

Die physiologischen Grundlagen der Lautäußerungen bei Tieren

Von G. TEMBROCK

Zoologisches Institut der Humboldt-Universität Berlin (DDR)

Alle tierischen Lautäußerungen leiten sich von primär funktionslosen Begleitgeräuschen ab, die durch die Bewegung sowie den Stoffwechsel (besonders die äussere Atmung) bedingt werden. Sie treten daher besonders bei Arten mit hoher Bewegungsfähigkeit und intensivem Stoffwechsel auf. Wir können daher allgemein somatische und vegetative Geräusche unterscheiden. Für die Entstehung «funktioneller» Geräusche (Laute) ist wesentlich, dass schon innerhalb der somatogenen und vegetativen Begleitgeräusche Abhängigkeiten zu bestimmten Funktionskreisen bestehen können. So entstehen bei manchen Tieren gewisse Begleitgeräusche speziell beim Nahrungserwerb. Ein Specht muss hämmern, um seine Nahrung freilegen zu können, viele Fische, Reptilien, Vögel und Säugetiere, aber auch manche Insekten müssen heftige Kieferbewegungen ausführen, um ihre Beute festzuhalten oder Teile abzulösen. Flucht oder Angriff erfordern intensive Bewegungen der motorischen Effektorsysteme (Rumpf, Extremitäten; Mantelhöhle und Trichter bei Cephalopoden); auch hierbei können leicht Begleitgeräusche entstehen. Dabei sind der Untergrund oder das sonstige Bewegungsmedium (Wasser, Luft) wiederum bedeutsam. Speziell bei den Flugformen können Begleitgeräusche entstehen, die einmal durch die vorbeistreichende Luft, zum anderen aber auch die Flügelbewegung selbst und die Flugmuskulatur (Insekten) und die Schlagfrequenz bedingt werden können. Dabei ist noch gesondert der Abflug zu berücksichtigen, der ganz andere Begleitgeräusche zur Folge haben kann, als der eigentliche Flug selbst. Verschiedene Bewegungsformen am Boden (Sprung, Trab, Galopp usw.) können sehr unterschiedliche Begleitgeräusche nach sich ziehen, auch in Abhängigkeit vom Bau der Bewegungsorgane (Hufe, Krallen, Nägel, sklerotisierte Cuticula bei Arthropoden) und von der Beschaffenheit des jeweiligen Untergrundes. Die Motorik kann aber durch spezielle Gelenkbildungen und sonstige Kontaktflächen zwischen verschiedenen Körper- und Extremitätenabschnitten Reibegeräusche als Nebeneffekt hervorrufen.

Für vegetative Begleitgeräusche kommen ebenfalls verschiedene Funktionskreise in Betracht; sie können

einmal die bereits genannten Vorgänge wie Nahrungserwerb, Flucht, Angriff (Fortpflanzung) begleiten, wie auch das Schutzverhalten (plötzliches Ausstossen von Sekreten, zum Beispiel Bombardierkäfer [*Brachynus* und andere], Termiten; Stossatmen, Aufrichten von Körperanhängen wie Federn, Haare, Stacheln). Sie können aber auch rein vegetative Funktionen begleiten (Defäkation, Miktion, Darmperistaltik, Sekretabgabe).

Die von der Atmung sich ableitenden Geräusche können stimmlos oder stimmhaft sein. Bei Wassertieren (zum Beispiel Robben) können Atemgeräusche in Verbindung mit aufsteigenden Luftblasen akustisch wirksam werden.

Vom Selektionsdruck hängt das Schicksal derartiger Begleitgeräusche ab. Es gibt Fälle, in denen diese Begleitgeräusche unter speziellem Funktionsdruck noch gemindert werden, wie etwa die Fluggeräusche der Eulenvögel, bei denen die Schalldämpfung im Dienste des Nahrungserwerbes positiven Selektionswert hat. Damit ist bereits angedeutet, dass es Bedingungen geben kann, unter denen Begleitgeräusche nicht durch das «feed-back» über die körpereigenen Schallrezeptoren, sondern über das Verhalten anderer Tiere, auch artfremder in ihrer Evolution beeinflusst werden können. So sind vielleicht zahlreiche Stridulationsgeräusche, die durch Abwehrgeräusche bei Käfern entstanden sind, weiter entwickelt worden, weil durch sie die Schutzwirkung erhöht wurde. Dabei ist unter den Feinden speziell an akustisch hochempfindliche Arten wie Fledermäuse, Spitzmäuse, Nagetiere und vielleicht auch einige Vögel zu denken, die durch derartige hohe Frequenzen enthaltende Geräusche in ihrem Verhalten vorübergehend gestört oder gehemmt werden könnten. Spezielle Untersuchungen hierzu stehen noch aus.

Die Evolution der Lautäußerungen setzt in jedem Falle voraus, dass primäre Begleitgeräusche durch einen «feed-back»-Mechanismus «funktionell» wurden. Das bedeutet, dass die Emission derartiger Geräusche (oder Laute) auf den Emittenden eine spezifische Rückwirkung ausübt, durch die eine spezielle Leistung positiv beeinflusst wird. Diese Rückwirkung bestimmt

die weitere Entwicklung der Schallemission, die dabei einer sensorischen Kontrolle über afferente Bahnen im lauterzeugenden System und über Hörorgane unterliegt. Nicht selten sind die Hörorgane zugleich der Rezeptor für die Rückwirkungen, wenn es sich ebenfalls um akustische Effekte handelt. Mögliche Rückwirkungen der Schallemission sind: (a) Über andere Individuen: Distanzvergrößerung oder Zeitverzögerung im Verhalten, Distanzverringern oder zeitliche Beschleunigung im Verhalten, Beendigung eines Verhaltens, Veränderung eines Verhaltens, Einleitung eines Verhaltens, räumliche und/oder zeitliche Verhaltenskoordinierung, Beeinflussung physiologischer Vorgänge oder Zustandsformen, Schallemission bzw. Veränderung oder Beendigung einer solchen. (b) Auf den eigenen Organismus (ohne Beteiligung anderer Individuen): Katharsis, Vermittlung von Informationen im Dienst der raumzeitlichen Orientierung (zum Beispiel Echopeilung), sensorische Rückwirkung spezifischer Geräuscheffekte und -musterbildungen (Spiel, sog. «zweckfreie» Lautäusserungen).

Im Anschluss an die in der Ethologie gebräuchlichen Definitionen kann dieser Vorgang als Ritualisation bezeichnet werden; das Verhalten enthält Informationen, die den Status oder das Verhalten eines oder mehrerer anderer Individuen modifizieren, wobei eine im Sinne der Individual- und Arterhaltung positive Rückwirkung auf den «Sender» erfolgt. Die signalfreien Handlungen wollen wir (im Anschluss an LORENZ) Gebrauchshandlungen nennen, die informationensendenden «Signalhandlungen». Demgemäss wären die zugrundeliegenden Strukturen als «Gebrauchsstrukturen» (zum Beispiel im Dienst der Fortbewegung) und als «Signalstrukturen» (zum Beispiel im Dienst der Schallemission) zu bezeichnen.

Lautäusserungen, die auf einem dieser Wege funktionell geworden sind, können zusätzlich in ihrer Entwicklung und Ausgestaltung beeinflusst werden durch physikalische Eigenschaften des schallausbreitenden Mediums (Wasser, Luft, festes Substrat), durch Reflexion oder schallschluckende Eigenschaften sowie auch durch die allgemeine «Geräuschkulisse». Auf diese Weise können Ökotypen der Lautmuster entstehen. Entscheidend jedoch für die Ausgestaltung der Schallemissionen sind die jeweils funktionsbestimmenden «feed-back»-Mechanismen. Sie nehmen vor allem Einfluss auf den Informationsgehalt. Dieser wieder findet in der Lautstrukturierung seinen Ausdruck: zeitliche Dehnung, Mehrsilbigkeit, Rhythmisierung, Wiederholung, Strophenbildung, Strophenreihung, Amplitudenwechsel, Frequenzmodulationen, um nur einige der wesentlichen Möglichkeiten zur Ausgestaltung der Lautmuster anzudeuten.

Diese Entwicklung ist wiederum wesentlich mitbestimmt durch die afferenten Systeme (Rezeptoren) und ihre Leistungspotenzen und -grenzen. Nur ausnahmsweise sind im Tierreich Lautäusserungen bei

Arten entwickelt, bei denen noch kein Hörvermögen nachgewiesen ist. Hier kann die Kontrolle der Schallerzeugung über Rezeptoren in dem ausführenden Muskelsystem erfolgen; die akustische Kontrolle ist bei solchen Arten unwesentlich, da die Laute keine intraspezifische Wirkung haben, sondern gegen potentielle Feinde gerichtet sind (zum Beispiel Käfer, manche Schlangen).

Alle diese Gesichtspunkte sollten bei einer Betrachtung der physiologischen Grundlagen der Lauterzeugung im Hintergrund stehen, da sie das komplexe Faktorengefüge andeuten, das bei der Herausbildung der Lautgebung im Tierreich mitbeteiligt ist¹⁻⁶.

Unter den hier geschilderten Bedingungen ist nur bei drei Tiergruppen die Entwicklung einer funktionellen Lautgebung zu erwarten, die durch gute Beweglichkeit mit Tendenz zu zunehmender Raumbeherrschung und damit verbundener Ausstattung mit leistungsfähigen Rezeptoren gekennzeichnet sind: die Cephalopoden, Arthropoden und Vertebraten. Bei den Cephalopoden gibt es bislang nur Hinweise auf eine Lautproduktion⁷, weitere Einzelheiten sind noch unbekannt. Bei den Arthropoden und Vertebraten mit ihren komplexen Verhaltens- und Bewegungsmustern ist die Lauterzeugung weit verbreitet.

Bei den Arthropoden ist die Lautproduktion nicht durchgängig verbreitet, doch kommt sie bei einigen Skorpionen, verschiedenen Spinnen (*Arachnoida*), bei etwa 17 Familien der Crustaceen und bei etwa 13 Insektenordnungen vor.

Der Körperbau der Gliederfüssler hat vorzugsweise zur Ausbildung von Stridulationsorganen geführt, die überall zustande kommen können, wo während der Bewegung Teile der Cuticula gegeneinander reiben. Sie bestehen dann gewöhnlich aus einer Pars stridens und einem Plektrum, so dass eine kammzinkenähnliche Bildung über eine Schrillkante gerieben wird. Das kutikuläre Aussenskelett der Arthropoden hat ausserdem die Entwicklung von allgemeinen Begleitgeräuschen der Bewegung sowie von Klopferäuschen durch Aufschlagen von Körperteilen auf den Untergrund gefördert. Schliesslich dürfte sich von der Bewegung noch ein seltener Sondertyp ableiten, bei dem Bewegungsmuskel im Rumpf bestimmte Teile der Körperwand, an denen sie inserieren, in Schwingungen versetzen. Diese Teile haben sich bei funktionellen Schallerzeugern zu schwingenden Membranen umgebildet,

¹ E. A. ARMSTRONG, *A Study of Bird Song* (Oxford University Press, London 1963).

² R. BUSNEL, *Acoustic Behaviour of Animals* (Elsevier, Amsterdam 1963).

³ P. T. HASKELL, *Insect Sounds* (Witherby, London 1961).

⁴ W. E. LANYON und W. N. TAVOLGA, *Animal Sounds and Communication* (Am. Mus. Nat. Hist. 1960).

⁵ J. SCHWARTZKOPFF, *Fortschr. Zool. N.F.* 15, 214 (1962).

⁶ G. TEMBROCK, *Tierstimmen. Eine Einführung in die Bio-Akustik* (Ziemsen, Wittenberg 1959).

⁷ R. IVERSEN, P. PERKINS und R. DIONNE, *Nature* 199, 250 (1963).

die als Tymbal bezeichnet werden. Nur selten sind Geräusche, die im Zusammenhang mit einem Luftstrom entstehen oder durch Ausstossen von Flüssigkeiten (zum Beispiel Sekreten). Stridulationsorgane finden sich bei Cheliceraten, Crustaceen und unter den Insekten bei den *Odonata* (Larven), *Orthoptera*, *Dictyoptera*, *Coleoptera*, *Hymenoptera*, *Lepidoptera*, *Diptera*, *Homoptera* und *Heteroptera* und vielleicht auch den *Corrodentia* und *Thysanoptera*³.

Begleitgeräusche der Bewegung sind bei Krebsen und Insekten (*Orthoptera*, *Hymenoptera*, *Lepidoptera* und *Diptera*) wohl gelegentlich auch funktionell. Häufiger sind jedoch Klopferäusche, so bei Cheliceraten (*Scorpio*, *Lycosidae*, *Pisauridae*), Krebsen (zum Beispiel *Uca*) und bei Insekten (*Plecoptera*, *Orthoptera*, *Dictyoptera*, *Isoptera*, *Coleoptera*, *Hymenoptera*, *Lepidoptera*, *Copeognatha*). Tymbalorgane schliesslich sind bei Insekten bekannt (*Lepidoptera* und *Homoptera*), ebenso auch Geräusche, die im Zusammenhang mit einem Luftstrom erzeugt werden (*Orthoptera*, *Coleoptera*, *Lepidoptera* (Figur 1), eventuell *Diptera*)⁸. Bei der Honigbiene (*Hymenoptera*) hatte man lange Zeit die Möglichkeit erwogen, dass das Tüten und Quaken der Königinnen durch die Tracheen erzeugt würde; neuerdings ist wahrscheinlich gemacht, dass es sich um Vibrationen der Thoraxmuskulatur handelt⁹.

Bei den Wirbeltieren sind Stridulationsmechanismen relativ selten. Bei manchen Knochenfischen finden sich derartige Funktionsmechanismen durch Reiben von Schlundzähnen (zum Beispiel *Haemulidae*), mit dem Gebiss (zum Beispiel *Diodontidae*, *Balistes*), von Flossen- und Skeletteilen (*Acanthodoras*) oder auch durch Schuppen (*Hippocampus* und andere). Bei Reptilien gibt es Stridulation durch Reiben von Schuppen (zum Beispiel *Aspis*, *Echis*); ausser bei diesen Giftschlangen kommt Stridulation durch Schuppen vielleicht auch bei der Eidechse *Teratohisus przewalskii* vor. Ferner gibt es Schildkröten (*Kinosternidae*), deren Schenkel Horntuberkel aufweisen, die vielleicht gegen den Panzer gerieben werden. Einen Sonderfall stellen die Geräusche durch vibrierende Schwanzbewegungen dar, die extrem bei den Klammerschlangen zu den bekannten rasselnden Geräuschen führen, da hier eine vergrösserte Endschuppe (Schallschuppe) ausgebildet ist, von der sich durch Häutungen bis zu 14 ansammeln können, weil die alten Schuppen nicht abgestossen werden, und so eine Kette ineinander geschachtelter Endschuppen entsteht^{10,11}.

Sehr selten ist die Stridulation bei Vögeln. Beim Männchen der Paradieswitze (*Steganura paradisaea*) werden die mittleren Schwanzfederpaare um 90° gedreht und die sägeartigen Kanten des längsten Federpaares an der gewellten Oberfläche des innersten Paares gerieben¹².

Eine gewisse funktionelle Vergleichbarkeit zu den Tymbalorganen der Insekten besteht bei den Schwimmblasenmechanismen der Knochenfische. Hier bilden

rhythmische Kontraktionen der Seitenrumpfmuskulatur die Grundlage der Schwingungsvorgänge, die von den Wänden der Schwimmblase auf den gasförmigen Inhalt übertragen werden. Es sind vielfach besondere «Trommelmuskel» ausgebildet, die direkt an der Schwimmblase inserieren (zum Beispiel *Therapon*) oder sogar in die Schwimmblasenwand eingelagert sind (zum Beispiel *Triglidae*)¹³.

Vom Flug abgeleitete Geräusche sind bei Vögeln recht verbreitet, bei denen manche Arten Schallschwingen besitzen, oder – wie die Bekassinen (*Capella*) – die Schwanzfedern fächern. Bei den australischen Schopftauben ist die dritte Handschwinge stark verlängert und erzeugt einen Pfeifton.

Schnabelgeräusche bei den Vögeln (eventuell auch durch das Zungenbein) und Kiefer- und Zahngeräusche bei den Säugetieren sind nicht selten. Bei den Säugetieren lassen sich von Bewegung ableiten: Stampfen (viele *Ungulata*), Handaufschlagen (*Primates*), Trommeln mit den Hinterbeinen (*Rodentia*, *Lagomorpha*). Einen Sonderfall stellt das Schlagen der Extremitäten gegen den eigenen Körper oder auch gegeneinander dar (*Primates*).

Von vegetativen Funktionen lässt sich Körperzittern ableiten, das zu einem feinschlägigen Schwanzzittern werden kann (*Rattus*, *Mus*), so dass durch seitliches Schwanzschlagen rasselnde Geräusche entstehen können. Bei Stachelschweinen (*Hystrix*) schlagen die Stacheln beim Schwanzschütteln rasselnd zusammen¹⁴.

Vom Nahrungserwerb lassen sich bei den Vögeln die ritualisierten Schnabelschläge auf dem Substrat ab-

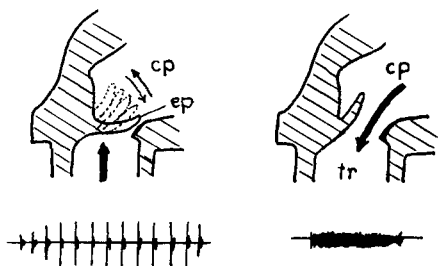


Fig. 1. Schema der Funktion des Epipharynx (ep) bei der Emission der beiden Komponenten des Lautes vom Totenkopfschwärmer (*Acherontia atropos*). cp = Pharynxhöhle, tr = Rüssel; darunter schematisch die Oscillogramme der jeweiligen Lautemission. Als Beispiel für einen durch Luftstrom erzeugten Laut bei Insekten (nach BUSNEL und DUMORTIER⁸).

⁸ R. BUSNEL und B. DUMORTIER, Bull. Soc. ent. Fr. 64, 44 (1959).

⁹ J. SIMPSON, Z. vergl. Physiol. 48, 277 (1964).

¹⁰ C. M. BOGERT, The Influence of Sound on the Behaviour of Amphibians and Reptiles (Ed., LANYON und TAVOLGA; Amer. Mus. Nat. Hist., New York 1960), p. 137.

¹¹ R. MERTENS, Abh. senckenb. naturforsch. Ges. 471, 1 (1946).

¹² O. KÖNIG, J. Orn. Lpz. 103, 86 (1962).

¹³ H. SCHNEIDER, Naturwissenschaften 48, 513 (1961).

¹⁴ I. EIBL-EIBESFELDT, Handbuch der Zoologie (Ed., KÜENTHAL, De Gruyter, Berlin 1957), Bd. 8, Teil 10, p. 1.

leiten (*Pici*), die bei Spechten vom Hämmern (Nahrungserwerb) zum demonstrativen Klopfen und schliesslich zum Trommeln geführt haben¹⁵. Bei den Säugetieren gehören hierher die schon erwähnten Gebissgeräusche, so auch das Zähnewetzen bei Nagern (*Rodentia*), das eine Drohfunktion hat. Einen Sonderfall stellen hier die Lippengeräusche dar, die bei Primaten offenbar funktionell sind (Orang).

Von der Atmung lassen sich neben der eigentlichen Stimme auch verschiedene Geräusche ableiten (Zischen, Fauchen, Hecheln), die bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren verbreitet sind. Eine echte Stimme im Zusammenhang mit der Atmung haben die Amphibien, Reptilien, Vögel und Säugetiere entwickelt. Bei den Amphibien, Reptilien (Geckonen, Krokodile) ist wie bei den Säugetieren der Larynx der eigentliche Stimmapparat, während bei den Vögeln die Syrinx im wesentlichen die Grundlage der Stimmbildung darstellt.

Auf diesem anatomisch-funktionellen Hintergrund zeichnet sich nun das Bild ab, das die bisherige Experimentalforschung von den physiologischen Grundlagen der Lautgebung gewonnen hat. Es konzentriert sich im wesentlichen auf drei Bereiche: Die Stridulation, die Tymbalsysteme (Insekten- und Schwimmblasenmechanismen der Knochenfische) und die echte Stimme der Wirbeltiere (Larynx, Syrinx), wobei hier noch die vielfach entwickelten akzessorischen Einrichtungen (Schallverstärker, Resonatoren, Ansatzrohr usw.) zu berücksichtigen sind.

Unsere Kenntnisse über die physiologischen Grundlagen der Lautgebung bei Wirbellosen sind noch sehr unzulänglich. Die Stridulation wurde in dieser Hinsicht bislang nur bei Orthopteren genauer untersucht. Dabei scheinen drei Gesichtspunkte im Vordergrund zu stehen: (1) die neuro-physiologischen Grundlagen der Stridulation, (2) die Beziehungen zwischen dem endokrinen System und der Stridulation und (3) der Einfluss von Aussenfaktoren auf die Lautgebung.

Nach HUBER¹⁶ kann das 2. Thorakalganglion der Feldgrille (*Gryllus campestris*), in dem alle Neurone und die Schaltung zur Koordination der 28 Singmuskeln liegen, allein eine normale Singbewegung nicht anregen. Bei der Singbewegung arbeiten das Gehirn und dieses Thorakalganglion zusammen. Wird es halbiert, arbeiten die beiden Elytren (die bei der Stridulation aneinander reiben) nicht mehr zusammen. Wie die thorakalen Neurone verknüpft sind, ist noch nicht bekannt. Ist dieser Eingriff nicht vollzogen, genügt eine der beiden Konnektivbahnen vom Gehirn zum 2. Thorakalganglion, um normales Singverhalten auszulösen. HUBER¹⁶ hat Hirnreizungen vorgenommen und konnte über Elektroden, die in bestimmten Arealen der Pilzkörper oder einmündender Bahnen (zum Beispiel Tractus olfactorio-globularis) lagen, typische Gesangsmuster (gewöhnlicher Gesang und Rivalengesang) auslösen. Er fand in diesen Bereichen auch

Gebiete mit Hemmwirkung. Lokale Reizung des Zentralkörpers rief abnorme Gesänge hervor. Insgesamt ergaben diese Untersuchungen einen Funktionszusammenhang von drei Gebieten: Pilzkörper, Zentralkörper und Mesothorakalganglion (Figur 2). Alle gesangsauslösenden und -hemmenden Erregungen werden von den Pilzkörpern verarbeitet und unter Mitwirkung von Informationen, welche die Antennen, Cerci, Hörorgane und Rezeptoren des Genitalapparates liefern, zur Festlegung von Beginn und Ende der Lautgebung sowie des Auftretens oder Fehlens bestimmter Gesangsformen und des Gesangstyps. Die Übertragung von den Pilzkörpern auf das Mesothorakalganglion erfolgt über den Zentralkörper.

Den hier erwähnten Funktionsprinzipien ist noch ein circadianer Rhythmus unterlagert, der im Tagesrhythmus Schwellenwerte ändert. Dabei könnte er allein über die Hemmsysteme wirksam sein, doch fehlen hierzu noch speziellere Untersuchungen. Von *Homoeogryllus reticulatus*^{17,18} ist bekannt, dass die Stridulation streng an die Dunkelpphase gebunden ist. Damit ist auch bereits einer der wirksamen abiotischen Aussenfaktoren genannt: das Licht. Daneben sind relative Luftfeuchtigkeit, Temperatur und andere meteorologische Bedingungen sicher nicht ohne Bedeutung, doch gibt es hierzu noch wenig Untersuchungen. Nur Temperatureinflüsse wurden bislang experimentell geprüft^{19,20}. Bei der Laubheuschrecke *Neoconocephalus ensiger* beträgt die Zirprate 260 pro min bei 8°C, sie steigt auf 780 bei 26°C an (Figur 3). Bei *Orchelimum vulgare* besteht nicht in jedem Falle und für alle Elemente des Gesanges eine einfache lineare Beziehung zur Temperatur; auch gibt es starke individuelle Streuungen. Figur 4 zeigt Oszillogramme von *Chorthippus brunneus*, dabei einen «Spätsänger» vom 7.11.1965, bei einer Umgebungstemperatur von etwa +12°C.

Über Beziehungen zwischen Gonadenzyklen, endokrinen Systemen und der Stridulation gibt es einige Hinweise. So ist bei *Ephippiger*-Männchen (*Tettigoniidae*) die Gesangsintensität abhängig vom Zustand der Vesiculæ seminales; zu der Information, die der Gesang vermittelt, gehört demnach auch der Gonadenzustand (Kopulationsbereitschaft)²¹. Bei der Feldheuschrecke *Gomphocerus rufus*, deren Männchen und Weibchen stridulieren, stellten die Weibchen nach Entfernung der Corpora allata die Stridulation ein, die Männchen dagegen nicht²².

¹⁵ D. BLUME, Über die Lebensweise einiger Spechtarten, J. Orn. Lpz., Sonderheft zu Band 102, 1 (1961).

¹⁶ F. HUBER, Z. vergl. Physiol. 44, 60 (1960).

¹⁷ Y. LEROY, Ann. appl. Biol. 3, 400 (1964).

¹⁸ Y. LEROY, Bull. Soc. ent. Fr. 69, 00 (1964).

¹⁹ H. FRINGS und M. FRINGS, J. exp. Zool. 134, 411 (1957).

²⁰ H. FRINGS und M. FRINGS, J. exp. Zool. 151, 33 (1962).

²¹ P. T. HASKELL, Anim. Behav. 8, 76 (1960).

²² W. LOHER, Naturwissenschaften 49, 406 (1962).

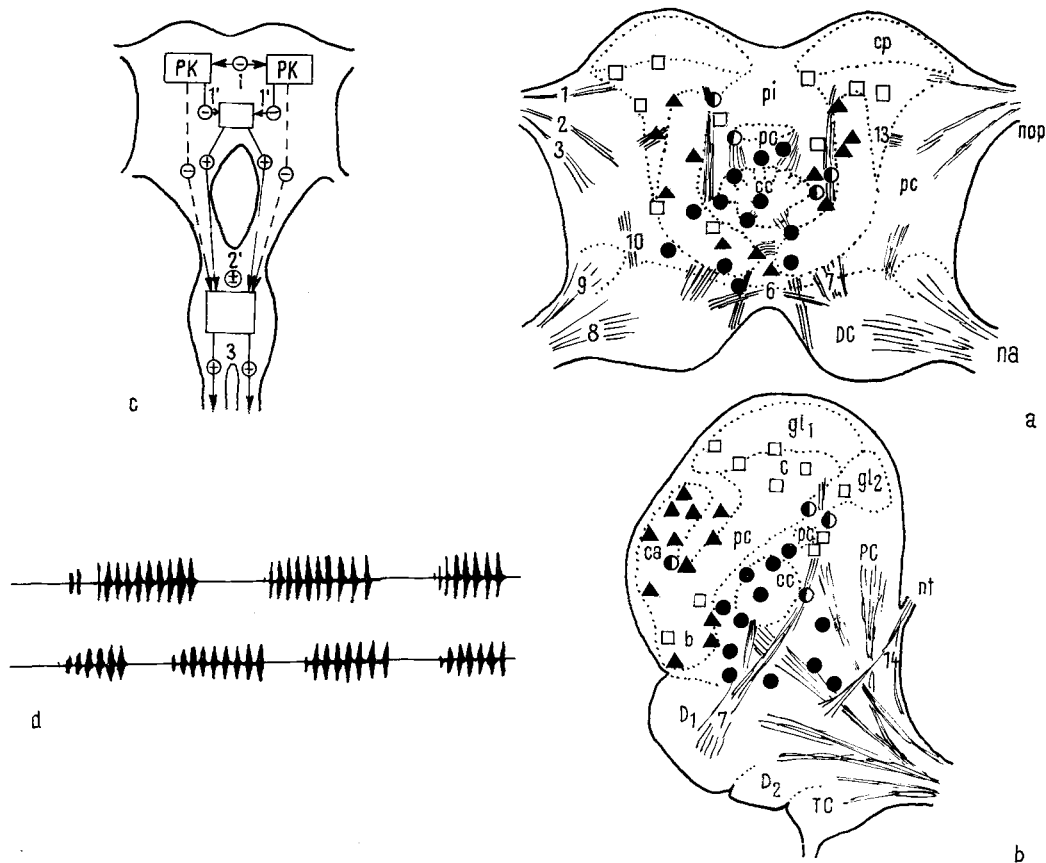


Fig. 2. Hirnreizungsversuche zur Auslösung der Stridulation bei *Gryllus campestris*. (a) Frontalschnitt, (b) Sagittalschnitt durch das Gehirn mit den Reizstellen für «gewöhnlichen Gesang» (▼), Rivalengesang (◐), Singhemmung (◻) und atypischen Gesang (●). PC = Protocerebrum; DC = Deutocerebrum; TC = Tritocerebrum; na = Antennennerv; nop = Augennerv; nt = Nervus tegumentarius; cp = Pilzkörper; cc = Zentralkörper; pc = Brücke; pi = Pars intercerebralis; c = Region des Bechers; pe = Pedunculus; ca = Cauliculus; gl = Region der Globulizellen; 1-3 = optische Bahnen; 6 = Antennenkommissur; 7 = Tractus olfactorio-globularis; 8 = sensorischer, 9 = motorischer Antennennerv; 10 = Bahn zwischen Deuto- und Protocerebrum; 11 = motorischer Nerv der Oberlippe; 13 = Fasern zwischen Brücke und Zentralkörper; 14 = Bahnen zwischen frontalen und kaudalen Regionen des Protocerebrums. (c) Schema über das Zusammenwirken von Gehirn und Unterschlundganglion bei der Kontrolle der Lokomotionsaktivität von *Gryllus*. PK = Pilzkörper mit kontralateraler Hemmung (1'); ZK = Zentralkörper wird von den Pilzkörpern gehemmt (1'); 2' = Steuerung der Tätigkeit des USG durch hemmende und aktivierende Impulse von PK + ZK; 3 = Steuerung der motorischen Systeme des Thorax. (d) Rivalengesänge der Feldgrille vor und während der elektrischen Hirnreizung, oszillographisch dargestellt. Oben drei Verse vor, darunter vier Verse während der Reizung (nach HUBER¹⁶).

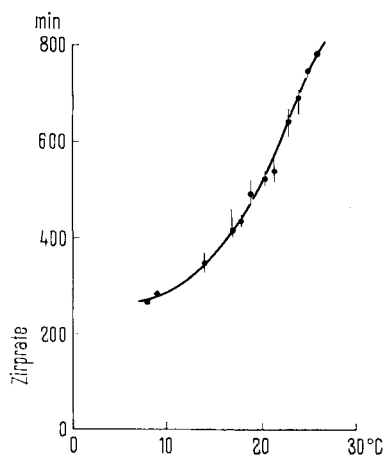


Fig. 3. Zirpate (pro min) als Funktion der Temperatur (Abszisse) bei Männchen von *Neoconocephalus ensiger*. Bei 8, 9 und 26°C stridulierten zu wenig Männchen, so dass die Variabilität nicht mehr messbar war (nach FRINGS und FRINGS¹⁹).

Die Exstirpation der Testes und akzessorischen Drüsen bei den Feldheuschrecken *Chorthippus parallelus* und *Omocestus viridulus* veränderten das Stridulationsverhalten nicht, dagegen wurde das Verhalten der Weibchen bei entsprechender Entfernung ihrer Gonaden grundlegend verändert. Auch hier zeigte sich demnach ein ähnlicher geschlechtsspezifischer Unterschied wie bei der Entfernung der Corpora allata²³.

Dass zu den Aussenfaktoren, die entscheidend auf die Ausgestaltung der Stridulation mitwirken, natürlich vor allem auch Verhaltenselemente und wiederum Lautäußerungen der Fortpflanzungspartner oder Rivalen gehören, kann hier nur erwähnt werden (vgl. ³).

²³ R. BUSNEL und B. DUMORTIER, Bull. Soc. zool. Fr. 80, 23 (1955).

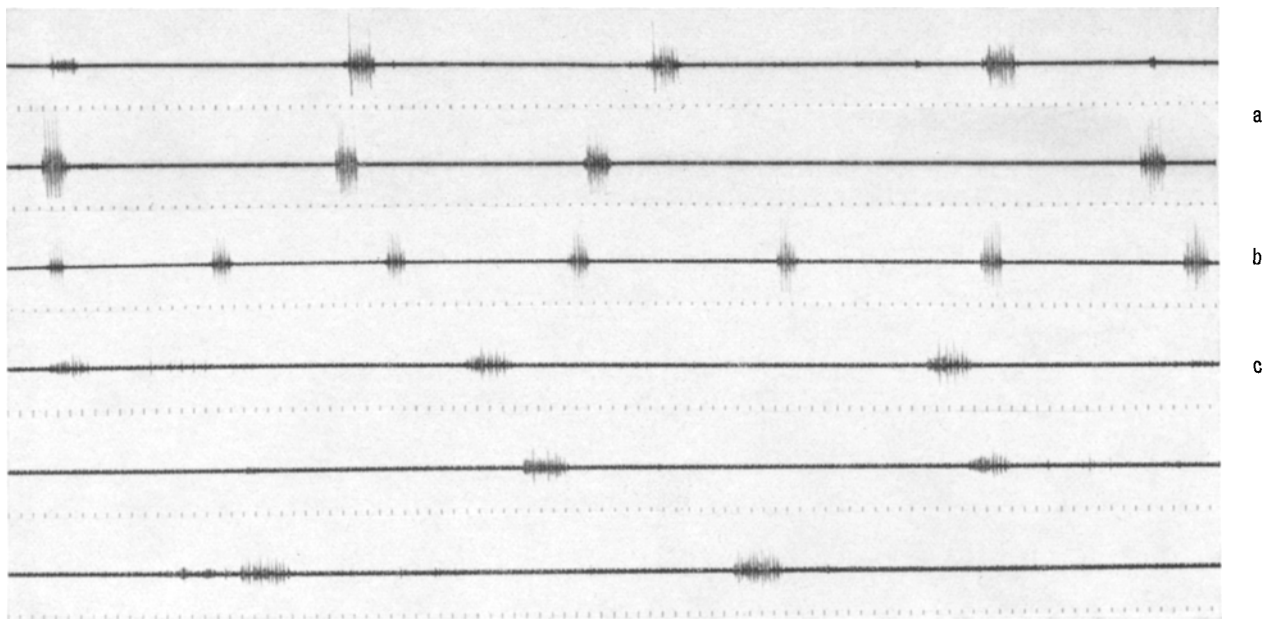


Fig. 4. Oszillogramme der Stridulation von *Chorthippus brunneus* ZETT. (a) und (b) Normalgesänge von 2 Männchen im Sommer; (c) Gesang eines Männchens am 7.11.1965 bei +12°C (Zeitmarke: 10 = 1 sec).

Über die Tymbalorgane liegen nur relativ wenige Untersuchungen an Zikaden vor^{24,25}, wobei spezieller *Platypleura capitata* studiert wurde (Figur 5). Das Tymbal wird durch Kontraktion des Tymbalmuskels einwärts bewegt und schnell bei seiner Erschaffung durch die eigene Elastizität in die Ausgangslage zurück. Die Beziehungen zwischen den Tymbalschwingungen und den Aktionspotentialen des Tymbalmuskels können recht kompliziert sein, weil keineswegs immer eine Ein-Aus-Schwingung des Tymbals einem Nervenimpuls entspricht. Jeder Tymbalmuskel wird von einem Tymbalnerv versorgt, der nur eine motorische Faser enthält. Den Motoneuronen sind Schrittmacher vorgeschaltet, in denen ein konstanter nervöser Rhythmus von etwa 100 Schwingungen erzeugt wird. Die Tymbalspannung wird durch den Tensormuskel beeinflusst, dessen Tätigkeit sich den nervösen Rhythmen überlagert, wobei er langsamer arbeitet.

Über die entfernt vergleichbaren Schwimmblasenmechanismen bei Knochenfischen gibt es bislang wenige physiologische Untersuchungen. Bei dem in Neuseeland vorkommenden *Congiopodus leucopaecilus* (*Perciformes*) wurden die Muskelpotentiale gleichzeitig mit den Lauten registriert²⁶. Dabei erwiesen sich die Summenpotentiale der Muskeln als mit den Lautimpulsen synchronisiert. Die elektrische Reaktion des Muskels erfolgt in einer Latenzzeit von 1,4 msec auf den nervösen Impuls. Im allgemeinen scheinen die bilateral angeordneten beiden Trommelmuskeln synchron zu arbeiten. Auch bei *Holocentrus rufus* wurden die Muskelkontraktionen untersucht und eine Simultan- kontraktion des Muskelpaares gefunden²⁷. Wurden

beide Muskeln entfernt, fiel die Lautgebung aus, blieb einer erhalten, war die Lautstärke um 2 bis 13 db (je nach Versuchstier) gemindert; besonders stark war die Minderung im Bereich von 150–300 Hz (Gesamtspektrum: 85–4500 Hz). Der einzelne Grunzlaut dauert 22–72 msec, er setzt sich aus 2–6 Impulsen zusammen; die Anzahl der Summenpotentiale im Trommelmuskel wurde mit 4–6 pro Laut bestimmt. Bei *Opsanus* wurde die mittlere Kontraktionszeit des Trommelmuskels mit 5 msec bestimmt²⁸. Es wurden monophasische Potentiale von 1,2–1,5 msec Gesamtdauer abgeleitet. Die beiden Muskeln arbeiten auch hier synchron. Reizversuche an Trommelmuskeln von Tigerfischen (*Therapon*) ergaben bei 50 und 90 Reizen/sec noch Einzelzuckungen, bei 140 Reizen/sec unvollständigen Tetanus, der bei 290 Reizen/sec in den vollständigen Tetanus überging²⁹. Dagegen trat bei dem Protraktor des allerdings anders arbeitenden Lautapparates von *Galeichthys* und *Barge*³⁰ noch bei 300 Reizungen/sec kein Tetanus auf. Da bei den Tigerfischen bis zu 200



Fig. 5. Rhythmische Antwort des Tymbalmuskels der Zikade *Platypleura octoguttata* auf einen Einzelreiz am Tymbalnerv. Zeitmarke 50 Hz (nach PRINGLE²⁴).

²⁴ J. W. S. PRINGLE, J. exp. Zool. 37, 525 (1954).

²⁵ J. W. S. PRINGLE, Proc. Linn. Soc. Lond. 167, 144 (1957).

²⁶ A. PACKARD, Nature 187, 63 (1960).

²⁷ H. E. WINN und J. A. MARSHALL, Physiol. Zool. 36, 34 (1963).

²⁸ C. R. SKOGLUND, J. biophys. biochem. Cytol. 10, 187 (1961).

²⁹ H. SCHNEIDER, Z. vergl. Physiol. 47, 493 (1964).

³⁰ W. N. TAVOLGA, Bull. Am. Mus. nat. Hist. 124, 1 (1962).

Einzelschallstöße in der Sekunde geäußert werden, erwägt SCHNEIDER²⁹, dass vielleicht die Muskelkontraktionen abwechselnd mit halber Frequenz erfolgen oder aber ähnlich wie bei den Tymbalmuskeln der Zikaden oszillatorisch.

Lauterzeugung auf der Grundlage des Larynx tritt erstmals bei den Amphibien auf. Bei *Rana* wird der Kehlkopf aus dem sehr kompliziert gebauten unpaaren Knorpelring der Cartilago cricotrachealis und den beiden dorsal gelegenen Cartilagine arytaenoideae gebildet. Diese beiden Knorpel überwölben einen Raum, in dem sich die Stimmlippen (Labia vocales) befinden. In diesen liegen knorpelige «Stimmbänder» (Stimmstäbchen). Ein komplizierter Muskelapparat öffnet und schließt den Aditus laryngis und reguliert die Spannung des Stimmapparates. Die Luft wird bei der Phonation bei geschlossenem Maul und ebenfalls verschlossenen Nasenlöchern aus den Lungen in die Mundhöhle und durch Heben des Mundhöhlenbodens wieder in die Lungen zurückgepresst. Dabei wird der Aditus laryngis in schneller Folge geöffnet und geschlossen. Hinzu kommen als Schallverstärker die bei den einzelnen Arten sehr unterschiedlich angeordneten Schallblasen als Schleimhautaussackungen des Mundhöhlenbodens³¹. Es gibt Arten, bei denen manche Populationen eine Schallblase besitzen, andere nicht (*Rhacophorus leucomastix*³²). *Bufo cognatus* stößt minutenlange Triller aus; dabei wird ein Hin- und Herströmen kleiner Luftmengen während der Lautgebung vermutet³³. Bei *Scaphiopus* erzeugen die Ränder der Stimmbänder einen durch Gesamtvibrationen der Stimmbänder in Trillerimpulse zerhackten Ton³⁴. Speziellere physiologische Untersuchungen zur Stimmbildung bei Amphibien sind bislang kaum durchgeführt worden. Nur für Frösche (*Rana*) liegt eine moderne experimentelle Arbeit vor³¹. Sie wurde auch besonders in Hinblick auf die Diskussion über die «neuromuskuläre» Theorie von HUSSON³⁵ durchgeführt. Die Befunde bestätigen die klassische «myoelastische» Theorie, wonach der Schwingungsablauf von Anblasedruck, Masse, Spannung und Länge der Stimmbänder abhängt. Die Kehlkopfmuskulatur erhält die spannungsbestimmenden Reizimpulse über den Nervus laryngicus longus, dessen Faserverteilung sehr ähnlich ist wie beim *N. recurrens* von Katze und Mensch. Die Verschlussphase der schwingenden Stimmlippen dauert erheblich länger an als die eigentliche Schwingungsphase, die nur etwa 0,8 msec währt. Der Öffnungsquotient beträgt etwa 0,015. Vom peripheren Ende des *N. laryngicus longus* lassen sich von den Nervenendigungen der Stimmbänder stammende afferente Impulsmuster ableiten, die tonsynchron verlaufen. Daher kann eine Kontrolle der Phonation durch diese Nervenendigungen vermutet werden.

Nach diesen Untersuchungen wird der Ablauf der Phonation beim Frosch etwa folgendermassen angenommen: Nasenlöcher und Mundraum sind geschlos-

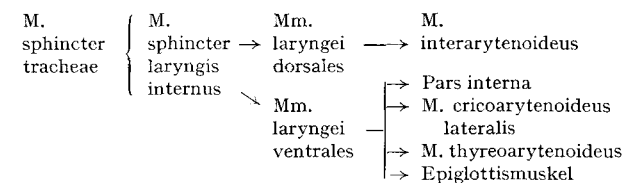
sen, die Luft wird durch den spaltenförmig geöffneten Aditus laryngis in den Mundraum gepresst. Sie bläht die Stimmbandtaschen auf, drängt dabei die Stimmbänder zur Mitte hin, so dass die Glottis sich schließt. Nun wird die Stimmritze erst bei einem bestimmten Druck gesprengt, es erfolgt die Schwingung. Dadurch kommt es nur zu einer kurzdauernden Schwingung, da bei nachlassendem Druck sich die Glottis wieder schließt. So entsteht beim Frosch bei einer Stimmfrequenz von 100 Hz ein schnarrender Ton, während beim Menschen durch die länger andauernde Schwingungsphase ein reiner Klang bei 100 Hz hörbar wird³¹.

Da bei Reptilien Lautgebung auf der Grundlage des Larynx selten ist, sind bis heute anscheinend noch keine physiologischen Untersuchungen zur Lauterzeugung durchgeführt worden.

Bei den Säugetieren beziehen sich die meisten Untersuchungen natürlich auf den Menschen, auf den hier nicht spezieller eingegangen wird. Doch sind gerade in den letzten 10 Jahren durch die bereits erwähnte Diskussion um die Theorie von HUSSON³⁵ verschiedene experimentelle Arbeiten durchgeführt worden. Generell ist daran zu erinnern, dass der Larynx der Reptilien, Vögel und Säugetiere aus dem Branchialskelett der «Fische» hervorgegangen ist. Dabei werden gegenwärtig folgende Zusammenhänge angenommen³⁶:

	Reptilia allgemein	Aves	Mammalia
Hyalbogen		Cornu hyale (zurückgebildet)	Zungenbein
1. Branchialbogen	Zungenbein	Zungenbein	
2. Branchialbogen		rückgebildet	
3. Branchialbogen	} fehlen	} fehlen	Thyreoid
4. Branchialbogen			Epiglottis (?)
5. Branchialbogen	Larynx- skelett	Larynx- skelett	Cricoid Arytenoid

Die wichtigsten Muskeln im Bereich des Larynx sind dabei wie folgt entstanden:



M. pharyngolaryngeus → M. dorsopharyngeus → M. dilatator laryngis → M. cricoarytenoid. posterior

M. sphincter laryngis externus → M. crico-thyreoides

³¹ K. PAULSEN, Z. wiss. Zool. 172, 1 (1965).

³² R. F. INGER, Fieldiana, Zool. 33, 183 (1954).

³³ W. F. BLAIR, Texas J. Sci. 8, 27 (1956).

³⁴ W. H. McALISTER, Texas J. Sci. 11, 60 (1959).

³⁵ R. HUSSON, Phonetica 4, 1 (1959).

³⁶ D. STARCK und R. SCHNEIDER, Primatologia III₂ (Ed., HOFER, SCHULTZ, STARCK; S. Karger, Basel-New York 1960), p. 423.

Der Kehlkopf der Säugetiere^{37-40,32} wird innen durch eine Schleimhaut ausgekleidet. Gewisse räumliche Sonderungen sind für die Lauterzeugung von wesentlicher Bedeutung. Einmal gehören hierher die Stimmfalten (Plicae vocales). Sie tragen das Stimmband (Ligamentum vocale), den bandartig verstärkten Rand der elastischen Membran (Conus elasticus), wobei die Stimmbänder in den Stimmfalten liegen. Der freie Rand der Plicae vocales bildet die eigentliche Stimmlippe (Labium vocale)^{41,36}. Dazwischen liegt die Stimmritze (Rima glottidis). Über den Stimmfalten sind bei den Säugetieren gewöhnlich Taschenfalten ausgebildet (Plicae ventriculares), die ebenfalls in das Lumen hineinragen. Der Raum zwischen diesen Taschenfalten und den Stimmfalten kann beiderseits (paarig) Aussackungen aufweisen, die Morgagnischen Taschen (Ventriculi laryngis). Dadurch ist das Lumen des Kehlkopfes in drei Räume unterteilt (von vorn nach hinten, beim Menschen von oben nach unten): Cavum laryngis superius, Cavum laryngis intermedius (hierzu gehören die Morgagnischen Taschen) und das Cavum laryngis inferius. Das Thyreoid (Cartilago thyreoides) umfasst vor allem den mittleren Raum, das Cricoid den hinteren Raum; die Stimmfalten selbst inserieren am Arytenoid (Stellknorpel). In der Wandung des oberen Raumes kann das Zungenbein liegen, das bei manchen Säugetieren durch ein Ligament mit dem Thyreoid verbunden sein kann (zum Beispiel Grosskatzen, *Panthera*, Anthropoiden).

Zwei weitere Gesichtspunkte sind im Bereich des Phonationssystems noch zu berücksichtigen: einmal können von den genannten Räumen des Cavum laryngis Laryngealsäcke ausgehen. Davon lassen sich unterscheiden: (a) Saccus laryngeus laterales (paarig vom Ventriculus laryngis ausgehend, manchmal zu einheitlichem Raumsystem verschmelzend), zum Beispiel *Pongo*, *Gorilla*^{42,36}. (b) Saccus laryngeus medianus inferior (unpaare mediane ventral gelegene Säcke), zum Beispiel manche *Rodentia*, selten bei Primaten. (c) Saccus laryngeus medianus superior (unpaare, zwischen Thyreoid und Epiglottis gelegen, manchmal bis in den dann ausgehöhlten Zungenbeinkörper reichend), häufig bei Affen (bekannt bei Brüllaffen, *Alouatta*), aber auch bei Antilopen, Rentier, *Hyomoschus*, *Equidae*. (d) Saccus laryngotrachealis posterior (dorsale Ausstülpung zwischen dem Cricoid und dem 1. Trachealknorpel, daher zwischen Trachea und Oesophagus gelegen), bei *Indri*, *Lemur* und einigen anderen Primaten bekannt³⁶.

Bei manchen Fledermäusen (*Rhinolophidae*) treten als Sonderbildung Schallblasen auf, Knorpelblasen, die wohl dorsale Erweiterungen der drei ersten Trachealringe sind.

Der zweite Aspekt betrifft die über dem Larynx gelegenen Räume der Mundhöhle (und Nase), wobei auch die Lage der Epiglottis zum Velum von Bedeutung ist. Sie liegt gewöhnlich dem Hinterrand des

Velums auf (retrovelar); seltener ist die prävelare Lage (zum Beispiel Schwein, *Sus*, Anthropoiden, Mensch, Figur 6), aber auch dann öffnet sich der Kehlkopfeingang (Aditus laryngis) so unmittelbar unter dem Isthmus naso-pharyngeus, dass der direkte Luftweg (Nase-Kehlkopf-Trachea) gewährleistet ist. Manche Arten können diese Lage ändern; so stösst ein Elefant die Nasen(Rüssel-)laute bei retrovelarer Lage der Epiglottis aus (ebenso das Grunzen bei Schweinen), während die Mundlaute in prävelarer Lage geäussert werden.

Alle Raumdifferenzierungen, die der im Kehlkopf gebildete Schall noch zu durchlaufen hat, werden als «Ansatzrohr» zusammengefasst. Nur beim Menschen kann die Stimme durch Muskelkontrolle der oberen Luftwege durch palatale, linguale und nasale Bewegungen modifiziert werden als Voraussetzung für die artikulierte Sprache^{43,44,36}.

Experimentelle Untersuchungen über die spezielle Bedeutung dieser verschiedenartigen Hilfseinrichtungen (Ansatzrohr, Luftsäcke, usw.) fehlen für Tiere noch weitgehend; auch die Bedeutung der grossen Kehlsäcke der Menschenaffenmännchen ist physikalisch nicht genauer bekannt (Figur 7). Für die Morgagnischen Taschen gibt es nur beim Menschen Hinweise, die andeuten, dass Sänger mit grossem Stimmvolumen anscheinend auch grössere Morgagnische Taschen aufweisen⁴⁵.

Die Innervation des gesamten Stimmapparates der Säugetiere beruht auf folgenden Grundlagen: Nervus

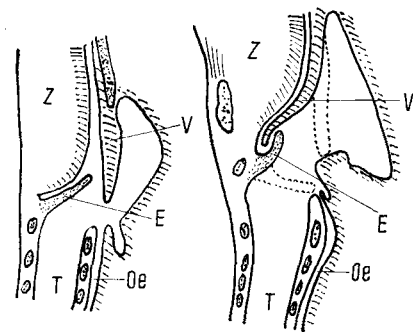


Fig. 6. Prävelare und postvelare (retrovelare) Lage der Epiglottis beim Schwein (*Sus*) (links) und beim Pferd (*Equus*) (rechts). Z = Zunge; V = Velum; E = Epiglottis; Oe = Oesophagus; T = Trachea. Die punktierten Linien geben die Stellung von Velum und Epiglottis beim Schlucken an (nach ELLENBERGER und BAUM aus BÜTSCHLI⁶⁰).

³⁷ G. KELEMEN und J. SADE, *J. Morph.* 107, 123 (1960).

³⁸ W. C. O. HILL, *J. Bombay nat. Hist. Soc.* 54, 309 (1957).

³⁹ O. F. RANKE und H. LULLIES, *Gehör, Stimme, Sprache* (Springer, Berlin-Göttingen, Heidelberg 1953).

⁴⁰ R. SCHNEIDER, *Morph. Jb.* 105, 177 (1962).

⁴¹ B. SONESSON, *Acta otolar., Suppl.* 156, 1 (1960).

⁴² C. AVRIL, *Morph. Jb.* 105, 74 (1963).

⁴³ G. KELEMEN, *Logos* 1, 32 (1958).

⁴⁴ G. KELEMEN, *Logos* 4, 46 (1961).

⁴⁵ M. FLACH, *Folia phoniat.* 16, 67 (1964).

recurrens: versorgt die meisten Kehlkopfmuskeln (N. laryngicus caudalis). Als sensibler Nerv kommt hinzu der Nervus laryngicus cranialis (dessen Funktion beim Hustenreflex unmittelbar erlebt wird). Beide Nerven sind Äste des Nervus vagus, wobei für die Stimmbildung vor allem der Nucleus ambiguus in der Medulla oblongata bedeutsam ist³⁹.

Das Ansatzrohr wird efferent und afferent versorgt durch den N. trigeminus, N. facialis, N. glossopharyngeus und N. hypoglossus.

Neuerdings wurden auch in der Kehlkopfmuskulatur sensible Bahnen (afferente Fasern) nachgewiesen⁴⁶.

Die Stimmritze wird verengt durch folgende Muskeln: M. cricoarytenoideus lateralis, M. arytenoideus (zwischen den beiden Stellknorpeln), M. thyreoarytenoideus (Pars lateralis). Erweiternd wirkt allein der M. cricoarytenoideus dorsalis (posterior). Die Spannung der Stimmbänder wird bestimmt durch den M. cricothyreoideus (passive Spannungsänderung) und den M. vocalis (aktive Spannungsänderung)³⁹.

Über die Bedeutung des Sympathicus bei der Phonation gibt es bislang keine gesicherten Aussagen.

Die zentralnervösen Grundlagen der Stimmgebung werden dadurch bestimmt, dass zwei Primärfunktionen die Grundlage der efferenten Leistungen bilden: Der Schluckvorgang und die Atmung. Das sogenannte Schluckzentrum liegt im Bereich der caudalen Abschnitte des Nucleus reticularis und damit nahe dem Nucleus ambiguus. Weitere Neurone des N. reticularis stellen einen Teil des Atemzentrums; hier liegen die Schaltstellen, die die afferenten Vagusfasern von der Lunge mit den efferenten Bahnen des N. recurrens verknüpfen. Diese Koordination besorgt die Erweiterung der Stimmritze beim Einatmen. Reizung im Bereich des N. ambiguus führt bei Hund und Katze zu Aktionen der Kehlkopfmuskulatur³⁹. Bei den Säugtieren wird die willkürliche Betätigung des Stimmapparates über die Pyramidenbahnen von der Grosshirnrinde her gesteuert. Doch sind auch Stammhirnbereiche an der Lautgebung beteiligt. Hirnreizungs-

versuche bei Katzen erbrachten den Nachweis, dass Knurren und Fauchen durch Reizungen im Bereich der Mandelkerne (N. amygdalae) und des Hypothalamus (Fauchen) ausgelöst werden können. Wird das Fauchen vom Hypothalamus ausgelöst, bleibt es auch dann unverändert, wenn die Mandelkerne zerstört wurden. Ein weiteres Feld zur Auslösung dieser Lautgebung liegt in der zentralen grauen Substanz des Mittelhirns. Koagulationen in diesem Bereich und im Hypothalamus, einseitig ausgeführt, hemmen die Auslösung der Lautgebung durch Reizung des ipsilateralen Mandelkernes, nicht aber der kontralateralen⁴⁷. Diese Experimente machen wahrscheinlich, dass es sich überlagernde Ebenen für die Aktivierung situationspezifischer (triebgebundener) Lautformen gibt: Mittelhirn – Hypothalamus – Nucleus amygdalae. Unklar ist der Einfluss des Kleinhirns auf die Lautgebung, vermutlich ist es jedoch an Regulationen des Tonus der Kehlkopfmuskulatur beteiligt. Bei Reizung des Nervus laryngeus superior konnten in zwei bestimmten Bereichen des Kleinhirns (Lobus anseriformis und L. paramedianus) Potentiale nachgewiesen werden, die darauf hindeuten, dass vermutlich dem Kleinhirn wichtige Koordinationsaufgaben bei den Larynxfunktionen zukommen⁴⁸.

Die Bedeutung hypothalamischer Bereiche und rostraler Teile des Mittelhirns für die Lautgebung der Hauskatze ist unlängst erneut bestätigt und noch weiter differenziert worden⁴⁹. Die Bahnen für die Lautgebung konnten verfolgt werden in der Brücke zu einem Areal dorsal vom Tractus corticospinalis und ventral vom Lemniscus medialis, entsprechend auch in der Medulla. Dabei bestehen Beziehungen zur Formatio reticularis (Figur 8).

Besondere Probleme ergeben sich bei der Lautproduktion der Fledermäuse, soweit es sich um Ultraschalllaute im Dienst der Echopeilung handelt. Bei den *Vespertilionidae*, *Emballonuridae* und *Molossidae* werden die Orientierungslaute durch Spannung besonderer Laryngealmembranen durch die Mm. cricothyreoidei über den Nervus laryngeus superior erzeugt⁵⁰. Dies konnte sowohl durch Nervendurchtrennungen, als auch unter Ableitung von Aktionspotentialen von diesem Muskel nachgewiesen werden⁵¹. Jedoch erlischt die Lauterzeugung erst, wenn auch der Plexus pharyngeus, der den Constrictor inferior innerviert, durchtrennt wird⁵². Wie die Dauer der Impulse kontrolliert wird, ist unbekannt. An ihrer Bildung sind offenbar

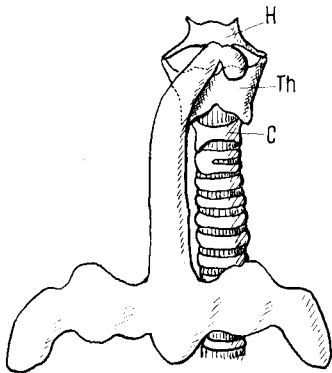


Fig. 7. Schimpanse (*Pan troglodytes*): Larynx mit Trachea, Hyoid (H), Thyreoid (Th), Cricoid (C) und den Kehlsäcken von der Ventralseite (aus BÜTSCHLI⁶⁰).

⁴⁶ J. A. KICHNER und B. WYKE, *Nature* 202, 600 (1964).

⁴⁷ A. FERNANDEZ DE MOLINA und R. W. HUNSPERGER, *J. Physiol.* 160, 200 (1962).

⁴⁸ R. L. LAM und J. H. OGURA, *Laryngoscope*, Marseille 62, 486 (1952).

⁴⁹ T. KANAI und S. C. WANG, *Expl Neurol.* 6, 426 (1962).

⁵⁰ D. R. GRIFFIN, *Fed. Proc. Am. Soc. exp. Biol.* 11, 59 (1952).

⁵¹ A. NOVICK, *Am. J. Physiol.* 183, 648 (1955).

⁵² A. NOVICK und D. R. GRIFFIN, *J. Expl Zool.* 148, 125 (1961).

auch die vom N. hypoglossus versorgten Muskeln des Kehlkopfes beteiligt, doch bleiben noch viele Fragen der speziellen Lautbildung offen.

Ganz anders ist die Lautentstehung bei dem Flughund *Rousettus*⁵³. Die Orientierungslaute werden mit der Zunge gebildet, wobei die Zunge vom Boden der Mundhöhle abgesprengt wird und typische Doppel-laute entstehen, deren Einzelelemente im Abstand von 30 msec folgen. Sie werden nur gebildet, wenn beide Hypoglossus-Nerven unversehrt sind. Wird einer der beiden Nerven durchtrennt, entstehen nur Einzellaute. Die Umleitung der Atemluft über eine Tracheafistel

hat auf die Bildung dieser Orientierungslaute bei *Rousettus* keinen Einfluss.

Während die anatomischen Grundlagen der stimmlichen Lautäusserungen der Vögel auf der Grundlage der Syrinx einigermaßen gut bekannt sind, fehlen speziell physiologische Untersuchungen weitgehend, und unsere Kenntnisse bleiben hier weit hinter den für die Säugetiere bereits gewonnenen Befunden zurück. Die Syrinx selbst stellt eine Bildung der proximalen Enden von Trachea und Bronchien dar, wobei die drei ersten Trachealringe sich zur «Trommel» (Tympanum) umbilden; von mediodorsal her bilden ihre Fortsätze den Steg oder Pessulus. Manche Singvögel besitzen von hier ausgehend eine Schleimhautfalte, die Membrana semilunaris. Auch auf der Innenseite des 1. und 2. freien Bronchialhalbringes können Stimmpolster («Stimm lippen») auftreten. Für die Stimmgebung ist der grosse mediane Luftsack, der Saccus clavicularis von entscheidender Bedeutung, da sein Luftdruck die Spannung der Syrinxmembranen verursacht, die bei Luftdurchtritt in Schwingungen versetzt werden. Danach sind diese als «Membranen mit aufgezwungener Schwingungselastizität» zu bezeichnen⁵⁴. Der Schwingungsvorgang kann auf das Prinzip der Klangerzeugung in Zungenpfeifen zurückgeführt werden.

Tonhöhe, Klangfarbe und Schallintensität werden wesentlich durch die Länge, Weite und Höhe der Luft-röhre (Trachea) bestimmt. Dazu können bei zahlreichen Vogelarten besondere Resonanzräume kommen, bei manchen ist die Schlundhöhle aufblähbar, andere haben besondere Fortsätze des cervicalen Luftsackes, während der Emu einen grossen Trachealsack besitzt (Figur 9). Bei der grossen Rohrdommel (*Botaurus stellaris*) sowie dem afrikanischen Strauss liefert die Speiseröhre einen Resonanzsack. Sonderbildungen

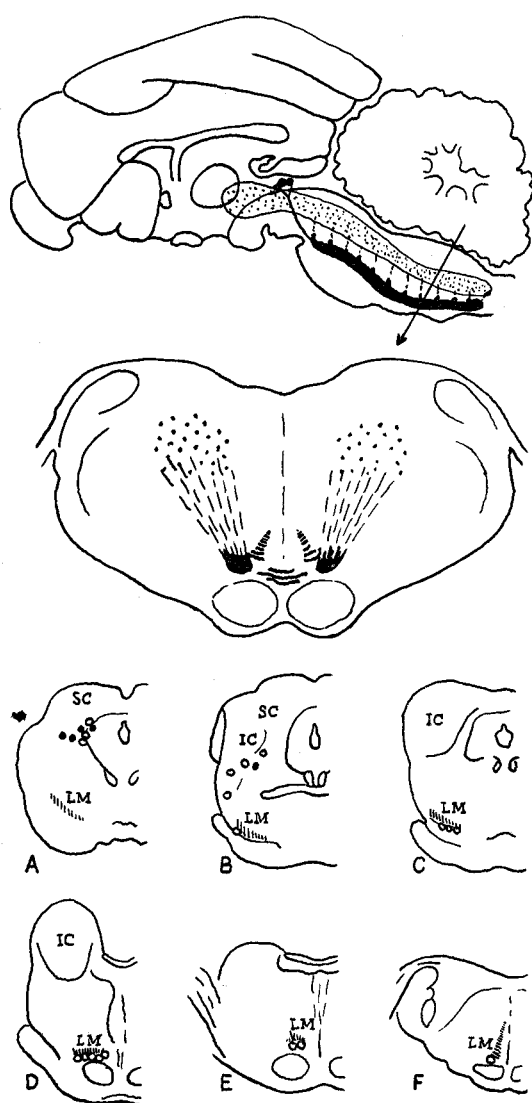


Fig. 8. Schematische Skizzen zur Darstellung der Beziehungen zwischen Arealen für Lautgebung und der Formatio reticularis bei der Katze. Oben sagittal, darunter transversal geschnitten. Formatio reticularis punktiert, Phonationsareale schwarz. Darunter (A-F) sechs Querschnitte durch den Hirnstamm. (●) Reizpunkte, von denen Lautgebung mit aggressivem Verhalten ausgelöst wurde; (○) Reizpunkte, von denen aus Lautgebung allein ausgelöst wurde. IC = Colliculus inferior; LM = Lemniscus medialis; SC = Colliculus superior (nach KANAI und WANG⁴⁹).

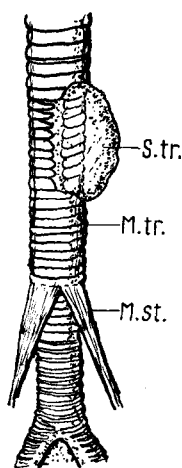


Fig. 9. Aufblähbarer Trachealsack (S.tr.) vom Emu (*Dromaeus novaehollandiae*, Weibchen). M.tr. = Musculus tracheolateralis, M.st. = Musculus sternotrachealis (nach TERESA aus RÜPPELL⁵⁴). Gesamtlänge ca. 30 cm⁶⁰.

⁵³ E. KULZER, Z. vergl. Physiol. 43, 231 (1960).

⁵⁴ W. RÜPPELL, J. Orn. Lpz. 87, 433 (1933).

sind die eigentümlichen Knochenblasen und Labyrinth der Anatiden. Bei den Tauben ist die dorsale Trachealwand membranartig verdünnt; wodurch eine gute Schwingungsübertragung auf den Oesophagus ermöglicht wird. Bei manchen Vögeln fehlt jede spezielle Muskelinnervation im Bereich der Trachea und der Syrinx. Gänse haben nur zwei Muskeln am distalen Ende der Trachea, Falken und Kolibris haben zwei Paar Muskeln, Papageien drei Paar (selten vier), während die meisten Singvögel fünf oder sieben Paar solcher syringealer Muskelpaare besitzen.

Die lauterzeugenden Membranen können tracheal, bronchial und tracheobronchial liegen¹. Zum ersten Typ gehören neotropische Arten mit lauten Stimmen, zum zweiten Kuckucke und Nachtschwalben, während die meisten Singvögel und andere Gruppen zum dritten Typ zählen. Vogelarten, die nur ein oder wenige syringeale Muskelpaare besitzen, können ihre Lautgebung durch Veränderungen im Bereich der Trachea modifizieren, wozu bestimmte Zwangsbewegungen erforderlich sind, wie sie etwa der Haushahn beim Krähen einnehmen muss (Figur 10). Die Trachea ist oft verlängert, so dass sie bei manchen Arten in Windungen liegt. Die Muskeln der Syringealknorpel können die Spannungen der schwingenden Membranen spezifisch regulieren.

Über die neurophysiologischen Grundlagen der Lautgebung bei Vögeln ist nur sehr wenig bekannt. Die unter anderen Gesichtspunkten durchgeführten Stammhirnreizungen beim Haushuhn führten zur Auslösung verschiedener Lautformen. So fanden v. HOLST und v. ST. PAUL⁵⁵ ein «Krähfeld» (das anatomisch jedoch nicht genauer beschrieben wurde), von dem aus sich bei Dauerreiz (0,2–0,4 V) das Krähen oft nur einmal auslösen liess, bei kurzen Unterbrechungen nach jeder Rufreihe jedoch 20 oder mehr Male in 5 min. Diese Lautäusserung konnte nur nach dem «Alles-oder-Nichts»-Prinzip ausgelöst werden, während andere Lautäusserungen, wie das Gackern, in Abhängigkeit von der Reizintensität (oder -dauer) quantifizierbar waren. Andererseits war es möglich, von einem Reizpunkt aus verschiedene Lautformen nacheinander auszulösen. So lassen sich beim Hahn «in schläfriger Grundstimmung» durch drei längere, von kurzen Pausen getrennte, konstante Dauerreize von 0,2 V nacheinander Gackern, «Schimpfen» und Krähen aktivieren⁵⁵. Die Lautäusserungen erwiesen sich in der Analyse der Versuche als Teilkomponenten eines in bestimmter Weise zusammenhängenden Wirkungsgefüges hierarchisch zugeordneter Verhaltensantriebe. Die ebenfalls am Haushuhn durchgeführten Untersuchungen über die Bedeutung der Hörkontrolle bei der Entwicklung der spezifischen Lautformen machten wahrscheinlich (bei operativer Ertaubung frisch geschlüpfter Küken), dass der akustischen Rückkopplung über das Hörorgan bei der Lautentwicklung keine wesentliche Funktion zukommt, da die art-

spezifischen Laute erhalten blieben, wenn auch vielleicht in einigen Einzelheiten etwas abgewandelt. Das schliesst natürlich nicht aus, dass es afferente Bahnen des stimmbildenden Systems gibt, die über Reafferenzen einen für die Lautentwicklung wichtigen Regelkreis bilden⁵⁶. Bei Singvögeln führen entsprechende Versuche zu anderen Ergebnissen. Die amerikanische Wanderdrossel (*Turdus migratorius*) sowie Black-headed Grosbeaks (*Phoeucticus melanocephalus*) entwickeln nach Cochleaexstirpation keine normalen Gesänge⁵⁷. Ähnliches gilt auch für die Weisskopffammer (*Zonotrichia leucophrys*). Diese Art erlernt in einer sensiblen Phase einen örtlichen Dialekt nach Vorbildern. Dabei liegt diese Phase vor der eigenen Ausübung des Gesanges. Werden solche Jungvögel nach der sensiblen Phase, doch vor Beginn des eigenen Gesangs ertaubt, können sie den Gesang nach dem Vorbild nicht hervorbringen⁵⁸.

Hinweise auf zentralnervöse Vorgänge bei der Lautgebung geben auch die sehr eingehenden Motivationsanalysen, die an der Amsel (*Turdus merula*) durchgeführt wurden⁵⁹. Doch ist das Bild, auf Grund des gegenwärtigen Standes der neurophysiologischen Experimentalforschung über die physiologischen Grundlagen der Lautäusserungen bei Vögeln noch äusserst unbefriedigend, was um so bedauerlicher ist, als gerade in den letzten Jahren die Analyse der Lautäusserungen selbst («gennemische Phonetik») erhebliche Fortschritte gemacht hat, und es daher dringend erforderlich ist, die physiologischen Zusammenhänge besser als bisher übersehen zu können.

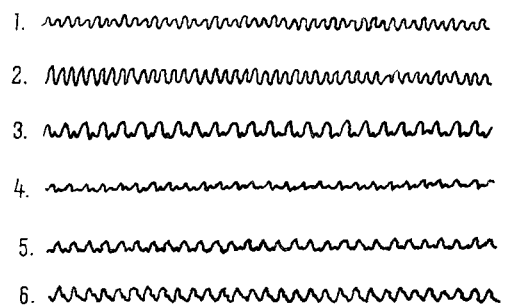


Fig. 10. Frequenzänderungen bei schrittweiser Verkürzung der Trachea eines Hahnes. 1. Larynx vorhanden, schwaches Anblasen: 263 Hz; 2. ebenso, starkes Anblasen: 370 Hz; 3. Larynx abgeschnitten: 400 Hz; 4. Trachea um 28 mm verkürzt: 444 Hz; 5. Trachea um 56 mm verkürzt: 476 Hz; 6. Trachea um 81 mm verkürzt: 518 Hz (nach RÜPPEL⁵⁴).

⁵⁵ E. v. HOLST und U. v. SAINT PAUL, *Naturwissenschaften* 47, 409 (1960).

⁵⁶ M. KONISHI, *Z. Tierpsychol.* 20, 349 (1963).

⁵⁷ M. KONISHI, *Z. Tierpsychol.* 22, 584 (1965).

⁵⁸ M. KONISHI, *Z. Tierpsychol.* 22, 770 (1965).

⁵⁹ H. J. ANDREW, *Behaviour* 17, 224, 288 (1961); 18, 27, 161 (1961).

⁶⁰ O. BÜTSCHLI, *Vorlesungen über vergleichende Anatomie* (Springer Verlag, Berlin 1934), 6. Lieferung.

So erweist sich das hier nur in grossen Umrissen angedeutete Wissen über die physiologischen Grundlagen der Lauterzeugung bei Tieren als noch recht fragmentarisch. Und es wird vor allem notwendig sein, die Lautgebilde selbst genauer zu erforschen, weil sie letztlich die Informationsträger sind. Sie sind funktionell gewordene Epiphänomene von Gebrauchshandlungen, wodurch die sie erzeugenden Gebrauchsstrukturen sich zu Signalstrukturen umwandeln. Damit parallel müssen sich in den jeweils zugeordneten zentralnervösen Mechanismen funktionelle Änderungen vollzogen haben, bestimmt durch den sensorischen «input», der als «feedback» der Lautemissionen auftrat. Es bleibt für das Verständnis all dieser Vorgänge unerlässlich, die funktionellen Zusammenhänge zwischen den Rezeptoren, den zentralnervösen Systemen und den motorischen Strukturen als Regelsysteme in ihrer Gesamtheit zu sehen. Dabei dürfte sich der mit der höheren Organisationsstufe des Wirkungsgefüges wachsende Informationsbedarf als ein entscheidender Faktor für die Evolution herausstellen.

Summary. Sound production in animals may be derived from accompanying sounds, which are caused by motion, respiration and – rarely – by other vegetative processes. Such sounds may have a functional character if they produce any positive influence on the physiological condition or on the behaviour, serving the preservation of individuals or species. In this case, a further destined development of specific sound production begins, which may lead to the formation of particular organ systems. But also purely mechanical sounds (for instance, during the taking of food or in motion: striking on a substratum) may be intensified and develop qualities which increase the value of information (rhythms, changes of intensities etc.). Feedbacks of a sound emission may either develop across other individuals, which will change their behaviour under that influence, or immediately on the organism itself, as we find it especially in cases of echo location.

The further differentiation of functional sounds is defined by the qualities of the sound-conducting-medium, the efficiency of the receiver, and by the information that will be given. Essentially, so far our knowledge is of functional sound emissions in arthropods and vertebrates. They may be caused by means of the substratum, by stridulation organs, timbal organs, or in connection with a current of air. Stridulation is frequent in insects, rare in vertebrates. Timbal organs found in insects (particularly cicadas) and – in a functionally comparable quality – in the air-bladder of some fish.

Stridulation of *Gryllus* is due to the functional relation of three areas: mushroom bodies, central body and mesothoracic ganglion. All song-producing or song-checking agitations are worked up by mushroom bodies, and by means of information given by antennae, cerci, and auditory organs, while receivers of the genital system are used for the fixation of the beginning and finish of sound production as well as the appearance or absence of special song forms and song types. The transmission from the mushroom body to the mesothoracic ganglion is carried over the central body of the brain.

Temperature and other external factors may also modify the stridulation.

The timbal organs of the cicadas work by a complicated cooperation of timbal muscle and tensor muscle, where pacers are connected in series to the motor neurones.

In some fish the sum-potentials of the 'Trommel-muskel' are synchronous to the sound impulses. There are some electrophysiological reports of research, particularly on *Congiopodus*, *Holocentrus*, *Opsanus*, *Therapon*, *Galeichthys* and *Barge*.

Genuine sound organs in vertebrates develop on the base of the larynx and (in birds) the syrinx. Functionally, the larynx of *Rana* has been exactly investigated, and here the classical 'myoelastic' theory has been confirmed. The opening quotient runs only to about 1.015; the vibration phase lasts only 0.8 msec.

In mammals the functions of sound production are defined by the cartilaginous parts of the larynx, the muscular system, the innervation, the respiratory organs, the ventriculi morgagni, and special saccus formations as well as the upper respiratory passages ('Ansatzrohr'). The central nervous areas display a hierarchy of function: from the medulla oblongata and cerebellum, mesencephalon, hypothalamus, nucleus amygdalae to the neocortex. Particular specializations are found in *Chiroptera*, in connection with ultrasonic orientation.

The syrinx of birds is fairly well known anatomically; it produces a very complex functional system, particularly by the formation of different vibrating membrane systems and differently formed muscular systems, as well as additional resonance organizations, together with the saccus cervicalis and differing lengths of the trachea. Yet the physiological bases are still mainly unknown. From the brain stem typical species forms of sound may be released. In the domestic fowl, auditory sound control is not essential for the development of the typical forms of sounds.