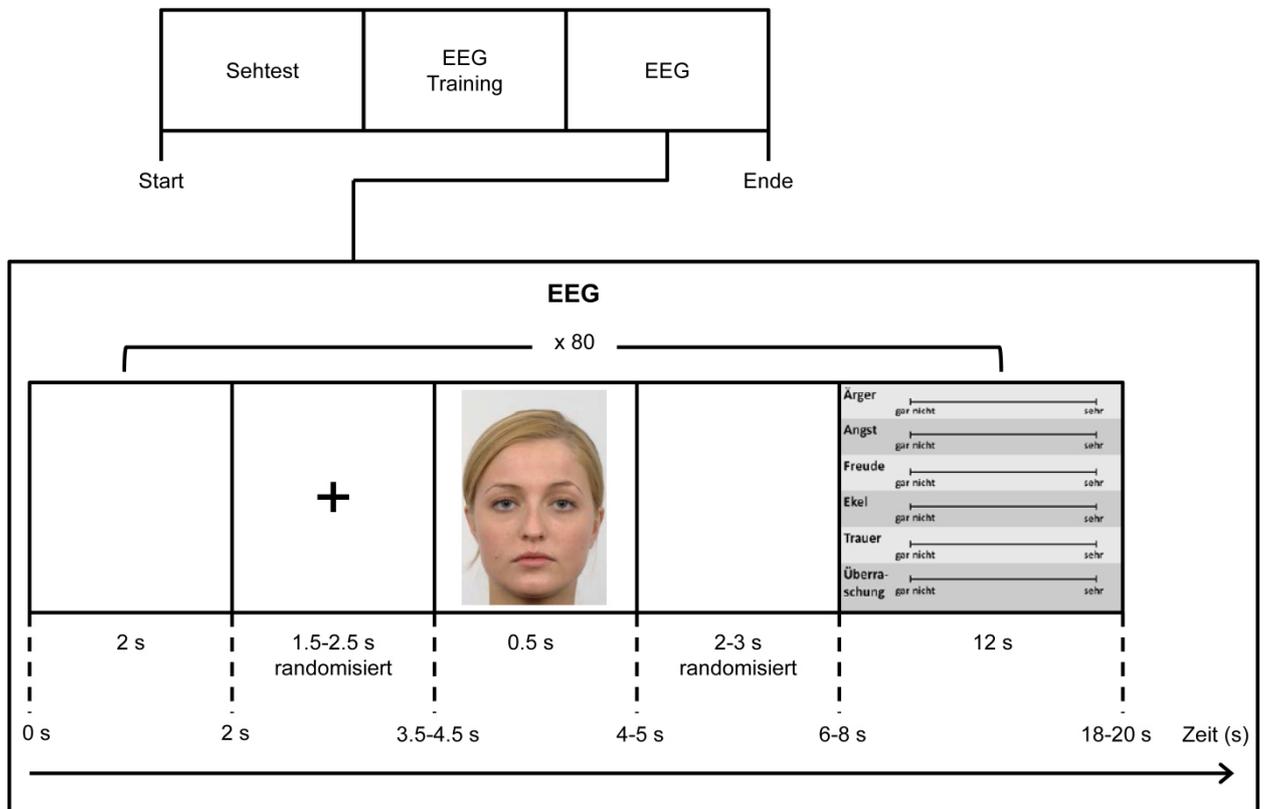


Abbildung 14. Zeitlicher Ablauf der Sitzung in Studie 2b. Zunächst wurde ein Sehtest durchgeführt und anschließend EEG Artefakte demonstriert. Dann wurden zwei Übungsdurchgänge durchlaufen und die EEG Aufzeichnung gestartet. Diese enthielt die Abfrage der Spenderemotionen (Ärger, Angst, Freude, Ekel, Trauer, Überraschung; unten rechts).

## 5. Studienübersicht

### ***5.1. Studie 1: “Chemosensory communication of aggression: Women’s fine-tuned neural processing of male aggression signals”***

Pause, B. M., Storch, D., Lübke, K. T. (2019). Chemosensory communication of aggression: Women’s fine-tuned neural processing of male aggression signals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, in press.

In Studie 1 wurde die neuronale Verarbeitung von chemosensorischen Aggressionssignalen bei heterosexuellen Menschen untersucht. Dabei wurde sowohl auf Unterschiede bezüglich des Spender- als auch des Empfänger geschlechts getestet.

Die finale Stichprobe bestand aus 23 Männern und 25 Frauen (M = 25.7 Jahre; SD = 5.2 Jahre; Spanne = 19 - 43 Jahre) die sich alle als heterosexuell beschrieben (erfasst über die Kinsey Skalen; Kinsey et al., 2003). Des Weiteren waren alle Teilnehmer gesund, rechtshändig (bestimmt über den Annett Handedness Questionnaire; Annett, 1967) und zeigten keine Auffälligkeiten im olfaktorischen Screening Test. Die teilnehmenden Frauen nahmen keine oralen Kontrazeptiva und hatten alle einen regelmäßigen Zyklus. Keiner der Teilnehmer hatte zuvor an der Geruchsspende teilgenommen.

Den Probanden wurden die chemosensorischen Signale von männlichen und weiblichen Kontroll- und Aggressionskörpergerüchen je 25-mal für 0.4 Sekunden präsentiert (ISI: 18.5s - 22.5s, randomisiert). Parallel wurde ein EEG über 61 Kopfelektroden aufgezeichnet. Es wurden für jeden Körpergeruch (männlich / weiblich x aggressiv / neutral) die Amplitude und Latenz der EKP Komponenten P2, P3-1 und P3-2 bestimmt und CSDs berechnet. Die Intensität der vier Gerüche wurde auf einer piktographischen Skala und die eingeschätzten Spenderemotionen über visuelle Analogskalen gemessen. Des Weiteren wurden die Geruchsbeschreibungen mittels verbaler Deskriptoren (Dravnieks et al., 1984) qualifiziert.

#### ***Ergebnisse:***

Die Probanden konnten die Gerüche insgesamt nicht über der Zufallswahrscheinlichkeit detektieren. Die Betrachtung der Detektionsraten auf Einzelgeruchsebene zeigte lediglich eine schwache bewusste Wahrnehmung des männlichen Aggressionsgeruchs (60 % der Fälle). Der männliche Körpergeruch wurde insgesamt als etwas intensiver beschrieben als der weibliche Körpergeruch. Die Probanden

waren nicht in der Lage, das Geschlecht oder den emotionalen Zustand der Spender bewusst zu identifizieren. Den Spendern des männlichen Aggressionsgeruchs wurde jedoch ein negatives Erleben zugeschrieben.

In beiden Geschlechtern war die P2 Amplitude im Kontext von männlichem Aggressionsgeruch stärker ausgeprägt, als im Kontext von weiblichem Aggressionsgeruch. Die späte Verarbeitung des männlich aggressiven Körpergeruchs bei Frauen innerhalb des P3-1 Fensters war sowohl im Vergleich zum weiblich aggressiven als auch zum männlich neutralen Körpergeruch stärker ausgeprägt. Dieser Effekt zeigte sich auch innerhalb der P3-2. Zusätzlich zeigte sich bei Männern eine größere Amplitude im Kontext von weiblichem Aggressionsgeruch im Vergleich zum weiblich neutralen Körpergeruch. Die Latenz der P3-1 war für den männlich aggressiven Körpergeruch länger als für den männlich neutralen Körpergeruch, während die Latenz der P3-2 für den männlich aggressiven Körpergeruch länger als für den weiblich aggressiven Körpergeruch war. Die CSD Analysen zeigten eine Aktivierung der medio-frontozentralen und eine Inhibition der fronto-lateralen Hirnregionen. Die Aktivierung im Kontext des männlichen Aggressionsgeruchs innerhalb der Frauen entstammte dem dorsomedialen prefrontalen Kortex.

Die Ergebnisse zeigen eine stärkere neuronale Verarbeitung des Aggressionskörpergeruchs im Vergleich zum Kontrollkörpergeruch. Dies gilt besonders für den männlichen Aggressionsgeruch. Weiterhin zeigen Frauen eine stärkere Verarbeitung des männlichen Körpergeruchs als Männer.

### ***Diskussion:***

Im Gegensatz zu früheren Studien, in denen der Einfluss chemosensorischer Aggressions- und Dominanzsignalen lediglich auf der Basis von männlichen Spendern untersucht worden ist (Adolph et al., 2010; Mutic et al., 2017; Mutic et al., 2016; Schlösser, Meister, & Pause, 2012), ist dies die erste Studie, die einen Einfluss des Spendergeschlechts auf die neuronale Verarbeitung von Aggressionsgeruch zeigt.

Die P2 Komponente bildet einen Teil der vorbewussten Verarbeitung ab und ist sensitiv auf physikalische Stimuluseigenschaften (Pause, Sojka, Krauel, & Ferstl, 1996). Die erhöhte Amplitude der P2 im Kontext von männlichem Aggressionsgeruch könnte somit mit der höher beschriebenen Intensität des Körpergeruchs im Vergleich zu den anderen Geruchsklassen einhergehen. Die späte, bewertende Verarbeitung wird in den

Komponenten P3-1 und P3-2 abgebildet. Diese werden nicht von den Stimuluseigenschaften, sondern von der Stimulusbedeutung beeinflusst (Pause & Krauel, 2000). Eine höhere Amplitude deutet somit auf eine höhere Relevanz des Stimulus hin. Diese Relevanz konnte besonders für den männlichen Aggressionsgeruch innerhalb der weiblichen Empfänger nachgewiesen werden. Aggressive Männer sind gefährlicher im Vergleich zu aggressiven Frauen (Eagly & Wood, 1999), da Aggression bei Männern häufig zu physischer Gewalt führt (Archer, 2004). Zudem sind Männer den Frauen meist physisch überlegen, sodass eine gegengeschlechtliche Auseinandersetzung potentiell lebensbedrohlich für eine Frau sein kann. Generell ist eine sorgfältige Abwägung der Coping Strategie bei beiden Geschlechtern notwendig, wenn sie mit aggressiven Individuen konfrontiert werden. Abhängig von der eigenen körperlichen Konstitution muss abgewogen werden, ob eine Fight oder eine Flight Response gewählt werden soll (Buss & Shackelford, 1997). Dieser ressourcenintensive Abwägungsprozess spiegelt sich in einer verlängerten Latenz der P3 Komponente wider (Verleger, 1997), die hier innerhalb beider Geschlechter im Kontext von männlichem Aggressionsgeruch gefunden worden ist. Die stärksten Effekte innerhalb der neuronalen Verarbeitung von chemosensorischen Aggressionssignalen sind bei den Frauen zu finden. Dies geht mit den Ergebnissen anderer Studien einher, die eine Überlegenheit der Frauen, chemosensorische Angstsignale zu verarbeiten gefunden haben (de Groot et al., 2014; Pause et al., 2010; Pause et al., 2004), sowie mit einer generellen weiblichen Überlegenheit bei der Verarbeitung von sozialen Reizen (Li et al., 2008; Proverbio et al., 2008).

Die Aktivierung der medio-frontozentralen Regionen in Frauen deuten auf eine Aktivierung des Spiegelneuronensystems und somit auf eine Übertragung des emotionalen Zustands des Senders hin (Hoenen, Lübke, & Pause, 2018). Die Inhibition der frontolateralen Hirnregionen spricht für eine Einschränkung der kognitiven Kontrolle (Gilbert & Burgess, 2008). Diese Aktivierungen treten besonders im Kontext von männlichem Aggressionsgeruch auf, was die Relevanz dieses Signals unterstreicht. Die Aktivierung des dorsomedialen prefrontalen Kortex deutet auf soziale Kognitionsprozesse hin. Eine Aktivität wird mit einer Analyse anderer Individuen im Vergleich zu sich selbst (Northoff & Bermpohl, 2004) sowie der Umsetzung negativer sozialer Erfahrungen in physiologische Gefahrenreaktionen in Zusammenhang gebracht (Eisenberger & Cole, 2012). Diese Ergebnisse sprechen ebenso wie die verlängerten Latenzen der P3 für eine ausgeprägte neuronale Analyse des männlichen Aggressionsgeruchs sowie eine intensive Abwägung der entsprechenden Reaktion darauf.

Die Resultate unterstützen die Annahme, dass chemosensorische Aggressionssignale als soziales Alarmsignal fungieren. Die Bedrohung scheint dabei hauptsächlich von den Männern auszugehen und ist für Frauen relevanter als für Männer.

## **5.2. Studie 2: „Heightened sensitivity towards weakly salient social aggression signals within same-sex oriented individuals“**

Lübke, K. T., Storch, D., Pause, B. M. (2019). Heightened sensitivity towards weakly salient social aggression signals within same-sex oriented individuals. *Psychological Science*, Manuscript in preparation.

### **5.2.1. CSEKPs**

Der erste Teil der Studie 2 (2a) untersucht die neuronale Verarbeitung von chemosensorischen Aggressionssignalen in Abhängigkeit der sexuellen Orientierung. Die finale Stichprobe setzte sich aus 48 (25 Frauen,  $M = 25.1$  Jahre;  $SD = 4.6$  Jahre; Range = 19-43 Jahre) heterosexuellen (Kinsey Skalen, Kinsey et al., 2003) und 37 (19 Frauen) homosexuellen, gesunden, rechtshändigen (Annett Handedness Questionnaire, Annett, 1967) Teilnehmern zusammen. Sie zeigten keine Auffälligkeiten im olfaktorischen Screening Test. Die teilnehmenden Frauen nahmen keine oralen Kontrazeptiva und hatten alle einen regelmäßigen Zyklus. Keiner der Teilnehmer hatte zuvor an der Geruchsspende teilgenommen.

Während der Präsentation der vier Geruchsklassen (männlich aggressiv, männlich neutral, weiblich aggressiv, weiblich neutral), wurde die neuronale Aktivität mittels EEG (61 Kopfelektroden) aufgezeichnet und anschließend die entsprechenden Amplituden der EKP Komponenten P2 und P3 bestimmt sowie die CSDs berechnet. Die Intensität, Angenehmheit und Unangenehmheit der vier chemosensorischen Reize wurden auf je einer piktographischen Skala und die eingeschätzten Spenderemotionen über visuelle Analogskalen gemessen. Des Weiteren wurden die Geruchsbeschreibungen mittels verbaler Deskriptoren (Dravnieks et al., 1984) qualifiziert.

### **Ergebnisse:**

Ähnlich zu Studie 1 konnten die Probanden die Gerüche insgesamt nicht über der Zufallswahrscheinlichkeit detektieren. Die Betrachtung der Detektionsraten auf

Einzelgeruchsebene zeigt ebenfalls lediglich eine schwache bewusste Wahrnehmung des männlichen Aggressionsgeruchs (60 % der Fälle). Wie zuvor wurde der männliche Körpergeruch insgesamt als etwas intensiver beschrieben als der weibliche Körpergeruch. Die Probanden waren nicht in der Lage, das Geschlecht oder den emotionalen Zustand der Spender bewusst zu identifizieren.

Bei der vorbewussten Verarbeitung des männlichen Aggressionsgeruchs (P2) zeigte sich ein Effekt der sexuellen Orientierung: Schwule Männer reagierten mit höheren Amplituden auf männlichen Aggressionsgeruch als heterosexuelle Männer. Innerhalb der heterosexuellen Frauen zeigte sich eine höhere Amplitude für den männlich aggressiven im Vergleich zum männlich neutralen Körpergeruch. Denselben Effekt zeigten sie auch in der evaluativen Verarbeitung (P3-1). Des Weiteren war die neuronale Reaktion auf den männlichen Aggressionsgeruch bei heterosexuellen Frauen stärker ausgeprägt, als für den weiblichen Aggressionsgeruch. Schwule Männer verarbeiteten den männlichen Aggressionsgeruch in der P3-1 stärker als heterosexuelle Männer. Die Amplituden der P3-2 waren für den aggressiven Körpergeruch stärker ausgeprägt als für den neutralen Körpergeruch und für männliche chemosensorische Signale stärker als für weibliche.

Die P2 Latenz in Reaktion auf männliche Körpergerüche war bei schwulen Männern länger als die auf weibliche Körpergerüche. Die Latenzen der P3-2 hingegen wiesen einen generellen Geschlechtseffekt auf: Frauen zeigten längere Latenzen als Männer. Als Reaktion auf den männlichen Aggressionsgeruch waren die Latenzen im Vergleich zu denen für den weiblichen Aggressionsgeruch und den männlich neutralen Körpergeruch verlängert.

Die CSD Analyse zeigte eine verstärkte neuronale Aktivität bei den schwulen im Vergleich zu den heterosexuellen Männern im Kontext von männlichem Aggressionsgeruch für den Zeitbereich der P3-1. Bei beiden waren die kortikalen Quellen entlang der Mittellinie von den frontopolaren zu den parietalen Regionen lokalisiert und weiteten sich über den gesamten posterioren Bereich bis hin zu den lateralen Regionen aus. Die Aktivierung war bei den heterosexuellen Männern jedoch sehr viel schwächer als bei den schwulen Männern. Eine Inhibition fand ausschließlich bei den schwulen Männern statt. Diese lag bilateral über den fronto-temporal-Regionen.

### ***Diskussion:***

Um neben dem Einfluss des Geschlechts (vgl. Studie 1), auch den Einfluss der sexuellen Orientierung auf die Verarbeitung chemosensorischer Aggressionssignale zu untersuchen, wurde das Design aus Studie 1 um schwule und lesbische Teilnehmer erweitert.

Die Ergebnisse zeigen generell eine verstärkte Verarbeitung des männlichen Aggressionsgeruchs und gehen somit mit den Befunden aus Studie 1 einher. Dabei wurde in der späten, evaluativen Komponente (P3-2) sowohl der Aggressionsgeruch stärker als der Kontrollgeruch als auch das männliche stärker als das weibliche Signal verarbeitet. Lübke et al. (2017b) konnten für Angstsignale nachweisen, dass ausgeprägte P3-2 Amplituden auf eine erhöhte evaluative Verarbeitung hinweisen. Dies unterstützt die Annahme, dass Aggressionsgeruch als wichtiges soziales Signal dient. Die heterosexuellen Probanden zeigten des Weiteren eine längere P3-2 Latenz auf männlichen Aggressionsgeruch verglichen zum männlichen Kontrollgeruch, die sowohl auf die Aktivierung komplexer Gedächtnisprozesse bei der Evaluation der Verhaltensoptionen (Kok, 2001) als auch auf neuronale Verarbeitungsschritte zur Einschätzung des Gefahrenpotentials hindeuten (Potegal, 2012). Diese Ergebnisse passen zu bisherigen Befunden, die eine Erhöhung der Hautleitfähigkeit (Adolph et al., 2010), reduziertes Vertrauensverhalten (Schlösser et al., 2012) einen Aufmerksamkeits-Bias (Mutic et al., 2017) sowie eine Verschiebung der Wahrnehmung auf potentielle Gefahrensignale (Mutic et al., 2016) im Kontext von Aggressions- und Dominanzgerüchen zeigen konnten.

Wie in Studie 1 konnte auch in Studie 2 eine Verarbeitungsprävalenz des männlichen Aggressionsgeruchs bei heterosexuellen Frauen gezeigt werden (P2, P3-1), der die generelle Überlegenheit heterosexueller Frauen innerhalb der Wahrnehmung von sozialen, chemosensorischen Signalen ergänzt (Chen & Haviland-Jones, 2000a; de Groot et al., 2014; Pause et al., 2010; Pause et al., 2004). Neben Einflüssen des Geschlechts beeinflusst auch die sexuelle Orientierung die Verarbeitung chemosensorischer Signale. Sowohl die Amplituden der frühen (P2) als auch die der späten Verarbeitung (P3-1) waren bei schwulen Männern im Kontext von männlichem Aggressionsgeruch ausgeprägter als bei heterosexuellen Männern. Dies deutet auf eine höhere Relevanz des Reizes für schwule Männer hin (vgl. Studie 1). Dies zeigte sich ebenfalls in einer längeren P2 Latenz bei schwulen Männern, die auftritt, wenn ein potentiell gefährlicher Reiz erwartet wird (Laudien, Wencker, Ferstl, & Pause, 2008) sowie in den CSD Analysen. Innerhalb des P3-1 Zeitfensters zeigen schwule Männer eine besonders starke Aktivierung der P3-1

spezifischen Bereiche (medial frontal, posterior; vgl. Friedman, Cycowicz, & Gaeta, 2001) im Kontext des männlichen Aggressionsgeruchs. Laut Friedmann (2001) steht die P3-1 für Prozesse, die schnell und effizient potentielle Gefahrenreize in der Umwelt analysieren. Besonders die Aktivierung medialer, frontaler Areale, steht mit der Vorbereitungen physiologischer Reaktionen auf solche Reize im Zusammenhang (Damasio, 1996). Neben der ausgeprägten Aktivierung der medialen frontalen und der posterioren Regionen bei schwulen Männern waren die lateralen Bereiche inhibiert, was für eine starke Fokussierung auf den Reiz hin deutet.

Die Ergebnisse der Studie 2a replizieren die von Studie 1. Des Weiteren zeigt sich für die Verarbeitung des männlichen Aggressionsgeruchs ein Effekt der sexuellen Orientierung. Dabei sind die neuronalen Reaktionen bei schwulen Männern stärker ausgeprägt, als bei heterosexuellen Männern.

### **5.2.2. VEKPs**

Im zweiten Teil der Studie 2 (2b) wurde untersucht, inwiefern die sexuelle Orientierung einen Einfluss auf die Wahrnehmung schwach ärgerlicher Gesichter hat. Die Stichprobe bestand aus 49 (26 Frauen) heterosexuellen und 40 homosexuellen (19 Frauen) Teilnehmern mit mindestens 70% Sehfähigkeit (gemessen mit Landoltringen, EN ISO 8596, Oculus GmbH, Deutschland).

Den Probanden wurden neutrale und schwach ärgerliche Gesichter (20% Ärger) von 10 (5 Frauen) kaukasischen Models (Langner et al., 2010) je viermal für 0.5 Sekunden präsentiert (ISI: 17,5s-19,5s), während die neuronale Aktivität über 61 Kopfelektroden aufgezeichnet worden ist. Für die Analyse wurden die Amplituden und Latenzen der EKP Komponenten N170 und P3 bestimmt und CSDs berechnet. Die Einschätzung des emotionalen Ausdrucks in den Gesichtern wurde über visuelle Analogskalen erfasst.

### ***Ergebnisse:***

Die Stimuli wurden von den Probanden als sehr schwach emotional bewertet. Sowohl die Ärger- als auch die neutralen Gesichter wurden von den Teilnehmern am stärksten als ärgerlich bewertet, wobei die neutralen Stimuli etwas niedriger eingestuft worden sind.

Frauen zeigen generell sowohl eine höhere N170 als auch eine höhere P3 Amplitude im Vergleich zu Männern, während homosexuelle Individuen eine ausgeprägtere P3 auf neutrale Gesichter im Vergleich zu Ärgergesichtern aufweisen.

Schwule Männer zeigen ebenfalls längere N170 Latenzen auf männliche Ärgergesichter im Vergleich zu weiblichen Ärgergesichtern und männlich neutralen Gesichtern. Lesbische Frauen zeigen dasselbe Muster innerhalb der männlichen Gesichter. Heterosexuelle Männer hingegen hatten längere Latenzen auf weibliche Ärgergesichter im Vergleich zu weiblich neutralen Stimuli. Schwule Männer zeigten eine längere Latenz auf männliche Ärgergesichter als heterosexuelle Männer. Generell waren die Latenzen bei den Männern länger als bei den Frauen.

Bezüglich der P3 waren die Latenzen für männliche Gesichter länger als die für weibliche Gesichter.

### ***Diskussion:***

In dieser Studie wurde untersucht, ob die in Studie 2a gefundenen Effekte von chemosensorischen Aggressionssignalen auch innerhalb der visuellen Modalität nachgewiesen werden können. Ebenso wie in den vorherigen Studien konnten Effekte der sexuellen Orientierung gefunden werden.

Die verstärkte Verarbeitung von neutralen Gesichtern die sich bei homosexuellen Individuen in einer höheren Amplitude der späten, evaluativen P3 Komponente zeigte, deutet auf eine hohe Aufmerksamkeits-Bindung hin und geht mit Erkenntnissen früherer Studien einher (Liu et al., 2013; Polich, 2007). Diese hohe Aufmerksamkeits-Bindung könnte auf einen negativ-Bias auf Grund von z.B. Diskriminierung (diskutiert in z.B. Foglia & Fredriksen-Goldsen, 2014) zurückzuführen sein, der die Bewertung von ambivalenten Reizen ins Negative verschiebt (Tottenham, Phuong, Flannery, Gabard-Durnam, & Goff, 2013).

In Reaktion auf ärgerliche Gesichter traten längere Latenzen der N170 im Vergleich zu Reaktionen auf neutrale Gesichter auf. Diese Latenz-Verlängerung wurde schon in anderen Studien gefunden (Batty & Taylor, 2003) und spricht für eine unbewusste, aufmerksamkeitsbindende Verarbeitung von Gefahrenreizen unter Berücksichtigung weitergehenden Informationsverarbeitungen aus subkortikalen Bahnen. Schwule Männer sowie lesbische Frauen hatten längere N170 Latenzen insbesondere im Kontext von

männlichen Ärgergesichtern, während heterosexuelle Männer diesen Effekt bei weiblichen Ärgergesichtern zeigten. Im direkten Vergleich von schwulen und heterosexuellen Männern zeigten die schwulen Männer längere N170 Latenzen auf männliche Ärgergesichter. Da aggressive Männer eine größere physische Gefahr darstellen als eine aggressive Frau (Eagly & Wood, 1999), sind besonders männliche Ärgergesichter ein wichtiger sozialer Reiz. Die Ergebnisse zeigen, dass besonders homosexuelle Individuen besonders sensitiv auf diese Reize reagieren.

Zusammengefasst deuten die Ergebnisse auf eine höhere Sensitivität von homosexuellen Individuen und insbesondere von schwulen Männern auf potentielle, visuelle Gefahrensignale hin, die die Ergebnisse aus Studie 2a unterstützen.

## 6. Zusammenfassende Diskussion

Die Ergebnisse der berichteten Studien zeigen einen deutlichen Einfluss des Geschlechts und der sexuellen Orientierung innerhalb der menschlichen chemosensorischen Kommunikation von Emotionen auf. Die Daten der neuronalen Verarbeitung sprechen für eine wichtige Rolle des männlichen Aggressionsgeruchs als soziales Alarmsignal, das insbesondere für schwule Männer und heterosexuelle Frauen bedeutsam ist. Sowohl das Sender- als auch das Empfängergeschlecht sowie die sexuelle Orientierung des Empfängers haben somit einen Einfluss auf die neuronale Verarbeitung von chemosensorischen Aggressionssignalen.

Die bevorzugte Verarbeitung von chemosensorischen Aggressionssignalen im Vergleich zu Kontrollgerüchen unterstützt die Annahme, dass es sich bei chemosensorischen Aggressionssignalen um wirkungsvolle soziale Alarmsignale handelt. Die Ergebnisse ergänzen vorherige Studien, in denen gezeigt werden konnte, dass chemosensorische Aggressionssignale das Vertrauen verringern (Schlösser et al., 2012), das physiologische Arousal steigern (Adolph et al., 2010) und die Aufmerksamkeit in Richtung potentieller Gefahrenquellen lenken (Mutic et al., 2016). Die Tatsache, dass besonders der männliche Aggressionsgeruch verstärkte neuronale Verarbeitungsschritte auslöst, lässt sich mit einer höheren physischen Bedrohung aggressiver Männer im Gegensatz zu aggressiven Frauen erklären (Eagly & Wood, 1999).

Der Verarbeitungsvorteil von heterosexuellen Frauen gegenüber heterosexuellen Männern geht mit der generellen weiblichen Überlegenheit bezüglich der Detektion von schwachen sozialen Stimuli (Li et al., 2008; Proverbio et al., 2008) einher. Dieser manifestiert sich besonders bei männlichem Aggressionsgeruch, da Frauen Männern physisch unterlegen sind. Durch eine frühzeitige Analyse der sozialen Signale haben Frauen die Chance der potentiellen Gefahr aus dem Weg zu gehen. Des Weiteren werden neben der Analyse des chemosensorischen Signals bereits Möglichkeiten einer Reaktionshandlung abgewogen (Eisenberger & Cole, 2012; Northoff & Bermpohl, 2004). Je nach eigener körperlichen Konstitution sichert eine Fight oder eine Flight Reaktion eher das Überleben des Individuums und muss daher im Vorhinein geprüft werden.

Neben dem Effekt des Geschlechts zeigen die Ergebnisse auch einen Einfluss der sexuellen Orientierung auf. Besonders schwule Männer zeigen dabei eine hohe Sensitivität auf männlichen Aggressionsreize, was die Theorie der Allianzenbildung (Kirkpatrick, 2000; Muscarella, 2000; Rahman & Wilson, 2003), die eine Reduktion der intrasexuellen

Aggression durch homosexuelle Verhaltensweisen männlicher Individuen vorhersagt, unterstützt. Um einer aufkeimender Aggression entgegenwirken zu können ist es wichtig, soziale Aggressionssignale verstärkt wahrzunehmen. Des Weiteren unterstützen die Ergebnisse die Angabe homosexueller Männer, ausgeprägtere empathischen Fähigkeiten im Vergleich zu heterosexuellen Männern zu besitzen (Salais & Fischer, 1995; M. J. T. Sergeant et al., 2006) sowie deren erhöhte empathische Hirnaktivität (Perry et al., 2013), die wiederum eine Allianzenbildung fördern kann (Kirkpatrick, 2000; Muscarella, 2000).

Zusammengefasst lässt sich feststellen, dass sowohl das Geschlecht, als auch die sexuelle Orientierung eine wichtige Rolle innerhalb der chemosensorischen Kommunikation von Emotionen spielt. Die Ergebnisse der Studien liefern einen weiteren Hinweis bezüglich der Persistenz homosexuellen Verhaltens und unterstützen die Theorie der Allianzenbildung. Ob sich die Ergebnisse auch auf behaviorale Aspekte übertragen lassen, muss in weiteren Studien überprüft werden.

## 7. Literaturverzeichnis

- Adolph, D., Meister, L., & Pause, B. M. (2013). Context counts! social anxiety modulates the processing of fearful faces in the context of chemosensory anxiety signals. *Front Hum Neurosci*, 7, 283. doi:10.3389/fnhum.2013.00283
- Adolph, D., Schlösser, S., Hawighorst, M., & Pause, B. M. (2010). Chemosensory signals of competition increase the skin conductance response in humans. *Physiol Behav*, 101(5), 666-671. doi:10.1016/j.physbeh.2010.08.004
- Albrecht, J., Demmel, M., Schopf, V., Kleemann, A. M., Kopietz, R., May, J., . . . Wiesmann, M. (2011). Smelling chemosensory signals of males in anxious versus nonanxious condition increases state anxiety of female subjects. *Chem Senses*, 36(1), 19-27. doi:10.1093/chemse/bjq087
- Annett, M. (1967). The binomial distribution of right, mixed and left handedness. *Q J Exp Psychol*, 19(4), 327-333. doi:10.1080/14640746708400109
- APA. (2008). Answers to your questions: For a better understanding of sexual orientation and homosexuality. In. Washington, DC: American Psychological Association.
- Archer, J. (2004). Sex differences in aggression in real-world settings: A meta-analytic review. *Review of General Psychology*, 8, 291-322.
- Bagemihl, B. (1999). *Biological Exuberance: Animal Homosexuality and Natural Diversity*. New York: St. Martin's Press.
- Bailey, J. M., Dunne, M. P., & Martin, N. G. (2000). Genetic and environmental influences on sexual orientation and its correlates in an Australian twin sample. *Journal of personality and social psychology*, 78(3), 524-536. doi:10.1037/0022-3514.78.3.524
- Bailey, J. M., & Pillard, R. C. (1991). A Genetic Study of Male Sexual Orientation. *Archives of general psychiatry*, 48(12), 1089-1096. doi:10.1001/archpsyc.1991.01810360053008
- Bailey, J. M., Pillard, R. C., Dawood, K., Miller, M. B., Farrer, L. A., Trivedi, S., & Murphy, R. L. (1999). A family history study of male sexual orientation using three independent samples. *Behavior genetics*, 29(2), 79-86. doi:10.1023/A:1021652204405
- Bailey, J. M., Pillard, R. C., Neale, M. C., & Agyei, Y. (1993). Heritable factors influence sexual orientation in women. *Archives of general psychiatry*, 50(3), 217-223. doi:10.1001/archpsyc.1993.01820150067007
- Bailey, J. M., Vasey, P. L., Diamond, L. M., Breedlove, S. M., Vilain, E., & Epprecht, M. (2016). Sexual Orientation, Controversy, and Science. *Psychol Sci Public Interest*, 17(2), 45-101. doi:10.1177/1529100616637616
- Bailey, N. W., & Zuk, M. (2009). Same-sex sexual behavior and evolution. *Trends Ecol Evol*, 24(8), 439-446. doi:10.1016/j.tree.2009.03.014
- Batty, M., & Taylor, M. J. (2003). Early processing of the six basic facial emotional expressions. *Brain Res Cogn Brain Res*, 17(3), 613-620.
- Beaver, K. M., Connolly, E. J., Schwartz, J. A., Boutwell, B. B., Barnes, J. C., & Nedelec, J. L. (2016). Sexual Orientation and Involvement in Nonviolent and Violent Delinquent Behaviors: Findings From the National Longitudinal Study of Adolescent to Adult Health. *Arch Sex Behav*, 45(7), 1759-1769. doi:10.1007/s10508-016-0717-3
- Berg, J., Dickhaut, J., McCabe, K. (1995). Trust, Reciprocity, and Social History. *Games and economic behavior*, 10(1), 122-142.
- Burri, A., Cherkas, L., Spector, T., & Rahman, Q. (2011). Genetic and environmental influences on female sexual orientation, childhood gender typicality and adult gender identity. *PLoS One*, 6(7), e21982. doi:10.1371/journal.pone.0021982
- Buss, D. M., & Shackelford, T. K. (1997). Human aggression in evolutionary psychological perspective. *Clin Psychol Rev*, 17(6), 605-619.
- Caceres, C. F., Konda, K., Segura, E. R., & Lyerla, R. (2008). Epidemiology of male same-sex behaviour and associated sexual health indicators in low- and middle-income countries: 2003-2007 estimates. *Sex Transm Infect*, 84 (Suppl 1), i49-i56. doi:10.1136/sti.2008.030569

- Carre, J. M., & McCormick, C. M. (2008). Aggressive behavior and change in salivary testosterone concentrations predict willingness to engage in a competitive task. *Horm Behav*, *54*(3), 403-409. doi:10.1016/j.yhbeh.2008.04.008
- Chen, D., & Haviland-Jones, J. (2000). Human olfactory communication of emotion. *Perceptual and motor skills*, *91*(3), 771-781. doi:10.2466/pms.2000.91.3.771
- Cherek, D. R. (1981). Effects of smoking different doses of nicotine on human aggressive behavior. *Psychopharmacology*, *75*(4), 339-345. doi:10.1007/BF00435849
- Cochran, S. D., Mays, V., Corliss, H., Smith, T. W., & Turner, J. (2009). Self-reported altruistic and reciprocal behaviors among homosexually and heterosexually experienced adults: implications for HIV/AIDS service organizations. *AIDS Care*, *21*(6), 675-682. doi:10.1080/09540120802511919
- Collaer, M. L., & Hines, M. (1995). Human behavioral sex differences a role for gonadal hormones during early development. *Psychological Bulletin*, *118*(1), 55-107. doi:10.1037/0033-2909.118.1.55
- Collins, D. L., Neelin, P., Peters, T. M., & Evans, A. C. (1994). Automatic 3D intersubject registration of MR volumetric data in standardized Talairach space. *Journal of Computer Assisted Tomography*, *18*(2), 192-205.
- Damasio, A. R. (1996). The somatic marker hypothesis and the possible functions of the prefrontal cortex. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, *351*(1346), 1413-1420. doi:10.1098/rstb.1996.0125
- de Groot, J. H., Semin, G. R., & Smeets, M. A. (2014). Chemical Communication of Fear: A Case of Male-Female Asymmetry. *Journal of Experimental Psychology: General*, *143*(4), 1515-1525. doi:10.1037/a0035950.supp
- de Groot, J. H., Semin, G. R., & Smeets, M. A. (2017). On the Communicative Function of Body Odors. *Perspectives on Psychological Science*, *12*(2), 306-324. doi:10.1177/1745691616676599
- de Groot, J. H., Smeets, M. A., Kaldewaij, A., Duijndam, M. J., & Semin, G. R. (2012). Chemosignals communicate human emotions. *Psychol Sci*, *23*(11), 1417-1424. doi:10.1177/0956797612445317
- de Groot, J. H., Smeets, M. A., Rowson, M. J., Bulsing, P. J., Blonk, C. G., Wilkinson, J. E., & Semin, G. R. (2015). A sniff of happiness. *Psychol Sci*, *26*(6), 684-700. doi:10.1177/0956797614566318
- Dickins, T. E., & Sergeant, M. J. T. (2008). Social dominance and sexual orientation. *Journal of Evolutionary Psychology*, *6*(1), 57-71. doi:10.1556/JEP.2008.1003
- Doty, R. L. (1997). Studies of human olfaction from the University of Pennsylvania Smell and Taste Center. *Chem Senses*, *22*(5), 565-586. doi:10.1093/chemse/22.5.565
- Doty, R. L., Ford, M., Preti, G., & Huggins, G. R. (1975). Changes in the intensity and pleasantness of human vaginal odors during the menstrual cycle. *Science*, *190*(4221), 1316-1318. doi:10.1126/science.1239080
- Dravnieks, A., Masurat, T., & Lamm, R. A. (1984). Hedonics of odors and odor descriptors. *Journal of the Air Pollution Control Association*, *34*(7), 752-755. doi:10.1080/00022470.1984.10465810
- Eagly, A. H., & Wood, W. (1999). The origins of sex differences in human behavior - Evolved dispositions versus social roles. *American Psychologist*, *54*(6), 408-423. doi:10.1037//0003-066x.54.6.408
- Eisenberger, N. I., & Cole, S. W. (2012). Social neuroscience and health: neurophysiological mechanisms linking social ties with physical health. *Nat Neurosci*, *15*(5), 669-674. doi:10.1038/nn.3086
- Ekman, P., & Friesen, W. V. (1971). Constants across cultures in the face and emotion. *Journal of personality and social psychology*, *17*(2), 124-129. doi:10.1037/h0030377
- Ellis, L., & Ames, M. A. (1987). Neurohormonal functioning and sexual orientation: A theory of homosexuality-heterosexuality. *Psychological Bulletin*, *101*(2), 233-258. doi:10.1037/0033-2909.101.2.233
- Ellis, L., Hoffman, H., & Burke, D. M. (1990). Sex, sexual orientation and criminal and violent behaviour. *Personality and Individual Differences*, *11*(12), 1207-1212. doi:10.1016/0191-8869(90)90146-I

- Firestein, S., & Werblin, F. (1989). Odor-induced membrane currents in vertebrate olfactory receptor neurons. *Science*, *244*, 79-82. doi:10.1126/science.2704991
- Fleischman, D. S., Fessler, D. M., & Cholakians, A. E. (2015). Testing the Affiliation Hypothesis of Homoerotic Motivation in Humans: The Effects of Progesterone and Priming. *Arch Sex Behav*, *44*(5), 1395-1404. doi:10.1007/s10508-014-0436-6
- Foglia, M. B., & Fredriksen-Goldsen, K. I. (2014). Health Disparities among LGBT Older Adults and the Role of Nonconscious Bias. *Hastings Cent Rep*, *44 Suppl 4*, S40-44. doi:10.1002/hast.369
- Friedman, D., Cycowicz, Y. M., & Gaeta, H. (2001). The novelty P3: an event-related brain potential (ERP) sign of the brain's evaluation of novelty. *Neurosci Biobehav Rev*, *25*(4), 355-373. doi:10.1016/s0149-7634(01)00019-7
- Gelstein, S., Yeshurun, Y., Rozenkrantz, L., Shushan, S., Frumin, I., Roth, Y., & Sobel, N. (2011). Human tears contain a chemosignal. *Science*, *331*(6014), 226-230. doi:10.1126/science.1198331
- Gilbert, S. J., & Burgess, P. W. (2008). Executive function. *Curr Biol*, *18*(3), R110-114. doi:10.1016/j.cub.2007.12.014
- Gildersleeve, K. A., Haselton, M. G., Larson, C. M., & Pillsworth, E. G. (2012). Body odor attractiveness as a cue of impending ovulation in women: evidence from a study using hormone-confirmed ovulation. *Horm Behav*, *61*(2), 157-166. doi:10.1016/j.yhbeh.2011.11.005
- Gladue, B. A. (1991). Aggressive behavioral characteristics, hormones, and sexual orientation in men and women. *Aggressive behavior*, *17*(6), 313-326. doi:10.1002/1098-2337(1991)17:6<313::AID-AB2480170603>3.0.CO;2-Z
- Gladue, B. A., & Bailey, J. M. (1995). Aggressiveness, competitiveness, and human sexual orientation. *Psychoneuroendocrinology*, *20*(5), 475-485. doi:10.1016/0306-4530(94)00073-J
- Gratton, G., Coles, M. G., & Donchin, E. (1983). A new method for off-line removal of ocular artifact. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *55*(4), 468-484. doi:10.1016/0013-4694(83)90135-9
- Hamer, D. H., Hu, S., Magnuson, V. L., Hu, N., & Pattatucci, A. M. (1993). A linkage between DNA markers on the X chromosome and male sexual orientation. *Science*, *261*(5119), 321-327. doi:10.1126/science.8332896
- Haversath, J., Gattner, K. M., Kliem, S., Vasterling, I., Strauss, B., & Kroger, C. (2017). Sexualverhalten in Deutschland—Ergebnisse einer repräsentativen Befragung. *Deutsches Ärzteblatt*, *114*(33-34), 545-550. doi:10.3238/arztebl.2017.0545
- Hess, U., Blairy, S., & Kleck, R. E. (1997). The intensity of emotional facial expressions and decoding accuracy. *Journal of Nonverbal Behavior*, *21*(4), 241-257. doi:10.1023/A:1024952730333
- Hoenen, M., Lübke, K. T., & Pause, B. M. (2018). Empathic Cognitions Affected by Undetectable Social Chemosignals: An EEG Study on Visually Evoked Empathy for Pain in an Auditory and Chemosensory Context. *Frontiers of Behavioral Neuroscience*, *12*, 243. doi:10.3389/fnbeh.2018.00243
- Hoffmann, H., Kessler, H., Eppel, T., Rukavina, S., & Traue, H. C. (2010). Expression intensity, gender and facial emotion recognition: Women recognize only subtle facial emotions better than men. *Acta Psychol (Amst)*, *135*(3), 278-283. doi:10.1016/j.actpsy.2010.07.012
- Holmes, A., Bradley, B. P., Kragh Nielsen, M., & Mogg, K. (2009). Attentional selectivity for emotional faces: Evidence from human electrophysiology. *Psychophysiology*, *46*(1), 62-68. doi:10.1111/j.1469-8986.2008.00750.x
- Horstmann, G. (2003). What do facial expressions convey: Feeling states, behavioral intentions, or actions requests? *Emotion*, *3*(2), 150-166. doi:10.1037/1528-3542.3.2.150
- Jacob, S., McClintock, M. K., Zelano, B., & Ober, C. (2002). Paternally inherited HLA alleles are associated with women's choice of male odor. *Nat Genet*, *30*(2), 175-179. doi:10.1038/ng830
- Johnsen, B. H., Thayer, J. F., & Hugdahl, K. (1995). Affective judgment of the Ekman faces: A dimensional approach. *Journal of Psychophysiology*, *9*(3), 193-202.
- Kendler, K. S., Thornton, L. M., Gilman, S. E., & Kessler, R. C. (2000). Sexual orientation in a US national sample of twin and nontwin sibling pairs. *American Journal of Psychiatry*, *157*(11), 1843-1846. doi:10.1176/appi.ajp.157.11.1843

- Kinsey, A. C., Pomeroy, W. R., & Martin, C. E. (2003). Sexual behavior in the human male. *American Journal of Public Health, 93*(6), 894-898. doi:10.2105/AJPH.93.6.894
- Kirkpatrick, R. C. (2000). The evolution of human homosexual behavior. *Current anthropology, 41*(3), 385-413. doi:10.1086/300145
- Knutson, B. (1996). Facial expressions of emotion influence interpersonal trait inferences. *Journal of Nonverbal Behavior, 20*(3), 165-182. doi:10.1007/BF02281954
- Kobal, G. (2003). Electrophysiological measurement of olfactory function. In R. L. Doty (Ed.), *Handbook of Olfaction and Gustation* (pp. 229-250). New York: Marcel Dekker, Inc.
- Kok, A. (2001). On the utility of P3 amplitude as a measure of processing capacity. *Psychophysiology, 38*(3), 557-577. doi:10.1017/s0048577201990559
- Kuypers, K. P. C. (2017). Emotional Empathic Responses to Dynamic Negative Affective Stimuli Is Gender-Dependent. *Front Psychol, 8*, 1491. doi:10.3389/fpsyg.2017.01491
- Langner, O., Dotsch, R., Bijlstra, G., Wigboldus, D. H. J., Hawk, S. T., & van Knippenberg, A. (2010). Presentation and validation of the Radboud Faces Database. *Cognition & Emotion, 24*(8), 1377-1388. doi:10.1080/02699930903485076
- Langström, N., Rahman, Q., Carlstrom, E., & Lichtenstein, P. (2010). Genetic and environmental effects on same-sex sexual behavior: a population study of twins in Sweden. *Arch Sex Behav, 39*(1), 75-80. doi:10.1007/s10508-008-9386-1
- Laudien, J. H., Wencker, S., Ferstl, R., & Pause, B. M. (2008). Context effects on odor processing: an event-related potential study. *Neuroimage, 41*(4), 1426-1436. doi:10.1016/j.neuroimage.2008.03.046
- Li, H., Yuan, J., & Lin, C. (2008). The neural mechanism underlying the female advantage in identifying negative emotions: an event-related potential study. *Neuroimage, 40*(4), 1921-1929. doi:10.1016/j.neuroimage.2008.01.033
- Liu, X., Liao, Y., Zhou, L., Sun, G., Li, M., & Zhao, L. (2013). Mapping the time course of the positive classification advantage: an ERP study. *Cogn Affect Behav Neurosci, 13*(3), 491-500. doi:10.3758/s13415-013-0158-6
- Lübke, K., Schablitzky, S., & Pause, B. M. (2009). Male Sexual Orientation Affects Sensitivity to Androstenone. *Chemosens Percept, 2*(3), 154-160. doi:10.1007/s12078-009-9047-3
- Lübke, K. T., Busch, A., Hoenen, M., Schaal, B., & Pause, B. M. (2017a). Chemosensory anxiety signals prime defensive behavior in prepubertal girls. *Physiol Behav, 173*, 30-33. doi:10.1016/j.physbeh.2017.01.035
- Lübke, K. T., Busch, A., Hoenen, M., Schaal, B., & Pause, B. M. (2017b). Pregnancy reduces the perception of anxiety. *Sci Rep, 7*(1), 9213. doi:10.1038/s41598-017-07985-0
- Lübke, K. T., Hoenen, M., & Pause, B. M. (2012). Differential processing of social chemosignals obtained from potential partners in regards to gender and sexual orientation. *Behav Brain Res, 228*(2), 375-387. doi:10.1016/j.bbr.2011.12.018
- Lübke, K. T., & Pause, B. M. (2015). Always follow your nose: the functional significance of social chemosignals in human reproduction and survival. *Horm Behav, 68*, 134-144. doi:10.1016/j.yhbeh.2014.10.001
- Luck, S. J. (2005). *An introduction to the event-related potential technique*. Cambridge: The MIT Press.
- Lundström, J. N., & Olsson, M. J. (2010). Functional Neuronal Processing of Human Body Odors. *Vitamins & Hormones, 83*, 1-23. doi:10.1016/s0083-6729(10)83001-8
- Martins, Y., Preti, G., Crabtree, C. R., Runyan, T., Vainius, A. A., & Wysocki, C. J. (2005). Preference for human body odors is influenced by gender and sexual orientation. *Psychol Sci, 16*(9), 694-701. doi:10.1111/j.1467-9280.2005.01598.x
- Meyer-Bahlburg, H. F., Dolezal, C., Baker, S. W., & New, M. I. (2008). Sexual orientation in women with classical or non-classical congenital adrenal hyperplasia as a function of degree of prenatal androgen excess. *Arch Sex Behav, 37*(1), 85-99. doi:10.1007/s10508-007-9265-1
- Miller, E. M. (2000). Homosexuality, birth order, and evolution Toward an equilibrium reproductive economics of homosexuality. *Arch Sex Behav, 29*(1), 1-34. doi:10.1023/A:1001836320541

- Mogg, K., & Bradley, B. P. (1999). Orienting of Attention to Threatening Facial Expressions Presented under Conditions of Restricted Awareness. *Cognition & Emotion*, *13*(6), 713-740. doi:10.1080/026999399379050
- Mujica-Parodi, L. R., Strey, H. H., Frederick, B., Savoy, R., Cox, D., Botanov, Y., . . . Weber, J. (2009). Chemosensory cues to conspecific emotional stress activate amygdala in humans. *PLoS One*, *4*(7), e6415. doi:10.1371/journal.pone.0006415.g001
- Muscarella, F. (2000). The evolution of homoerotic behavior in humans. *J Homosex*, *40*(1), 51-77. doi:10.1300/J082v40n01\_03
- Mutic, S., Brunner, Y. F., Rodriguez-Raecke, R., Wiesmann, M., & Freiherr, J. (2017). Chemosensory danger detection in the human brain: Body odor communicating aggression modulates limbic system activation. *Neuropsychologia*, *99*, 187-198. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2017.02.018
- Mutic, S., Parma, V., Brunner, Y. F., & Freiherr, J. (2016). You Smell Dangerous: Communicating Fight Responses Through Human Chemosignals of Aggression. *Chem Senses*, *41*(1), 35-43. doi:10.1093/chemse/bjv058
- Ngun, T. C., & Vilain, E. (2014). The biological basis of human sexual orientation: is there a role for epigenetics? *Adv Genet*, *86*, 167-184. doi:10.1016/B978-0-12-800222-3.00008-5
- Northoff, G., & Berman, F. (2004). Cortical midline structures and the self. *Trends Cogn Sci*, *8*(3), 102-107. doi:10.1016/j.tics.2004.01.004
- Öhman, A., Lundqvist, D., & Esteves, F. (2001). The face in the crowd revisited: a threat advantage with schematic stimuli. *Journal of personality and social psychology*, *80*(3), 381-396. doi:10.1037/0022-3514.80.3.381
- Olsson, M. J., Lundstrom, J. N., Kimball, B. A., Gordon, A. R., Karshikoff, B., Hosseini, N., . . . Lekander, M. (2014). The scent of disease: human body odor contains an early chemosensory cue of sickness. *Psychol Sci*, *25*(3), 817-823. doi:10.1177/0956797613515681
- Orozco, S., & Ehlers, C. L. (1998). Gender differences in electrophysiological responses to facial stimuli. *Biological psychiatry*, *44*(4), 281-289. doi:10.1016/S0006-3223(97)00487-3
- Pascual-Marqui, R. D., Lehmann, D., Koenig, T., Kochi, K., Merlo, M. C., Hell, D., & Koukkou, M. (1999). Low resolution brain electromagnetic tomography (LORETA) functional imaging in acute, neuroleptic-naive, first-episode, productive schizophrenia. *Psychiatry Research*, *90*(3), 169-179.
- Pascual-Marqui, R. D., Michel, C. M., & Lehmann, D. (1994). Low resolution electromagnetic tomography: a new method for localizing electrical activity in the brain. *International Journal of Psychophysiology*, *18*(1), 49-65.
- Pattatucci, A. M., & Hamer, D. H. (1995). Development and familiarity of sexual orientation in females. *Behavior genetics*, *25*(5), 407-420. doi:doi.org/10.1007/BF02253370
- Pause, B. M. (2012). Processing of Body Odor Signals by the Human Brain. *Chemosens Percept*, *5*(1), 55-63. doi:10.1007/s12078-011-9108-2
- Pause, B. M., & Krauel, K. (2000). Chemosensory event-related potentials (CSERP) as a key to the psychology of odors. *Int J Psychophysiol*, *36*(2), 105-122. doi:10.1016/s0167-8760(99)00105-1
- Pause, B. M., Krauel, K., Sojka, B., & Ferstl, R. (1999). Is odor processing related to oral breathing? *International Journal of Psychophysiology*, *32*(3), 251-260.
- Pause, B. M., Lübke, K., Laudien, J. H., & Ferstl, R. (2010). Intensified neuronal investment in the processing of chemosensory anxiety signals in non-socially anxious and socially anxious individuals. *PLoS One*, *5*(4), e10342. doi:10.1371/journal.pone.0010342
- Pause, B. M., Ohrt, A., Prehn, A., & Ferstl, R. (2004). Positive emotional priming of facial affect perception in females is diminished by chemosensory anxiety signals. *Chem Senses*, *29*(9), 797-805. doi:10.1093/chemse/bjh245
- Pause, B. M., Sojka, B., Krauel, K., & Ferstl, R. (1996). The nature of the late positive complex within the olfactory event-related potential (OERP). *Psychophysiology*, *33*(4), 376-384. doi:10.1111/j.1469-8986.1996.tb01062.x

- Pause, B. M., Sojka, B., & Ferstl, R. (1997). Central processing of odor concentration is a temporal phenomenon as revealed by chemosensory event-related potentials (CSERP). *Chem Senses*, 22(1), 9-26. doi:10.1093/chemse/22.1.9
- Pavlova, M., Guerreschi, M., Lutzenberger, W., Sokolov, A. N., & Krageloh-Mann, I. (2010). Cortical response to social interaction is affected by gender. *Neuroimage*, 50(3), 1327-1332. doi:10.1016/j.neuroimage.2009.12.096
- Perrin, F., Pernier, J., Bertrand, O., & Echallier, J. F. (1989). Spherical splines for scalp potential and current density mapping. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 72, 184-187. doi:10.1016/0013-4694(89)90180-6
- Perry, D., Walder, K., Hendler, T., & Shamay-Tsoory, S. G. (2013). The gender you are and the gender you like: sexual preference and empathic neural responses. *Brain Res*, 1534, 66-75. doi:10.1016/j.brainres.2013.08.040
- Platon. (2006). *Symposion* (T. Paulsen & R. Rehn Eds.). Ditzingen: Reclam.
- Polich, J. (2007). Updating P300: an integrative theory of P3a and P3b. *Clin Neurophysiol*, 118(10), 2128-2148. doi:10.1016/j.clinph.2007.04.019
- Porter, R., & Winberg, J. (1999). Unique salience of maternal breast odors for newborn infants. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 23(3), 439-449. doi:10.1016/S0149-7634(98)00044-X
- Porter, R. H., & Schaal, B. (2003). Olfaction and the development of social behavior in neonatal mammals. In R. L. Doty (Ed.), *Handbook of Olfaction and Gustation* (pp. 309-327). New York: Marcel Dekker, Inc.
- Potegal, M. (2012). Temporal and frontal lobe initiation and regulation of the top-down escalation of anger and aggression. *Behav Brain Res*, 231(2), 386-395. doi:10.1016/j.bbr.2011.10.049
- Prehn-Kristensen, A., Wiesner, C., Bergmann, T. O., Wolff, S., Jansen, O., Mehdorn, H. M., ... & Pause, B. M. (2009). Induction of empathy by the smell of anxiety. *PLoS One*, 4(6), e5987. doi:10.1371/journal.pone.0005987.t001
- Prehn, A., Ohrt, A., Sojka, B., Ferstl, R., & Pause, B. M. (2006). Chemosensory anxiety signals augment the startle reflex in humans. *Neurosci Lett*, 394(2), 127-130. doi:10.1016/j.neulet.2005.10.012
- Proverbio, A. M., Zani, A., & Adorni, R. (2008). Neural markers of a greater female responsiveness to social stimuli. *BMC Neurosci*, 9, 56. doi:10.1186/1471-2202-9-56
- Rahman, Q., Collins, A., Morrison, M., Orrells, J. C., Cadinouche, K., Greenfield, S., & Begum, S. (2008). Maternal inheritance and familial fecundity factors in male homosexuality. *Arch Sex Behav*, 37(6), 962-969. doi:10.1007/s10508-007-9191-2
- Rahman, Q., & Wilson, G. D. (2003). Born gay? The psychobiology of human sexual orientation. *Personality and Individual Differences*, 34(8), 1337-1382. doi:10.1016/s0191-8869(02)00140-x
- Rahman, Q., Wilson, G. D., & Abrahams, S. (2004). Sex, sexual orientation, and identification of positive and negative facial affect. *Brain Cogn*, 54(3), 179-185. doi:10.1016/j.bandc.2004.01.002
- Rahman, Q., & Yusuf, S. (2015). Lateralization for Processing Facial Emotions in Gay Men, Heterosexual Men, and Heterosexual Women. *Arch Sex Behav*, 44(5), 1405-1413. doi:10.1007/s10508-014-0466-0
- Rice, W. R., Friberg, U., & Gavrillets, S. (2012). Homosexuality as a consequence of epigenetically canalized sexual development. *The Quarterly review of biology*, 87(4), 343-368. doi:10.1086/668167
- Rice, W. R., Friberg, U., & Gavrillets, S. (2013). Homosexuality via canalized sexual development: a testing protocol for a new epigenetic model. *Bioessays*, 35(9), 764-770. doi:10.1002/bies.201300033
- Ross, M. W., & Wells, A. L. (2000). The modernist fallacy in homosexual selection theories: Homosexual and homosocial exaptation in South Asian society. *Psychology, Evolution & Gender*, 2(3), 253-262. doi:10.1080/14616660010024580

- Ruben, M. A., Hill, K. M., & Hall, J. A. (2014). How women's sexual orientation guides accuracy of interpersonal judgements of other women. *Cogn Emot*, *28*(8), 1512-1521. doi:10.1080/02699931.2014.890093
- Salais, D., & Fischer, R. B. (1995). Sexual preference and altruism. *J Homosex*, *28*(1-2), 185-196. doi:10.1300/J082v28n01\_10
- Santos, P. S., Schinemann, J. A., Gabardo, J., & Bicalho Mda, G. (2005). New evidence that the MHC influences odor perception in humans: a study with 58 Southern Brazilian students. *Horm Behav*, *47*(4), 384-388. doi:10.1016/j.yhbeh.2004.11.005
- Sauter, D. A., Eisner, F., Ekman, P., & Scott, S. K. (2010). Cross-cultural recognition of basic emotions through nonverbal emotional vocalizations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *107*, 2408-2412. doi:10.1073/pnas.1508604112
- 10.1073/pnas.0908239106
- Schaal, B., Hummel, T., & Soussignan, R. (2004). Olfaction in the fetal and premature infant: functional status and clinical implications. *Clinics in Perinatology*, *31*(2), 261-286. doi:10.1016/j.clp.2004.04.003
- Schlösser, S. (2014). *Zum Einfluss chemosensorischer Aggressionssignale auf das Sozialverhalten beim Menschen*. (Dissertation), Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf, Retrieved from <https://docserv.uni-duesseldorf.de/servlets/DocumentServlet?id=30063>
- Schlösser, S., Meister, L., & Pause, B. M. (2012). The scent of human aggression decreases trust in men and women. *Chem Senses*, *37*(A30).
- Schwartz, G., Kim, R. M., Kolundzija, A. B., Rieger, G., & Sanders, A. R. (2010). Biodemographic and physical correlates of sexual orientation in men. *Arch Sex Behav*, *39*(1), 93-109. doi:10.1007/s10508-009-9499-1
- Sergeant, M. J., Dickins, T. E., Davies, M. N., & Griffiths, M. D. (2007). Women's hedonic ratings of body odor of heterosexual and homosexual men. *Arch Sex Behav*, *36*(3), 395-401. doi:10.1007/s10508-006-9126-3
- Sergeant, M. J. T., Dickins, T. E., Davies, M. N. O., & Griffiths, M. D. (2006). Aggression, empathy and sexual orientation in males. *Personality and Individual Differences*, *40*(3), 475-486. doi:10.1016/j.paid.2005.07.002
- Shariff, A. F., & Tracy, J. L. (2011). What are emotion expressions for? *Current Directions in Psychological Science*, *20*, 395-399. doi:10.1177/0963721411424739
- Simon-Thomas, E. R., Keltner, D., Sauter, D. A., Sinicropi-Yao, L., & Abramson, A. (2009). The voice conveys specific emotions: Evidence from vocal burst displays. *Emotion*, *9*(6), 838-846. doi:10.1037/a0017810
- Singh, D., & Bronstad, P. M. (2001). Female body odour is a potential cue to ovulation. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *268*(1469), 797-801. doi:10.1098/rspb.2001.1589
- Sprecher, S., Sullivan, Q., & Hatfield, E. (1994). Mate selection preferences gender differences examined in a national sample. *Journal of personality and social psychology*, *66*(6), 1074-1080. doi:10.1037/0022-3514.66.6.1074
- Talairach, J., & Tournoux, P. (1988). *Co-planar stereotaxic atlas of the human brain*. Stuttgart: Thieme.
- Thayer, J., & Johnsen, B. H. (2000). Sex differences in judgement of facial affect: A multivariate analysis of recognition errors. *Scandinavian journal of psychology*, *41*(3), 243-246. doi:10.1111/1467-9450.00193
- Thornhill, R. (2003). Major histocompatibility complex genes, symmetry, and body scent attractiveness in men and women. *Behavioral Ecology*, *14*(5), 668-678. doi:10.1093/beheco/arg043
- Tottenham, N., Phuong, J., Flannery, J., Gabard-Durnam, L., & Goff, B. (2013). A negativity bias for ambiguous facial-expression valence during childhood: converging evidence from behavior and facial corrugator muscle responses. *Emotion*, *13*(1), 92-103. doi:10.1037/a0029431

- Tracy, J. L., Randles, D., & Steckler, C. M. (2015). The nonverbal communication of emotions. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 3, 25-30. doi:10.1016/j.cobeha.2015.01.001
- Tracy, J. L., & Robins, R. W. (2008). The automaticity of emotion recognition. *Emotion*, 8(1), 81-95. doi:10.1037/1528-3542.8.1.81
- Trivers, R. L. (1974). Parent-offspring conflict. *Integrative and Comparative Biology*, 14(1), 249-264. doi:10.1093/icb/14.1.249
- Vasey, P. L. (1995). Homosexual behavior in primates A review of evidence and theory. *International Journal of Primatology*, 16(2), 173-204. doi:10.1007/BF02735477
- Verleger, R. (1997). On the utility of P3 latency as an index of mental chronometry. *Psychophysiology*, 34(2), 131-156. doi:10.1111/j.1469-8986.1997.tb02125.x
- Ward, B. W., Dahlhamer, J. M., Galinsky, A. M., & Joestl, S. S. (2014). Sexual orientation and health among US adults: National Health Interview Survey, 2013. *National health statistics reports*, 77.
- Wedekind, C., & Furi, S. (1997). Body odour preferences in men and women: do they aim for specific MHC combinations or simply heterozygosity? *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 264(1387), 1471-1479. doi:10.1098/rspb.1997.0204
- Wedekind, C., Seebeck, T., Bettens, F., & Paepke, A. J. (1995). MHC-dependent mate preferences in humans. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 260, 245-249. doi:10.1098/rspb.1995.0087
- Whitam, F. L. (1983). Culturally invariable properties of male homosexuality: Tentative conclusions from cross-cultural research. *Archives of sexual behavior*, 12(3), 207-226. doi:10.1007/BF01542072
- Whitam, F. L., Daskalos, C., Sobolewski, C. G., & Padilla, P. (1998). The emergence of lesbian sexuality and identity cross-culturally: Brazil, Peru, the Philippines, and the United States. *Arch Sex Behav*, 27(1), 31-56. doi:10.1023/A:1018605808229
- Wilson, E. O. (1975). *Sociobiology: The new synthesis*. Cambridge: Belknap Press.
- Winkielman, P., Berridge, K. C., & Wilbarger, J. L. (2005). Unconscious affective reactions to masked happy versus angry faces influence consumption behavior and judgments of value. *Personality and Social Psychology Bulletin*, 31(1), 121-135. doi:10.1177/0146167204271309
- Wyatt, T. D. (2003). *Pheromones and animal behaviour: communication by smell and taste* (C. u. press Ed.).
- Zheng, Y., You, Y., Farias, A. R., Simon, J., Semin, G. R., Smeets, M. A., & Li, W. (2018). Human chemosignals of disgust facilitate food judgment. *Sci Rep*, 8(1), 17006. doi:10.1038/s41598-018-35132-w
- Zhou, W., & Chen, D. (2009). Fear-related chemosignals modulate recognition of fear in ambiguous facial expressions. *Psychol Sci*, 20(2), 177-183. doi:10.1111/j.1467-9280.2009.02263.x
- Zietsch, B., Morley, K., Shekar, S., Verweij, K., Keller, M., Macgregor, S., . . . Martin, N. (2008). Genetic factors predisposing to homosexuality may increase mating success in heterosexuals☆. *Evolution and Human Behavior*, 29(6), 424-433. doi:10.1016/j.evolhumbehav.2008.07.002

## **8. Danksagung**

Frau Prof. Bettina Pause möchte ich für die Möglichkeit danken, meine Doktorarbeit in der Psychologie verfassen zu können. Vielen Dank auch an Herrn PD Dr. Raoul Bell, der sich die letzten Jahre immer interessiert an meiner Arbeit gezeigt und nun die Rolle des Zweitgutachters übernommen hat. Ich danke insbesondere auch Frau Dr. Katrin Lübke, für die sehr gute Betreuung, die stetige mentale Stütze und die zahlreichen Anregungen. Ich habe sehr viel dazugelernt und meine persönlichen Fähigkeiten weiterentwickeln können. Ein großer Dank auch an meine Kollegen und Kolleginnen aus der Abteilung und dem ganzen Institut, die mir immer wieder ausgeholfen haben, wenn ich einen Rat brauchte und ganz besonders an meine Freunde für ihren unersättlichen Glauben an mich. Ohne euch hätte ich das nicht geschafft.

## 9. Anhang

### 9.1. Manuskripte

eingereicht in Zeitschriften mit peer-review Prozess:

Studie 1:

*„Chemosensory communication of aggression: Women’s fine-tuned neural processing of male aggression signals“*

Frau Dunja Storch ist mitverantwortlich für Design, und hauptverantwortlich für Durchführung und Auswertung der Studie sowie mitverantwortlich für die Erstellung der Veröffentlichung.

in Vorbereitung zum Einreichen in Zeitschriften mit peer-review Prozess

Studie 2:

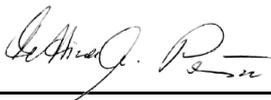
*„Heightened sensitivity towards weakly salient social aggression signals within same-sex oriented individuals“*

Frau Dunja Storch ist mitverantwortlich für Design, und hauptverantwortlich Durchführung und Auswertung der Studie sowie mitverantwortlich für die Erstellung der Veröffentlichung.

Die Richtigkeit der Angaben zum inhaltlichen Anteil, den Frau Dunja Storch an den oben genannten Studien hat, wird von der Betreuerin Frau Prof. Dr. Bettina Pause bestätigt.

8.11.2019, Düsseldorf

Datum, Ort



Unterschrift

**9.1.1. Studie 1: „Chemosensory communication of aggression: Women’s fine-tuned neural processing of male aggression signals“**

Chemosensory communication of aggression:

Women’s fine-tuned neural processing of male aggression signals

Bettina M. Pause, Dunja Storch, Katrin T. Lübke

Department of Experimental Psychology, Heinrich-Heine-University Düsseldorf, D-40225  
Düsseldorf, Germany

Correspondence:

Bettina M. Pause

Department of Experimental Psychology, Heinrich-Heine-University Düsseldorf

Universitätsstrasse 1, D-40225 Duesseldorf, FRG

Tel.: +49 211-81-14384, Fax: +49 211-80-12019

Email: [bettina.pause@hhu.de](mailto:bettina.pause@hhu.de)

## Abstract

The current study is the first to examine central nervous processing of aggression chemosignals within men and women by means of chemosensory event-related potential (CSERP) analysis. Axillary sweat was collected from 17 men and 17 women participating in a competitive computer game (aggression condition) and playing a construction game (control condition). Sweat samples were pooled with reference to donor gender and condition, and presented to 23 men and 25 women via a constant flow olfactometer. Ongoing EEG was recorded from 61 scalp locations, CSERPs (P2, P3-1, P3-2) were analysed, and neuronal sources calculated (Low Resolution Electromagnetic Tomography, LORETA). Especially women showed larger P3-1 and P3-2 amplitudes in response to male as compared to female aggression signals (all  $p < .01$ ). The peak activation of this effect was related to activity within the dorsomedial prefrontal cortex (DMPFC, brodmann area 8). As male aggression commonly targets physical harm, the competence of the human brain to sensitively detect male aggression signals is considered to be highly adaptive. The detection of male aggression signals seems to be of higher importance for women than for men. It is suggested that the processing of male aggression signals in women induces an immediate response selection.

Keywords: aggression; body odours; chemosensory communication; olfaction; sex differences

## 1. Introduction

One core function of emotions in social animals is the communication of survival related behavioural adaptations between conspecifics through social signals [1]. Most widely used signals across the metazoan species are chemosensory in nature [2], and science just started to uncover their relevance for human behaviour (see [3]). Chemosensory stress signals are ubiquitous among the animal kingdom and seem to act contagiously, alerting group members to potential threats, thereby, preventing a direct exposure to the source of danger [4]. In humans, the emotions fear and anxiety can be considered to be part of a stress response [5]. Meanwhile numerous studies demonstrate a successful chemosensory transmission of fear and anxiety in humans (see [6, 7]), which however, sometimes can only be demonstrated in female receivers and is absent in males [8-10].

While intra-species aggression might have evolved in the context of defending or obtaining resources [11], aggressive signals are considered to increase fitness by evoking a defense response in order to avoid an escalated fight [1, 12]. In many animal species, scent marks alert conspecifics of the competitive ability or dominance of the signal sender [13, 14]. Whether or not the signal perceiver reacts aggressively depends on its' own social status, experience, and the context of exposure [15, 16]. First studies in humans investigated the communicative properties of chemosignals derived from males' sweat while being engaged in a competitive badminton match [17] or in boxing [18]. Aggression related chemosignals activate physiological arousal [17], elicit an anxiety related attentional focus [18], and are processed preferentially within the limbic system [19].

The current study aimed to investigate the central nervous processing of aggression chemosignals. In order to examine early, pre-attentive as well as late, evaluative processes, chemosensory event-related potentials (CSERPs) are recorded [20]. So far, only males' chemosensory aggression signals were investigated and the related participant samples were

too small to investigate gender-related effects in the receivers [17-19]. However, as in humans the communication of aggression strongly varies with the gender of the signal sender as well as with the gender of the signal perceiver [21, 22], both genders were investigated. It is hypothesized, that CSERP responses to human chemosensory aggression signals are indicative of preferential processing.

## 2. Methods

### (a) Participants

In total, 50 heterosexual (according to self-labelling) individuals took part in the experiment, however, data of two individuals had to be excluded from analysis due to pronounced EEG artefacts, see EEG data reduction. The remaining 48 participants (23 males, 25 females) had a mean age of 25.7 years (SD = 5.2 years; range = 19-43 years, with age not differing between genders,  $p = .266$ ). Participants reported to be non-smokers and right-handed (Annett Handedness Questionnaire, [23]), and both, participants and sweat donors reported to be of European descent (minimizing effects of culture, ethnos and genetic background). None of the participants reported to receive acute or chronic medication, or the use of drugs. In addition, no participant suffered from any neurological, psychiatric, endocrine, or immunological condition, or diseases related to the upper respiratory system. Participating women had a regular menstrual cycle and did not use oral contraceptives. None of the participants acted as a sweat donor in the present experiment.

A brief olfactory screening test revealed no suspicion of general hyposmia in any participant. The test required the participants to detect phenyl-ethyl alcohol (99%, 1:100 (v/v) diluted in 1,2-propanediol, 99%, both substances: Sigma-Aldrich, St. Louis, Missouri, USA), being present in one of three bottles in two consecutive trials, with the remaining two bottles

containing the same volume of solvent (phenyl-ethyl alcohol smells rose-like, and is regularly used as a standard in olfactory sensitivity testing, [24]).

Participants gave their written informed consent and were paid for their participation. The entire study, including the sweat donation procedure, was approved by the ethics committee of the Faculty of Mathematics and Natural Sciences of the Heinrich-Heine-University Düsseldorf (Germany).

### (b) Sweat donation

Methods and results of the sweat donation are presented in detail in the supplementary material. In brief, axillary sweat was sampled on cotton pads from both armpits of 17 women and 17 men. The donors first attended the aggression induction session, and 1 to 16 days later a non-emotional control session. Within the aggression condition, participants were exposed to the Point Subtraction Aggression Paradigm (PSAP, [25, 26]). Within this game, the participants' task is to collect as many points as possible via button presses, while a fictitious opponent simultaneously is stealing these points. Participants can choose between three behavioural strategies, one of which is related to overt aggressive behaviour against their opponent. In the control session, the PSAP was replaced by a construction computer game.

Almost all donors (30 out of 34) showed overt aggressive behaviour during the PSAP game. In addition, donors reported a stronger increase of anger during the aggression condition than during the control condition ( $p < .001$ ; none of the other basic emotions increased during the aggression condition). Accordingly, their salivary testosterone level rose during the aggression condition ( $p < 0.05$ ). Donors' mean baseline-corrected heartrate decreased during the control session ( $p = .001$ ), but did not change during the aggression condition.

Following the completion of collection, all cotton pads carrying the sweat samples were cut and pooled with respect to the donor's sex and the donation condition. Each of the final four homogenized samples (male aggression, male control, female aggression, female control) were divided into 100 portions of 0.4 g cotton pad and stored at  $-20^{\circ}\text{C}$ .

### (c) Presentation of the sweat samples

For EEG recordings and stimulus ratings, the chemosensory stimuli were presented by a constant-flow (100 ml/s; stimulus duration = 0.4 s) 8-channel olfactometer (latency of stimulus onset after valve activation = 40 ms; rise time = 50 ms; OL023, Burghart, Wedel, Germany). Both nostrils were stimulated simultaneously, and both air streams were controlled by separate mass flow meters. The temperature of the air flow at the exit of the olfactometer was  $37^{\circ}\text{C}$  and the relative humidity was set above 80%. White noise of 75 dB (A) was presented binaurally over earplugs (Etymotic Research, ER3-14A), in order to prevent the participants from hearing the switching valves of the olfactometer. During EEG recordings and odour ratings, participants performed the velopharyngeal closure technique [27, 28].

### (d) Odour detection, odour ratings, and emotional ratings

Following each stimulus presentation during the EEG recording, participants indicated whether they had perceived an odour (yes, no), and afterwards (independent of their detection statement), their opinion on whether the putative stimulus was obtained from women or men. Participants indicated either answer by ticking a box on the screen (yes/ no or male/ female) with the mouse (forced choice). In order to not bias the participants and to ensure attention, participants were told that body odours would only be presented in some, but not all trials. In fact, odours were presented during all trials and no blank trials were included. For odour detection as well as for the assessment of the donors' gender, a hit rate was calculated,

defined as percentage of correct answers. Missing data within the detection task were treated as “not detected”.

In order to obtain odour ratings, at the beginning of the experiment, before EEG recording, each sample was presented for 0.4 s for each of the three ratings. The order of odour presentations was randomized. Participants rated the sweat samples’ intensity on a pictographic scale ranging from 1 (“not at all intense”) to 9 (“extremely intense”). In addition, participants selected terms from a list of 147 verbal descriptors which best described the sweat samples odorous quality [29]. Here, participants were required to select at least one descriptor, but were free to select as many descriptors as they deemed fitting. Participants practised using the descriptor list for as long as they needed to by describing the odour of phenyl-ethyl alcohol, which was used in the hyposmia screening.

In order to assess the donors’ emotional experience during donation, participants reported to what extent they thought the donors’ felt each of three basic emotions (fear, anger, happiness) on visual analogue scales (0 = “not at all” to 10 = “extremely”).

#### (e) EEG procedure

The time course of the entire experimental session, including the EEG procedure is depicted in figure S4. During EEG recording, each of the four stimuli (male aggression, male control, female aggression, female control) was presented 25 times. The stimuli were presented in a previously randomized, fixed order (with the restriction that the same emotion or the same donor’s sex are presented no more than three times in a row). Participants were informed that they would receive body odours, however, they did neither know anything about the emotional state of the odour donors, nor how many different odours they would receive. At the beginning of each trial, a fixation cross was presented on a screen for 5.5 s, and sweat samples were presented randomly 2–3 s after cross-onset (stimulus duration: 0.4 s).

Subsequent to the fixation cross, the screen turned grey for 2–3 s (randomized), followed by the question “Did you smell anything?” appearing on the screen for 3 s. Afterwards, the question “Which was the donor’s sex?” appeared on the screen for 3 s. In order to ensure sustained attention throughout EEG recording in spite of the relatively long inter-stimulus intervals (ISIs), the participants were further presented with a task during which they had to assign a colour to the odour they just had perceived (3 s). The trials ended with the presentation of a grey screen for 2-5 s (randomized). In total, the trials’ duration was 18.5 to 22.5 s (randomized), with a total recording duration of 34:10 min. EEG recordings were subdivided into 3 blocks (33, 33 and 34 trials), separated by 2 individually adjusted resting periods. On average, the EEG sessions’ duration was 41 min (SD = 4 min).

#### (f) Data recording and reduction

Ongoing EEG was recorded from 61 scalp locations with Ag/AgCl sintered electrodes (inner diameter 6 mm), using an electrode cap (EasyCap GmbH, Herrsching, Germany). An additional electrode was placed 1.5 cm below the right eye, outside the vertical pupil axis to record the vertical eye movements. Fp2 was used to record the horizontal eye movements. The ground electrode was placed at position FT10. The electrodes’ impedance was usually below 10 and always below 20 kOhm. Data were sampled at 500 Hz with an averaged reference and low-pass filtered online at 135 Hz (QuickAmp-72 amplifier and BrainVision Recorder software, Brain Products GmbH, Munich, Germany).

Offline, EEG signals were re-referenced to linked ear lobes, low pass filtered with 40 Hz (48 dB/octave) and high pass filtered with 0.05 Hz (48 dB/octave). Additionally, a 50 Hz notch filter was applied. EEG was corrected for eye movements [30] and baseline-corrected (-500 ms – 0 ms before stimulus onset). Channels containing voltage bursts (75  $\mu$ V maximum voltage difference within 100 ms) were excluded from the analyses. In case that more than 1/3

of the channels forming one electrode pool (see below) were contaminated with artefacts in a given trial, trials were also excluded. In sum, two participants were completely excluded from analysis (with less than 13 out of 25 trials in at least one condition).

For peak detection, the artefact reduced EEG was low pass filtered with 7 Hz, 48 dB/octave. The 61 scalp electrode positions were subdivided into nine areas (pools), and a mean peak for each pool was calculated by averaging adjacent electrodes in anterior (a), central (c) and posterior (p) areas for the left (l) and the right (r) hemisphere as well as for midline electrodes (resulting electrode pools: al: AF7, AF3, F7, F5, F3; am: Fpz, AFz, F1, Fz, F2; ar: AF4, AF8, F4, F6, F8; cl: FT7, FC5, FC3, T7, C5, C3, TP7, CP5, CP3; cm: FC1, FCz, FC2, C1, Cz, C2, CP1, CPz, CP2; cr: FC4, FC6, FT8, C4, C6, T8, CP4, CP6, TP8; pl: P7, P5, P3, PO7, PO3, O1; pm: P1, Pz, P2, POz, Oz; pr: P4, P6, P8, PO4, PO8, O2). In relation to the baseline period (-500 – 0 ms before stimulus onset), four separate peaks were differentiated within predefined latency windows (N1: 250–600 ms, P2: 500–700 ms, P3-1: 700–900 ms, P3-2: 900–1100 ms; [20]), and amplitudes and latencies of each peak were calculated. As the N1 deflection within the present data was almost absent ( $M = -0.4 \mu\text{V}$ ,  $SD = 1.1$ ), it was refrained from statistically analysing the N1.

#### (g) Data analysis

Detection rates, odour intensity, and the attribution of the donors' gender were analysed by means of three-way mixed-factors ANOVAs, including the within-subjects factors Emotion (EMO; aggression sweat sample, control sweat sample), Donors' Gender (DG; male sweat sample, female sweat sample), and the between-subjects factor Participants' Gender: (PG; men, women). Detection rates for each sweat sample (male aggression, male control, female aggression, female control) were also tested against chance level by means of one-sample t-tests. In order to investigate whether participants could identify the emotional content of the

sweat samples, the suspected emotions of the donors were analysed by means of a two-way mixed-factors ANOVA separately for each sweat sample, including the within-subjects factor Assessed Emotion (anger, fear, happiness) and the between-subjects factor PG. All significant ANOVA results regarding the detection rates and ratings are reported.

The amplitudes and latencies of the CSERP components were subjected to a five-way mixed-factors ANOVA, including the within-subjects factors EMO, DG, Sagittal (SAG; anterior, central, posterior), and Transversal (TRANS; left, midline, right), and the between-subjects factor PG. Significant interactions were followed up by nested ANOVA effects analysis [31] and, in case of significant nested effects, simple comparisons (e.g. paired t-tests). In all analyses, the alpha level was set to  $p < 0.05$  (based on Huynh-Feldt corrected degrees of freedom). Within the main manuscript, all significant ANOVA and nested ANOVA effects including the factors EMO, DG and PG are reported. Effects including exclusively the factors SAG and TRANS are reported in the supplementary material.

Current Source Density (CSD) maps were calculated using a spherical spline model ([32], order of splines:  $m = 4$ , maximal degree of Legendre polynomials = 20). Low Resolution Electromagnetic Tomography (LORETA) was used in order to localize the source of brain activity [33]. The source space comprises 2394 voxel at 7 mm spatial resolution, covering the cortical gray matter and the hippocampus [34], defined via a reference brain from the Brain Imaging Center at the Montreal Neurological Institute (MNI, [35]). LORETA uses a 3-shell spherical head model, co-registered to the Talairach anatomical brain atlas [36].

### 3. Results

#### (a) Stimulus detection and assessment of donors' gender

During EEG recording, participants detected on average 52.3 % (SD = 26.7; range = 0.0 % – 100.0 %) of the presented sweat samples, not differing from chance in their overall detection

performance ( $t(47) = 0.60, p = .555$ ). However, separating detection rates for each stimulus, male aggression sweat was detected more often than expected by chance ( $M = 60.0\%$ ,  $SD = 30.0$ ;  $t(47) = 2.31, p = .025$ ). Odour detection rates did not change from the first to the second 50 trials ( $t(47) = 0.90, p = .375$ ).

In general, detection rates were higher for male ( $M = 56.0\%$ ,  $SD = 27.2$ ) than for female sweat ( $M = 48.5\%$ ,  $SD = 27.4$ ; DG:  $F(1, 46) = 20.16, p < .001, \eta^2_p = .31, \text{Power} = .99$ ), and women responded more often to aggression sweat ( $M = 56.2\%$ ,  $SD = 28.2$ ) than to control sweat ( $M = 46.4\%$ ,  $SD = 27.5$ ; EMO x PG:  $F(1, 46) = 6.86, p = .012, \eta^2_p = .13, \text{Power} = .73$ ; nested effects: EMO within women:  $F(1, 46) = 15.68, p < .001$ ).

Participants' correct assessment of the donors' gender did not differ from chance ( $p = .066$ ). On average, participants correctly assessed 51.6 % ( $SD = 5.9$ ) of the presented samples. Neither participants' gender nor the chemosensory condition did affect the assessment (all  $p$ 's  $> .089$ ). All group mean values regarding stimulus detection (table S4) and donors' gender assessment (table S5) are presented in the supplementary material.

## (b) Odour ratings and descriptions

### Intensity

Across all samples, the body odours' intensity was judged as relatively weak ( $M = 3.02, SD = 1.54$ ), with male sweat ( $M = 3.33, SD = 1.76$ ) being judged as slightly more intense than female sweat ( $M = 2.70, SD = 1.59$ ; DG:  $F(1, 46) = 10.33, p = .002, \eta^2_p = .18, \text{Power} = .88$ ). However, intensity ratings were unaffected by the emotional condition or participants' gender (all  $ps > .142$ ; for all group mean values see table S6, supplementary material).

### Suspicion of donors' emotional state

In general, any emotion the participants suspected the sweat donors to have experienced during sweat donations was rated as very low in intensity ( $M = 1.88$ ,  $SD = 1.39$ ). Participants imagined the donors of male aggression sweat to have been more anxious ( $M = 2.57$ ,  $SD = 2.64$ ) than happy ( $M = 1.28$ ,  $SD = 1.61$ ; Assessed Emotion:  $F(2, 88) = 5.34$ ,  $p = .007$ ,  $\eta^2_p = .11$ , Power = .82). Ratings did not differ in the context of any other sweat sample and were not affected by the raters' gender (all  $p$ 's  $> .050$ ; for all group mean values see table S7 in the supplementary material).

### Verbal descriptors

Out of the 147 verbal descriptors the participants could choose from, they selected the descriptor "light" most often, and the descriptor "warm" second most for characterising each of the four sweat samples (for the frequency distribution of selected verbal descriptors see figures S5 and S6 in the supplementary material).

### (c) CSERPs

The distribution of CERPs across the scalp, separated for the experimental conditions is depicted in figure 1. All CSERP ANOVA effects are listed in tables S8 and S9 of the supplementary material. A detailed analysis of the CSERP components' local distribution is included in the supplementary material.

- Figure 1 -

### Amplitudes

P2-amplitude

When presented with aggression sweat, participants display larger P2 amplitudes in response to male ( $M = 2.30 \mu\text{V}$ ,  $SD = 2.39$ ) as compared to female sweat samples ( $M = 1.49 \mu\text{V}$ ,  $SD = 1.88$ ; EMO x DG:  $F(1, 46) = 4.41$ ,  $p = .041$ ,  $\eta^2_p = .09$ , Power = .54; nested effects: DG within aggression sweat:  $F(1, 46) = 4.81$ ,  $p = .033$ ;  $\eta^2_p = .09$ , Power = .57).

#### P3-1 amplitude

The amplitude of the P3-1 component is affected by the donors' emotion, the donors' gender, and the participants' gender: Female participants' P3-1 amplitude is larger in response to male aggression sweat than to male control sweat (EMO x DG x PG:  $F(1, 46) = 6.14$ ,  $p = .017$ ,  $\eta^2_p = .12$ , Power = .68; nested effects: EMO within male sweat within women:  $F(1, 46) = 9.82$ ,  $p = .003$ ;  $\eta^2_p = .18$ , Power = .87; male aggression sweat:  $M = 4.26 \mu\text{V}$ ,  $SD = 3.40$ , male control sweat:  $M = 2.56 \mu\text{V}$ ,  $SD = 2.06$ ; restricting the first order interaction EMO x DG to female participants, and reducing the relevance of the EMO x DG x TRANS interaction).

Furthermore, female participants show a larger P3-1 amplitude in response to male aggression sweat than to female aggression sweat (based on the same interaction EMO x DG x PG; nested effects: DG within female participants within aggression sweat:  $F(1, 46) = 12.15$ ,  $p = .001$ ;  $\eta^2_p = .21$ , Power = .93; male aggression sweat:  $M = 4.26 \mu\text{V}$ ,  $SD = 3.40$ , female aggression sweat:  $M = 2.41 \mu\text{V}$ ,  $SD = 2.50$ ; accordingly, the main effect DG and the interaction EMO x DG are limited to the significant second order interaction).

Finally, female participants display larger P3-1 amplitudes than male participants in response to female control sweat (based on the same interaction EMO x DG x PG; nested effects: PG within female sweat within neutral sweat:  $F(1, 46) = 5.32$ ,  $p = .026$ ;  $\eta^2_p = .10$ , Power = .61; women:  $M = 3.13 \mu\text{V}$ ,  $SD = 2.26$ , men:  $M = 1.55 \mu\text{V}$ ,  $SD = 2.49$ ; invalidating the first order interaction PG x TRANS).

#### P3-2 amplitude

Within the P3-2 latency range, female participants respond with a larger amplitude to male aggression as compared to male control sweat (EMO x DG x PG:  $F(1, 46) = 4.61, p = .037, \eta^2_p = .09$ , Power = .55; nested effects: EMO within male sweat within women:  $F(1, 46) = 7.21, p = .010; \eta^2_p = .14$ , Power = .75; male aggression sweat:  $M = 4.08 \mu V, SD = 3.34$ , male control sweat:  $M = 2.61 \mu V, SD = 2.30$ ). Men, on the other hand, show a significant emotion-specific P3-2 amplitude only in response to female sweat (EMO x DG X PG; nested effects: EMO within female sweat within men:  $F(1, 46) = 4.50, p = .039; \eta^2_p = .09$ , Power = .55; female aggression sweat:  $M = 2.05 \mu V, SD = 1.62$ , female control sweat:  $M = 1.10 \mu V, SD = 2.46$ ; invalidating a general implication of the main effect EMO and the first order interaction EMO x DG).

Moreover, in female participants, P3-2 amplitudes in response to male aggression sweat are larger as compared to P3-2 amplitudes in response to female aggression sweat (EMO x DG x PG; nested effects: DG within women within aggression sweat:  $F(1, 46) = 15.07, p < .001; \eta^2_p = .25$ , Power = .97; male aggression sweat:  $M = 4.08 \mu V, SD = 3.34$ , female aggression sweat:  $M = 1.93 \mu V, SD = 2.49$ ; accordingly, the main effect DG and the interaction EMO x DG are limited to the significant second order interaction).

Indeed, similar to the P3-1, women generally display larger P3-2 amplitudes than men in response to female control sweat (EMO x DG x PG; nested effects: PG within female sweat within neutral sweat:  $F(1, 46) = 5.09, p = .029; \eta^2_p = .10$ , Power = .60; women:  $M = 2.72 \mu V, SD = 2.51$ , men:  $M = 1.10 \mu V, SD = 2.46$ ; invalidating the first order interaction PG x TRANS).

Latencies

The P2 latency is not affected by any experimental condition (all  $p$ s > .057). However, both P3-1 and P3-2 latencies vary with the sweat samples' emotional content as well as the donors' gender.

The P3-1 latency is larger in response to male aggression as compared to male control sweat at left electrode positions (EMO x DG x TRANS:  $F(2, 92) = 8.43, p = .002, \eta^2_p = .16, \text{Power} = .96$ ; nested effects: EMO within left pools within male sweat:  $F(1,46) = 9.32, p = .004, \eta^2_p = .17, \text{Power} = .85$ ; aggression sweat:  $M = 825.76 \text{ ms}, SD = 50.81$ , control sweat:  $M = 796.44 \text{ ms}, SD = 47.82$ ). The P3-2 shows a similar pattern, generally appearing with a longer latency upon presentation of male aggression sweat ( $M = 1015.48 \text{ ms}, SD = 46.77$ ) as compared to male control sweat ( $M = 989.47 \text{ ms}, SD = 46.94$ ; EMO x DG:  $F(1, 46) = 15.70, p < .001, \eta^2_p = 0.25, \text{Power} = .97$ ; nested effects: EMO within male sweat:  $F(1, 46) = 10.48, p = .002; \eta^2_p = .19, \text{Power} = .89$ ).

In response to female sweat, however, the P3-2 latency shows the reverse pattern, with a longer latency in response to female control ( $M = 1012.59 \text{ ms}, SD = 48.46$ ) as compared to female aggression sweat ( $M = 988.22 \text{ ms}, SD = 49.34$ ; EMO x DG:  $F(1, 46) = 15.70, p < .001, \eta^2_p = 0.254, \text{Power} = .972$ ; nested effects: EMO within female sweat:  $F(1, 46) = 5.27, p = .026; \eta^2_p = .10, \text{Power} = .61$ ).

Finally, after presentation of aggression sweat, the P3-2 latency in response to male sweat ( $M = 1015.48 \text{ ms}, SD = 46.77$ ) is larger than in response to female sweat ( $M = 988.22 \text{ ms}, SD = 49.34$ ), but the reverse is true in case of control sweat (male control sweat:  $M = 989.47 \text{ ms}, SD = 46.94$ ; female control sweat:  $M = 1012.59 \text{ ms}, SD = 48.46$ ; EMO x DG:  $F(1, 46) = 15.70, p < .001, \eta^2_p = 0.25, \text{Power} = .97$ ; nested effects: DG within aggression sweat:  $F(1, 46) = 6.79, p = .012; \eta^2_p = .13, \text{Power} = .72$ ; DG within control sweat:  $F(1, 46) = 6.50, p = .014; \eta^2_p = .12, \text{Power} = .70$ ).

#### (d) CSD analyses

Within the P3-I latency range, men respond to male aggression sweat with cortical activations along the midline, strongest at frontopolar brain areas (see figure 2a). In response to male control sweat, a left sided parieto-occipital activation is dominant. Men's brain responses to female sweat in general is weaker than to male sweat. In response to female aggression sweat, parietal areas are bilaterally activated. Neuronal responses to female control sweat appear extremely weak and disperse.

Women show a pattern of cortical activation along the midline, with distinct clusters of activation across fronto-central and parietal areas in response to all sweat samples (see figure 2b). Simultaneously, inhibition is prominent bilaterally across fronto-temporal areas. This pattern of activation is most pronounced in response to male aggression sweat.

- Figure 2 (a, b) -

With regard to the CSERP results, an emotion-specific differential brain response could be observed when males were smelling female sweat and when females were smelling male sweat. Accordingly, CSD difference maps (aggression – control) were calculated for the respective conditions (figure 3). In males smelling females, aggression-specific activity seems to be most prominent at right parietal brain areas. In females smelling males, aggression specific activity appears to be most prominent above left frontal brain areas (CSD difference maps for all experimental conditions are plotted in the supplementary material, figure S7).

- Figure 3 -

(e) LORETA analyses

LORETA analyses are limited to the conditions resembling significant emotion-related effects (males smelling female sweat and females smelling male sweat, see figure 3). In males, the peak activation in response to female aggression sweat (as difference in relation to female control sweat) appears within the right angular gyrus (Brodmann area, BA 39). In females, the maximum activation in response to male aggression sweat (as difference in relation to male control sweat) can be observed in the dorsomedial frontal gyrus (BA 8, LORETA analyses for all difference (aggression – control) conditions are shown in the supplementary material; figure S8).

### 3. Discussion

The current study is the first to show enhanced neural processing of human aggression sweat. It is found that male aggression signals are more intensely processed than female aggression signals, and that especially women's brain responds strongly to male aggression signals. These effects seem unlikely to be consciously mediated as the sweat samples could hardly be recognized as odours.

The sweat was obtained from odour donors experiencing a strong increase in anger during being frustrated by a fictitious co-player. The increase of anger is a valid indicator of reactive aggression [37], and occurred emotion-specific (no other emotion increased simultaneously). The anger increase was accompanied by an increase of testosterone, as typically associated with PSAP induced aggressive behaviour [26]. Accordingly, almost all sweat donors reacted with overt aggressive behaviour towards their opponent.

Sweat samples from the aggression condition were rated as equally low in intensity as the control sweat samples, and both were described as predominantly light and warm. The use of the descriptor "warm" might refer to the air flow being presented by the olfactometer at body temperature, the predominant use of "light" seems to reflect a non-specific and faint odour

perception. Further, participants were not able to assign the correct gender or emotion to the donors of the sweat samples. However, across all participants, male aggression sweat was the only stimulus detected as an odour, while detection rates of all other stimuli did not differ from chance. Since the participants were aware of their constant connection to an olfactometer, they might have expected to receive olfactory stimuli at least in certain trials. Thus, we consider the participants to probably having been biased towards reporting to smell an odour, rather than reporting no odour perception. Accordingly, the detection rates reported can be considered to overestimate the true detection performance. It is concluded that the stimuli were perceived at the level of the perceptual threshold, not being associated with a specific odour quality profile. Even though being processed as relevant information in the human brain, human emotional chemosensory stimuli have repeatedly been reported to be difficult to detect or to recognize (e.g. [9, 19]). However, in the present study, male aggression sweat was the only stimulus recognized as odorous more frequently than what was to be expected by chance.

In accordance with the higher detection rates for male aggression odour, the respective chemosensory signal evoked a larger P2 amplitude and longer P3-1 and P3-2 latencies than all other stimuli. As prior work on the chemosensory communication of dominance or aggression relied on male chemosignals only [17-19], this is the first study demonstrating the strong impact of male aggression signals on the human brain. The chemosensory P2 amplitude is an indicator of pre-attentive processes and is affected by the stimulus intensity [38], therefore, its' increased amplitude in response to male aggression signals might reflect the stronger odour of male aggression signals and their capacity to catch neuronal resources. The P3 on the other hand reflects late evaluative stimulus processing and is not related to exogenous stimulus properties, but to the subjective stimulus relevance [20]. As aggression signals do not automatically induce a certain response, but might evoke fight or flight responses depending on the perceivers' own competencies, response selection strategies need to be carefully

balanced [22]. Accordingly, a prolonged P3 latency has been described to be due to effortful response selection strategies [39]. Male aggression is most often expressed as physical aggression [40] and thus can threaten physical health or can even be life threatening. Successful survival depends on a sensitive detection of such signals.

In addition to the general effects of male aggression chemosignals on the P2-amplitude and P3-1 and P3-2 latencies in male and female perceivers, the most pronounced effects on the P3-1 and P3-2 amplitudes can be observed in female participants. Within the P3 latency range, women show larger potentials (P3-1, P3-2) than men. They especially respond to male aggression sweat with much larger potentials (P3-1, P3-2) than to male control sweat or to female aggression sweat. These findings are in line with a female processing advantage of chemosensory anxiety signals [8-10] and suggest a general superior processing of human emotion-related chemosignals in women. The CSERP effects are accompanied by neuronal sources within medio-frontocentral brain regions, and neuronal inhibition within fronto-lateral regions (CSD maps). However, similar but weaker activations appear in women in response to all sweat samples. It is suggested that these findings reflect activation of the mirror neuron system, indicative of contagious effects of social emotions [41], and inhibition of brain structures related to higher order reasoning, such as executive functions (dorsolateral prefrontal cortex, [42]). Brain activity specifically related to male aggression signals in women is supposedly located in the dorsomedial prefrontal cortex (DMPFC, BA 8, LORETA difference maps). Activation of the DMPFC seems to be intimately connected to social cognition, and is considered to be involved in a self-referential evaluation of others [43], and in the translation of negative social experiences into threat-related physiological responding [44]. Thus, as indicated by the prolonged P3 latencies and the LORETA analyses, male aggression sweat not only warrants a fine-tuned sensory analyses, but in addition an immediate response selection. This is especially important for women, as globally, about one-

third of ever-partnered women have experienced physical and/or sexual intimate partner violence [45].

Men, however, respond to a lesser extent to all sweat samples, but still do show a differential brain response to aggression as contrasted to control sweat. This response occurs at a relatively late processing stage (P3-2) and is more prominent in response to female sweat. However, as male participants show almost no response to female control sweat, the significant difference is due to the fact that they still show a slight response to female aggression signals. A heightened sensitivity to same-sex aggression in males, as proposed by some authors [22], could not be statistically confirmed by the present data. However, a weak differentiation of male aggression signals from male control signals in male participants is suggested by visual inspection of the grand averages (figure 1) and direct effect testing (P3-2 amplitude: EMO within male sweat within men  $F(1, 46) = 4.14, p = .048$ ). Whereas brain responses to male aggression sweat in females could be partly due to the fact that male aggression sweat was slightly odorous but male control sweat was not, the brain responses to female aggression sweat in male participants cannot be explained by any odour related effects.

In conclusion, chemosensory aggression signals, derived from highly angry and aggressively behaving sweat donors, were obtained from and presented to both genders. The sweat samples were only weakly odorous, failed to convey a distinct odour quality profile and intensity ratings were not associated with the emotional state of the odour donors. The human brain strongly responds to male aggression signals, and especially in women a pattern of distinct activated and deactivated neuronal assemblies can be observed. Thus, in contrary to chemosensory anxiety signals, the meaning of chemosensory aggression signals varies with the gender of signal sender and perceiver. It is hypothesized that aggression signals not only need to be processed preferentially, but do prompt immediate response selection strategies, in order for the perceiver to being able to cope with the potential threat. As chemosensory

communication in humans is far less prone to effects of learning and culture than any other kind of communication, it is further suggested that the investigation of human chemosensory communication offers a unique but easy way to understand social behaviour in biologically relevant settings.

#### 4. References

- [1] Laidre, M. E. & Johnstone, R. A. 2013 Animal signals. *Curr. Biol.* **23**, R829-R833. (doi:10.1016/j.cub.2013.07.070).
- [2] Wyatt, T. D. 2014 *Pheromones and Animal Behavior*. Cambridge, Cambridge University Press.
- [3] Lübke, K. T. & Pause, B. M. 2015 Always follow your nose: The functional significance of social chemosignals in human reproduction and survival. *Horm. Behav.* **68**, 134-144. (doi:10.1016/j.yhbeh.2014.10.001).
- [4] Levy, D. R. & Yizhar, O. 2018 Stress and sociability. *Nat. Neurosci.* **21**, 304-306. (doi:10.1038/s41593-018-0088-2).
- [5] Lang, P. J., Davis, M. & Ohman, A. 2000 Fear and anxiety: Animal models and human cognitive psychophysiology. *J. Affect. Disord.* **61**, 137-159. (doi:10.1016/S0165-0327(00)00343-8).
- [6] de Groot, J. H. B. & Smeets, M. A. M. 2017 Human fear chemosignaling: Evidence from a Meta-Analysis. *Chem. Senses* **42**, 663-673. (doi:10.1093/chemse/bjx049).
- [7] Pause, B. M. 2017 Human chemosensory communication. In *Springer Handbook of Odour* (ed. A. Buettner), pp. 987-1010. Berlin, Springer.
- [8] de Groot, J. H., Semin, G. R. & Smeets, M. A. 2014 Chemical communication of fear: A case of male-female asymmetry. *J. Exp. Psychol. Gen.* **143**, 1515-1525. (doi:10.1037/a0035950).
- [9] Pause, B. M., Lübke, K., Laudien, J. H. & Ferstl, R. 2010 Intensified neuronal investment in the processing of chemosensory anxiety signals in non-socially anxious and socially anxious individuals. *PLoS ONE* **5**, e10342. (doi:10.1371/journal.pone.0010342).

- [10] Pause, B. M., Ohrt, A., Prehn, A. & Ferstl, R. 2004 Positive emotional priming of facial affect perception in females is diminished by chemosensory anxiety signals. *Chem. Senses* **29**, 797-805. (doi:10.1093/chemse/bjh245).
- [11] Nelson, R. J. & Trainor, B. C. 2007 Neural mechanisms of aggression. *Nat. Rev. Neurosci.* **8**, 536-546. (doi:10.1038/nrn2174).
- [12] Lopez, P. & Martin, J. 2002 Chemical rival recognition decreases aggression levels in male Iberian wall lizards, *Podarcis hispanica*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **51**, 461-465. (doi:10.1007/s00265-001-0447-x).
- [13] Rich, T. J. & Hurst, J. L. 1998 Scent marks as reliable signals of the competitive ability of mates. *Anim. Behav.* **56**, 727-735. (doi:10.1006/anbe.1998.0803).
- [14] Stowers, L., Cameron, P. & Keller, J. A. 2013 Ominous odors: olfactory control of instinctive fear and aggression in mice. *Curr. Opin. Neurobiol.* **23**, 339-345. (doi:10.1016/j.conb.2013.01.007).
- [15] Hurst, J. L. 1993 The priming effects of urine substrate marks on interactions between male house mice, *Mus musculus domesticus* Schwarz & Schwarz. *Anim. Behav.* **45**, 55-81. (doi:https://doi.org/10.1006/anbe.1993.1007).
- [16] Mucignat-Caretta, C., Cavaggioni, A. & Caretta, A. 2004 Male urinary chemosignals differentially affect aggressive behavior in male mice. *J. Chem. Ecol.* **30**, 777-791. (doi:10.1023/B:Joec.0000028431.29484.D7).
- [17] Adolph, D., Schlösser, S., Hawighorst, M. & Pause, B. M. 2010 Chemosensory signals of competition increase the skin conductance response in humans. *Physiol. Behav.* **101**, 666-671. (doi:10.1016/j.physbeh.2010.08.004).
- [18] Mutic, S., Parma, V., Brünner, Y. F. & Freiherr, J. 2016 You smell dangerous: communicating fight responses through human chemosignals of aggression. *Chem. Senses* **41**, 35-43. (doi:10.1093/chemse/bjv058).

- [19] Mutic, S., Brünner, Y. F., Rodriguez-Raecke, R., Wiesmann, M. & Freiherr, J. 2017 Chemosensory danger detection in the human brain: Body odor communicating aggression modulates limbic system activation. *Neuropsychologia* **99**, 187-198. (doi:10.1016/j.neuropsychologia.2017.02.018).
- [20] Pause, B. M. & Krauel, K. 2000 Chemosensory event-related potentials (CSERP) as a key to the psychology of odors. *Int. J. Psychophysiol.* **36**, 105-122. (doi:10.1016/S0167-8760(99)00105-1).
- [21] Archer, J. 2009 Does sexual selection explain human sex differences in aggression? *Behav. Brain Sci.* **32**, 249-311. (doi:10.1017/S0140525x09990951).
- [22] Buss, D. M. & Shackelford, T. K. 1997 Human aggression in evolutionary psychological perspective. *Clin. Psychol. Rev.* **17**, 605-619. (doi:10.1016/S0272-7358(97)00037-8).
- [23] Annett, M. 1970 A classification of hand preference by association analysis. *Br. J. Psychol.* **61**, 303-321.
- [24] Doty, R. L. 1997 Studies of human olfaction from the University of Pennsylvania Smell and Taste Center. *Chem. Senses* **22**, 565-586. (doi:10.1093/chemse/22.5.565).
- [25] Cherek, D. R. 1981 Effects of smoking different doses of nicotine on human aggressive behavior. *Psychopharmacology (Berl.)* **75**, 339-345. (doi:10.1007/bf00435849).
- [26] Carré, J. M. & McCormick, C. M. 2008 Aggressive behavior and change in salivary testosterone concentrations predict willingness to engage in a competitive task. *Horm. Behav.* **54**, 403-409. (doi:10.1016/j.yhbeh.2008.04.008).
- [27] Kobal, G. 2003 Electrophysiological measurement of olfactory function. In *Handbook of Olfaction and Gustation* (ed. R. L. Doty), pp. 229-250. New York, Marcel Dekker.
- [28] Pause, B. M., Krauel, K., Sojka, B. & Ferstl, R. 1999 Is odor processing related to oral breathing? *Int. J. Psychophysiol.* **32**, 251-260. (doi:10.1016/S0167-8760(99)00020-3).
- [29] Dravnieks, A., Masurat, T. & Lamm, R. A. 1984 Hedonics of odors and odor descriptors. *J. Air Pollut. Control Assoc.* **34**, 752-755. (doi:10.1080/00022470.1984.10465810).

- [30] Gratton, G., Coles, M. G. & Donchin, E. 1983 A new method for off-line removal of ocular artifact. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* **55**, 468-484. (doi:10.1016/0013-4694(83)90135-9).
- [31] Page, M. C., Braver, S. L. & Kinnon, D. P. 2003 *Levine's guide to SPSS for analysis of variance*. New Jersey, Lawrence Erlbaum Associates.
- [32] Perrin, F., Pernier, J., Bertrand, O. & Echallier, J. F. 1989 Spherical splines for scalp potential and current density mapping. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* **72**, 184-187. (doi:10.1016/0013-4694(89)90180-6).
- [33] Pascual-Marqui, R. D., Michel, C. M. & Lehmann, D. 1994 Low resolution electromagnetic tomography: A new method for localizing electrical activity in the brain. *Int. J. Psychophysiol.* **18**, 49-65.
- [34] Pascual-Marqui, R. D., Lehmann, D., Koenig, T., Kochi, K., Merlo, M. C., Hell, D. & Koukkou, M. 1999 Low resolution brain electromagnetic tomography (LORETA) functional imaging in acute, neuroleptic-naive, first-episode, productive schizophrenia. *Psychiatry Res.* **90**, 169-179.
- [35] Collins, D. L., Neelin, P., Peters, T. M. & Evans, A. C. 1994 Automatic 3D intersubject registration of MR volumetric data in standardized Talairach space. *J. Comput. Assist. Tomogr.* **18**, 192-205. (doi:10.1097/00004728-199403000-00005).
- [36] Talairach, J. & Tournoux, P. 1988 *Co-planar stereotaxic atlas of the human brain*. Stuttgart, Thieme.
- [37] Wrangham, R. W. 2018 Two types of aggression in human evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **115**, 245-253. (doi:10.1073/pnas.1713611115).
- [38] Pause, B. M., Sojka, B., Krauel, K. & Ferstl, R. 1996 The nature of the late positive complex within the olfactory event-related potential (OERP). *Psychophysiology* **33**, 376-384. (doi:10.1111/j.1469-8986.1996.tb01062.x).

- [39] Verleger, R. 1997 On the utility of P3 latency as an index of mental chronometry. *Psychophysiology* **34**, 131-156. (doi:10.1111/j.1469-8986.1997.tb02125.x).
- [40] Archer, J. 2004 Sex differences in aggression in real-world settings: A meta-analytic review. *Rev. Gen. Psychol.* **8**, 291-322. (doi:10.1037/1089-2680.8.4.291).
- [41] Hoenen, M., Lübke, K. T. & Pause, B. M. 2018 Empathic cognitions affected by undetectable social chemosignals: An EEG study on Visually evoked empathy for pain in an auditory and chemosensory context. *Front. Behav. Neurosci.* **12**. (doi:10.3389/fnbeh.2018.00243).
- [42] Gilbert, S. J. & Burgess, P. W. 2008 Executive function. *Curr. Biol.* **18**, R110-R114. (doi:10.1016/j.cub.2007.12.014).
- [43] Northoff, G. & Bermpohl, F. 2004 Cortical midline structures and the self. *Trends Cogn. Sci.* **8**, 102-107. (doi:10.1016/j.tics.2004.01.004).
- [44] Eisenberger, N. I. & Cole, S. W. 2012 Social neuroscience and health: Neurophysiological mechanisms linking social ties with physical health. *Nat. Neurosci.* **15**, 669-674. (doi:10.1038/nn.3086).
- [45] Devries, K. M., Mak, J. Y. T., Garcia-Moreno, C., Petzold, M., Child, J. C., Falder, G., Lim, S., Bacchus, L. J., Engell, R. E., Rosenfeld, L., et al. 2013 The global prevalence of intimate partner violence against women. *Science* **340**, 1527-1528. (doi:10.1126/science.1240937).

## Figure legends

Figure 1. Grand averages of the CSERP across male (left column) and female (right column) participants in response to male (upper row) and female (lower row) sweat. Black lines indicate CSERPs to aggression sweat and dotted lines indicate CSERPs to control sweat. Time point 0 refers to the valve activation.

Figure 2. Current source density (CSD) maps (two dimensional smoothing for a view across all electrodes) at the time of the total mean P3-1 latency peak (810 ms). (a) CSD maps of men in response to male aggression sweat (upper left), male control sweat (upper right), female aggression sweat (lower left), and female control sweat (lower right). (b) CSD maps of women in response to male aggression sweat (upper left), male control sweat (upper right), female aggression sweat (lower left), and female control sweat (lower right). Red colours represent cortical activation (neuronal sources) and blue colours represent cortical deactivation (neuronal sinks).

Figure 3. Current source density (CSD) difference maps (two dimensional smoothing for a view across all electrodes) of differential CSERPs of male participants in response to female aggression minus female control sweat (left, top) and female participants in response to male aggression minus male control sweat (left, bottom) at the time of the total mean P3-1 latency peak (810 ms). Red colours represent cortical activation (neuronal sources) and blue colours represent cortical deactivation (neuronal sinks). Low Resolution Electromagnetic Tomography (LORETA) maps depicting the location of the maximum current density (in  $\mu\text{A}/\text{mm}^2$ ) at the time of the total P3-1 latency (810 ms) of men responding to female aggression sweat (in contrast to female control sweat, right, top), and women responding to male aggression sweat (in contrast to male control sweat, right, bottom).

**Chemosensory communication of aggression:  
Women's fine-tuned neural processing of male aggression signals**

**Supplementary Material**

PART A: SWEAT DONATION

PART B: MAIN EXPERIMENT

Bettina M. Pause, Dunja Storch, Katrin T. Lübke

Department of Experimental Psychology, Heinrich-Heine-University Düsseldorf, D-40225  
Düsseldorf, Germany

Correspondence:

Bettina M. Pause

Department of Experimental Psychology, Heinrich-Heine-University Duesseldorf

Universitaetsstrasse 1, D-40225 Duesseldorf, FRG

Tel.: +49 211-81-14384, Fax: +49 211-80-12019

Email: [bettina.pause@hhu.de](mailto:bettina.pause@hhu.de)

## PART A: SWEAT DONATION

### 1. Methods

Seventeen women and 17 men (mean age = 23.7 years, SD = 4.9, range = 18-44, with no significant difference between men and women,  $p = .389$ ) were recruited as sweat donors. Their body-mass-index ranged from 18.0 to 28.6 kg/m<sup>2</sup> ( $M = 22.6$ ,  $SD = 2.6$ ). All sweat donors reported being non-smokers and of European origin, and denied any acute or chronic medication. No donor indicated suffering from any neurological, psychiatric, endocrine, or immunological disease, or using drugs. All donors shaved their axillary hair 2 days before each session. They were advised to wash their armpits exclusively with an odourless medical soap (Eubos®, Dr. Hobein GmbH, Germany) the day before, and only with water the day of the body odour donation. Further, they were instructed to refrain from eating garlic, onions, asparagus, or any other spicy or aromatic food during 24 h prior to the sweat donation. Female donors either reported having a regular menstrual cycle ( $n = 5$ ) or using oral contraceptives ( $n = 12$ ). Naturally cycling women were required to be in the follicular phase of their menstrual cycle in both donation conditions. All donors gave written informed consent, and were paid for their donation.

Axillary sweat was sampled on cotton pads (ebelin cotton pads, dm-drogerie markt GmbH & CoKG, Karlsruhe, Germany) from both armpits for a duration of 94.4 min ( $SD = 8.3$ ). The donors first attended the aggression induction session, and 1-16 ( $M = 4.4$ ,  $SD = 3.8$ ) days later a non-emotional control session. As the order of sessions was not counterbalanced, all odour donors were treated equal. Emotional carry over effects were precluded, because the sessions were separated by at least one day. Within the aggression condition, participants' thoughts were primed for aggressive contents by presenting video clips of aggressive encounters (duration: 17 min; e.g. boxing, street fights, martial art fights). Afterwards, the participants were exposed to the Point Subtraction Aggression Paradigm (PSAP, [1, 2]). The

PSAP is a computer based game (programmed using Presentation 16.7, Neurobehavioral Systems, USA), divided into three blocks à 12 minutes separated by two breaks of two minutes each (figure S1). Within this game, the participants' task is to collect as many points as possible via button presses, while a fictitious opponent simultaneously is stealing these points (frustration, one point was subtracted from the donors' account randomly every 6 to 60 seconds). Participants can choose between three behavioural strategies: By pressing button A 100 times, one point is added to their account (gain orientated behaviour). By pressing button B 10 times, one point is deleted from their opponents account (aggressive behaviour), and 10 presses of button C saves the participants account for a short period of time (withdrawal-related behaviour; frustration free interval varied randomly between 60 and 120 seconds). At the end of the session, PSAP points could be exchanged to euros (1 point = 0.20 €). None of the donors stated any concern regarding the cover story (inquired by open questions on the interaction with the fictional co-player; e.g. "What is your opinion about your co-player?").

In the control session, the priming video clips were replaced by clips extracted from a documentary science movie on the origin of life (17 min), and the PSAP was replaced by a construction computer game (Lego Digital Designer 4.3, LEGO Group, Denmark, 40 min). Participants were instructed to play the construction game in order to evaluate the game. Figure S1 represents the structure of the aggression and the control condition, including psychological and physiological measurements.

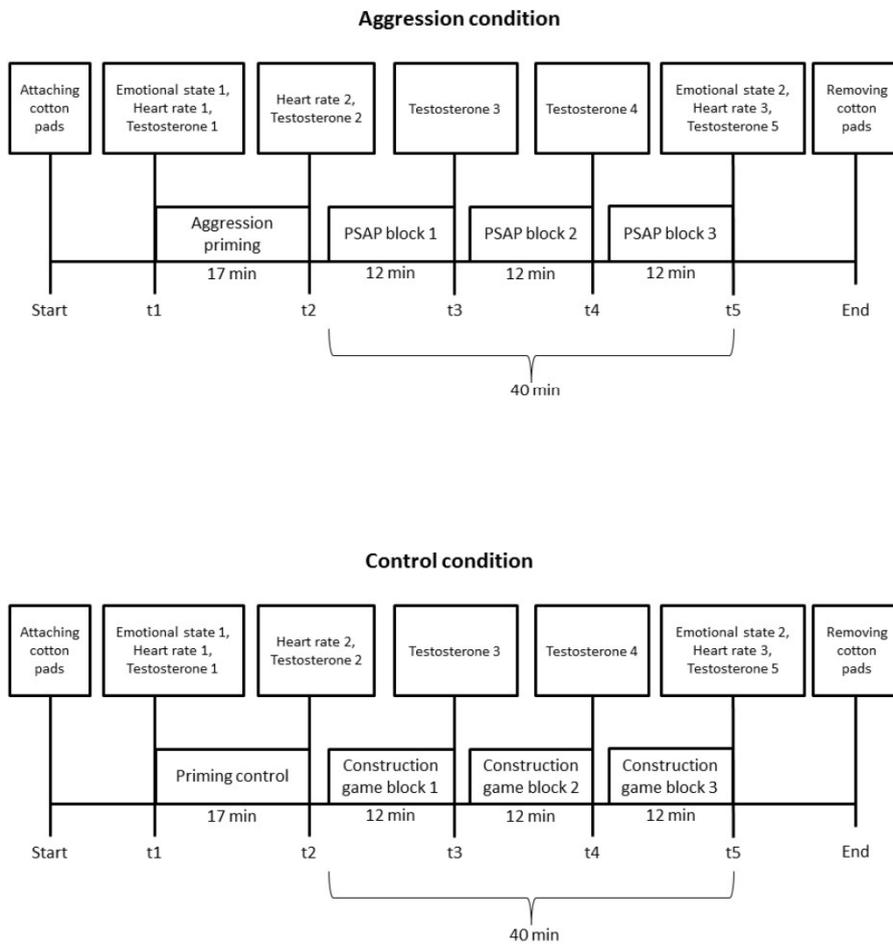


Figure S1: Sweat donation. Time course of measurements during the aggression and the control conditions.

## 2. Results

Almost all donors (30 out of 34; 15 male, 15 female) showed overt aggressive behaviour ( $M = 17.2\%$  of the intra-individual behaviour,  $SD = 13.8\%$ ) by hitting button B during the PSAP game.

Donors reported their emotional state via six visual analogue scales (anger, disgust, fear, happiness, sadness, surprise; 0 = “not at all” to 10 = “extremely”) at the beginning of each session and after the PSAP or the construction game, respectively (figure S1). Donors reported a stronger increase of anger during the aggression condition ( $M = +1.96$ ,  $SD = 1.88$ ) than during the control condition ( $M = -0.16$ ,  $SD = 1.34$ ; SESSION:  $F(1, 32) = 37.96$ ,  $p < .001$ ,  $\eta^2_p = .54$ , Power: 1.00; see figure S2). During the aggression condition, self-reported anxiety decreased to a stronger degree ( $M = -0.66$ ,  $SD = 1.17$ ) than during the control condition ( $M = -0.34$ ,  $SD = 0.79$ ; SESSION:  $F(1, 32) = 4.30$ ,  $p = .046$ ,  $\eta^2_p = .12$ , Power: .52). All other emotions were not differently affected by either condition (see table S1 for the mean values of each emotion, table S2 for all ANOVA results, and figure S2 for a graphic results depiction). Only participants with a stronger increase in self-reported anger in the aggression session compared to the control session were included as donors.

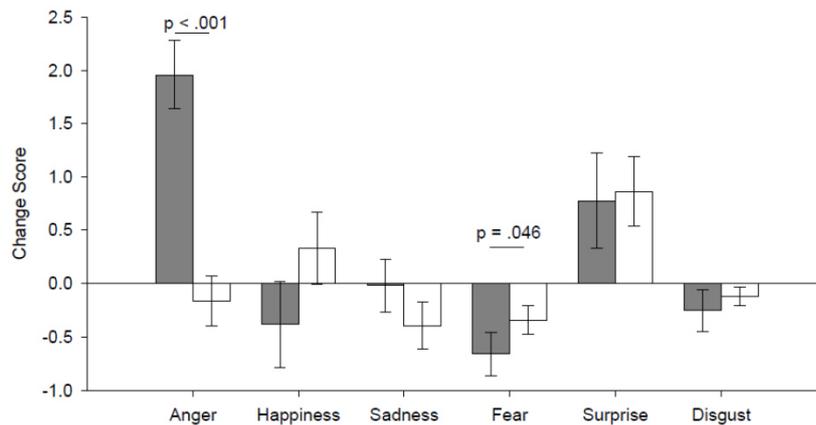


Figure S2. Donors' mean (+ SEM) change of self-reported basic emotions ( $t_5 - t_1$ ) within the aggression session (grey bars) compared to the control session (white bars).

Table S1. Change of the donors' emotional state during the sweat donation sessions.

Emotion	Change during aggression session		Change during control session	
	M	SD	M	SD
Anger	1.96	1.88	-0.16	1.34
Disgust	-0.25	1.13	-0.12	0.51
Fear	-0.66	1.17	-0.34	0.79
Happiness	-0.38	2.34	0.33	1.96
Sadness	-0.02	1.44	-0.39	1.29
Surprise	0.78	2.60	0.86	1.89

Notes: M = mean, SD = standard deviation. The "increase during session" is defined as the difference value between the emotional state after the session and before the session. Range: 0-10.

Table S2. Analyses of variance of the change of donors' emotional state during the sweat donation sessions (SESSION x DONOR's GENDER).

Effect	Anger	Disgust	Fear	Happiness	Sadness	Surprise
SESSION	AS > CS***		AS < CS*			
DG						
SESSION x DG	AS > CS in MP*** AS > CS in FP**					

Notes: SESSION: AS = aggression session, CS = control session, DG = Donors' gender: FP = female participants, MP = male participants, \*\*\*  $p \leq .001$ , \*\*  $p \leq .01$ , \*  $p \leq .05$ .

In order to detect changes in testosterone secretion in response to aggression induction, saliva samples were obtained at five time points throughout the aggression session and the control session (figure S1, analysed by means of "Testosterone Saliva Kits", Tecan IBL international, Hamburg, Germany). Due to a modification of the Saliva Kits by the distribution company, only data of the aggression session could be analysed. Data of 4 donors were excluded from testosterone analysis due to being extreme outliers (with values exceeding the upper quartile by 3 times the interquartile range). The remaining 30 donors showed an increase ( $M = 9.28$  pg/ml,  $SD = 24.26$  pg/ml, mean change score of  $t_2$ ,  $t_3$ ,  $t_4$  relative to baseline) in salivary testosterone during being primed with aggressive video content and during the PSAP ( $t(29) = 2.09$ ,  $p = .045$ , one-sample t-test against 0), while their

testosterone level returned to baseline when the PSAP had ended ( $M = -1.38$  pg/ml,  $SD = 27.29$  pg/ml, change score of t5 relative to baseline; see figure S3).

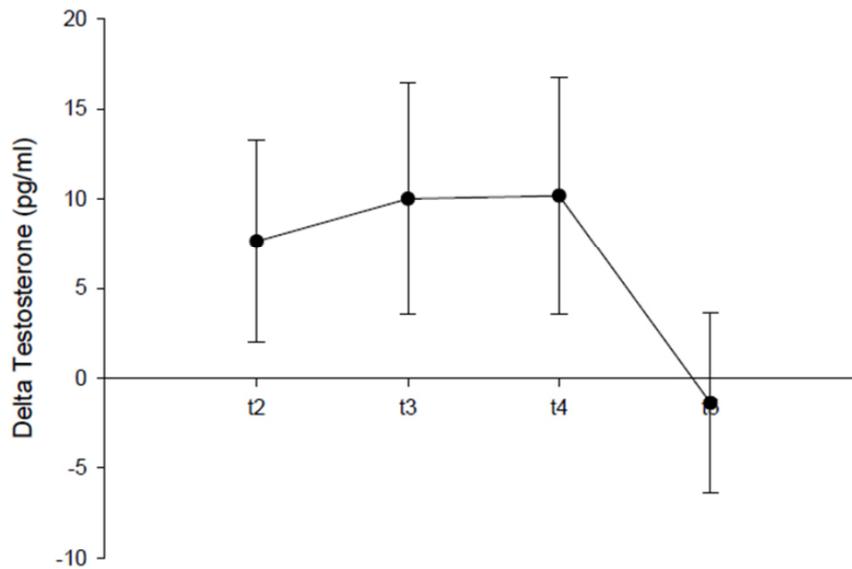


Figure S3. Donors' mean ( $\pm$  SEM) changes of testosterone level in reference to baseline (t1) throughout the aggression session; t2 = following aggression priming, t3 = following the first block of the Point Subtraction Aggression Paradigm (PSAP), t4 = following the second block of the PSAP, t5 = following the third block of the PSAP/ end of the session.

The donors' heart rate was sampled using a mobile pulse monitor (Omron R4 Plus Intellisense, Omron Medizintechnik Handelsgesellschaft mbH, Mannheim, Germany) on three occasions in each session (t1, t2, t5, see fig. S1). Donors' mean (t2, t5) baseline-corrected heartrate decreased during the control session, but did not change during the aggression condition (Session:  $F(1, 32) = 13.18$ ,  $p = .001$ ,  $\eta^2_p = .29$ , Power = 0.94; effects including gender were not significant, all  $ps > .10$ ; for mean values see table S3 in the supplementary material).

Table S3. Donors' mean (t2, t5) baseline-corrected heartrate during the sweat donation sessions.

Group	Aggression session		Control session	
	M [BPM]	SD [BPM]	M [BPM]	SD [BPM]
Male donors	1.32	5.61	-3.12	3.86
Female donors	-0.18	6.80	-6.00	6.37
All donors	0.57	6.18	-4.56	5.39

Notes: M = mean, SD = standard deviation, BPM = beats per minute.

## PART B: MAIN EXPERIMENT

### 1. Methods

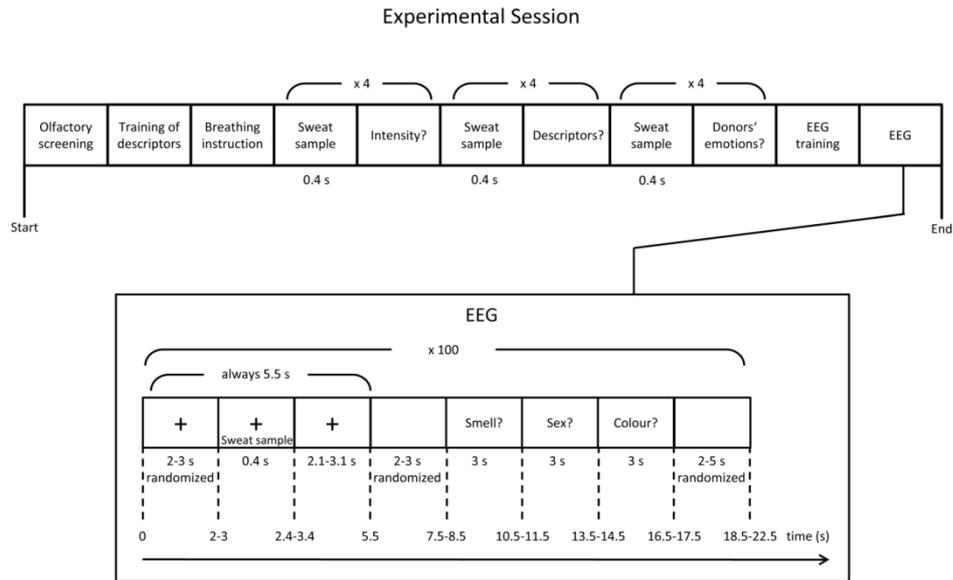


Figure S4: Time course of the experimental session. First, a brief olfactory screening was carried out. Then the large verbal descriptor list was trained and afterwards participants were instructed and trained on the velopharyngeal closure technique. Then, the odour ratings (intensity, verbal descriptors, donors' emotions) were obtained. Finally, the EEG and the detection rates were recorded.

### 2. Results

#### Detection rates and stimulus ratings

Table S4. Stimulus detection

Group	Male aggression sweat		Male control sweat		Female aggression sweat		Female control sweat	
	M [%]	SD	M [%]	SD	M [%]	SD	M [%]	SD
Male participants	57.74	30.34	55.13	26.50	49.39	27.91	51.13	29.22
Female participants	62.08	30.14	49.28	29.32	50.40	30.22	43.52	27.04
All participants	60.00	29.99	52.08	27.87	49.92	28.83	47.17	28.07

Notes: M = mean, SD = standard deviation (+/-).

Table S5. Assessments of donors' gender

Group	Male aggression sweat		Male control sweat		Female aggression sweat		Female control sweat	
	M [%]	SD	M [%]	SD	M [%]	SD	M [%]	SD
Male participants	50.44	19.46	44.57	16.65	52.82	17.51	55.20	16.52
Female participants	54.42	14.38	50.60	19.92	53.50	13.10	51.03	14.80
All participants	52.51	16.94	47.71	18.49	53.17	15.21	53.03	15.62

Notes: M = mean, SD = standard deviation (+/-).

Table S6. Odour intensity ratings

Group	Male aggression sweat		Male control sweat		Female aggression sweat		Female control sweat	
	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD
Male participants	3.70	2.23	3.17	2.04	3.04	1.92	2.61	1.62
Female participants	3.60	2.29	2.88	1.90	2.40	1.94	2.76	1.92
All participants	3.65	2.24	3.02	1.95	2.71	1.94	2.69	1.76

Notes: M = mean, SD = standard deviation. Range: 1-9.

Table S7. Suspicion of donors' emotional state

Ascribed Emotion	Male aggression sweat		Male control sweat		Female aggression sweat		Female control sweat	
	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD
Anger	1.84	1.91	1.77	2.09	1.78	2.02	1.78	2.12
Fear	2.57	2.64	1.56	1.55	1.89	2.16	1.58	2.09
Happiness	1.28	1.61	2.28	2.48	2.18	2.28	1.98	2.25

Notes: M = mean, SD = standard deviation. Range: 0-10.

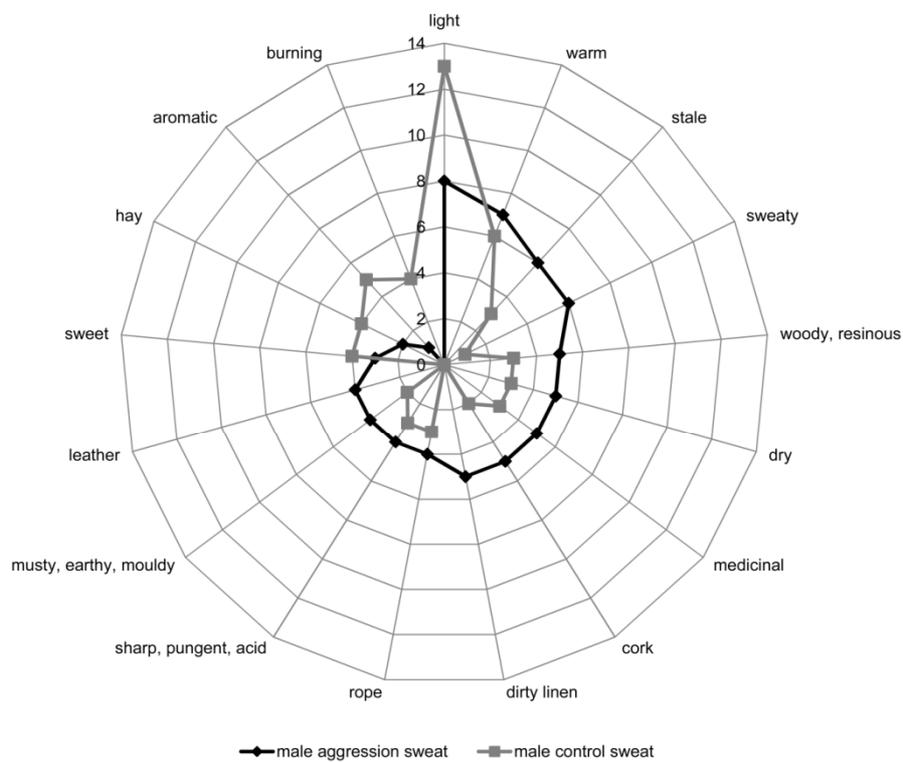


Figure S5. Frequency of verbal descriptors assigned to male sweat samples. Only descriptors chosen at least 4 times to describe one of the samples are depicted.

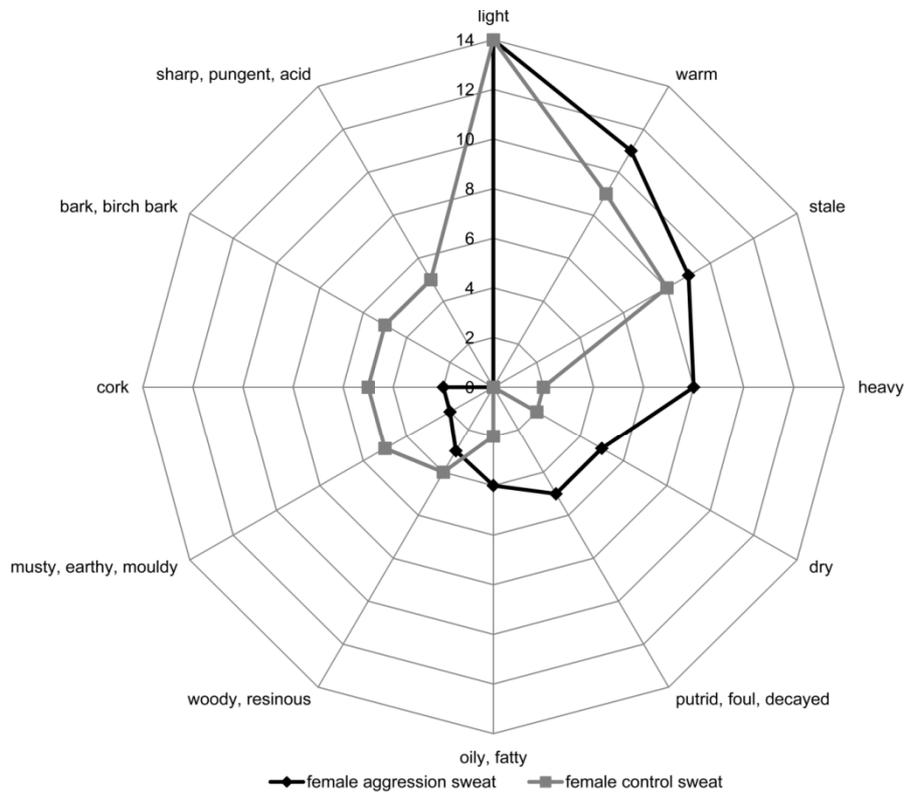


Figure S6. Frequency of verbal descriptors assigned to female sweat samples. Only descriptors chosen at least 4 times to describe one of the samples are depicted.

## Psychophysiology

### Local distribution of CSERP components

#### Amplitudes

##### P2

Independent of the sagittal level, the P2 amplitude appears largest at midline as compared to left and right electrode pools (TRANS:  $F(2, 92) = 41.44, p < .001, \eta^2_p = .47, \text{Power} = 1.00$ ; SAG x TRANS;  $F(4, 184) = 5.67, p = .002, \eta^2_p = .11, \text{Power} = .98$ ; nested effects: left vs. midline:  $t(47) = 6.62, p < .001$ ; midline vs. right:  $t(47) = 7.08, p < .001$ ; midline:  $M = 2.71 \mu\text{V}, SD = 2.16$ , left:  $M = 1.26 \mu\text{V}, SD = 1.36$ ; right:  $M = 1.36 \mu\text{V}, SD = 1.41$ ). The maximum P2 amplitude can be detected above central-midline ( $M = 3.17 \mu\text{V}, SD = 2.41$ ) scalp areas (posterior-midline:  $M = 2.69 \mu\text{V}, SD = 2.39$ , anterior-midline:  $M = 2.27 \mu\text{V}, SD = 2.02$ ; SAG x TRANS; nested effects: central-midline vs. anterior-midline:  $t(47) = 4.30, p < .001$ ; central-midline vs. posterior-midline:  $t(47) = 5.27, p < .001$ ; due to this interaction, the main effect SAG is invalidated).

##### P3-1

Similar to the P2 component, the P3-1 amplitude appears with a dominance across midline scalp regions at all steps of the sagittal level (TRANS:  $F(2, 92) = 46.48, p < .001, \eta^2_p = .50, \text{Power} = 1.00$ ; SAG x TRANS;  $F(4, 184) = 7.92, p < .001, \eta^2_p = .15, \text{Power} = 1.00$ ; nested effects: left vs. midline:  $t(47) = 6.95, p < .001$ ; midline vs. right:  $t(47) = 7.17, p < .001$ ; left:  $M = 1.88, SD = 1.67$ ; midline:  $M = 3.81 \mu\text{V}, SD = 2.71 \mu\text{V}$ ; right:  $M = 2.09 \mu\text{V}, SD = 1.82 \mu\text{V}$ ). Above midline scalp areas, the P3-1 amplitude is largest within the central sagittal line ( $M = 4.50 \mu\text{V}, SD = 3.08 \mu$ ) compared to the anterior ( $M = 2.78 \mu\text{V}, SD = 2.46 \mu$ ) and posterior line ( $M = 4.15 \mu\text{V}, SD = 3.08$ ; SAG x TRANS; nested effects: anterior-midline vs. central-midline:  $t(47) = 6.32, p < .001$ ; anterior-midline vs. posterior-midline:  $t(47) = 4.36, p$

< .001; central-midline vs. posterior-midline:  $t(47) = 3.37, p = .001$ ). However, in contrast to the P2 amplitude, the P3-1 amplitude displays a parietal dominance above left and right sided electrodes (SAG x TRANS; nested effects: poster-left vs. central-left:  $t(47) = 2.72, p = .009$ ; posterior-right vs. central-right:  $t(47) = 2.50, p = .016$ ; due to the interaction SAG x TRANS, the main effect SAG is invalidated).

### P3-2

The local distribution of the P3-2 component mainly resembles the distribution of the P3-1 component. It is largest above midline as compared to left and right electrodes (TRANS:  $F(2, 92) = 36.62, p < .001, \eta^2_p = .44, \text{Power} = 1.00$ ; SAG x TRANS:  $F(4, 184) = 5.79, p = .002, \eta^2_p = .11, \text{Power} = .98$ ; nested effects: left vs. midline:  $t(47) = 6.26, p < .001$ ; midline vs. right:  $t(47) = 6.43, p < .001$ ; midline:  $M = 3.61 \mu\text{V}, SD = 2.72$ ; left:  $M = 1.78 \mu\text{V}, SD = 1.71$ ; right:  $M = 1.92 \mu\text{V}, SD = 1.85$ ).

Similar to the P3-1 component, the P3-2 amplitude is larger across central midline ( $M = 4.26 \mu\text{V}, SD = 3.17 \mu\text{V}$ ) electrode pools compared to anterior-midline ( $M = 2.57 \mu\text{V}, SD = 2.46 \mu\text{V}$ ) and posterior-midline electrode pools ( $M = 4.01 \mu\text{V}, SD = 3.09 \mu\text{V}$ ; SAG x TRANS:  $F(4, 184) = 5.79, p = .002, \eta^2_p = .11, \text{Power} = .98$ ; nested effects: anterior-midline vs. central-midline:  $t(47) = 5.67, p < .001$ ; anterior-midline vs. posterior-midline:  $t(47) = 4.21, p < .001$ ; central-midline vs. posterior-midline:  $t(47) = 2.24, p = .030$ ). However, at left and right sided electrodes the P3-2 component shows a parietal dominance (SAG x TRANS; nested effects: poster-left vs. central-left:  $t(47) = 2.50, p = .016$ ; posterior-right vs. central-right:  $t(47) = 2.29, p = .027$ ; due to the interaction SAG x TRANS, the main effect SAG is invalidated).

Latencies

The latencies of either component are unaffected by transversal and sagittal position factors (all ps > .055).

Overview on all ANOVA CSERP results

Table S8. ANOVA results of CSERP amplitudes: Significant main effects, interactions, and single comparisons.

Effect	P2	P3-1	P3-2
EMO			AS > CS*
DG		MS > FS*	MS > FS**
SAG	c > a*** p > a**	c, p > a**	c, p > a***
TRANS	m > l, r***	m > l, r***	m > l, r***
DG x TRANS			MS > FS in l**, m***, r*
PG x TRANS		FP > MP in m*	FP > MP in m*
SAG x TRANS	c, p > a in l*** c > a, p in m*** p > a in r** c > a in r***  m > l, r in a, c, p***	c, p > a in l, m, r*** p > c in l**, r* c > p in m***  m > l, r in a, c, p***	c, p > a in l, m, r*** p > c in l, r* c > p in m*  m > l, r in a, c, p***
EMO x DG	MS > FS in AS*	AS > CS in MS**  MS > FS in AS**	AS > CS in MS**  MS > FS in AS***
EMO x DG x PG		AS > CS in MS in FP**  MS > FS in AS in FP***  FP > MP in CS in FS*	AS > CS in MS in FP** AS > CS in FS in MP*  MS > FS in AS in FP***  FP > MP in CS in FS*
EMO x DG x TRANS		AS > CS in MS in l**, m*  MS > FS in AS in l***, m***, r*	

Notes: EMO = Emotion: AS = aggression sweat, CS = control sweat, PG = Participants' gender: FP = female participants, MP = male participants, DG = Donors' gender: MS = male sweat, FS = female sweat, SAG = Sagittal line: a = anterior, c = central, p = posterior, TRANS = Transversal line: l = left, m = midline, r = right, \*\*\*p ≤ .001, \*\*p ≤ .01, \*p ≤ .05.

Table S9. ANOVA results of CSERP latencies: Significant main effects, interactions, and single comparisons.

Effect	P3-1 latency	P3-2 latency
EMO x DG		AS > CS in MS** CS > AS in FS*  MS > FS in AS* FS > MS in CS*
EMO x DG x TRANS	AS > CS in MS in l**	

Notes: EMO = Emotion: AS = aggression sweat, CS = control sweat, PG = Participants' gender: FP = female participants, MP = male participants, DG = Donors' gender: MS = male sweat, FS = female sweat, TRANS = Transversal line: l = left, m = midline, r = right, \*\*\*  $p \leq .001$ , \*\*  $p \leq .01$ , \* $p \leq .05$ .

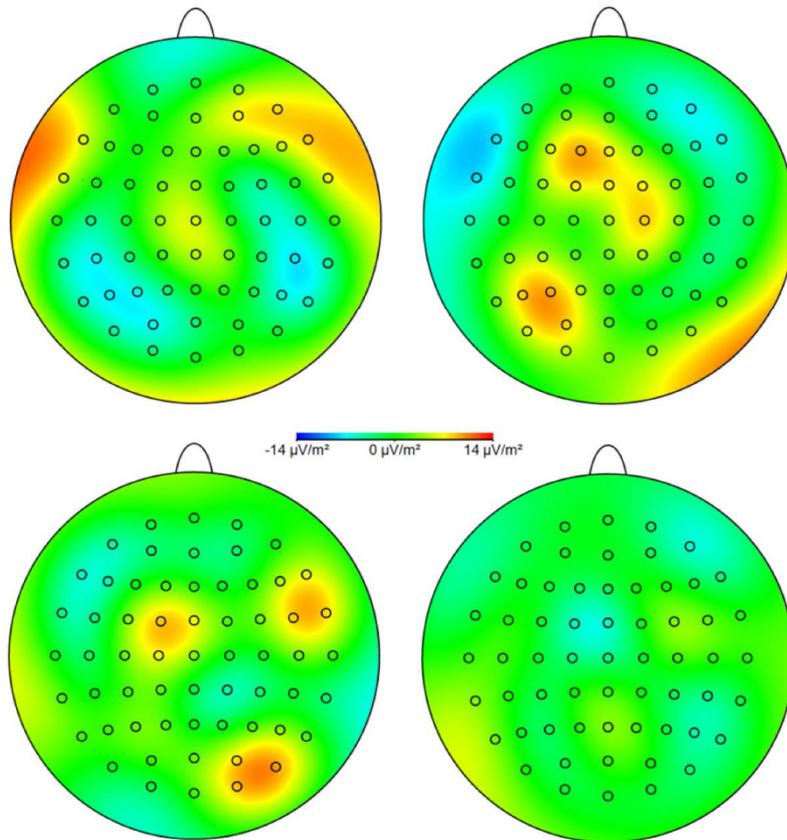


Figure S7. Current source density (CSD) difference maps (two dimensional smoothing for a view across all electrodes) of male (left column) and female participants (right column) based on differential CSERPs of responses to male aggression minus male control sweat (upper row) and female aggression minus female control sweat (lower row) at the time of the total mean P3-1 latency peak (810 ms). Red colours represent cortical activation (neuronal sources) and blue colours represent cortical deactivation (neuronal sinks).

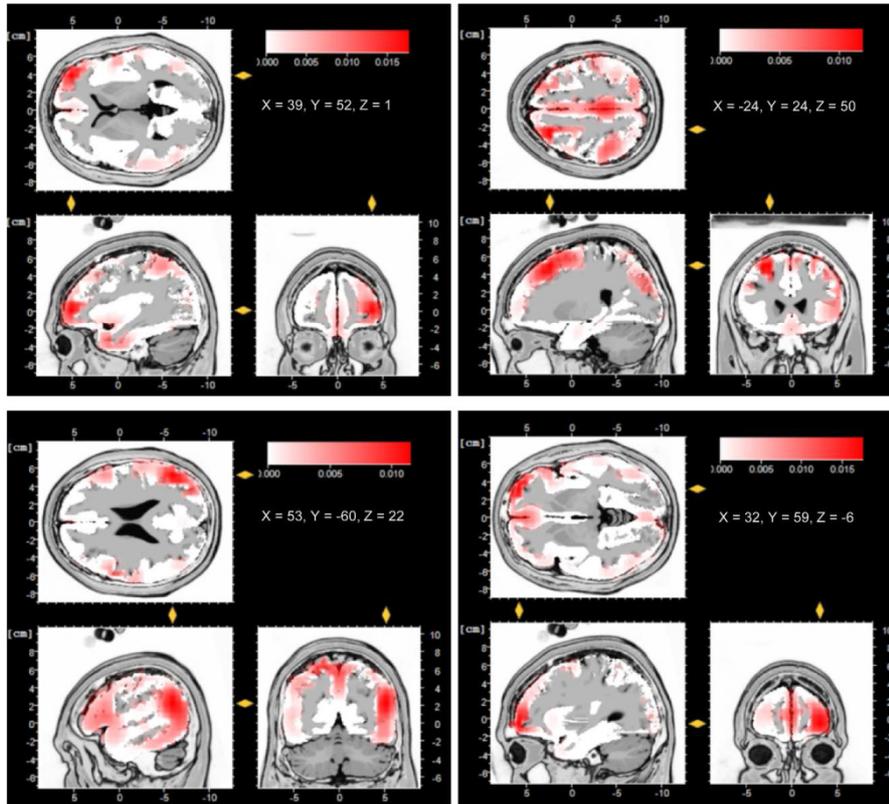


Figure S8. Low Resolution Electromagnetic Tomography (LORETA) maps depicting the location of the maximum current density (in  $\mu\text{A}/\text{mm}^2$ ) at the time of the total P3-1 latency (810 ms) of men responding to male aggression sweat (in contrast to male control sweat, upper left), women responding to male aggression sweat (in contrast to male control sweat, upper right), men responding to female aggression sweat (in contrast to female control sweat, lower left), and women responding to female aggression sweat (in contrast to female control sweat, lower right).

## References

- [1] Cherek, D. R. 1981 Effects of smoking different doses of nicotine on human aggressive behavior. *Psychopharmacology (Berl.)* **75**, 339-345. (doi:10.1007/bf00435849).
- [2] Carré, J. M. & McCormick, C. M. 2008 Aggressive behavior and change in salivary testosterone concentrations predict willingness to engage in a competitive task. *Horm. Behav.* **54**, 403-409. (doi:10.1016/j.yhbeh.2008.04.008).

**9.1.2. Studie 2: „Heightened sensitivity towards weakly salient social aggression signals within same-sex oriented individuals“**

Psychological Science

**Heightened sensitivity towards weakly salient social aggression signals within same-sex oriented individuals**

**Katrin T. Lübke, Dunja Storch, Bettina M. Pause**

**Department of Experimental Psychology, Heinrich-Heine-University Düsseldorf**

Corresponding author: Katrin T. Lübke, Heinrich-Heine-University Düsseldorf,  
Universitätsstr. 1, D-40225 Düsseldorf, Germany; phone +49-211-81- 15192; fax +49-211-  
81-12019; email: [katrin.luebke@uni-duesseldorf.de](mailto:katrin.luebke@uni-duesseldorf.de).

Abstract

Evolutionary theories link a same-sex sexual orientation to reduced aggression and heightened social sensitivity, however, empirical data are inconsistent. The current study thus examines the impact of sexual orientation on neural responses to weakly salient social signals of aggression.

Pooled axillary sweat samples were presented to 44 (19 lesbian) women and 41 (18 gay) men via a constant-flow olfactometer. The samples were obtained from 34 (17 female) donors while they were repeatedly frustrated by a fictitious opponent and free to respond aggressively (aggression condition). Here, anger increased in all donors compared to a control condition (computer game evaluation). Within another design, participants were presented with neutral and weakly angry (20%) facial expressions. Ongoing EEG (61 electrodes) was recorded, and event-related potential peaks related to early (P2), medium late (P3-1), and late (P3-2) chemosensory processing were evaluated, as well as early (N170) and late (P3) visual processing.

Gay compared to heterosexual men show larger P2 ( $p = .016$ ) and P3-1 ( $p = .013$ ) amplitudes in response to male aggression sweat. Regarding visual processing, same-sex oriented individuals in general show larger P3 amplitudes in response to neutral compared to angry faces ( $p = .010$ ). Moreover, gay men show longer N170 latencies than heterosexual men in response to angry male faces ( $p = .031$ ).

The results demonstrate that sexual orientation affects the neural processing of weakly salient social signals of aggression. It is proposed that this heightened sensitivity, in line with adaptive regulatory mechanisms, might underlie reduced behavioural aggression in same-sex oriented individuals.

## Psychological Science

Across species, the exchange of information via chemosensory signals is among the most significant forms of communication (Wyatt, 2003). Humans do not make an exception, as they also have been shown to effectively communicate via chemosensory pathways (for an overview see K. T. Lübke & Pause, 2015). The chemosensory transmission of emotions has been one focus of research during the last decades, with a special reference to stress, anxiety, and fear (for a recent meta-analysis see J. H. B. de Groot, Semin, & Smeets, 2017). Women appear especially sensitive to chemosensory anxiety signals, as they show remarkably strong evaluative neural processing of anxiety sweat (except for pregnant women, see K. T. Lübke, Busch, Hoenen, Schaal, & Pause, 2017a; Pause, Lübke, Laudien, & Ferstl, 2010b), and are particularly susceptible to emotional contagion via such signals (J. H. de Groot, Semin, & Smeets, 2014).

While between gender differences have thus been established in human chemosensory communication, within gender differences related to sexual orientation have only seldom been studied, and if so, the issues in question were mostly mate choice related (e.g. see K. T. Lübke, Hoenen, & Pause, 2012a; Martins et al., 2005; Sergeant, Dickins, Davies, & Griffiths, 2007). However, it has been discussed that sexual orientation might affect human chemosensory communication in a much broader sense through a heightened sensitivity of same-sex oriented individuals towards weakly salient social signals such as chemosignals (K. T. Lübke & Pause, 2015). Indeed there is incidental evidence in favour of this notion: Lesbian women and gay men show, compared to heterosexual individuals, pronounced differential neural responses to male and female (non-emotional) sweat samples (K. T. Lübke et al., 2012a). Regarding the chemosensory communication of emotions, gay men are especially sensitive to androstenone (K. Lübke, Schablitzky, & Pause, 2009), a compound found in human sweat which is most probably involved in the communication of aggression (K. T. Lübke & Pause, 2014).

Aggression-related affective states indeed appear to be communicated chemosensorily between humans. First results show that the exposure to aggression-related sweat induces physiological arousal (Adolph, Schlösser, Hawighorst, & Pause, 2010), impairs higher order social processing, compatible with an anxiety-related response (Mutic, Parma, Brünner, & Freiherr, 2016), and decreases the behavioural expression of trust (Schlösser, Meister, & Pause, 2011). Moreover, the exposure to aggression-related chemosignals co-occurs with limbic brain activation, in line with preferential attentional processing (Mutic, Brunner, Rodriguez-Raecke, Wiesmann, & Freiherr, 2017).

Hence, aggression appears to be effectively communicated via chemosensory signals, and sexual orientation related effects on human chemosensory communication appear to be prominent in differential neural responses. Thus, the current study aims at investigating differences between the neural responses to human chemosensory aggression sweat of same-sex oriented vs. heterosexual men and women. In order to control for modality specific effects, the neural processing of weakly salient human anger faces also is compared. Aiming at analysing pre-attentive as well as attentive components of central nervous processing, the current study utilizes the (chemosensory) event-related potential technique, featuring an exceptionally high time resolution. Moreover, current source density analysis shall clarify the neocortical sources of the detected responses. It is expected that same-sex oriented compared to heterosexual individuals display enhanced neural processing of especially chemosensory aggression signals.

## Methods

### Design 1

#### Participants.

Participants were recruited via advertisement at the university and in social networks. Of initially 168 applicants, 91 individuals were included into the current study. These participants either reported being heterosexual or disclosed as being gay or lesbian, and did not report any bisexual sexual behaviour or bisexual erotic fantasies (Kinsey Scales on sexual behavior and sexual fantasies, Kinsey, Pomeroy, & Martin, 1948). Further, they met the inclusion criteria of not reporting a history of chronic medication or the use of drugs, not smoking cigarettes on a regular basis, and not suffering from any neurological, psychiatric, endocrine or immunological condition. No participant suffered from diseases related to the upper respiratory system or had had any nasal surgery. All participants were required to be of European origin, because only sweat donors of European origin were included, due to the fact that axillary sweat production is in part genetically determined, and the respective allelic profiles vary with ethnos (Martin et al., 2010). None of the participants had previously acted as a sweat donor. Moreover, all participants were right-handed (as assessed by means of the Annett Handedness Questionnaire, Annett, 1970). Participating women had a regular menstrual cycle and did not use hormonal contraceptives.

A brief screening for general hyposmia was introduced, with participants being required to detect phenyl-ethyl alcohol (99%, Merck, Darmstadt, Germany, 1:100 (v/v) diluted in 1,2-propanediol, 99%, Merck, Darmstadt, Germany) present in one of three bottles in two consecutive trials, with the remaining two bottles containing the same volume of solvent. Phenyl-ethyl alcohol was chosen as test odorant for general hyposmia since it is considered a purely olfactory odour which is used as a standard in olfactory sensitivity testing (Doty, 1997), and to date no case of specific anosmia to phenyl-ethyl alcohol has been reported

Psychological Science

(Croy et al., 2015). The brief screening test revealed no suspicion of general hyposmia in any participant. To further ensure that all participants had adequate eyesight, visual acuity was assessed using Landolt rings (EN ISO 8596, Oculus GmbH, Wetzlar, Germany) and was always better than 70% normal vision.

Of the initial 91 participants, 6 individuals had to be excluded from CSERP analysis due to pronounced EEG artefacts (see EEG data reduction), resulting in final sample of 85 participants. Of these, 19 women disclosed as being lesbian, 25 women reported being heterosexual, 18 men disclosed as gay, and 23 men reported being heterosexual. Participants had a mean age of 25.1 years ( $SD = 4.6$  years; range = 19-43 years), and age did not differ with gender or sexual orientation (all  $ps > .147$ ).

All participants gave their written informed consent and were paid for their participation. The study, including the sweat sampling procedure, was approved by the ethics committee of the Faculty of Mathematics and Natural Sciences of the Heinrich-Heine-University Düsseldorf. Additionally, the Lesbian and Gay Federation in Germany (Lesben- und Schwulverband in Deutschland, LSVD) was informed about the study.

#### **Chemosensory stimuli.**

##### ***Sweat sampling procedure.***

Axillary sweat was obtained from an initial sample of 60 individuals, however, 24 sweat donors had to be excluded due to not reporting a higher anger increase during the aggression induction compared to the control session (see below). Another 2 individuals had to be excluded due to reporting suspicions regarding the coverstory. Thus, the final sample size was 34, including 17 women and 17 men. All donors identified as heterosexual, and reported exclusive heterosexual behaviour and exclusive to predominant heterosexual erotic fantasies (Kinsey et al., 1948). Donors were on average 23.7 years old ( $SD = 4.9$ , range = 18-44), with

male and female donors not differing in age ( $p = .389$ ). All donors reported being of European origin, and denied any acute or chronic medication. No donor indicated suffering from any neurological, psychiatric, endocrine, or immunological disease, or using drugs. Their body-mass-index ranged from 18.0 to 28.6  $\text{kg}/\text{m}^2$  ( $M = 22.6$ ,  $SD = 2.6$ ), and all donors were non-smokers. Four donors (2 men, 2 women) reported being vegetarian. All donors were instructed to shave their axillary hair 2 days prior to each session, and to refrain from eating garlic, onions, asparagus, or any other spicy or aromatic food during the 24 h preceding the sweat donation. They were advised to refrain from using deodorants within this timeframe, and to wash their armpits exclusively with an odourless medical soap (Eubos®, Dr. Hobein GmbH, Germany) the day before, and only with water the day of the body odour donation. Female donors either reported having a regular menstrual cycle ( $n = 5$ ) or using oral contraceptives ( $n = 12$ ). Naturally cycling women were required to be in the follicular phase of their menstrual cycle in both sessions (see below). None of the donors reported any suspicion regarding the cover story (see description of the frustration paradigm). Axillary sweat was sampled by fixing one cotton pad in each of the donors' armpits.

All donors attended two sessions, separated by 4 days ( $SD = 4$  days, range = 1-16 days). During the first session, aggression was induced (aggression condition), while the second session served as a control condition. Within the first session, aggression was first primed by video clips (duration: 17:12 minutes) consisting of 70.35% aggressive (e.g. street fights, martial arts fights) and 29.65% neutral content (e.g. traffic, hiking). Afterwards, the donors were exposed to the Point Subtraction Aggression Paradigm (PSAP, Carre & McCormick, 2008, programmed using Presentation 16.7, Neurobehavioral Systems Inc., Berkeley, USA). Here, they were made to believe that they would play a computer-based competitive game against an actual opponent located in a separate laboratory. The donors' task was to collect as many points as possible via button presses, while their fictitious opponent simultaneously worked on stealing those points (frustration). The donors could choose between three

## Psychological Science

behavioural strategies: By pressing button A 100 times they added one point to their account (gain). If they pressed button B 10 times, one point was deleted from the opponents' account (aggression), and 10 presses of C secured the participants account for a short period of time (defence). In order to motivate the participants, they were told that they would receive € 0.20 for every point on their account by the end of the game. During the PSAP, a pre-programmed protocol subtracted one point from the donors' account every 6 to 60 seconds (randomized). If the donor chose the defence strategy, a frustration free interval was activated (60 to 120 seconds, randomized). In total, the PSAP had a duration of 40 minutes (3 blocks of 12 minutes, separated by 2 minute breaks, see Figure 1). In the control session, the priming video clips were replaced by a scientific documentation film (17:46 min) while the PASP was replaced by a construction video game (Lego Digital Designer 4.3, LEGO Group, Billund, Denmark, 40 min). Here, the donors were instructed to only play and evaluate the game.

– Figure 1 –

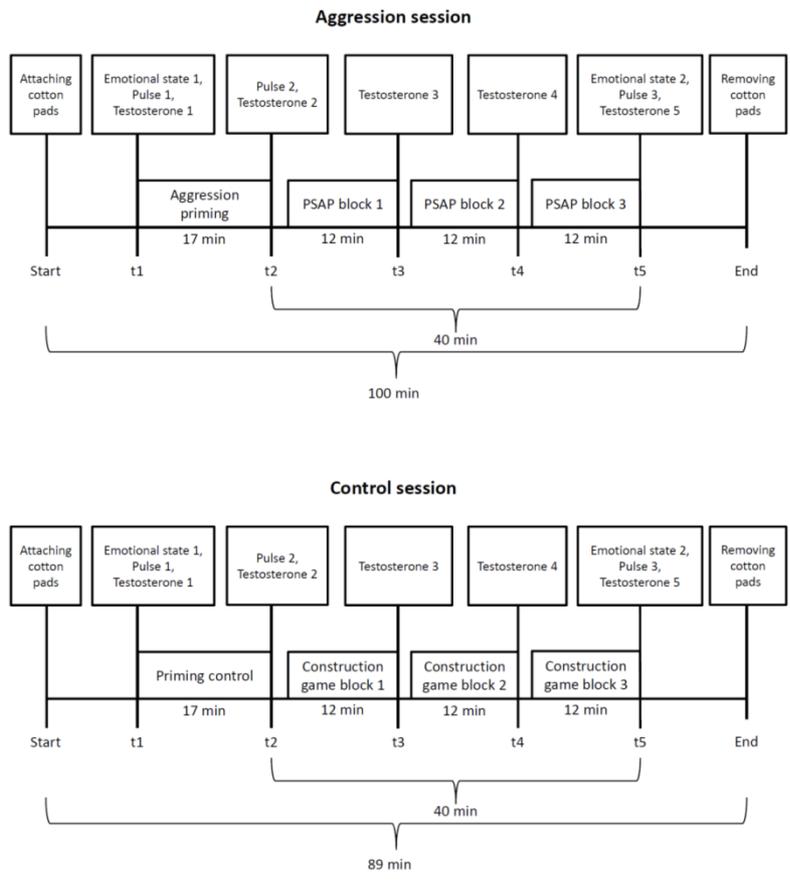


Figure 1. Procedure within the aggression session (upper part) and the control session (nether part).

The donors described their emotional state (Ekman & Friesen, 1971) by reporting to what extent they felt happy, angry, sad, surprised, fearful, and disgusted via visual analogue scales (0 = not at all to 10 = extremely) at the beginning of each session and after the PSAP and the construction game. Only participants with a stronger increase in self-reported anger in the aggression session compared to the control session were included as donors, and accordingly, the donors reported a stronger increase of anger during the aggression session compared to the

control session ( $p < .001$ , see Figure 2). Moreover, the donors reported a more prominent decrease of fear during the aggression compared to the control session ( $p = .046$ ).

– Figure 2 –

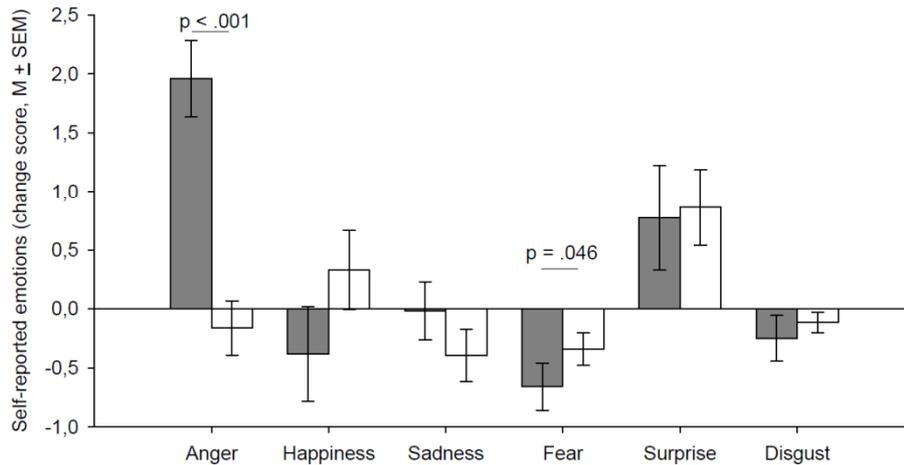


Figure 2. Change scores of the donors’ self-reported basic emotions during the aggression session (grey bars) and the control session (white bars).

In order to detect changes in testosterone secretion in response to aggression induction, saliva samples were obtained at five time points throughout the aggression session (analysed by means of “Testosterone Saliva Kits”, Tecan IBL international, Hamburg, Germany). Of the 34 donors, 4 had to be excluded from testosterone analysis due to displaying an extreme testosterone level at least once (exceeding 3 IQR from 1<sup>st</sup> or 3<sup>rd</sup> quartile). The remaining donors showed an increase ( $M = +9.28$ ,  $SD = 24.27$  mean change score of t2, t3, t4 relative to baseline) in salivary testosterone during being primed with aggressive video content and during the PSAP ( $t(29) = 2.094$ ,  $p = .045$ , one-sample t-test against 0), while their testosterone level returned to baseline when the PSAP had ended ( $M = -1.38$ ,  $SD = 27.29$  change score of t5 relative to baseline).

All sweat donors gave written informed consent, and were paid for their participation. Following the completion of collection, all cotton pads carrying the sweat samples were chopped and pooled with respect to the donor's sex and the donation condition. Each of the final four homogenized samples (male aggression, male control, female aggression, female control) was divided into portions of 0.4 g cotton pad and stored at  $-20^{\circ}\text{C}$ .

***Stimulus presentation.***

For EEG recording and stimulus ratings, the chemosensory stimuli were presented according to the method described by (Kobal, 2003), using a constant-flow (100 ml/s; stimulus duration = 0.4 s) 8-channel olfactometer (OL023, Burghart, Wedel, Germany). Both nostrils were stimulated simultaneously, and both air streams were controlled by separate mass flow meters. In the olfactometer, the glass tubes containing the stimuli were stored in a warm-water chamber, and the odours were delivered to the participants through a teflon tube. The temperature of the air flow at the exit of the olfactometer was  $37^{\circ}\text{C}$  and the relative humidity was set above 80%. White noise of 75 dB (A) was presented binaurally over earplugs (ER3-14A Etymotic Research Inc., Elk Grove Village, USA), in order to prevent the participants from hearing the switching valves of the olfactometer.

***Odour detection, odour ratings, and donors' suspected emotions.***

In order for the participants to evaluate the sweat samples' odorous qualities, and to assess the donors' suspected emotional experience during donation, each sample was presented once for 0.4 s and rated immediately after the presentation stopped. The order of presentation was randomized.

Participants rated the sweat samples' intensity, pleasantness and unpleasantness on a pictographic scale ranging from 1 ("not at all") to 9 ("extremely"). In addition, participants selected terms from a list of 147 verbal descriptors which, in their opinion, best described the

sweat samples odorous quality (Dravnieks, Masurat, & Lamm, 1984). Here, participants were required to select at least one descriptor, but were free to select as many descriptors as they deemed fitting.

In order to assess what the participants suspected the donors to have experienced emotionally during donation, participants reported to what extent they thought the donors had felt each of the six basic emotions (fear, anger, happiness, sadness, disgust, surprise; Ekman & Friesen, 1971) on visual analogue scales (0 = “not at all” to 10 = “extremely”).

Following each stimulus presentation during EEG recording, participants indicated whether they had perceived an odour (yes, no). In order to not bias the participants and to ensure attention, participants were told that odours would only be presented in some, but not all trials. A hit rate was calculated, defined as the percentage of correct answers in relation to the total number of trials. Missing data were thus treated as “not detected”.

#### **Procedure.**

All participants were tested individually beginning with the hyposmia screening. Prior to the EEG recording, participants practiced the velopharyngeal closure technique (Kobal, 1981) and were instructed to maintain this breathing technique throughout the rating procedure and the EEG recording. By performing this breathing technique, the soft palate closes off the nasal passages from the oral cavity to prevent flow of respiratory air within the nose during odour presentation. It was introduced in order to ensure valid detection of early CSERP components (Pause, Krauel, Sojka, & Ferstl, 1999). When the participants were able to perform the velopharyngeal closure technique without effort, they started rating the odours. For the EEG recording, participants were instructed to avoid eye and body movements.

During EEG recording, 100 stimuli were presented, with 25 presentations of each sweat sample (male aggression, male control, female aggression, female control). The stimuli were presented in a previously randomized, fixed order (with the restriction that the same

stimulus was presented no more than twice in a row and the same emotion as well as the donor's sex no more than three times in a row). At the beginning of each trial, a fixation cross was presented on a screen for 5.5 s, and the sweat samples were presented for a duration of 0.4 s beginning 2–3 s after cross-onset (randomized). Subsequent to the fixation cross, the screen turned white for 2–3 s (randomized), followed by the question “Did you smell anything?” appearing on the screen for 3 s. Within this timeframe, participants indicated their answer by ticking one of two boxes (yes, no) with the mouse. In order to ensure sustained attention throughout EEG recording in spite of the relatively long ISIs, the participants were also asked to judge whether the sweat sample was obtained from male or female donors (3 s) followed by a task during which they had to assign a colour to the odour they just had perceived (3 s). The trials ended with the presentation of a white screen for 2–5 s (randomized). In total, the interstimulus interval's duration was 18.5 to 22.5 s (randomized). EEG recordings were subdivided into 3 blocks (33, 33 and 34 trials) separated by 2 resting periods, the duration of which were individually adjusted to each participant. On average, EEG recordings' duration was 42 min (SD = 5 min).

#### **Data recording and reduction.**

Ongoing EEG was recorded from 61 scalp locations with Ag/AgCl sintered electrodes (inner diameter 6 mm), using an electrode cap (EasyCap GmbH, Herrsching, Germany). An additional electrode was placed 1.5 cm below the right eye, outside the vertical pupil axis, to record vertical eye movements. Fp2 was used to record the horizontal eye movements. The ground electrode was placed at position FT10. The electrodes' impedance was usually below 10 and always below 20 kOhm. Data were sampled at 500 Hz with an averaged reference and low-pass filtered online at 135 Hz using a QuickAmp 72 EEG amplifier (Brain Products GmbH, Gilching, Germany). BrainVision Recorder software (Brain Products GmbH, Gilching, Germany) was used to record EEG data.

Offline, EEG signals were re-referenced to linked ear lobes, low pass filtered with 40 Hz (48 dB/octave) and high pass filtered with 0.05 Hz (48 dB/octave). A 50 Hz notch filter was applied. The signals were corrected for eye movements (Gratton, Coles, & Donchin, 1983) and baseline-corrected (-500 ms before stimulus onset). Channels containing artefacts (max. difference between minimum and maximum within 100 ms: 75  $\mu$ V, max./min. amplitude from baseline:  $\pm$ 100  $\mu$ V) were not included in analysis. Trials with more than 1/3 channels of one or more pools (see below) containing artefacts were completely excluded from analysis. Data of participants with less than 13 of 25 trials in one or more conditions were completely excluded from analysis ( $n = 2$ ).

Afterwards, signals were low pass filtered with 7 Hz, 48 dB/octave. The 61 scalp electrode positions were subdivided into nine areas (pools) and a mean peak for each pool was calculated by averaging adjacent electrodes in anterior (a), central (c) and posterior (p) areas for the left (l) and the right (r) hemisphere as well as for midline electrodes (m; sagittal line: a, c, p; transversal line: l, m, r; sagittal by transversal: al: AF7, AF3, F7, F5, F3; am: Fpz, AFz, F1, Fz, F2; ar: AF4, AF8, F4, F6, F8; cl: FT7, FC5, FC3, T7, C5, C3, TP7, CP5, CP3; cm: FC1, FCz, FC2, C1, Cz, C2, CP1, CPz, CP2; cr: FC4, FC6, FT8, C4, C6, T8, CP4, CP6, TP8; pl: P7, P5, P3, PO7, PO3, O1; pm: P1, Pz, P2, POz, Oz; pr: P4, P6, P8, PO4, PO8, O2). Because Fp2 was only used for recording horizontal eye movements, Fp1 also was excluded from pooling. In relation to the baseline period, four separate peaks were differentiated within predefined latency windows (P2: 500–700 ms, P3-1: 700–900 ms, P3-2: 900–1100, Pause & Krauel, 2000), and amplitudes and latencies of each peak were calculated. Preliminary data analysis showed that all detected peaks were most prominent within posterior electrode pools (as compared to anterior or central pools), thus peaks detected within these pools were subjected to further analysis.

#### **Data analysis.**

## Psychological Science

Amplitudes and latencies of the CSERP components were analysed by means of a five-way mixed-factors ANOVA, including the within-subjects factors Emotion (EMO; aggression sweat sample, control sweat sample), Donors' Gender (DG; male sweat sample, female sweat sample), and Transversal (TRANS; left, midline, right), and the between-subjects factors Participants' Gender: (PG; men, women) and Participants' Sexual Orientation (SO; heterosexual, same-sex oriented). Significant interactions were followed up by nested effects analysis (Page, Braver, & Kinnon, 2003) and post hoc t-tests. An alpha level of  $p < 0.05$  was used for the ANOVAs' results, however, single steps of nested effects were followed up whenever effects were  $p < .10$ . Results are reported only when the final step of the nested effect analysis again yielded an effect with  $p < .05$ . Huynh-Feldt corrected degrees of freedom were calculated and corrected p-values are reported. Because the topography of the CSERP is not within the scope of the current study, effects of the factor "TRANS" were not followed up specifically when part of a higher order interaction. Moreover, as the current study focuses sexual orientation related effects, follow-up analyses of interactions not containing the factor SO were explored only in order to replicate earlier findings (Pause, Storch, & Lübke, in preparation). Current Source Density (CSD) maps were calculated using a spherical spline model (Perrin, Pernier, Bertrand, & Echallier, 1989, order of splines:  $m = 4$ , maximal degree of Legendre polynomials = 20).

Odour ratings of intensity, pleasantness, and unpleasantness as well as odour detection rates were subjected to the same type of ANOVA, excluding the factor "Trans". Due to missing data, the analyses of the odour ratings are based on varying sample sizes (intensity:  $n = 83$ , pleasantness:  $n = 76$ , unpleasantness:  $n = 71$ ). Detection rates were also tested against chance level by means of one-sample t-tests (alpha level of  $p < .05$ ), and descriptive data are presented regarding the chosen verbal descriptors as well as the donors' suspected emotions.

## Design 2

**Participants.**

Of the initial 91 participants, data of 2 individuals had to be excluded from analysis due to pronounced EEG artefacts (see EEG data reduction), resulting in a total of 89 participants. Of these, 19 women disclosed as being lesbian, 26 women reported being heterosexual, 21 men disclosed as gay, and 23 men reported being heterosexual. Participants here had a mean age of 24.9 years (SD = 4.7 years; range = 18-43 years), and age did not differ with gender or sexual orientation (all  $p_s > .175$ ).

**Visual Stimuli.**

Participants were presented with pictures of faces of 10 Caucasian models (5 women), displaying both neutral and angry expressions (Radboud Faces Database, Langner et al., 2010), resulting in a total of 20 different pictures. Angry expressions were morphed with the respective neutral faces in order to achieve an intensity of 20 percent for the anger expressions (FaceMorpher 2.51 Multi, Luxand Inc., Alexandria, USA, see Figure 3). All pictures were scaled at 409 x 614 pixels.

– Figure 3 –



Figure 3. Neutral (left column) and angry (right column, 20%) facial expressions displayed by male (upper row) and female (lower row) models of the Radboud Faces Database.

**Models' suspected emotions.**

In order to investigate how the participants would judge the intensity of the facial affect they inferred from the pictures, participants rated to what extent they thought each models' face displayed each of the six basic emotions (fear, anger, happiness, sadness, disgust, surprise; Ekman & Friesen, 1971) on visual analogue scales (0 = "not at all" to 10 = "extremely").

**Procedure.**

## Psychological Science

Prior to EEG recording, participants were instructed to avoid eye and body movements. During EEG recording, 80 stimuli were presented, with 20 presentations of each class of stimuli (male anger face, male neutral face, female anger face, female neutral face). Each of the individual pictures was presented four times. The stimuli were presented in a previously randomized, fixed order (with the restriction that the same model was presented no more than twice in succession and the same emotion no more than three times in succession).

At the beginning of each trial, a white screen was presented for 2 s. Afterwards a fixation cross was displayed for 1.5–2.5 s (randomized), followed by a neutral or angry face (0.5 s). Subsequent to the picture, a white screen was shown again for 2–3 s, (randomized), followed by the presentation of six visual analogue scales (one for each basic emotion) for 12 s. Within this timeframe, participants indicated their judgment of the intensity of each of the basic emotions contained within the facial expression by setting a mark on each visual analogue scale with the mouse. Afterwards, a new trial started. In total, a trial's duration was 18 to 20 s (randomized). EEG recordings were subdivided into 2 blocks (á 40 trials), separated by a resting period, the duration of which was individually adjusted to each participant. On average, EEG recordings' duration was 28 min (SD = 2 min).

### **Data recording and reduction.**

EEG recording and data reduction was identical to design 1, with the exception that here data were filtered using a low pass filter of 20 Hz (48 dB/octave) and a high pass filter of 0.1 Hz (48 dB/octave). In relation to the baseline period, two separate peaks were differentiated within predefined latency windows (N170: 130–220 ms, P3: 280–480 ms). These peaks were detected within posterior electrode pools due to their prominent posterior dominance, and amplitudes and latencies of each peak were calculated.

### **Data analysis.**

## Psychological Science

The amplitudes of the VERP components were analysed by means of a five-way mixed-factors ANOVA, including the within-subjects factors Emotion (EMO; anger expression, neutral expression), Models' Gender (MG; male model, female model), and Transversal line (TRANS; left, midline, right), and the between-subjects factors Participants' Gender: (PG; men, women) and Participants' Sexual Orientation (SO; heterosexual, same-sex oriented). Significant interactions were followed up the same way as within CSERP analysis. For reasons of description, main effects of the factor "Emotion" are reported. In general, however, only such effects are reported which feature the factor "sexual orientation" (for a comprehensive overview of the ANOVAs' results see Table 4). Descriptive data are presented regarding the models' suspected emotions. Here, data of one participant had to be excluded due to her having misunderstood the respective instructions ( $n = 88$ ).

## Results

### Design 1

#### Stimulus detection and odour ratings.

Participants detected on average 51.53% (SD = 25.75%) of the presented sweat samples, not differing from chance in their overall detection performance ( $t(84) = 0.55, p = .585$ ). When regarding the detection performance individually for each sweat sample, only male aggression sweat was detected more often than chance level ( $t(84) = 3.26, p = .002; M = 60.19\%, SD = 28.80\%$ , all other  $p_s > .259$ ).

In general, male sweat was detected more often than female sweat (DG:  $F(1, 81) = 28.73, p < .001, \eta^2_p = .262, \text{Power} = 1.000$ ), and male aggression sweat was detected more often than male control sweat (EMO x DG:  $F(1, 81) = 9.90, p = .001, \eta^2_p = .109, \text{Power} = .874$ ; nested effects: DG within aggression sweat:  $F(1, 81) = 25.52, p < .001$ ; nested effects: DG within control sweat:  $F(1, 81) = 7.01, p = .010$ ). A more frequent detection of aggression compared to control sweat across both donor genders was only evident in women (EMO x PG:  $F(1, 81) = 6.84, p = .011, \eta^2_p = .078, \text{Power} = .731$ ; nested effects: EMO within women:  $F(1, 81) = 23.74, p < .001$ , see Table 1, also for lower order effects not interpreted due to significant interactions).

– Table 1 –

Table 1. Overall analysis of variance of the detection rates and odour ratings: Significant main effects, interactions, and single comparisons.

Effect	Detection rates	Intensity	Unpleasantness
EMO	AS > CS***	AS > CS*	
DG	MS > FS***	MS > FS**	MS > FS*
EMO x PG	AS > CS in women***		

EMO x DG	AS > CS in MS*** MS > FS in AS***, CS**		
EMO x SO x PG		AS > CS in LW**	

Notes: EMO = Emotion; AS = aggression sweat, CS = control sweat, DG = Donors' Gender; MS = male sweat, FS = female sweat, PG = Participants' Gender; SO = Sexual Orientation; LW = lesbian women, HW = heterosexual women \*\* $p \leq .01$ , \*\*\* $p \leq .001$ .

In general, the sweat samples' intensity was judged as relatively weak ( $M = 3.05$ ,  $SD = 1.47$ ), and their pleasantness ( $M = 2.38$ ,  $SD = 1.20$ ), and unpleasantness ( $M = 2.44$ ,  $SD = 1.53$ ) were rated even lower. Only lesbian women judged aggression sweat as slightly more intense than control sweat (EMO x DG x PG:  $F(1, 79) = 5.11$ ,  $p = .027$ ,  $\eta^2_p = .061$ , Power = .605, nested effects: EMO within lesbian women:  $F(1, 79) = 9.00$ ,  $p = .004$ ). Moreover, male sweat was judged as more intense and unpleasant than female sweat (DG; intensity:  $F(1, 79) = 9.22$ ,  $p = .003$ ,  $\eta^2_p = .105$ , Power = .849; unpleasantness:  $F(1, 67) = 4.12$ ,  $p = .046$ ,  $\eta^2_p = .058$ , Power = .514). Neither sexual orientation nor the sweat samples' emotional content per se affected pleasantness or unpleasantness ratings (all  $p_s > .115$ , see Table 1, also for lower order effects not interpreted due to significant interactions).

**Amplitudes of the CSERP.**

*P2 amplitudes.*

Early processing is affected by the sweat samples' emotional content: Aggression sweat obtained from male donors elicits larger P2 amplitudes than male control sweat within heterosexual women (EMO x SO x PG x DG:  $F(1, 81) = 6.09$ ,  $p = .016$ ,  $\eta^2_p = .070$ , Power = .681; nested effects: EMO within heterosexual women within male sweat:  $F(1, 81) = 4.18$ ,  $p = .044$ ). Moreover, early processing varies with sexual orientation, as gay men compared to heterosexual men show larger P2 amplitudes in response to male aggression sweat (see Figure 4) as well as female control sweat (EMO x SO x PG x DG:  $F(1, 81) = 6.09$ ,  $p = .016$ ,  $\eta^2_p =$

.070, Power = .681; nested effects: SO within men within male aggression sweat:  $F(1, 81) = 5.18, p = .026$ ; nested effects: SO within men within female control sweat:  $F(1, 81) = 6.31, p = .014$ ).

– Figure 4 –

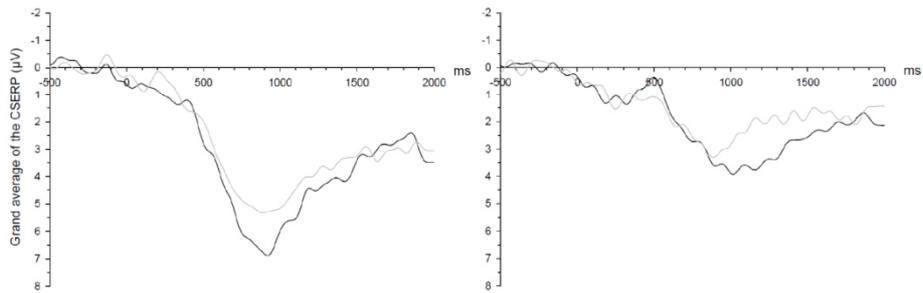


Figure 4. Grand averages of the CSERP of gay (left) and heterosexual men (right) in response to male aggression sweat (black line) and male control sweat (grey line), exemplified for the posterior-midline electrode pool. Time point 0 indicates the stimulus onset.

Lesbian women further show differential responses to the sweat donors' gender (see Figure 5), displaying larger P2 amplitudes in response to male compared to female control sweat (EMO x SO x PG x DG; P2:  $F(1, 81) = 6.09, p = .016, \eta^2_p = .070$ , Power = .681; nested effects: DG within lesbian women within control sweat:  $F(1, 81) = 5.44, p = .022$ ). For a comprehensive overview including topographical features and lower order effects not interpreted due to significant interactions see Table 2.

– Figure 5 –

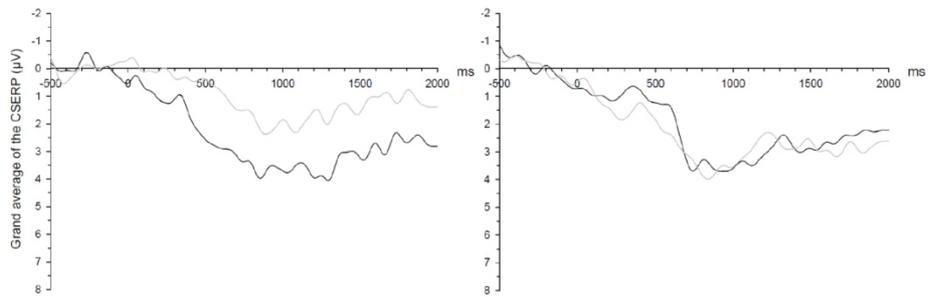


Figure 5. Grand averages of the CSERP of lesbian (left) and heterosexual women (right) in response to male control sweat (black line) and female control sweat (grey line), exemplified for the posterior-midline electrode pool. Time point 0 indicates the stimulus onset.

– Table 2 –

Table 2. Overall analysis of variance of amplitudes of the CSERP: Significant main effects, interactions, and single comparisons.

Effect	P2 amplitude	P3-1 amplitude	P3-2 amplitude
EMO		AS > CS*	AS > CS*
DG	MS > FS*	MS > FS***	MS > FS***
EMO x DG		AS > CS in MS** MS > FS in AS***	
TRANS	m > l, r***	m > l, r***	m > l, r***
DG x TRANS	MS > FS in m*, r*	MS > FS in l**, m***, r***	
SO	HOM > HET*		
SO x PG		GM > HM**	
EMO x SO x PG x DG	AS > CS in MS in HW*  MS > FS in CS in LW*  GM > HM in AS in MS*  GM > HM in CS in FS*	AS > CS in MS in HW**  MS > FS in CS in LW*  MS > FS in AS in HW**  GM > HM in AS in MS*  GM > HM in CS in FS**	

Notes: EMO = Emotion: AS = anger sweat, CS = control sweat, SO = Sexual Orientation: HOM = same-sex oriented individuals, HET = heterosexual individuals, GM = gay men, HM = heterosexual men, LW = lesbian women, HW = heterosexual women, PG = Participants' Gender, DG = Donors' Gender: MS = male sweat, FS = female sweat, TRANS = Transversal line: l = left, m = midline, r = right, \* $p \leq .05$ , \*\* $p \leq .01$ , \*\*\* $p \leq .001$ .

### ***P3-1 amplitudes.***

In general, medium-late processing follows the same pattern than early processing. Similar to the P2, aggression sweat obtained from male donors elicits larger P3-1 amplitudes than male control sweat within heterosexual women (EMO x SO x PG x DG:  $F(1, 81) = 4.39$ ,  $p = .039$ ,  $\eta^2_p = .051$ , Power = .541; nested effects: EMO within heterosexual women within male sweat:  $F(1, 81) = 7.78$ ,  $p = .007$ ). Also, medium-late processing varies with sexual orientation, as gay men compared to heterosexual men show larger P3-1 amplitudes in response to male aggression sweat (see Figure 4) as well as female control sweat (EMO x SO x PG x DG:  $F(1, 81) = 4.39$ ,  $p = .039$ ,  $\eta^2_p = .051$ , Power = .541; nested effects: SO within men within male aggression sweat:  $F(1, 81) = 6.47$ ,  $p = .013$ ; nested effects: SO within men within female control sweat:  $F(1, 81) = 6.98$ ,  $p = .010$ ). Here, both lesbian and heterosexual women show differential responses to the sweat donors' gender, with larger P3-1 amplitudes in response to male compared to female sweat samples. Lesbian women show this response pattern when presented with control sweat (see Figure 5), while heterosexual women display this pattern when exposed to aggression sweat (EMO x SO x PG x DG:  $F(1, 81) = 4.39$ ,  $p = .039$ ,  $\eta^2_p = .051$ , Power = .541; nested effects: DG within lesbian women within control sweat:  $F(1, 81) = 5.33$ ,  $p = .024$ ; nested effects: DG within heterosexual women within aggression sweat:  $F(1, 81) = 7.62$ ,  $p = .007$ ). For a comprehensive overview including topographical features and lower order effects not interpreted due to significant interactions see Table 2.

### ***P3-2 amplitudes.***

Late processing appears largely affected by the sweat samples' emotional content as well as the donors' gender, but unaffected by sexual orientation. Amplitudes of the P3-2 are larger upon exposure to aggression compared to control sweat ( $F(1, 81) = 6.24, p = .014, \eta^2_p = .072, \text{Power} = .692$ ), as well as upon exposure to male compared to female sweat ( $F(1, 81) = 17.56, p \leq .001, \eta^2_p = .178, \text{Power} = .985$ ). For a comprehensive overview including topographical features see Table 2.

**Latencies of the CSERP.**

*P2 and P3-1 latencies.*

The latencies of the early P2 component are mainly affected by gender and sexual orientation: Within gay men, the P2 peak appears with a longer latency when they are exposed to male compared to female sweat (SO x PG x DG:  $F(1, 81) = 7.67, p = .007, \eta^2_p = .086, \text{Power} = .779$ , nested effects: DG within gay men  $F(1, 81) = 9.31, p = .003$ ). For a comprehensive overview and lower order effects not interpreted due to significant interactions see Table 3. P3-1 latencies were not significantly affected by any examined factor (all  $p_s > .058$ ).

– Table 3 –

Table 3. Overall analysis of variance of latencies of the CSERP: Significant main effects, interactions, and single comparisons.

Effect	P2 latency	P3-2 latency
PG		women > men**
PG x DG	MS > FS in men**	
SO x PG x DG	MS > FS in GM**	
EMO x DG		FS > MS in CS* AS > CS in MS*
SO x EMO x DG		MS > FS in AS in HET** FS > MS in CS in HET* CS > AS in FS in HET*

Notes: EMO = Emotion: AS = anger sweat, CS = control sweat, SO = Sexual Orientation: HET = heterosexual individuals, GM = gay men, PG = Participants' Gender, DG = Donors' Gender: MS = male sweat, FS = female sweat, \* $p \leq .05$ , \*\* $p \leq .01$ .

***P3-2 latencies.***

P3-2 latencies were mainly affected by gender and the sweat samples' emotional content. In case of control sweat, P3-2 peaks following exposure to female sweat appear with longer latencies than P3-2 peaks following exposure to male sweat, especially in heterosexual individuals (SO x EMO x DG:  $F(1, 81) = 4.43$ ,  $p = .038$ ,  $\eta^2_p = .052$ , Power = .546, nested effects: DG within control sweat within heterosexual individuals  $F(1, 81) = 4.22$ ,  $p = .043$ ). In contrast, upon exposure to aggression sweat, P3-2 peaks appear with longer latencies following exposure to male compared to female samples (SO x EMO x DG:  $F(1, 81) = 4.43$ ,  $p = .038$ ,  $\eta^2_p = .052$ , Power = .546, nested effects: DG within aggression sweat within heterosexuals  $F(1, 81) = 10.10$ ,  $p = .002$ ). Moreover, across participants, the P3-2 latency was longer upon presentation of male aggression compared to male control sweat (EMO x DG:  $F(1, 81) = 8.23$ ,  $p = .005$ ,  $\eta^2_p = .092$ , Power = .807, nested effects: EMO within male sweat  $F(1, 81) = 4.83$ ,  $p = .031$ ). Heterosexual individuals further showed longer latencies of the P3-2 following exposure to female control compared to female aggression sweat (SO x EMO x DG:  $F(1, 81) = 4.43$ ,  $p = .038$ ,  $\eta^2_p = .052$ , Power = .546, nested effects: EMO within female sweat within heterosexual individuals  $F(1, 81) = 5.36$ ,  $p = .023$ ). Gender generally affected P3-2 latencies, with women displaying longer P3-2 latencies than men (PG:  $F(1, 81) = 7.20$ ,  $p = .009$ ,  $\eta^2_p = .082$ , Power = .753). For a comprehensive overview and lower order effects not interpreted due to significant interactions see Table 3.

**CSDs.**

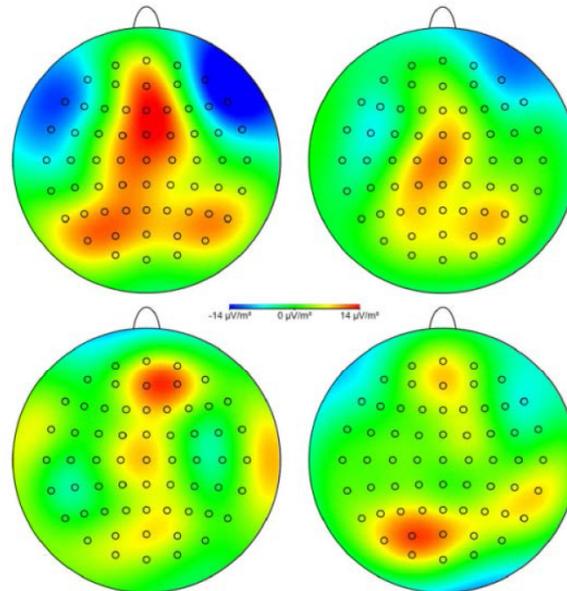


Figure 6. Gay (upper row) and heterosexual men's (lower row) current source density (CSD) maps upon presentation of male aggression sweat (left column) and male control sweat (right column), plotted for each mean P3-1 latency separately (gay men, male aggression sweat: 808 ms, male control sweat: 808 ms; heterosexual men, male aggression sweat: 820, male control sweat 808 ms). Blue colours represent cortical deactivation (neuronal sinks), yellow and red colours represent cortical activation (neuronal sources).

Comparing gay and heterosexual men's neocortical activation within the P3-1 latency range (see figure 6), gay men's responses to male aggression sweat appear particularly pronounced: Prominent cortical sources largely spread from frontopolar to parietal areas along the midline, as well as across the whole posterior scalp region, here extending to cover both lateral areas. Simultaneously, inhibition is prominent bilaterally across fronto-temporal areas. When presented with male control sweat, gay men respond with a similar distribution of cortical sinks and sources, however, both activation and deactivation are far less intense, and especially the neuronal activation is more restricted to central and parietal regions. Heterosexual men respond to male aggression sweat with cortical activation along the

midline, ranging from frontopolar to occipital sites, but the activation is much weaker compared to gay men. Moreover, a marked concurrent inhibition in heterosexual men is absent; instead, lateral areas are activated simultaneously. Male control sweat activates two distinct clusters of neuronal sources, one at medial fronto-polar and antero-frontal sites, and the other spreading a rather wide area including left, medial and right parietal and parieto-occipital sites.

**Donors’ suspected emotions and verbal descriptors.**

Any emotion the participants suspected the sweat donors to have experienced during sweat donation was rated as relatively low in intensity ( $M = 1.89$ ,  $SD = 1.30$ ). During aggression sweat sampling, the donors were suspected to have experienced anxiety with the highest intensity ( $M = 2.43$ ,  $SD = 1.99$ ), followed by disgust ( $M = 1.96$ ,  $SD = 1.71$ ) and anger ( $M = 1.92$ ,  $SD = 1.69$ ). During control sweat sampling, the donors were suspected to have experienced happiness with the highest intensity ( $M = 2.28$ ,  $SD = 1.99$ ), followed by surprise ( $M = 1.93$ ,  $SD = 1.91$ ), anxiety ( $M = 1.80$ ,  $SD = 1.60$ ), and anger ( $M = 1.80$ ,  $SD = 1.58$ ).

Most often, the terms “light” and “warm” were used to describe the sweat samples’ odorous quality. While female aggression and female control sweat were described quite similar (light, warm, stale), male sweat samples differed in their description: Male aggression sweat was more often linked to more negative verbal descriptors (stale, sweaty, medicinal) than male control sweat (sweet; see Table 4).

– Table 4 –

Table 4. Number of verbal descriptors assigned to the sweat samples across participants.

	male aggression sweat	male control sweat	female aggression sweat	female control sweat	total
Light	17	23	24	28	92

Medicinal	10	7	8	7	32
Stale	12	5	13	14	44
Sweaty	12	3	8	6	29
Sweet	5	10	7	2	24
Warm	14	15	19	16	64

Notes: Only descriptors chosen at least ten times for one of the samples are listed.

**Design 2**

**Amplitudes of the VERP.**

*N170 and P3 amplitudes.*

In response to being presented with facial expressions, women display larger N170 amplitudes than men across left electrode positions (PG x Trans:  $F(2, 170) = 3.66, p = .028, \eta^2_p = .041, \text{Power} = .668$ ; nested effects: PG within left electrode positions  $F(1, 85) = 4.80, p = .031$ ). They also show generally larger P3 amplitudes compared to men (PG  $F(1, 85) = 13.67, p < .001, \eta^2_p = .139, \text{Power} = .954$ ). Only same-sex oriented individuals showed differential P3 amplitudes depending on the emotion displayed by the model, showing larger P3 amplitudes in response to neutral compared to angry faces (SO x EMO:  $F(1, 85) = 6.66, p = .012, \eta^2_p = .073, \text{Power} = .720$ ; nested effects: EMO within same-sex oriented individuals:  $F(1, 85) = 7.00, p = .010$ ; see Table 5 for a comprehensive overview on the results).

– Table 5 –

Table 5. Overall analysis of variance of amplitudes of the VERP: Significant main effects, interactions, and single comparisons.

Effect	N170 amplitude	P3 amplitude
PG x TRANS	Women > men in l*	
PG		Women > men***
SO x EMO		NF > AF in hom*
TRANS		m > r**, l*** r > l***

Notes: AF = angry face, NF = neutral face, MF = male face, hom = same-sex oriented individuals, Transversal line: l = left, m = midline, r = right, \* $p \leq .05$ , \*\* $p \leq .01$ , \*\*\* $p \leq .001$ .

*N170 and P3 latencies.*

The latencies of the early, face-specific N170 were affected by the participants' gender and sexual orientation, as well as the models' gender and their respective facial affect.

While heterosexual men show longer latencies in response to male compared to female models with a neutral face, gay men show longer latencies in response to male compared to female models with an angry face across right electrode positions (SO x PG x EMO x MG x TRANS: (2, 170) = 3.95,  $p = .021$ ,  $\eta^2_p = .014$ , Power = .262; nested effects: MG in neutral faces in heterosexual men across right electrode positions:  $F(1, 85) = 6.42$ ,  $p = .013$ ; MG in angry faces in gay men in right electrode positions:  $F(1, 85) = 10.85$ ,  $p = .001$ ). Similarly, heterosexual men show longer latencies in response to angry compared to neutral faces, but only in case of female models, while gay men show longer latencies in response to angry compared to neutral faces only in case of male models across right electrode positions (SO x PG x EMO x MG x TRANS: (2, 170) = 3.95,  $p = .021$ ,  $\eta^2_p = .014$ , Power = .262; nested effects: EMO in female faces in heterosexual men in right electrode positions:  $F(1, 85) = 4.39$ ,  $p = .039$ ; EMO in male faces in gay men in right electrode positions:  $F(1, 85) = 4.56$ ,  $p = .036$ ). When focusing on comparing gay and heterosexual men, gay men display longer N170 latencies than heterosexual men in response to angry male models (SO x PG x EMO x MG x TRANS: (2, 170) = 3.95,  $p = .021$ ,  $\eta^2_p = .014$ , Power = .262; nested effects: SO in men in male faces in angry faces in right electrode positions:  $F(1, 85) = 4.73$ ,  $p = .032$ ).

Effects in females are restricted to lesbian women: Lesbian women show longer N170 latencies in response to angry male models compared to neutral male models across left electrode positions (SO x PG x EMO x MG x TRANS: (2, 170) = 3.95,  $p = .021$ ,  $\eta^2_p = .014$ ,

Power = .262; nested effects: EMO in male faces in lesbian women in left electrode positions:  $F(1, 85) = 3.94, p \leq .050$ ). For a comprehensive overview and lower order effects not interpreted due to significant interactions see Table 6.

Regarding gender effects, men’s N170 latencies appear longer than those of women across conditions (PG:  $(1,85) = 6.69, p = .011, \eta^2_p = .073, \text{Power} = .722$ ). P3 latencies only vary with the models’ gender, the P3 appearing later following exposure to male compared to female models (MG  $F(1, 85) = 5.50, p = .021, \eta^2_p = .061, \text{Power} = .637$ , see Table 6).

– Table 6 –

Table 6. Overall analysis of variance of latencies of the VERP: Significant main effects, interactions, and single comparisons.

Effect	N170 latency	P3 latency
PG	Men > women*	
MG		MF > FF*
TRANS	r, l > m*** r > l**	
SO x EMO x MG	AF > NF in MF in HOM* MF > FF in AF in HOM*	
SO x PG x EMO x MG x TRANS	MF > FF in NF in HM in r* AF > NF in FF in HM in r* MF > FF in AF in GM in r*** AF > NF in MF in GM in r* GM > HM in MF in AF in r* AF > NF in MF in LW in l*	

Notes: EMO = Emotion: AF = angry face, NF = neutral face, SO = Sexual Orientation: HOM = same-sex oriented individuals, HET = heterosexual individuals, GM = gay men, HM = heterosexual men, LW = lesbian women, HW = heterosexual women, PG = Participants’ Gender, MG = Model’s Gender: MF = male face, FF = female face, TRANS = Transversal line: l = left, m = midline, r = right, \* $p \leq .05$ , \*\* $p \leq .01$ , \*\*\* $p \leq .001$ .

**Models' suspected emotions.**

Any emotion the participants suspected the models to display was rated as relatively low in intensity ( $M = 1.46$ ,  $SD = 1.05$ ). When presented with angry faces, participants indeed judged anger to be the most intense emotion displayed by the models ( $M = 2.54$ ,  $SD = 1.43$ ), followed by sadness ( $M = 1.88$ ,  $SD = 1.39$ ) and anxiety ( $M = 1.48$ ,  $SD = 1.32$ ). Neutral faces were rated as displaying anger ( $M = 1.85$ ,  $SD = 1.40$ ) and sadness ( $M = 1.85$ ,  $SD = 1.42$ ) to a similar degree, followed by anxiety ( $M = 1.55$ ,  $SD = 1.39$ ).

### Discussion

The current study is the first to show that sexual orientation affects the central nervous processing of human sweat. Especially the magnitude of early, pre-attentive neural responses (P2 and P3-1 amplitude) to aggression sweat as well as non-emotional sweat is more pronounced and more differentiated in same-sex oriented compared to heterosexual individuals. Similarly, sexual orientation affects the speed of early neural responses to aggressive and ambiguous faces, in line with a more thorough, attentive processing within same-sex oriented individuals. This pattern suggests that same-sex oriented individuals are especially sensitive to weakly salient and ambiguous social signals across modalities.

In general, the current results corroborate earlier findings regarding the neural responses to male and female chemosensory aggression signals (Pause et al., in preparation). Participants show enhanced late evaluative processing of aggression compared to control sweat, and male compared to female sweat (P3-2 amplitude). As has been shown for chemosensory anxiety signals (K. T. Lübke et al., 2017a), these enlarged P3-2 amplitudes indicate the mobilization of a relatively higher amount of neuronal resources during evaluative processing, most probably related to the decoding of a biologically highly relevant signal contained within aggression sweat. Moreover, in heterosexual individuals the P3-2 peak is delayed in response to male aggression sweat compared to male control sweat (P3-2 latency), indicating complex memory processes during calculation of behavioural options (see (Kok, 2001)), as well as an appraisal of the relative threat (see (Potegal, 2012)). This notion is in line with results of others, showing that sweat obtained from aggressive/ dominant individuals increases arousal related skin conductance (Adolph et al., 2010), tunes socio-emotional perception towards potential threat (Mutic et al., 2016), and might induce an attentional bias (Mutic, Briinner, Rodriguez-Raecke, Wiesmann, & Freiherr, 2017). The current results further hint at a special role for male compared to female aggression sweat,

indicating that male aggression sweat is a more potent alarm signal than female aggression sweat.

Also in line with earlier findings, especially heterosexual women show differential responses to the presented chemosensory signals during early and mid-latency processing (Pause et al., in preparation). Heterosexual women show larger P2- and P3-1 amplitudes in response to male aggression sweat compared to male control sweat, as well as larger P3-1 amplitudes in response to male aggression compared to female aggression sweat. These results relate to reports of a female superiority in the perception of and responses to human chemosignals (Chen & Haviland-Jones, 2000; J. H. de Groot, Smeets, & Semin, 2014; Pause, Lübke, Laudien, & Ferstl, 2010a; Pause, Ohrt, Prehn, & Ferstl, 2004), probably related to women outperforming men in general when responding to weakly salient social stimuli (Li, Yuan, & Lin, 2008; Proverbio, Zani, & Adorni, 2008).

Regarding within-gender differences, the current results show differential effects of sexual orientation on neural responses to human sweat to specifically occur during encoding processing stages. Here, early (P2) and mid-latency (P3-1) peak amplitudes show roughly the same pattern. In response to male aggression sweat, gay men show larger P2 and P3-1 amplitudes than heterosexual men. While variations within P3-1 amplitudes are a common finding in research on human chemosensory communication, so far especially the latencies of the P2 component in response to sweat samples have been shown to vary with the sweat samples' informative content (K. T. Lübke, Hoenen, & Pause, 2012b). However, earlier work had already observed enlarged P2 amplitudes specifically in response to sweat samples (as opposed to common odours) serving as deviant stimuli within a chemosensory oddball paradigm, even though participants were instructed to ignore the stimuli (Krauel, Pause, Sojka, Schott, & Ferstl, 1998). This pattern suggests that the sweat samples were perceived and processed as significant information, involuntarily capturing early attention. Relating to the

current data, gay men appear more prone to such attention capturing effects of human aggression sweat than heterosexual men.

The P3-1, on the other hand, is considered to reflect a quick attentional shift occurring in response to novel or otherwise significant events (“novelty P3”, (Friedmann, Cycowicz, & Gaeta, 2001; Pause & Krauel, 2000; Pause, Sojka, Krauel, & Ferstl, 1996), like the exposure to biologically relevant stimuli. Indeed, it has been shown consistently that individuals respond with enhanced (pre-) attentive, evaluative processing to anxiety sweat (see (K. T. Lübke, Busch, Hoenen, Schaal, & Pause, 2017b; Pause et al., 2010a)) as well as aggression sweat (Pause et al., in preparation). Again, data of the current study indicate that gay compared to heterosexual men process male aggression sweat as especially significant.

The current source densities within the P3-1 latency frame show the typical pattern of one frontal and one posterior aspect of the P3-1 in response to significant events (Friedmann et al., 2001) especially in gay men: Both regions are activated most prominently and most widespread in response to male aggression sweat, indicating enhanced neuronal energy invested in the orienting towards (frontal) and the categorization and evaluation of (posterior) male aggression sweat. Similar patterns have also been observed in response to human anxiety sweat (Pause et al., 2010a). Within the current study, gay men even display prominent concurrent disinhibition of lateral areas, suggesting an extremely focused processing of aggression chemosignals. The P3-1 in general is considered to have evolved in order to equip humans for the quick interpretation of environmental events that might signal danger (see (Friedmann et al., 2001)), and especially medial frontal activity related to the P3-1 might be associated to flexible physiological adjustments in such relevant situations (Damasio, 1996). Taken together, gay men thus appear to outperform heterosexual men in automatic attention guided by human chemosensory aggression signals and the resulting neural responses underlying interpretation and preparation of behavioural adjustments. Similar patterns of enlarged P2 and P3-1 amplitudes of gay compared to heterosexual men also are evident in

response to female control sweat, suggesting that gay men similarly display heightened sensitivity towards the most weakly salient chemosensory stimulus present within the current design.

Lesbian women show especially differential responses to the donors' gender, displaying larger amplitudes of early and mid-latency peaks (P2, P3-1) in response to male compared to female control sweat. This pattern is in line with earlier studies (K. T. Lübke et al., 2012a) and could be interpreted in terms of male sweat being processed as some kind of "alarm" signal by lesbian women, resulting in enlarged P3 amplitudes (Pause et al., 2006). Gay men also show differential neural responses with respect to the donors' gender, but within the latency domain (P2). Here, gay men show longer P2 latencies upon presentation of male compared to female sweat in general. Research has shown that the latencies of the chemosensory P2 are prolonged when individuals expect a chemosensory stimulus to be harmful, possibly related to changes in selective attention (Laudien, Wencker, Ferstl, & Pause, 2008). This might indicate that within the current study, gay men differed in their selective attention directed towards male and female sweat samples.

Regarding visual processing, same-sex oriented individuals show larger P3 amplitudes in response to neutral compared to weakly angry faces. An enlarged P3 amplitude in response to neutral compared to angry facial expressions has also been shown by (Liu et al., 2013), and is discussed as resulting from a higher amount of allocated attention (for review see (Polich, 2007)). The higher amount of attention which same-sex oriented individuals obviously invest in the processing of neutral compared to angry faces in turn might result from a heightened negativity bias: Neutral faces are highly ambiguous, and individuals with a heightened negativity bias (i.e. children) tend to judge such faces as negative (Tottenham, Phuong, Flannery, Gabard-Durnam, & Goff, 2013), and show amygdala responses similar to those observed in response to fearful or angry faces (Hoehl, Brauer, Brasse, Striano, & Friederici, 2010; Marusak, Carre, & Thomason, 2013). It is quite conceivable that same-sex oriented

individuals display such a heightened negativity bias especially with regard to human faces, as they are more likely than heterosexual individuals to have experienced more negative social encounters, such as discrimination, in the past (i.e. discussed in (Foglia & Fredriksen-Goldsen, 2014)).

Sexual orientation also affects the early processing of male and female faces. Gay men, heterosexual men, and lesbian women display longer latencies of the N170 component in response to weakly angry compared to neutral faces. While longer latencies in response to a social stimulus probably signalling danger (angry faces) appear somewhat counter-intuitive, others have found similar results (Batty, 2003 #4030). It has been proposed that the inclusion of information from subcortical pathways as well as an unconscious mobilisation of attention might account for the N170 latency prolongation. Interestingly, lesbian women and gay men consistently show this differential response pattern when exposed to pictures of male faces, while heterosexual men do so when exposed to female faces. Moreover, gay men display longer N170 latencies in response to angry male faces in direct comparison to heterosexual men. Given the fact that in human interaction, an angry man is more of a physical threat than an angry woman (Eagly & Wood, 1999), the current results demonstrate an exceptionally adaptive early brain response within same-sex oriented individuals.

Taken together, the current results demonstrate a heightened sensitivity of same-sex oriented individuals – and especially gay men – towards weakly salient social signals of aggression. Correspondingly, past research has shown that gay men report heightened empathy (Salais & Fischer, 1995; Sergeant, Dickins, Davies, & Griffiths, 2006) and show heightened empathic brain responses (Perry, Walder, Hendler, & Shamay-Tsoory, 2013). Gay men further self-describe as less physically aggressive than heterosexual men (Dickins & Sergeant, 2008; Ellis, Hoffman, & Burke, 1990; Gladue & Bailey, 1995; Sergeant, Dickins, Davies, & Griffiths, 2006), and report significantly lower levels of violent delinquency (Beaver et al., 2016). Similar to gay men, lesbians describe themselves as less physically

## Psychological Science

aggressive than heterosexual women (Gladue, 1991). Moreover, evolutionary theories link a same-sex sexual orientation to reduced aggression {Rahman, 2003 #3390}. It is here proposed that a heightened sensitivity towards weakly salient social aggression signals of same-sex oriented individuals, as present within the current data, might form the basis of adaptive regulatory mechanisms reducing aggressive behavior. The precise mechanism underlying such regulatory processes remains to be subject of future studies.

## References

- Adolph, D., Schlösser, S., Hawighorst, M., & Pause, B. M. (2010). Chemosensory signals of competition increase the skin conductance response in humans. *Physiology and Behavior, 101*(5), 666-671. doi: 10.1016/j.physbeh.2010.08.004
- Annett, M. (1970). A classification of hand preference by association analysis. *British Journal of Psychology, 61*(3), 303-321.
- Carre, J. M., & McCormick, C. M. (2008). Aggressive behavior and change in salivary testosterone concentrations predict willingness to engage in a competitive task. *Hormones and Behavior, 54*(3), 403-409. doi: 10.1016/j.yhbeh.2008.04.008
- Chen, D., & Haviland-Jones, J. (2000). Human olfactory communication of emotion. *Perceptual and Motor Skills, 91*(3 Pt 1), 771-781. doi: 10.2466/pms.2000.91.3.771
- Croy, I., Olgun, S., Mueller, L., Schmidt, A., Muench, M., Hummel, C., . . . Hummel, T. (2015). Peripheral adaptive filtering in human olfaction? Three studies on prevalence and effects of olfactory training in specific anosmia in more than 1600 participants. *Cortex, 73*, 180-187. doi: 10.1016/j.cortex.2015.08.018
- Damasio, A., R. (1996). The somatic marker hypothesis and the possible functions of the prefrontal cortex. *Philosophical Transactions: Biological Sciences, 351*(1346), 1413-1420. doi: 10.1098/rstb.1996.0125
- de Groot, J. H., Semin, G. R., & Smeets, M. A. (2014). Chemical communication of fear: A case of male-female asymmetry. *Journal of Experimental Psychology: General, 143*(4), 1515-1525. doi: 10.1037/a0035950
- de Groot, J. H., Smeets, M. A., & Semin, G. R. (2014). Chemical communication of fear: A case of male-female asymmetry. *Journal of Experimental Psychology: General, 143*(4), 1515-1525. doi: 10.1037/a0035950
- de Groot, J. H. B., Semin, G. R., & Smeets, M. A. M. (2017). On the communicative function of body odors: A theoretical integration and review. *Perspectives on Psychological Science, 12*(2), 306-324. doi: 10.1177/1745691616676599
- Doty, R. L. (1997). Studies of human olfaction from the University of Pennsylvania Smell and Taste Center. *Chemical Senses, 22*(5), 565-586. doi: 10.1093/chemse/22.5.565
- Dravnieks, A., Masurat, T., & Lamm, R. A. (1984). Hedonics of odors and odor descriptors. *Journal of the Air Pollution Control Association, 34*(7), 752-755. doi: 10.1080/00022470.1984.10465810
- Ekman, P., & Friesen, W. V. (1971). Constants across cultures in the face and emotion. *Journal of Personality and Social Psychology, 17*(2), 124-129.
- Foglia, M. B., & Fredriksen-Goldsen, K. I. (2014). Health Disparities among LGBT Older Adults and the Role of Nonconscious Bias. *The Hastings Center Report, 44 Suppl 4*(0 4), S40-S44. doi: 10.1002/hast.369
- Friedmann, D., Cycowicz, Y. M., & Gaeta, H. (2001). The novelty P3: an event-related brain potential (ERP) sign of the brain's evaluation of novelty. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews, 25*, 355-373. doi: 10.1016/S0149-7634(01)00019-7
- Gratton, G., Coles, M. G., & Donchin, E. (1983). A new method for off-line removal of ocular artifact. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, 55*(4), 468-484. doi: 10.1016/0013-4694(83)90135-9
- Hoehl, S., Brauer, J., Brasse, G., Striano, T., & Friederici, A. D. (2010). Children's processing of emotions expressed by peers and adults: An fMRI study. *Social Neuroscience, 5*(5-6), 543-559. doi: 10.1080/17470911003708206
- Kinsey, A. C., Pomeroy, W. R., & Martin, C. E. (1948). *Sexual Behavior in the Human Male*. Philadelphia: W. B. Saunders.
- Kobal, G. (1981). *Elektrophysiologische Untersuchungen des menschlichen Geruchssinns*. Stuttgart: Thieme.
- Kobal, G. (2003). Electrophysiological measurement of olfactory function. In R. L. Doty (Ed.), *Handbook of Olfaction and Gustation* (pp. 229-250). New York: Marcel Dekker.

- Kok, A. (2001). On the utility of P3 amplitude as a measure of processing capacity. *Psychophysiology*, *38*(3), 557-577. doi: 10.1017/S0048577201990559
- Krauel, K., Pause, B. M., Sojka, B., Schott, P., & Ferstl, R. (1998). Attentional modulation of central odor processing. *Chemical Senses*, *23*(4), 423-432.
- Langner, O., Dotsch, R., Bijlstra, G., Wigboldus, D. H. J., Hawk, S. T., & van Knippenberg, A. (2010). Presentation and validation of the Radboud Faces Database. *Cognition and Emotion*, *24*(8), 1377-1388. doi: 10.1080/02699930903485076
- Laudien, J. H., Wencker, S., Ferstl, R., & Pause, B. M. (2008). Context effects on odor processing: An event-related potential study. *Neuroimage*, *41*(4), 1426-1436. doi: 10.1016/j.neuroimage.2008.03.046
- Li, H., Yuan, J. J., & Lin, C. D. (2008). The neural mechanism underlying the female advantage in identifying negative emotions: An event-related potential study. *Neuroimage*, *40*(4), 1921-1929. doi: 10.1016/j.neuroimage.2008.01.033
- Liu, X., Liao, Y., Zhou, L., Sun, G., Li, M., & Zhao, L. (2013). Mapping the time course of the positive classification advantage: An ERP study. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, *13*(3), 491-500. doi: 10.3758/s13415-013-0158-6
- Lübke, K., Schablitzky, S., & Pause, B. M. (2009). Male sexual orientation affects sensitivity to androstenone. *Chemosensory Perception*, *2*, 154-160.
- Lübke, K. T., Busch, A., Hoenen, M., Schaal, B., & Pause, B. M. (2017a). Pregnancy reduces the perception of anxiety. *Scientific Reports*, *7*(1), 9213. doi: 10.1038/s41598-017-07985-0
- Lübke, K. T., Busch, A., Hoenen, M., Schaal, B., & Pause, B. M. (2017b). Pregnancy reduces the perception of anxiety. *Scientific Reports*, *7*. doi: 10.1038/s41598-017-07985-0
- Lübke, K. T., Hoenen, M., & Pause, B. M. (2012a). Differential processing of social chemosignals obtained from potential partners in regards to gender and sexual orientation. *Behavioural Brain Research*, *228*, 375-387. doi: 10.1016/j.bbr.2011.12.018
- Lübke, K. T., Hoenen, M., & Pause, B. M. (2012b). Differential processing of social chemosignals obtained from potential partners in regards to gender and sexual orientation. *Behavioural Brain Research*, *228*(2), 375-387. doi: 10.1016/j.bbr.2011.12.018
- Lübke, K. T., & Pause, B. M. (2014). Sex-hormone dependent perception of androstenone suggests its involvement in communicating competition and aggression. *Physiology and Behavior*, *123*, 136-141. doi: 10.1016/j.physbeh.2013.10.016
- Lübke, K. T., & Pause, B. M. (2015). Always follow your nose: The functional significance of social chemosignals in human reproduction and survival. *Hormones and Behavior*, *68*, 134-144. doi: 10.1016/j.yhbeh.2014.10.001
- Martin, A., Saathoff, M., Kuhn, F., Max, H., Terstegen, L., & Natsch, A. (2010). A functional ABCC11 allele is essential in the biochemical formation of human axillary odor. *Journal of Investigative Dermatology*, *130*(2), 529-540. doi: 10.1038/jid.2009.254
- Martins, Y., Preti, G., Crabtree, C. R., Runyan, T., Vainius, A. A., & Wysocki, C. J. (2005). Preference for human body odors is influenced by gender and sexual orientation. *Psychological Science*, *16*(9), 694-701. doi: 10.1111/j.1467-9280.2005.01598.x
- Marusak, H. A., Carre, J. M., & Thomason, M. E. (2013). The stimuli drive the response: An fMRI study of youth processing adult or child emotional face stimuli. *Neuroimage*, *83*, 679-689. doi: 10.1016/j.neuroimage.2013.07.002
- Mutic, S., Briinner, Y. F., Rodriguez-Raecke, R., Wiesmann, M., & Freiherr, J. (2017). Chemosensory danger detection in the human brain: Body odor communicating aggression modulates limbic system activation. *Neuropsychologia*, *99*, 187-198. doi: 10.1016/j.neuropsychologia.2017.02.018
- Mutic, S., Brunner, Y. F., Rodriguez-Raecke, R., Wiesmann, M., & Freiherr, J. (2017). Chemosensory danger detection in the human brain: Body odor communicating aggression modulates limbic system activation. *Neuropsychologia*, *99*, 187-198. doi: 10.1016/j.neuropsychologia.2017.02.018

- Mutic, S., Parma, V., Brünner, Y. F., & Freiherr, J. (2016). You smell dangerous: communicating fight responses through human chemosignals of aggression. *Chemical Senses*, *41*(1), 35-43. doi: 10.1093/chemse/bjv058
- Page, M. C., Braver, S. L., & Kinnon, D. P. (2003). *Levine's guide to SPSS for analysis of variance*. New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates.
- Pause, B. M., & Krauel, K. (2000). Chemosensory event-related potentials (CSERP) as a key to the psychology of odors. *International Journal of Psychophysiology*, *36*(2), 105-122. doi: 10.1016/S0167-8760(99)00105-1
- Pause, B. M., Krauel, K., Schraders, C., Sojka, B., Westphal, E., Müller-Ruchholtz, W., & Ferstl, R. (2006). The human brain is a detector of chemosensorily transmitted HLA-class I-similarity in same- and opposite-sex relations. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, *273*(1585), 471-478. doi: 10.1098/rspb.2005.3342
- Pause, B. M., Krauel, K., Sojka, B., & Ferstl, R. (1999). Is odor processing related to oral breathing? *International Journal of Psychophysiology*, *32*(3), 251-260. doi: 10.1016/S0167-8760(99)00020-3
- Pause, B. M., Lübke, K., Laudien, J. H., & Ferstl, R. (2010a). Intensified neuronal investment in the processing of chemosensory anxiety signals in non-socially anxious and socially anxious individuals. *Plos One*, *5*(4). doi: 10.1371/journal.pone.0010342
- Pause, B. M., Lübke, K., Laudien, J. H., & Ferstl, R. (2010b). Intensified neuronal investment in the processing of chemosensory anxiety signals in non-socially anxious and socially anxious individuals. *PLoS ONE*, *5*(4), e10342. doi: 10.1371/journal.pone.0010342
- Pause, B. M., Ohrt, A., Prehn, A., & Ferstl, R. (2004). Positive emotional priming of facial affect perception in females is diminished by chemosensory anxiety signals. *Chemical Senses*, *29*(9), 797-805. doi: 10.1093/chemse/bjh245
- Pause, B. M., Sojka, B., Krauel, K., & Ferstl, R. (1996). The nature of the late positive complex within the olfactory event-related potential (OERP). *Psychophysiology*, *33*(4), 376-384. doi: 10.1111/j.1469-8986.1996.tb01062.x
- Pause, B. M., Storch, D., & Lübke, K. T. (in preparation). Chemosensory aggression signals as a cue to danger: Pronounced neural processing of aggression sweat in men and women. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*.
- Perrin, F., Pernier, J., Bertrand, O., & Echallier, J. F. (1989). Spherical splines for scalp potential and current density mapping. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *72*(2), 184-187. doi: 10.1016/0013-4694(89)90180-6
- Polich, J. (2007). Updating P300: An integrative theory of P3a and P3b. *Clinical Neurophysiology*, *118*(10), 2128-2148. doi: 10.1016/j.clinph.2007.04.019
- Potegal, M. (2012). Temporal and frontal lobe initiation and regulation of the top-down escalation of anger and aggression. *Behavioural Brain Research*, *231*(2), 386-395. doi: 10.1016/j.bbr.2011.10.049
- Proverbio, A. M., Zani, A., & Adorni, R. (2008). Neural markers of a greater female responsiveness to social stimuli. *Bmc Neuroscience*, *9*. doi: 10.1186/1471-2202-9-56
- Schlösser, S., Meister, L., & Pause, B. M. (2011). The scent of human aggression decreases trust in men and women. *Chemical Senses*, *37*, A30.
- Sergeant, M. J. T., Dickins, T. E., Davies, M. N. O., & Griffiths, M. D. (2007). Women's hedonic ratings of body odor of heterosexual and homosexual men. *Archives of Sexual Behavior*, *36*(3), 395-401. doi: 10.1007/s10508-006-9126-3
- Tottenham, N., Phuong, J., Flannery, J., Gabard-Durnam, L., & Goff, B. (2013). A negativity bias for ambiguous facial-expression valence during childhood: Converging evidence from behavior and facial corrugator muscle responses. *Emotion*, *13*(1), 92-103. doi: 10.1037/a0029431
- Wyatt, T. (2003). *Pheromones and animal behavior: communication by taste and smell*: Cambridge Univ. Press, Cambridge.

## 9.2. Deskriptorenliste aus Studie 1 und Studie 2a

Bitte kreuzen Sie einen oder mehrere der folgenden Begriffe an,  
die auf den eben gerochenen Geruch zutreffen.

<input type="checkbox"/> fruchtig (Zitrusfrüchte)	<input type="checkbox"/> seifig	<input type="checkbox"/> Zitrone
<input type="checkbox"/> Grapefruit (Pampelmuse)	<input type="checkbox"/> Leder	<input type="checkbox"/> Pappe
<input type="checkbox"/> Seil (Schnur)	<input type="checkbox"/> Orange	<input type="checkbox"/> nasses Papier
<input type="checkbox"/> fruchtig (keine Zitrusfrüchte)	<input type="checkbox"/> Ananas	<input type="checkbox"/> Traubensaft
<input type="checkbox"/> nasse Wolle, nasser Hund	<input type="checkbox"/> schmutzige Wäsche	<input type="checkbox"/> Erdbeere
<input type="checkbox"/> abgestanden	<input type="checkbox"/> Apfel	<input type="checkbox"/> modrig, erdig
<input type="checkbox"/> Birne	<input type="checkbox"/> rohe Kartoffel	<input type="checkbox"/> Melone
<input type="checkbox"/> Mäuse	<input type="checkbox"/> Pfirsich	<input type="checkbox"/> Pilze
<input type="checkbox"/> Banane	<input type="checkbox"/> Erdnussbutter	<input type="checkbox"/> blumig
<input type="checkbox"/> Bohnen	<input type="checkbox"/> Rosen	<input type="checkbox"/> frische Eier
<input type="checkbox"/> Veilchen	<input type="checkbox"/> Baumrinde, Birkenrinde	<input type="checkbox"/> Lavendel
<input type="checkbox"/> Kork	<input type="checkbox"/> Kölnisch Wasser	<input type="checkbox"/> verbrannt, rauchig
<input type="checkbox"/> Moschus	<input type="checkbox"/> frischer Tabakrauch	<input type="checkbox"/> Parfüm
<input type="checkbox"/> abgestandener Tabakrauch	<input type="checkbox"/> abgebrannte Kerze	<input type="checkbox"/> Kaffee
<input type="checkbox"/> Weihrauch	<input type="checkbox"/> Steinkohlenteercreosot	<input type="checkbox"/> duftend
<input type="checkbox"/> aromatisch	<input type="checkbox"/> verbrannter Gummi	<input type="checkbox"/> verbranntes Papier
<input type="checkbox"/> Honig	<input type="checkbox"/> angebrannte Milch	<input type="checkbox"/> Kirsche
<input type="checkbox"/> Teer	<input type="checkbox"/> Mandeln	<input type="checkbox"/> Nagellackentferner
<input type="checkbox"/> nussig, Nüsse	<input type="checkbox"/> Desinfektionsmittel	<input type="checkbox"/> würzig
<input type="checkbox"/> medizinisch	<input type="checkbox"/> Gewürznelken	<input type="checkbox"/> chemisch
<input type="checkbox"/> Zimt	<input type="checkbox"/> bitter	<input type="checkbox"/> Lorbeer
<input type="checkbox"/> stechend, beißend, ätzend	<input type="checkbox"/> Tee	<input type="checkbox"/> sauer, Essig
<input type="checkbox"/> Fleischgewürz	<input type="checkbox"/> Sauerkraut	<input type="checkbox"/> schwarzer Pfeffer
<input type="checkbox"/> Ammoniak	<input type="checkbox"/> grüner Pfeffer	<input type="checkbox"/> Urin
<input type="checkbox"/> Dill	<input type="checkbox"/> Katzenurin	<input type="checkbox"/> Kümmel
<input type="checkbox"/> fischig	<input type="checkbox"/> Cognac	<input type="checkbox"/> geräucherter Fisch
<input type="checkbox"/> holzig, harzig	<input type="checkbox"/> Sperma	<input type="checkbox"/> Zedernholz
<input type="checkbox"/> neuer Gummi	<input type="checkbox"/> Mottenkugeln	<input type="checkbox"/> rußig
<input type="checkbox"/> minzig, Pfefferminz	<input type="checkbox"/> Kerosin	<input type="checkbox"/> Kampfer
<input type="checkbox"/> ölig, fettig	<input type="checkbox"/> Eukalyptus	<input type="checkbox"/> frische Butter
<input type="checkbox"/> Schokolade	<input type="checkbox"/> Farbe	<input type="checkbox"/> Vanille
<input type="checkbox"/> Lack	<input type="checkbox"/> süß	<input type="checkbox"/> Popcorn
<input type="checkbox"/> Ahornsirup	<input type="checkbox"/> Brathuhn	<input type="checkbox"/> Karamell
<input type="checkbox"/> gekochtes Fleisch	<input type="checkbox"/> Malz, malzig	<input type="checkbox"/> Suppe
<input type="checkbox"/> Rosinen	<input type="checkbox"/> gekochtes Gemüse	<input type="checkbox"/> Sirup
<input type="checkbox"/> ranzig	<input type="checkbox"/> Kokosnuss	<input type="checkbox"/> verschwitzt
<input type="checkbox"/> Anis (Lakritz)	<input type="checkbox"/> käsig	<input type="checkbox"/> alkoholisch
<input type="checkbox"/> Haushaltsgas	<input type="checkbox"/> Äther, Anästhesie	<input type="checkbox"/> schweflig
<input type="checkbox"/> metallisch	<input type="checkbox"/> Knoblauch, Zwiebel	<input type="checkbox"/> Tier
<input type="checkbox"/> Benzin, Lösungsmittel	<input type="checkbox"/> frisches, grünes Gemüse	<input type="checkbox"/> Blut, rohes Fleisch
<input type="checkbox"/> Geranienblätter	<input type="checkbox"/> Reinigungsmittel, Putzmittel	<input type="checkbox"/> Terpentin
<input type="checkbox"/> prickelnd	<input type="checkbox"/> abgeschnittenes Gras, Pflanzen	<input type="checkbox"/> zerstampfes Gras
<input type="checkbox"/> faulig, verdorben	<input type="checkbox"/> Fäkalien, Dung	<input type="checkbox"/> Sellerie
<input type="checkbox"/> Kadaver, Aas	<input type="checkbox"/> rohe Gurke	<input type="checkbox"/> übelkeitserregend
<input type="checkbox"/> Heu	<input type="checkbox"/> trocken, pudrig	<input type="checkbox"/> Getreide
<input type="checkbox"/> Kreide	<input type="checkbox"/> Hefe	<input type="checkbox"/> hell
<input type="checkbox"/> Bäckerei, frisches Brot	<input type="checkbox"/> schwer	<input type="checkbox"/> saure Milch
<input type="checkbox"/> kühl, kühlend	<input type="checkbox"/> verdorbene Früchte	<input type="checkbox"/> warm
<input type="checkbox"/> Bier	<input type="checkbox"/> Abwasserkanal, Kloake	<input type="checkbox"/> brennend

### 9.3. Bildmaterial aus Studie 2b

#### 9.3.1. Originalbilder:

##### *Männlich neutral*



Abbildung A1. Männlich neutrale Gesichter aus der der Radboud Database. Originalbezeichnung von links nach rechts: Rafd090\_09\_Caucasian\_male\_neutral\_frontal, Rafd090\_10\_Caucasian\_male\_neutral\_frontal, Rafd090\_15\_Caucasian\_male\_neutral\_frontal, Rafd090\_30\_Caucasian\_male\_neutral\_frontal, Rafd090\_33\_Caucasian\_male\_neutral\_frontal

##### *Männlich Ärger*



Abbildung A2. Männliche Ärger-Gesichter aus der der Radboud Database. Originalbezeichnung von links nach rechts: Rafd090\_09\_Caucasian\_male\_angry\_frontal, Rafd090\_10\_Caucasian\_male\_angry\_frontal, Rafd090\_15\_Caucasian\_male\_angry\_frontal, Rafd090\_30\_Caucasian\_male\_angry\_frontal, Rafd090\_33\_Caucasian\_male\_angry\_frontal

*Weiblich neutral*



Abbildung A3. Weiblich neutrale Gesichter aus der der Radboud Database. Originalbezeichnung von links nach rechts: Rafd090\_01\_Caucasian\_female\_neutral\_frontal, Rafd090\_02\_Caucasian\_female\_neutral\_frontal, Rafd090\_19\_Caucasian\_female\_neutral\_frontal, Rafd090\_27\_Caucasian\_female\_neutral\_frontal, Rafd090\_61\_Caucasian\_female\_neutral\_frontal

*Weiblich Ärger*

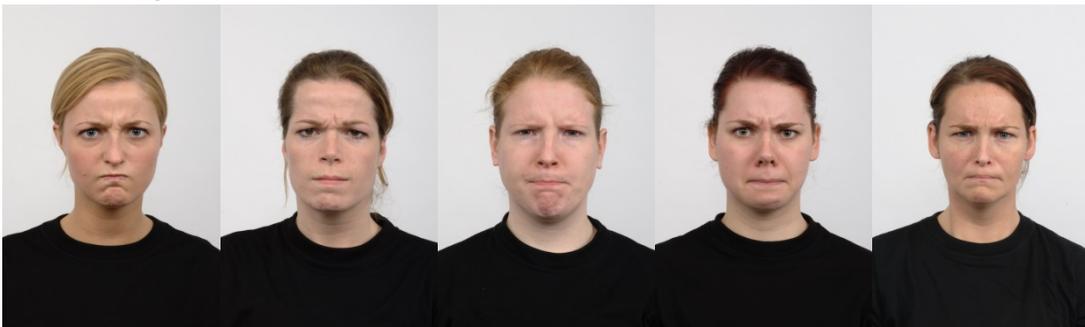


Abbildung A4. Weibliche Ärger-Gesichter aus der der Radboud Database. Originalbezeichnung von links nach rechts: Rafd090\_01\_Caucasian\_female\_angry\_frontal, Rafd090\_02\_Caucasian\_female\_angry\_frontal, Rafd090\_19\_Caucasian\_female\_angry\_frontal, Rafd090\_27\_Caucasian\_female\_angry\_frontal, Rafd090\_61\_Caucasian\_female\_angry\_frontal

### 9.3.2. verwendete Stimuli:

#### *Männlich neutral*



Abbildung A5. Finale Stimuli der männlich neutralen Gesichter.

#### *Männlich 20% Ärger*



Abbildung A6. Finale Stimuli der männlichen Gesichter mit 20% Ärgeranteil. Gemorpht aus den neutralen Gesichtern und den entsprechenden Ärger-Gesichtern der Radboud Database.

#### *Weiblich neutral*



Abbildung A7. Finale Stimuli der weiblich neutralen Gesichter.

*Weiblich 20% Ärger*



Abbildung A8. Finale Stimuli der weiblichen Gesichter mit 20% Ärgeranteil. Gemorpht aus den neutralen Gesichtern und den entsprechenden Ärger-Gesichtern der Radboud Database.

## Eidesstattliche Erklärung

Ich versichere an Eides Statt, dass die Dissertation von mir selbständig und ohne unzulässige fremde Hilfe unter Beachtung der „Grundsätze zur Sicherung guter wissenschaftlicher Praxis an der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf“ erstellt worden ist.

22.11.2019, Meerbusch  
Datum, Ort

A handwritten signature in black ink, consisting of a large, stylized letter 'A' with a long, sweeping tail that loops back to the top of the letter.

\_\_\_\_\_  
Unterschrift