

Zur Evolution der Stimme

UWE JÜRGENS und DETLEV PLOOG

Max-Planck-Institut für Psychiatrie, Kraepelinstraße 2,
D-8000 München - 40, Bundesrepublik Deutschland

Eingegangen am 8. Mai 1976

ON THE EVOLUTION OF VOICE - WITH SPECIAL REFERENCE TO NEUROPHYSIOLOGICAL ASPECTS

SUMMARY. The paper gives a short survey of the phylogenetic development of the laryngeal and supralaryngeal apparatus from amphibians to man. The increasing differentiation of vocal behaviour, paralleling the differentiation of the vocal apparatus, is outlined and special reference is made to the non-verbal component in human language. It is stressed that animal vocal repertoires can be extremely rich, but in contrast to human verbal behaviour they are generated almost exclusively by laryngeal modulations and only to a minimal degree by supralaryngeal activity (i. e. articulation).

A phylogenetic development can also be seen in the cerebral organization of vocal behaviour. In amphibians, reptiles and lower mammals, the dorsal midbrain-pons transitional zone seems to be the only area responsible for the production of vocal utterances. This area probably serves in integrating vocal fold movements, expiration, intra- and extra-oral muscle activity into species-specific vocal patterns; its destruction results in mutism. In higher mammals, including man, this area does not lose its original function but is brought under the control of the cortex around the anterior sulcus cinguli (supplementary motor area and anterior cingulate gyrus). The latter seems to play an essential role in the initiation of vocal utterances in situations which do not have a rigid stimulus-response characteristic, i. e. in voluntary vocal behaviour. The highest level of voice production, finally is represented by the cortical face area, the destruction of which is without consequence to the innate vocal behaviour of animals but produces dysarthria in man. This area (together with its associated structures, such as the cortex-pontine nuclei-cerebellum-thalamus-cortex circuit) seems to be essential for the production of verbal or, more generally, learned vocal behaviour.

KEY WORDS: Voice apparatus - Non-verbal vocal behaviour - Cerebral control of voice - Language - Motor aphasia.

* Herrn Professor Dr. med. Gerd Peters zu seinem 70. Geburtstag gewidmet.

ZUSAMMENFASSUNG. Im Laufe der Wirbeltierphylogenese läßt sich eine zunehmende Differenzierung des peripheren Stimmapparates von den Amphibien bis zum Menschen beobachten. Parallel mit dieser Organentwicklung findet sich eine Zunahme stimmlicher Ausdrucksmöglichkeiten. Diese sind beim Menschen nicht nur auf Verbaläußerungen beschränkt, sondern schließen ein reiches Repertoire emotionaler stimmlicher Ausdrucksformen ein. Auch auf cerebraler Ebene läßt sich die Entwicklung von einfachen Stimmbildungsmechanismen bei Amphibien bis zu hierarchischen Stimmbildungssystemen beim Menschen verfolgen. Diese Entwicklung drückt sich darin aus, daß bei Amphibien die Stimmgebung ausschließlich vom dorsalen Mittelhirn-Pons-Übergangsbereich gesteuert wird; diesem Gebiet ist bei höheren Säugern der Cortex um den vorderen Sulcus cinguli überlagert; beim Menschen schließlich gewinnt der neocorticale Gesichtscortex neben den beiden erstgenannten Gebieten eine entscheidende Bedeutung. Dabei ist das Mittelhirn-Pons-Gebiet mit hoher Wahrscheinlichkeit verantwortlich für die Koordination angeborener und emotionaler Lautmuster, der Cortex um den vorderen Sulcus cinguli (motorische Supplementärarea und vorderer Gyrus cinguli) scheint die stimmliche Ausdrucksbereitschaft bzw. den Sprechtrieb zu steuern, während der corticalen Gesichtsarea offenbar eine zentrale Rolle bei der Koordination erlernter Lautmuster zukommt.

SCHLÜSSELWÖRTER: Stimmapparat - Stimmliches Ausdrucksverhalten - Neurophysiologie der Stimmgebung - Sprache - Motorische Aphasie.

Die Frage, ob sich die menschliche Sprache im Laufe der Stammesgeschichte aus nicht-verbalen vokalen Äußerungen entwickelt hat oder einer auf Gesten basierenden vorsprachlichen Kommunikation ihren Ursprung verdankt, ist derzeit noch strittig. Tatsache ist jedoch, daß der Entwicklung von einfachen Vokalisationen primitiver Tierformen bis zu den vokalen Sprachäußerungen des Menschen eine zunehmende Differenzierung der stimmbildenden und -steuernden Organe parallel läuft, ohne die diese Entwicklung nicht hätte stattfinden können. Die vorliegende Arbeit möchte eine kurze Skizzierung der organischen und verhaltensphysiologischen Entwicklung der Stimmgebungsfunktion liefern. Schwerpunkt soll dabei der hirnphysiologische Aspekt sein.

PHYLOGENESE DES PERIPHEREN STIMMAPPARATES

Als Ausgangspunkt der Kehlkopfentwicklung können wir den Zustand bei Lungenfischen betrachten. Bei ihnen findet sich im Pharynx eine schlitzförmige Öffnung, die der Verbindung zwischen diesem und den Lungen dient. Die Öffnung ist von einem ringförmigen Muskel (ohne Skelettelemente) umgeben und vermag so den Eintritt von Wasser in die Lungen zu verhindern (Negus, 1949). Diese Sphinkteröffnung wird jedoch noch nicht zur Stimmgebung verwendet. Bei den Amphibien treten darin zunächst paarige Knorpelstäbe innerhalb des Sphinkters auf (Cartilagine laterales), die sich bei den höheren Formen (z. B. Fröschen) in das dreiteilige primäre Kehlkopfskelett differenzieren: nämlich in die parrigen Stellknorpel (Cartilagine arytaenoideae), den unpaaren Ringknorpel (Cartilago cricoidea) und die

knorpeligen Trachealringe (Cartilagine tracheales). Diese Konstellation bleibt im wesentlichen bei den Reptilien und Vögeln erhalten, bis sich bei den Säugern durch Hinzutreten des Schildknorpels (Cartilago thyreoidea) schließlich das auch für den Menschen typische vierteilige sekundäre Kehlkopfskelett herausbildet. Mit dieser Umstrukturierung des laryngealen Knorpelskeletts ist im übrigen eine unterschiedliche Befestigung der Stimmbänder verbunden, die bei den Amphibien nur an den Stellknorpeln ansetzen, bei Reptilien zwischen Stell- und Ringknorpel, bei Säugern zwischen Stell- und Schildknorpel ausgespannt sind (Paulsen, 1967).

Da die vokalen Ausdrucksmöglichkeiten bei Amphibien und Reptilien nur sehr bescheiden sind, und Vögel ihre Laute nicht mit dem Kehlkopf, sondern mit der darunterliegenden Syrinx hervorbringen, läßt sich von einem reicheren Lautrepertoire also erst mit Auftreten eines vierteiligen Kehlkopfskeletts sprechen.

Doch auch innerhalb der Säuger läßt sich eine Entwicklung von einfachen Formen zum Menschen hin noch nachweisen. Hierzu wäre insbesondere die zunehmende Differenzierung des laryngealen Muskelapparates zu rechnen. So besitzen Beuteltiere noch keinen Stimmlippenspanner (Kelemen, 1963); ein *Musculus inter-arytaenoideus obliquus* tritt sogar erst bei den Primaten auf (Starck & Schneider, 1960), und der *M. thyreo-arytaenoideus lateralis*, der bei allen subhumanen Primaten nur in der Basis der Stimmlippen verläuft (*M. vocalis*), sendet beim Menschen Ableger in den medialen Teil der Stimmlippen, so daß hier eine Feinregulierung der Stimme möglich wird, wie sie bei allen anderen Säugern unbekannt ist (Goerttler, 1972). Neben der Differenzierung des Muskelapparates finden auch noch Umbildungen des Knorpelskeletts selbst statt. So sind beim Menschen die die Stimmbänder dirigierenden Stellknorpel größtmäßig im Vergleich zu anderen Säugern stark reduziert und haben außerdem eine Kippung um ihre Achse in dorsaler Richtung erfahren.

Der für die Entwicklung gesprochener Sprache bedeutsamste Schritt hat sich jedoch nicht im Kehlkopf selbst, sondern in dem daran anschließenden "Resonanzrohr" Glottis-Mund, d. h. dem supralaryngealen Trakt, vollzogen. Die Bedeutung nämlich, die dem Kehlkopf zum einen und dem supralaryngealen Trakt zum anderen für die Stimmbildung zukommt, steht bei nichtverbalen und verbalen Äußerungen in genau umgekehrtem Verhältnis: Während das nicht-verbale Lautrepertoire der Tiere in seiner Vielfalt praktisch ausschließlich auf unterschiedliche Stimmlippenaktivität zurückgeht und Veränderungen des Supralaryngealtraktes (Artikulation) kaum einen formbildenden Einfluß haben, ist die menschliche Sprache durch eine relativ gleichförmige Stimmlippenaktivität gekennzeichnet, in der gestaltbildende Bedeutung fast ausschließlich der Artikulation, also der Bewegung von Lippen, Zunge und Gaumensegel zukommt. Letzteres zeigt sich besonders deutlich beim Flüstern, bei dem sprachliche Kommunikation stattfindet, ohne daß der Kehlkopf dabei überhaupt teilnimmt. Der Supralaryngealtrakt verlängert sich nun bei den höheren Primaten, ganz besonders aber beim Menschen beträchtlich. Lieberman und Mitarbeiter (Lieberman, 1973) haben aus Abgüssen Rekonstruktionen des oralen, pharyngealen und laryngealen Raumes bei fossilen Hominiden (*Australopithecus*, Steinheimer, Neanderthaler, Cro-Magnon), sowie bei Schimpansen und menschlichen Neugeborenen hergestellt (Abb. 1). Diese Räume sind bei *Australopithecinen*, Schimpansen und menschlichen Neugeborenen, abgesehen von gewissen Größenunterschieden, einander sehr ähnlich, nämlich nahezu gestreckt wie

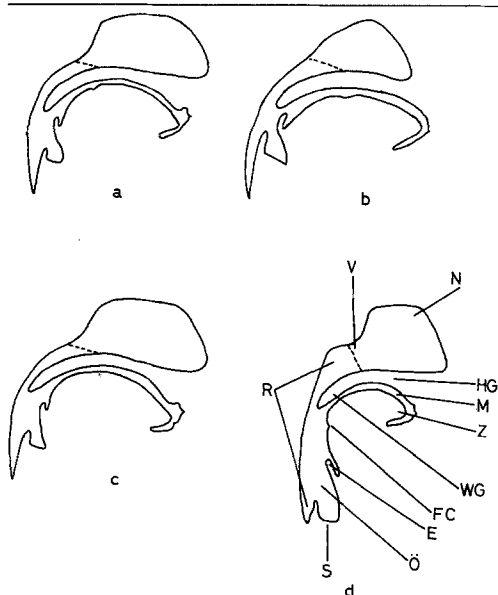


Abb. 1. Darstellung der Luftwege des (a) menschlichen Neugeborenen, (b) erwachsenen Schimpansen, (c) Neanderthaler, (d) erwachsenen rezenten Menschen.

Abkürzungen: E: Epiglottis, FC: Foramen Cecum, HG: Harter Gaumen, M: Mundhöhle, N: Nasenhöhle, O: Öffnung des Kehlkopfes zur Rachenhöhle, R: Rachen, S: Stimmlippen, V: Vomer. WG: Weicher Gaumen, Z: Zunge (nach Liebermann, 1973)

ein Rohr. Beim Neanderthaler (La Chapelle-aux-Saints) beschreibt das Rohr einen Bogen, während es beim erwachsenen modernen Menschen (Cro-Magnon bis rezent) supralaryngeal am Ansatz des weichen Gaumens einen nahezu rechten Winkel beschreibt, so daß die Epiglottis und der weiche Gaumen weit auseinander liegen. Beim Neugeborenen und beim Schimpansen liegt die Zunge gänzlich innerhalb der Mundhöhle, während beim Erwachsenen das hintere Zungendrittel in vertikaler Position die Vorderwand des supralaryngealen Pharynx formt. Diese nur Homo sapiens eigene Konfiguration wird in der Ontogenese schon mit 6 Monaten deutlich und ist mit zwei Jahren, also während des Sprachentwicklungsalters, bereits voll ausgebildet.

Neben diesen Veränderungen im Pharyngealbereich tritt in der Primatenreihe ein zunehmender Reichtum der Gesichtsmimik, die bereits beim Schimpansen einen außerordentlichen Differenzierungsgrad erreicht und ebenfalls für die Sprachentwicklung von entscheidender Bedeutung ist: Die große Beweglichkeit der Lippen, zusammen mit der besonderen Lage des Zungenansatzes (einer sozusagen beweglichen Pharynxvorwand), ermöglicht erst, die Resonanzfrequenzen des Supralaryngealtraktes sehr fein abzustufen. Der im Kehlkopf erzeugte Ton wird auf diese Weise je nach Lippen- und Zungenposition in unterschiedlichen Frequenzbereichen verstärkt. Hieraus entstehen die verschiedenen Vokale. Vokale werden physikalisch durch ihre sogenannten Formanten gekennzeichnet. Diese sind nichts anderes als die verschiedenen Intensitätsmaxima innerhalb des Frequenzspektrums des Vokals: das unterste Intensitätsmaximum bezeichnet man als 1. Formante, das zweitunterste als 2. Formante usw. Für die Charakterisierung eines Vokals genügen bereits die beiden untersten Formanten. Die frequenzmäßig tiefste 1. Formante haben die Vokale "i" und "u", die höchste 1. Formante hat das "a", die tiefste 2. Formante hat das "u", die höchste der Vokal "i". Die in ihrem Klang am weitesten auseinanderliegenden Vokale sind also "a", "i" und "u"; sie machen das

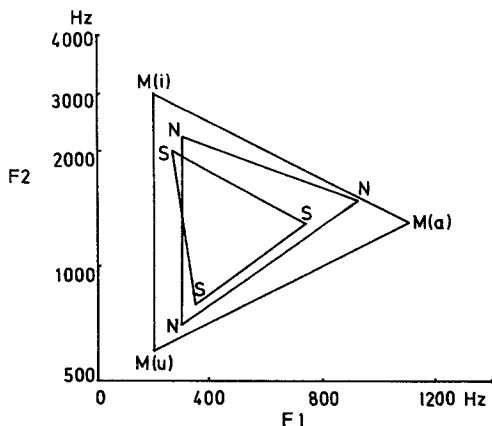


Abb. 2. Vokaldreieck des erwachsenen rezenten Menschen (M), Neanderthaler (N) und Schimpansen (S). F1: 1. Formante, F2: 2. Formante (modifiziert nach Lieberman, 1973)

sogenannte Vokaldreieck aus. Dieses läßt sich nur mit Hilfe des Supralaryngealtraktes des rezenten erwachsenen Menschen produzieren. Der Supralaryngealtrakt von Schimpanse, Australopithecus und menschlichem Neugeborenen vermag nur Zwischenformen von "a", "e" und "o" zu bilden, wogegen der Neanderthaler nach Lieberman bereits ein differenziertes Vokalrepertoire besaß, das jedoch die Extreme "a", "i" und "u" ebenfalls noch nicht einschloß (Abb. 2). In diesem Zusammenhang ist auch eine Beobachtung aus der Humangenetik (Benda, 1969) interessant, wonach Kinder mit stark ausgeprägtem Down-Syndrom einen supralaryngealen Vokaltrakt haben, der dem des Neugeborenen ähnelt; diese Kinder sind gänzlich unfähig zu sprechen.

Lippen- und Zungenbewegungen wirken natürlich nicht nur bei der Vokalproduktion mit; praktisch sämtliche Konsonanten werden mit ihrer Hilfe gebildet. Hieraus folgt, daß ein sub-humaner Primat von der Organisationshöhe z. B. eines Totenkopffaffen, der weder einen menschlichen Vokaltrakt besitzt, noch imstande ist mit seinen Lippen eine Schnute zu bilden, schon von seinem peripheren Sprechapparat her nicht in der Lage ist, mehr als einen Vokal und ein bis zwei Konsonanten zu produzieren. Auf der anderen Seite steht diesem ausgesprochenen Unvermögen zur Phonembildung bei subhumanen Primaten oft ein Reichtum von rein laryngeal erzeugten, unartikulierten Vokalisationen gegenüber, der bei einzelnen Affenarten hunderte von Lautvarianten umfassen kann (Schott, 1975) (Abb. 3)

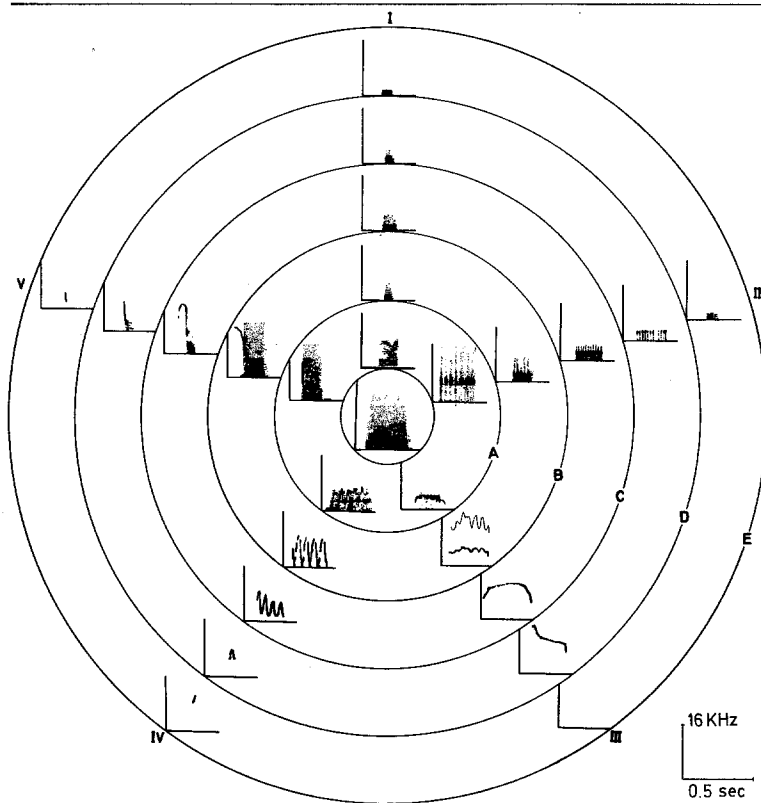


Abb. 3. Ausschnitt aus dem Lautrepertoire des Totenkopffaffen. Die einzelnen Laute sind in Form von Frequenz-Zeit-Diagrammen dargestellt. Ihre Anordnung ist derart, daß im Zentrum der frequenz- und zeitmäßig unstrukturierteste Laut (Schreien) steht, von ihm ausgehend sind die differenzierteren Laute in 5 Reihen kontinuierlich abgestufter Varianten dargestellt-

DIE STIMME: EMOTIONALER AUSDRUCK UND KOMMUNIKATIVES SIGNAL

Diejenige Elementarfunktion, in der die Stimmgebung wurzelt, ist die Atmung. Dies in einem doppelten Sinn: Zum einen ist Atmung ein wesentlicher Bestandteil der Stimmgebung - ohne, daß Luft durch den Kehlkopf geblasen wird, kann dieser keinen Ton erzeugen; zum zweiten stellt der Kehlkopf, wie wir bei den Lungenfischen gesehen haben, zunächst ein Hilfsorgan der Atmung dar - lange bevor es die zusätzliche Funktion eines Stimmorgans übernimmt. Erst bei den schwanzlosen Amphibien ist dann letztere Funktion voll ausgebildet; doch umfaßt das Lautrepertoire selten mehr als zwei Laute. Der wichtigste Ruf ist der Paarungsruf; er dient der Anziehung von Geschlechtspartnern, in vielen Fällen jedoch auch von Geschlechtsgenossen, die dann größere Ansammlungen bilden, um im Chor gemeinsam den Paarungsruf zu äußern. Der zweite Laut ist der sogenannte Befreiungsruf; er wird von Männchen geäußert, die von anderen Männchen besprungen werden, weil sie für Weibchen gehalten wurden, und die nun

durch den Befreiungsruf dem aufsitzenden Geschlechtsgenossen kundtun, daß sie nicht das gesuchte Ziel sind. Beide Laute sind angeboren; insbesondere der Paarungsruf ist für jede Art streng spezifisch und führt auch bei den nicht rufenden Weibchen zu entsprechend selektivem Annäherungsverhalten (Blair, 1963).

Der geringen Anzahl und stereotypen Form von Lautäußerungen am "unteren" Ende des Vokalisationsstammbaums steht am anderen Ende das nuancen- und umfangreiche Lautrepertoire der Primaten einerseits und der menschlichen Sprache andererseits gegenüber. Am Beispiel des Totenkopffaffen haben wir bereits ein solches umfangreiches, nicht-verbales Lautrepertoire kennengelernt. Jedem Laut kommt dabei ein doppelter Aspekt zu: er ist einerseits emotionaler Ausdruck (subjektiver Aspekt), andererseits kommunikatives Signal, insofern er als Indikator für bestimmte Handlungsbereitschaften fungiert (objektiver Aspekt). Ein bestimmter Laut z. B. (Abb. 3, III C), der geäußert wird, wenn ein Tier den Sichtkontakt zu seiner Gruppe verloren hat, drückt subjektiv Verlassensein aus, objektiv dient er dazu, Stimmkontakt zwischen Gruppe und verlorenem Tier herzustellen - mit dem Ziel, die Trennung wieder rückgängig zu machen. Laut IV E wird während des Spielens geäußert. Er ist ein Ausdruck der Spielstimmung eines Tieres; gleichzeitig signalisiert er dem Partner, daß z. B. ein Beißangriff nicht ernst gemeint ist, sondern eben nur spielerisch, d. h. nicht auf Verletzungen abzielt. Laut I D drückt subjektiv Wut bzw. Ärger aus; seine kommunikative Funktion besteht darin, dem Partner mitzuteilen, daß der Vokalisierende eine erhöhte Bereitschaft zu aggressivem Handeln besitzt; dem Adressaten wird somit die Alternative geboten, durch entsprechendes Verhalten (z. B. Submissionsgesten) den Angriff zu vermeiden oder durch provokatives Verhalten die Auseinandersetzung herauszufordern. Die große Anzahl vorkommender agonistischer Lauttypen zeigt dabei, wie fein abgestuft die damit verbundenen emotionalen Zustände sind: je nachdem wie überlegen oder unterlegen sich das Tier fühlt, wie intensiv die Angriffs- oder Flucht tendenz ist, ob sie sich gegen ein einzelnes Tier oder mehrere richtet, gegen einen artgleichen oder artfremden Gegner, ob es sich um eine Auseinandersetzung handelt, in der das betreffende Tier aktiv oder nur als Zuschauer teilnimmt, ob die räumliche Entfernung zum Gegner groß oder klein ist, ob der Vokalisierende einen Beißangriff intendiert oder nur droht um einzuschüchtern, all dies schlägt sich in der Form des geäußerten Lautes nieder.

Es stellt sich nun die Frage, inwieweit dieser vokale Reichtum noch angeboren ist und inwieweit Lernvorgänge dabei eine Rolle spielen. Die einzige Untersuchung, die sich mit dieser Frage bei Primaten befaßt hat, bezieht sich ebenfalls auf den Totenkopffaffen (Winter et al., 1974). In dieser Studie wurden Affenbabies von Geburt an von operativ verstummten, arteigenen Müttern aufgezogen, ohne jemals Gelegenheit zu haben, Artgenossen zu hören. Trotz dieser "Kaspar-Hauser"-Bedingungen entwickelten sich bei den Jungtieren alle Grundtypen des Lautrepertoires normal - wenn auch bei zumindest einem Lauttyp eine mehrmonatige postnatale Reifungszeit nötig war.

Hieraus läßt sich schließen, daß selbst die Lautgebung hochstehender Säuger auf angeborener Grundlage erfolgt. Die Annahme liegt somit nahe, daß auch beim Menschen angeborene Faktoren das vokale Verhalten mitbestimmen. Die Frage nach solchen Faktoren ist insbesondere für die nachfolgenden hirnpfysiologischen Überlegungen von Bedeutung. Denn hirn-

physiologische Untersuchungen lassen sich, von wenigen therapeutisch indizierten Ausnahmen abgesehen, nur am Tier durchführen. Um jedoch die am Tier gewonnenen Ergebnisse auf den Menschen übertragen zu können, müssen homologisierbare, d. h. aus einer gemeinsamen phylogenetischen Basis herleitbare Phänomene vorliegen. Dies ist nur bei angeborenen Faktoren gegeben (Ploog, 1972).

Das angeborene Element im menschlichen Lautverhalten ist selbst-evident bei den vokalen Stimmungsäußerungen der ersten Lebenswochen, wie zunächst dem undifferenzierten Schreien (Geburtsschrei), dann dem differenzierenden Schreien (Schmerz-, Hunger-, Freudenschrei), die auftreten, lange bevor die ersten Lautimitationen, also vokale Lernversuche, einsetzen. Die darauffolgende Phase in der ontogenetischen Sprachentwicklung ist die Lall- und Babbelperiode. Charakteristisch für diese Phase ist, daß das Kind nach und nach praktisch sämtliche artikulierbaren Laute, die vorstellbar sind - auch solche, die in der betreffenden Muttersprache nicht vorkommen - sozusagen in Form eines Lautspiels, äußert. Auch für diese Phase konnte durch Untersuchungen an Kindern taubstummer Eltern (Lenneberg, 1967) nachgewiesen werden, daß sie durch angeborene Faktoren bestimmt wird.

Erst nach dieser Zeit des spielerischen Ausprobierens der Stimmwerkzeuge beginnen im Alter von etwa 8 Monaten die ersten Lautimitationen (Echolalie), die schließlich zur Wortverwendung - zunächst in Form von Ein-Wort-Sätzen, später von Wortsequenzen - führen. Interessant ist beim Übergang von der Lall- in die Lautimitationsphase, daß Laute, die in ersterer mühelos produziert werden, in letzterer oft mühsamst erst wieder erlernt werden müssen. Dieser Unterschied im Aufwand, mit dem unwillkürliche und willkürliche Lautgestalten hervorgebracht werden, deutet wahrscheinlich auf eine grundsätzlich verschiedenartige hirnpysiologische Organisation beider Verhaltensweisen hin - worauf wir später noch zurückkommen werden.

Wie bereits oben erwähnt, ist die eigentlich sprachliche Entwicklung beim Kleinkind weniger eine Phonations- als eine Artikulationsentwicklung. Höhere Anforderungen an den Phonationsmechanismus werden im Grunde erst im Singunterricht gestellt. Das Kind lernt also zunächst bestimmte Wörter bzw. Silben willkürlich zu artikulieren. Jakobson (1944, 1969) hat gezeigt, daß dabei bestimmte Phoneme leichter erlernt werden als andere; so wird von allen Vokalen zuerst "a", erst später "e" und "i" und noch später "u" und "o" und erst zu allerletzt werden nasale Vokale gelernt. Für die Konsonanten gilt entsprechendes: die am frühesten gebildeten Konsonanten sind die Labiallaute (m, p, b), ihnen folgen die Dentallaute (t, s, n), die Nachhut bilden die Palatallaute (k, ch, j). Innerhalb dieser Gruppe treten die Verschußlaute vor den Reibelauten auf. Jakobson konnte wahrscheinlich machen, daß die Regeln, nach denen sich die Artikulation entwickelt, universalen Charakter haben: sie sind unabhängig von der zu erlernenden Sprache; ferner gelten sie nicht nur für die ontogenetische Sprachentwicklung, sondern für die Sprachentwicklung allgemein: so hat in der Regel keine Sprache "spätere" Phonemformen (z. B. nasale Vokale) ohne die korrespondierenden "primitiveren" Phonemformen (nicht-nasale Vokale); auch läßt sich im aphasischen Sprachabbau beobachten, daß die späteren Phonemstufen stärker betroffen werden als die primitiveren (z. B. Umwandlung von palatalen Reibelauten (ch) in palatale Verschußlaute (k)).

Die Entwicklung einer Sprache im eigentlichen Sinn, die unabhängig vom emotionalen Zustand des Sprechers und der Situation, in der sie hervor- gebracht wird, auf erlernter Basis Informationen zu übermitteln vermag, schließt jedoch nicht aus, daß neben ihr auch noch beim Erwachsenen angeborenes Lautmaterial zur Kommunikation verwendet wird. Hierzu wären zum einen die nicht-verbalen, emotionalen Stimmungsäußerungen, wie Lachen, Weinen, Schreien, Jauchzen, Stöhnen zu zählen, die funktionell den Tiervokalisationen entsprechen. Zum anderen scheint auch die Intona- tion bei verbalen Äußerungen, soweit sie emotionalen Charakters ist, zumindest teilweise angeboren zu sein (Ploog, 1970). So ließ Kramer (1964) emotional gefärbte Schilderungen von Japanern in ihrer Sprache auf Tonband sprechen und anschließend von amerikanischen Studenten (ohne Japanischkenntnisse) auf ihren Stimmungs Ausdruck beurteilen. Dabei waren jeweils 5 Kategorien zur Auswahl vorgegeben: Wut, Verachtung, Traurig- keit, Gleichgültigkeit, Verliebtheit. Bei der Auswertung zeigte sich eine statistisch gesicherte über-zufällige Häufigkeit richtiger Beurteilungen. Emotionen drücken sich also nicht nur in den Worten, die der Sprecher wählt, sondern auch in der Art, wie er die Worte spricht, aus; dabei scheint die Art, wie sich Emotionen stimmlich manifestieren, transkulturell zu sein. Da jeder emotionale Ausdruck gleichzeitig eine kommunikative Funk-

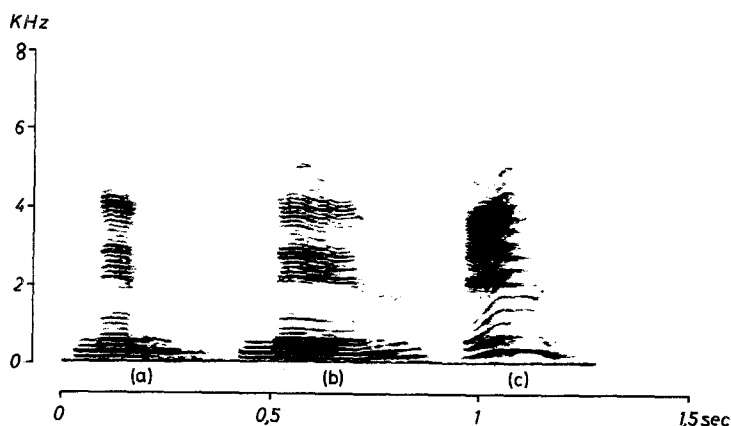


Abb. 4. Frequenz-Zeit-Diagramme des Wortes "Nimm!". (a) Ohne emotio- nalen Ausdruck, (b) zärtlich-lockend, (c) aggressiv-fordernd. (b) ist gegenüber (a) gekennzeichnet durch zeitliche Verlängerung des Vokals und leichten Anstieg der Grundfrequenz am Ende des Wortes; (c) unterscheidet sich von (a) durch ein starkes Ansteigen der Grundfrequenz im Mittelteil des Wortes und eine geräuschhafte (nicht-harmonische) Komponente am Vokalanfang zwischen 2 und 4 kHz

tion hat, heißt das, daß ein und demselben Wort, mit unterschiedlicher Emotion ausgesprochen, unterschiedlicher Informationsgehalt zukommt (Abb. 4).

Trojan (1975) hat versucht, die Fülle nicht-verbalen, vokaler Stimmungs-äußerungen durch drei Gegensatzpaare zu beschreiben: (1) gepreßte Stimme - nicht-gepreßte Stimme; diesem Gegensatzpaar entspricht auf der emotionalen Seite das Paar unangenehm - nicht-unangenehm; lautspektrographisch äußert sich der Unterschied in einem erhöhten Anteil geräuschhafter (nicht-harmonischer) Komponenten beim gepreßten Sprechen, besonders in den Vokalen, (2) Kraftstimme - Schonstimme; dieses Paar gibt an, wie weit das Geäußerte die Umwelt beeinflussen soll bzw. wie selbstbezogen es gemeint ist; klangspektrographisch entspricht der Kraftstimme eine hohe Schallintensität, der Schonstimme eine niedrige. (3) Bruststimme - Kopfstimme; dieses Paar gibt den Grad der Selbstsicherheit bzw. des Sich-Überwältigt-Fühlens an; ihm entspricht klangspektrographisch eine Verschiebung des Grundtons von höheren (Kopfstimme) zu tieferen Frequenzen (Bruststimme). Eine Zusammenstellung der Emotionen, mit jeweils einem Beispiel für die 8 Extrempositionen gibt Tabelle 1.

Da es Ziel der vorliegenden Arbeit ist, die stimmliche, nicht jedoch die kognitive Seite der Sprachentwicklung nachzuzeichnen, wollen wir die Linguistik an diesem Punkt verlassen und uns im letzten Abschnitt noch den neurophysiologischen Mechanismen der Stimmgebung zuwenden.

Tabelle 1

	Kopfstimme	Bruststimme	
Gepreßte Stimme	Jammern	Verdruß	Schonstimme
Gepreßte Stimme	Angstschrei	Schimpfen	Kraftstimme
Nicht-gepreßte Stimme	Zärtlichkeit	Genießen	Schonstimme
Nicht gepreßte Stimme	Jubeln	Imponieren	Kraftstimme

CEREBRALE ORGANISATION DER STIMMGEBUNG

Tastet man beim Frosch das Gehirn mittels Elektroden nach Orten ab, deren elektrische Reizung Vokalisation hervorruft, so findet man zwei Gebiete, in denen artspezifische Laute auslösbar sind: das eine ist die mediale präoptische Region - von ihr lassen sich Paarungsrufe auslösen; das andere ist der Bereich zwischen Torus semicircularis und motorischem Trigeminuskern, also das dorsale Ponstegmentum - hier lassen sich Befreiungslaute produzieren (Schmidt, 1966). Zerstörung der präoptischen Region bringt die Paarungsrufe zum Verschwinden, läßt die Befreiungsrufe jedoch unbeeinflusst; nach Zerstörung des dorsalen Ponstegmentums geht sowohl die Fähigkeit zur Bildung von Paarungs- wie von Befreiungsrufen verloren. Da elektrische Reizung der präoptischen Region nicht nur Paarungsrufe, sondern auch andere Verhaltensweisen des Fortpflanzungsverhaltens zu aktivieren vermag, die betreffende Region außerdem zu den wenigen stark mit Androgenrezeptoren besetzten Gebieten im Froschhirn zählt (Kelley et al., 1975) und ihre Aktivierung bei der Auslösung des Paarungsrufes

zu einer neuronalen Aktivitätsänderung im pontinen Vokalisationsgebiet führt, schloß Schmidt (1974) aus diesen Beobachtungen daß der eigentliche neuronale Koordinationsmechanismus, sowohl für Paarungs- wie für Befreiungslaute, im Pontsegmentum sitzt. Der präoptischen Region würde in Bezug auf die Auslösung des Paarungsrufes demnach nur eine bahnende Funktion zukommen.

Bei Reptilien liegt das einzige Gebiet, von dem bisher elektrisch auslösbare Vokalisationen erzielt werden konnten, ebenfalls im Bereich des Torus semicircularis (Kennedy, 1975). Und zwar gruppieren sich die effektiven Punkte um dessen Zentralkern, der wahrscheinlich dem Colliculus inferior der Säuger homolog ist.

Bei den Säugern wurden im wesentlichen drei Spezies mittels Hirnreizung genauer untersucht: Katze (Magoun et al., 1937; Hunsperger & Bucher, 1967), Totenkopffaffe (Jürgens & Ploog, 1970) und Rhesusaffe (Robinson, 1967). Im Unterschied zu den vorstehend genannten niederen Wirbeltierklassen bilden hier die vokalisationsauslösenden Hirnstrukturen ein weit ausgedehntes System. Beim Totenkopffaffen lassen sich innerhalb dieses Systems außerdem bestimmte Lauttypen bestimmten Strukturen zuordnen. So können gackerartige Laute (Abb. 5 (1)) vom zentralen Höhlen- und caudolateral anschließenden Pontsegmentum ausgelöst werden;

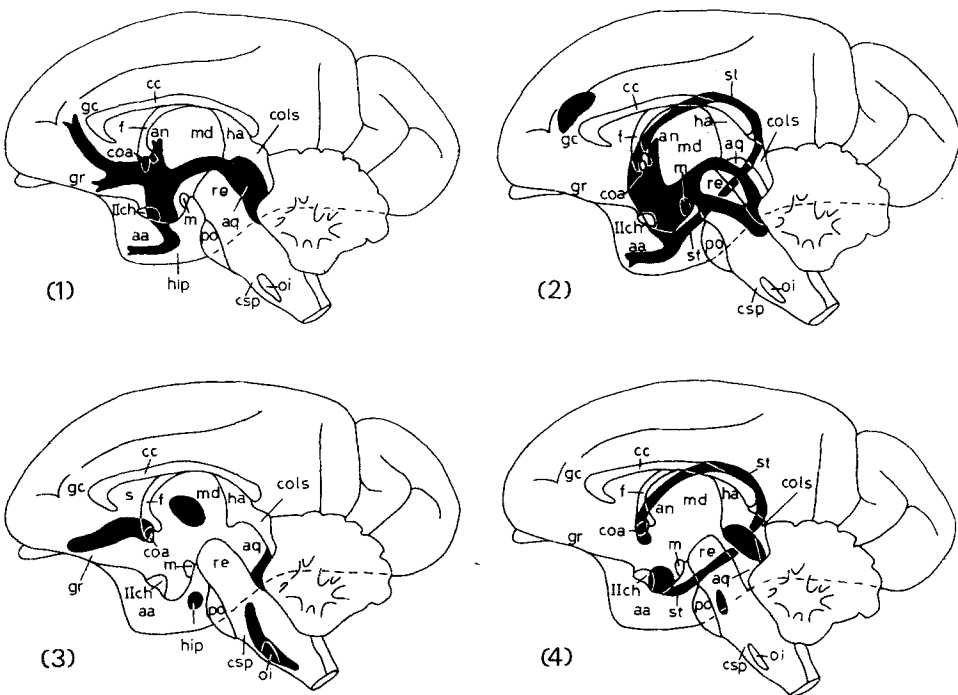


Abb. 5. Sagittaldarstellungen des Totenkopffaffengehirns mit Kennzeichnung (schwarz) der vokalisationsauslösenden Strukturen. (1) Repräsentation der Gackerlaute, (2) der Schnurr- und Knurr-laute (3) der Pieplaute, (4) der Kakel- und Schreilaute

nach rostral lassen sich die "Gackerpunkte" dann entlang des 3. Ventrikels bis etwa auf Höhe der vorderen Kommissur verfolgen, wo ein Teil von ihnen dem unteren Thalamusstiel bis in den Mandelkern einerseits und zum medialen Nucl. ventralis anterior-Rand andererseits folgt, während der übrige Teil entlang des ventromedialen Capsula interna-Randes in den Gyrus rectus und Gyrus cinguli anterior zieht. Eine zweite Lautgruppe, die Schnurr- und Knurrlaute (Abb. 5 (2)), zeigt eine cerebrale Repräsentation, die in einigen Abschnitten sich mit derjenigen der Gackerlaute überlappt; so z. B. im hinteren Höhlengrau und seitlich angrenzenden Tegmentum oder im Mandelkern. In anderen Abschnitten dagegen setzt sie sich von der der Gackerlaute klar ab, wie etwa im vorderen Gyrus cinguli und der darüberliegenden motorischen Supplementärarea, in der Stria terminalis und im ventrolateralen Mittelhirntegmentum. Ähnliches gilt auch für die beiden anderen in Abb. 5 dargestellten Lautgruppen (3) und (4).

Die beim Rhesusaffen gefundene, bisher allerdings noch nicht in natürliche Lautgruppen differenzierte Verteilung von Vokalisationspunkten ist im wesentlichen mit der des Totenkopffaffen identisch. Bei der Katze fehlen die corticalen Vokalisationsgebiete (Supplementärarea, Gyrus cinguli anterior, Gyrus rectus).

Die große Anzahl der vokalisationsauslösenden Strukturen, deren enge Beziehung zum limbischen System, die Beobachtung, daß die ausgelösten Laute oft nicht isoliert, sondern in Begleitung anderer Reaktionen auftreten, wie auch die relativ lange Latenz der Laute, machen wahrscheinlich, daß bei weitem nicht in allen vokalisationsauslösenden Strukturen die Lautäußerung direkt erzeugt wird. Vielmehr liegt die Annahme nahe, daß durch die Hirnreizung oft nur eine Stimmungsänderung (z. B. Schmerz) bewirkt wird, auf die das Tier dann sekundär mit der Lautäußerung reagiert. Um diese Hypothese zu prüfen, wurden beim Totenkopffaffen sämtliche vokalisationsauslösenden Hirnstrukturen darauf getestet, ob ihre Reizung vom Tier als unangenehm, angenehm oder neutral empfunden wird (Jürgens, im Druck (a)). Die Untersuchung wurde in der Weise durchgeführt, daß die Tiere in einen Käfig gebracht wurden, der aus zwei Abteilen bestand: Aufenthalt im einen Abteil führte automatisch zur Reizung eines Vokalisationspunktes; Aufenthalt im anderen war reizfrei. Da das Tier freibeweglich war, bestimmte es durch seinen jeweiligen Aufenthaltsort, ob es den Hirnreiz erhielt oder nicht. Bei dieser Untersuchung zeigte sich, daß tatsächlich die Reizung der meisten vokalisationsauslösenden Strukturen vom Tier als unangenehm bzw. angenehm empfunden wird; neutrale Reizpunkte machen nur einen geringen Bruchteil aus. Lediglich in zwei Gebieten ist die ausgelöste Vokalisation nicht korreliert mit einer Stimmungsänderung - sei es, daß die Reizpunkte neutral sind oder daß eine gleichbleibende Vokalisation von variierenden Motivationseffekten begleitet wird: Das eine Gebiet erstreckt sich von der motorischen Supplementärarea durch den vorderen Gyrus cinguli bis in den Gyrus rectus, sowie ein Stück entlang des ventromedialen Capsula interna-Randes; das zweite Gebiet umfaßt das hintere Höhlengrau mit laterocaudal angrenzenden Ponstegmentum (Abb. 6). In diesen Gebieten läßt sich also die ausgelöste Lautäußerung mit Sicherheit nicht auf etwaige unangenehme oder angenehme Reizqualitäten zurückführen. Die Interpretation, daß man es hier mit primären Vokalisationsgebieten zu tun hat, liegt nahe.

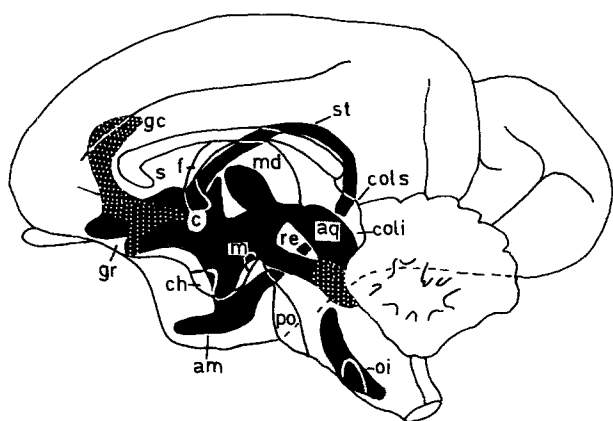


Abb. 6. Sagittaldarstellung sämtlicher vokalisationsauslösender Hirnstrukturen im Totenkopffaffengehirn (schwarz). Die gepunkteten Flächen geben Strukturen an, in denen der ausgelöste Laut unabhängig von etwaigen reizinduzierten angenehmen oder unangenehmen Empfindungsqualitäten ist

Noch von einer anderen Seite wurde das Problem des primären oder sekundären Charakters elektrisch ausgelöster Vokalisationen angegangen: Im präzentralen motorischen Cortex gibt es ein Areal nahe der Sylvischen Furche, dessen Reizung beim Affen Stimmlippenbewegungen, nicht aber Vokalisation hervorruft (Jürgens, 1974). In diesem Areal kann man sicher sein, daß die Stimmlippenbewegungen direkt und nicht motivationsbedingt ausgelöst werden. Es erschien deshalb von Interesse, die neuroanatomischen Verbindungen dieses Gebietes im Bezug auf das vokalisationsauslösende "System" zu untersuchen - da eine direkte Verbindung zwischen corticaler motorischer Stimmlippenarea einerseits und einem bestimmten Vokalisationsgebiet andererseits ebenfalls als ein Hinweis auf den primären Charakter des letzteren angesehen werden könnte. Bei der mit Hilfe der Autoradiographietechnik durchgeführten Studie (Jürgens, 1976) zeigte sich, daß die einzigen beiden Vokalisationsgebiete, zu denen die corticale Stimmlippenarea direkt projiziert, nämlich der Cortex um den vorderen Sulcus cinguli und das Parabrachialgebiet im dorsalen Mittelhirn-Pons-Übergangsbereich, zu jenen Strukturen gehören, die auch im oben erwähnten Motivationstest als primäre Vokalisationsstrukturen wahrscheinlich gemacht werden konnten.

Das Vokalisationsgebiet in der dorsalen Mittelhirn-Pons-Übergangszone der Säuger, das sich weitgehend mit jenem der Amphibien und Reptilien homologisieren läßt, spielt demnach phylogenetisch bereits sehr früh bei der Lautproduktion eine Rolle. Diese Bedeutung behält es auch bei den Säugern bei, denn Läsionsversuche an Katzen haben gezeigt, daß Zerstörung dieser Zone, wie bei Fröschen, zur Stummheit führen kann (Adametz & O'Leary, 1959; Kelly et al., 1946). Dieses stammesgeschichtlich alte Vokalisationsgebiet wird bei den Säugern jedoch offensichtlich durch jenes

im Bereich des vorderen limbischen Cortex überlagert. Welche Rolle letzterem zukommt, läßt sich anhand von Ausschaltungsversuchen bei Rhesusaffen vermuten. Sutton und Mitarbeiter (1974) trainierten Rhesusaffen, sich durch Vokalisieren Futterbelohnung zu verschaffen: dabei mußten die Laute eine bestimmte Mindestlänge und -lautstärke haben, wenn sie zur Belohnung (Apfelsaft) führen sollten. Als nach der Konsolidierung der Dressur eine bilaterale Abtragung des vorderen Gyrus cinguli vorgenommen wurde, zeigte sich, daß die Fähigkeit zum "willkürlichen" Vokalisieren weitgehend verloren war. Nicht verloren jedoch war die Fähigkeit, in stark emotionalen Situationen, z. B. auf angstausslösende Reize, normal mit entsprechenden Lautäußerungen zu reagieren. Auch waren die Tiere noch in der Lage, mit anderen als vokalen, adressierten Verhaltensweisen (z. B. Drücken eines Hebels) sich Futterbelohnung zu verschaffen.

Diese Ergebnisse legen die Annahme nahe, daß der vordere Gyrus cinguli-Bereich eine maßgebende Rolle bei der Regulierung der Bereitschaft, sich stimmlich zu äußern, spielt; auf den Menschen übertragen würde dies einer Sprechantriebskontrolle entsprechen. Sieht man daraufhin die klinische Literatur durch, so scheint sich dieser Verdacht zu bestätigen. Botez & Barbeau (1971) haben in einer Übersichtsarbeit ein umfangreiches Patientenmaterial zusammengestellt, aus dem die enge Beziehung zwischen Läsionen im vorderen Gyrus cinguli und darüberliegendem motorischen Supplementärkortex einerseits und Sprechstörungen andererseits hervorgeht. Diese Sprechstörungen reichen von Fällen völliger Stummheit (meist in Form von akinetischem Mutismus) bis zu leichten Dysarthrien. Rubens (1975), der zum gleichen Thema ebenfalls eine Reihe von Fällen gesammelt hat, fand, daß bei diesen Patienten ein deutlicher Unterschied zwischen der Fähigkeit des Spontansprechens und des Nachsprechens bestand. Während das Nachsprechen vorgesprochener Sätze oft nur geringfügig beeinträchtigt war, fehlten spontane Sprachäußerungen mitunter völlig. Das Nachsprechen klang intonationsmäßig ausdruckslos. Dieser letzte Aspekt wird auch von Konorski (1961) betont, der den Verlust der Sprechdynamik in Richtung Monotonie und abgehacktem Sprechen als charakteristisches Symptom selbst unilateraler Läsionen des dorsomedialen Frontalcortex ansieht.

Diese Beobachtungen von sprachlichen Ausfallerscheinungen nach Läsionen im dorsomedialen Frontalcortex finden ihre sinngemäße Ergänzung in den Beobachtungen von Brickner (1940) und Penfield & Welch (1951), die bei elektrischer Reizung des betreffenden Gebietes bei menschlichen Patienten impulsive Lautäußerungen und Wortrepetitionen hervorrufen konnten.

Die Untersuchung der Projektionen des homologen pericingulären Vokalisationsgebietes beim Totenkopffaffen ergab, daß direkte Verbindungen von hier zum dorsalen Mittelhirn-Pons-Vokalisationsgebiet existieren (Müller-Preuss & Jürgens, 1976). Läsionen dieser Region können auch beim Menschen die Sprachantriebsstörung des akinetischen Mutismus auslösen; Ferner fanden sich Projektionen zu einer Reihe anderer vokalisationsauslösenden Strukturen, wie dem vorderen zentralen Höhlengrau und dem rostral anschließenden periventrikulären Grau, dem Mittellinienthalamus, zentralen Mandelkern, Substantia innominata, und entlang des unteren Thalamusstiels (Abb. 7). Keine direkte Verbindung ließ sich zum Nucl. ambiguus, dem motorischen Hirnnervenkern für Stimmlippenbewegungen, nachweisen. Im Hinblick auf den Menschen ist von Interesse, daß sich eine massive Projektion zu dem der Broca-Area homologen Gebiet fand, sowie

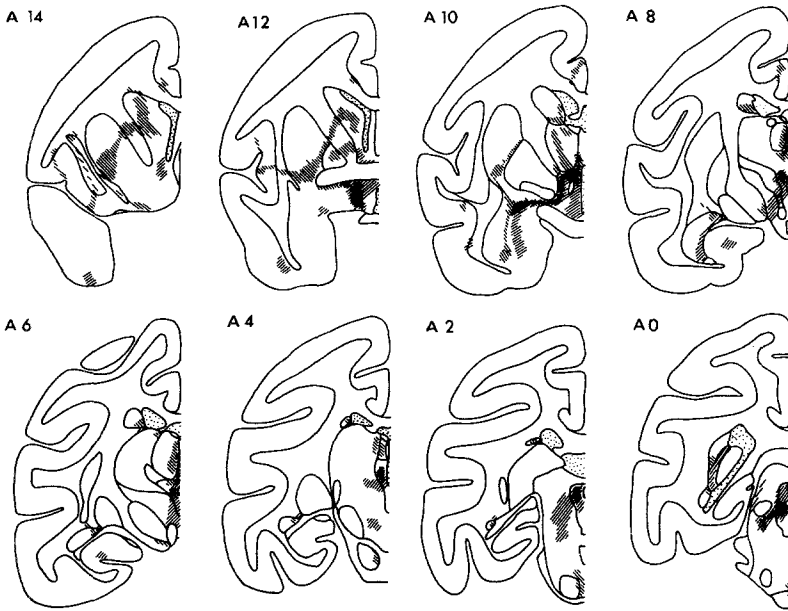


Abb. 7. Frontalschnittserie durch das Totenkopffaffengehirn mit Darstellung der vokalisationsauslösenden Strukturen (Schraffur von rechts oben nach links unten), der Projektionen vom peri-cingulären Vokalisationsgebiet (Schraffur von links oben nach rechts unten) und der Überlappungen beider Systeme (Kreuzschraffur)

ein kräftiges Faserkontingent zum medialen Nucl. ventralis anterior thalami, von dem sich beim Menschen, ähnlich dem dorsomedialen Frontal-cortex, ebenfalls Lautäußerungen durch elektrische Reizung auslösen lassen (Hassler, et al., 1960; Schaltenbrand, 1975).

Wir erwähnten bereits, daß bei nicht-menschlichen Primaten im Fuß des präzentralen Cortex ein Gebiet liegt, dessen elektrische Reizung Stimmlippenbewegungen, nicht aber Lautäußerungen hervorruft. Reizt man das homologe Gebiet beim Menschen, lassen sich - im Gegensatz zum Affen- Lautäußerungen, wenn auch nicht-verbaler Art, auslösen (Penfield & Roberts, 1959). Die betreffenden Gebiete sind Teile des motorischen Gesichtscortex; sie sind umgeben von der motorischen Repräsentation anderer laryngealer, pharyngealer und oraler Muskeln. Zerstört man den motorischen Gesichtscortex beim Affen bilateral, so ist dies weder von Einfluß auf die Spontanvokalisation des Tieres, noch auf dessen "willkürliche" Vokalsiation im Dressurversuch mit Futterbelohnung für jeden geäußerten Laut (Sutton et al., 1974). Wird der motorische Gesichtscortex jedoch beim Menschen geschädigt, so sind je nach Größe der Läsion mehr oder weniger schwerwiegende Sprechstörungen die Folge (Bay, 1957; Benson, 1967; Brain, 1961; Conrad, 1948, 1954; Hécaen & Angelergues, 1964; Konorski et al., 1961; Lecours & Lhermitte, 1976; Luria, 1964, u. a.). Diese Sprechstörungen äußern sich in Form von Artikulationsfehlern (Dysarthrie). Vermutlich sind diese als stimmliche Apraxie zu deuten. Noch ungeklärt

ist, inwieweit der caudal anschließende (postzentrale) sensorische Gesichtscortex bei der Dysarthrie beteiligt ist. Während Luria eine postzentrale, sog. afferente motorische Aphasie (Dysarthrie durch Ausfall propriozeptiver Afferenzen) von einer präzentralen, sog. efferenten motorischen Aphasie (Schwierigkeit bei der seriellen Organisation von Phonemen) unterscheidet, differenziert Hécaen in Bezug auf post- und präzentrale Läsionen nicht; andere Autoren (Bay, Benson, Brain) scheinen dagegen mit der Dysarthrie ausschließlich präzentrale Läsionen zu verbinden. Klar zu

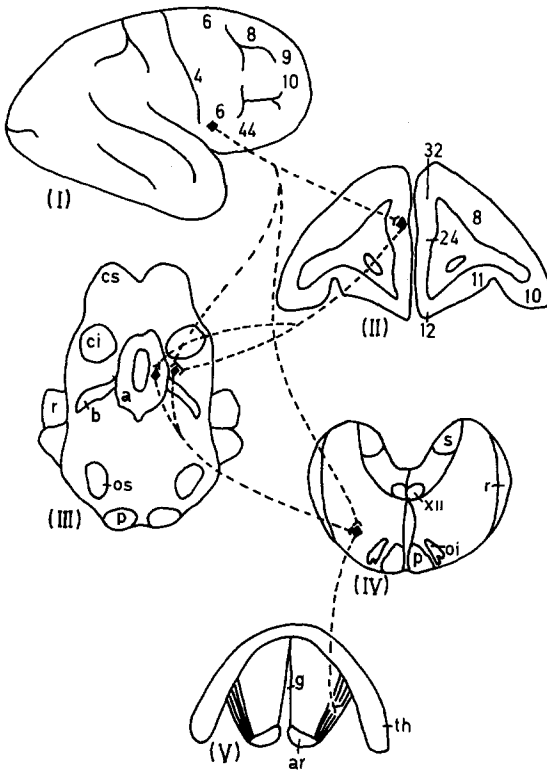


Abb. 8. Schema der neuronalen Verbindungen zwischen corticaler Stimm- lippenaree (I), peri-cingulärer Vokalisationsaree (II), dorsaler Mittel- hirn-Pons-Übergangszone (III), Nucl. ambiguus (IV) und Kehlkopf (V) bei einem hochstehenden Primaten (Schimpanse, Mensch). Abkürzungen: a: periaquäduktisches Grau; ar: Stellknorpel; b: Brachium conjunctivum; ci: Colliculus inferior; cs: Colliculus superior; g: Glottis; oi: untere olive; os: obere Olive; p: Pyramidenbahn; r: Corpus restiforme; s: Nucl. tr. solitarii; th: Schildknorpel; XII: Nucl. n. hypoglossi; 4...44: cytoarchitektonische Rindenfelder nach Brodmann

unterscheiden ist jedoch die corticale Gesichtsarea von der davorliegenden frontalen Broca-Area der dominanten Hemisphäre. Letztere scheint für die eigentliche Artikulation von untergeordneter oder vielleicht gar keiner Bedeutung zu sein; jedenfalls wurden schwerste Dysarthrien (Läsion im unteren Gyrus praecentralis) bei völlig intakter Broca-Area beobachtet (Lecour & Lhermitte, 1976). Dagegen sind Dysarthrien bei reinen Broca-Läsionen selten und nur zu beobachten, wenn die Herde tief ins Marklager und auf die Basalganglien übergreifen (Hécaen & Consoli, 1973).

Aus den bisher geschilderten Befunden ergibt sich demnach für die cerebrale Organisation der Stimme folgendes Bild (Abb. 8): Die niedrigste Integrationsstufe für stimmliche Lautäußerungen scheint in der dorsalen Mittelhirn-Pons-Übergangszone (beim Säuger caudales periaquäduktisches Grau und parabrachiales Kerngebiet) zu liegen. Ihre Reizung führt bei allen darauf untersuchten, stimmfähigen Wirbeltieren zu artspezifischen Lautäußerungen, ihre Zerstörung zu Stummheit. Bei Transsektion des Hirnstammes unmittelbar oral von dieser Zone bleibt die Fähigkeit zu artspezifischen Lautäußerungen bei Säugern wie bei Amphibien erhalten (Schmidt, 1966; Bazett & Penfield, 1922). Eine direkte Verbindung sowohl vom periaquäduktischen Grau als auch den parabrachialen Kernen zum Nucl. ambiguus wurde beim Totenkopffaffen nachgewiesen (Jürgens, in Vorbereitung). Die Aufgabe dieses ponto-mesencephalen Gebietes besteht vermutlich in der Steuerung und Koordinierung von Stimmlippen-, Atem- und Oro-pharyngealbewegungen zu artspezifischen (angeborenen) Lautgestalten.

Dem Mittelhirn-Pons-Gebiet übergeordnet ist der Cortex um den vorderen Sulcus cinguli (Gyrus cinguli anterior und motorischer Supplementär-cortex). Seine Reizung führt nur bei Primaten zu Vokalisation; seine Zerstörung bewirkt eine Reduktion des Sprachantriebes, bzw. bei subhumanen Primaten der willkürlich hervorgebrachten, nicht streng reizgebundenen Vokalisation. Eine direkte Verbindung existiert zum ponto-mesencephalen Vokalisationsgebiet, nicht jedoch zum Nucl. ambiguus.

Als höchste Integrationsstufe wäre dann der motorische und sensorische Gesichtscortex im Fuß der Zentralwindungen anzusetzen. Seine Reizung führt - abgesehen von wenigen zweifelhaften Fällen beim Schimpansen (Hines, 1940; Leyton & Sherrington, 1917) - nur beim Menschen zu Vokalisation (Penfield & Roberts, 1969). Seine Zerstörung ist beim Tier ohne Einfluß auf die Stimmgebung; beim Menschen zieht sie Sprechstörungen nach sich. Eine direkte Verbindung von der corticalen Stimmlippenarea zum peri-cingulären und pontinen Vokalisationsgebiet, nicht jedoch zum Nucl. ambiguus, wurde am Totenkopffaffen nachgewiesen. Bei Schimpanse und Mensch scheint daneben eine direkte Verbindung Cortex - Nucl. ambiguus zu existieren (Kuypers, 1958 (a); 1958 (b)). Der perizentrale Gesichtscortex ist wahrscheinlich erst bei der willkürlichen Produktion erlernter Lautgestalten von Bedeutung.

Die drei hier beschriebenen Vokalisationsgebiete sind nicht die einzigen, die an der Stimmgebung beteiligt sind. So entwickelt sich parallel zur neocorticalen Stimmkontrolle die cerebelläre - über den Funktionskreis Cortex - Pons - Kleinhirn - Thalamus (Nucl. ventr. lat.) - Cortex. Auch erwähnten wir bereits, daß dem medialen Nucl. ventralis anterior thalamus eine Funktion bei der Stimmgebung zuzukommen scheint. Doch glauben wir, daß es sich bei diesen Strukturen nicht um unabhängige, zusätzliche Funk-

tionseinheiten handelt, sondern um solche, die in Abhängigkeit von den drei hier beschriebenen ihre stimmkontrollierende Bedeutung erhalten.

Als neurologische Korrelate der menschlichen Sprache werden üblicherweise die Broca'sche motorische und die Wernicke'sche sensorische Region der dominanten Hemisphäre verantwortlich gemacht. Alle Programme, die seit Lichtheim (1885) entworfen wurden, erklären die Aphasien letztlich durch Beeinträchtigung bzw. Zerstörung dieser "Zentren" selbst oder durch eine Unterbrechung zwischen ihnen. Wenn die "Diagram Makers" (Head, 1926) auch immer wieder wegen ihrer simplifizierenden Vorstellungen und der oft dem Schema widersprechenden klinischen Befunde kritisiert wurden, so besteht doch heute, vor allem unter dem Eindruck der Split-Brain-Experimente, allgemeine Übereinstimmung darin, daß anatomische Verknüpfungen eine wesentliche Voraussetzung für komplexe psychische Leistungen sind (Ploog, 1973).

Unser Diagramm (Abb. 8) kann zwar nichts zur Erklärung der hemisphärischen Spezialisierung beitragen - bezüglich der vokalisationsauflösenden Strukturen gibt es auch beim Menschen keine Dominanz einer Hirnhälfte - doch tragen die im Diagramm zusammengefaßten Fakten zur Evolution der Stimme etwas zum Verständnis der subcorticalen Mechanismen bei, die zum ungestörten Sprechen notwendig sind. Im Gegensatz zum Lichtheim'schen Horizontaldiagramm, das auf dem Konzept des Reflexbogens und der Assoziation von neuronalen Ereignissen beruht, stellt unser Diagramm eine vertikal-hierarchische Organisation dar, die im Sinne Jacksons adäquat beschrieben werden kann; nämlich auf niederster Integrationsebene die automatische Steuerung von angeborenen Lautmustern, auf einer höheren Ebene der bedingte, d. h. nicht streng reizgebundene Einsatz der arteigenen Lautmuster und schließlich auf einer nächsthöheren Ebene die voluntative Produktion erlernter Lautfolgen. Dies gilt sowohl für die Phylogenese als auch für die Ontogenese der Lautproduktion. Elementare Charakteristika des Sprechens hängen von der Funktionsfähigkeit dieses Systems ab, z. B. der Antrieb zum Sprechen, Timbre und Melodik der Sprache, ihre Flüssigkeit und Regelung der Lautstärke sowie wahrscheinlich auch eine Kontrolle über artikulatorische Sequenzen, die z. B. bei Müdigkeit einerseits und im Affekt andererseits Einbußen erleidet. Die Beteiligung des limbischen Systems am Sprachprozeß (Robinson, 1976) kommt auch bei schweren Formen der motorischen Aphasie heraus. Flüche und affektbesetzte Ausdrücke bleiben formelhaft als Sprachreste erhalten. Über die Beteiligung des limbischen Systems an sprachlicher Invention und Produktivität kann man im normalen und pathologischen Bereich, z. B. in bezug auf das Sprachverhalten in Psychosen, vorläufig nur Vermutungen anstellen. Insgesamt sind jedenfalls die subkortikalen Mechanismen, die zur Sprache bzw. deren Störungsmustern beitragen, bisher ungenügend erforscht.

LITERATUR

- Adametz, J., O'Leary, J. L. : Experimental mutism resulting from periaqueductal lesions in cats. *Neurology* (Minneapolis) 9, 636-642 (1959)
- Bay, E. : Die corticale Dysarthrie und ihre Beziehungen zur sogen. motorischen Aphasie. *Dtsch. Z. Nervenheilk.* 176, 553-594 (1957)

- Bazett, H. C. , Penfield, W. G. : A study pf the Sherrington decerebrate animal in the chronic as well as the acute condition. *Brain* 45, 185-265 (1922)
- Benda, C. E. : Down's Syndrome, Mongolism and its Management. New York: Grune & Stratton 1969
- Benson, D. F. : Fluency in aphasia: correlation with radioactive scan localization. *Cortex* 3, 373-394 (1967)
- Blair, W. F. : Acoustic behaviour of amphibia. In: Busnel, R. -G. (Hrsg.) *Acoustic Behaviour of Animals*. S. 694-708. Amsterdam: Elsevier 1963
- Botez, M. I. , Barbeau, A. : Role of subcortical structures and particularly of the thalamus in mechanisms of speech and language. *Int. J. Neurol.* 8, 300-320 (1971)
- Brain, R. : *Speech Disorders: Aphasia, Apraxia and Agnosis*. Butterworth: London & Washington, D. C. 1961
- Brickner, R. M. : A human cortical area producing repetitive phenomena when stimulated. *J. Neurophysiol.* 3, 128-130 (1940)
- Conrad, K. : Strukturanalysen hirnpathologischer Fälle. V. Mitteilung. Über die Broca'sche motorische Aphasie. *Dtsch. Z. Nervenheilk.* 158, 132-187 (1948)
- Conrad, K. : New problems of aphasia. *Brain* 77, 491-501 (1954)
- Goerttler, K. : Morphologische Sonderstellung des Menschen im Reich der Lebensformen auf der Erde. In: Gadamer, H. -G., Vogler, P. (Hrsg.): *Neue Anthropologie*. Bd. 2, S. 215-257. Stuttgart: dtv & Georg-Thieme 1972
- Hassler, R. , Riechert, T. , Mundinger, F. , Umbach, W. , Ganglberger, J. A. : Physiological observations in stereotaxic operations in extrapyramidal motor disturbances. *Brain* 83, 337-350 (1960)
- Head, H. : *Aphasia and Kindred Disorders of Speech*. London: Cambridge University Press 1926
- Hécaen, H. , Angelergues, R. : Localization of symptoms in aphasia. In: Reuck, A. V. S. , de, O'Connor, M. (Hrsg.): *Disorders of Language*. S. 223-256. London: Churchill 1964
- Hécaen, H. , Consoli, S. : Analyse des troubles du langage au cours des lésions de l'aire de Broca. *Neuropsychologia* 11, 377-388 (1973)
- Hines, M. : Movements elicited from precentral gyrus of adult chimpanzees by stimulation with sine wave currents. *J. Neurophysiol.* 3, 442-466 (1940)
- Hunsperger, R. W. , Bucher, V. M. : Affective behaviour produced by electrical stimulation in the forebrain and brain stem of the cat. *Progr. Brain Res.* 27, 103-127 (1967)
- Jackson, J. H. : *Selected Writings of John Hughlings Jackson*. Vol. 1-3, New York: Basic Books 1958
- Jakobson, R. : *Kindersprache, Aphasie und allgemeine Lautgesetze*. Frankfurt: Suhrkamp 1969 (Nachdruck) (Erstdruck in Uppsala 1944)
- Jürgens, U. : On the elicibility of vocalization from the cortical larynx area. *Brain Res.* 81, 564-566 (1974)
- Jürgens, U. : Reinforcing concomitants of electrically-elicited vocalizations. *Exp. Brain Res.*, im Druck (a)
- Jürgens, U. : Projections from the cortical larynx area in the squirrel monkey. *Exp. Brain Res.*, im Druck (b)
- Jürgens, U. , Ploog, D. : Cerebral representation of vocalization in the squirrel monkey. *Exp. Brain Res.* 10, 532-554 (1970)

- Kelemen, G. : Comparative anatomy and performance of the vocal organ in vertebrates. In: Busnel, R. -G. (Hrsg.): Acoustic Behaviour of Animals. S. 489-519 Amsterdam: Elsevier 1963
- Kelly, D. B., Morrell, J. I., Pfaff, D. W. : Autoradiographic localization of hormone-concentrating cells in the brain of an amphibian, *Xenopus laevis*. I. Testosterone. J. comp. Neurol. 164, 47-62 (1975)
- Kelly, A. H., Beaton, L. E., Magoun, H. W. : A midbrain mechanism for facio-vocal activity. J. Neurophysiol. 9, 181-189 (1946)
- Kennedy, M. C. : Vocalization elicited in a lizard by electrical stimulation of the midbrain. Brain Res. 91, 321-325 (1975)
- Konorski, J., Kozniewska, H., Stepień, L., Subczynski, J. : Patho-physiological mechanism of disorders of higher nervous activity after brain lesions in man. Warschau: Poln. Akad. Wissensch. 1961
- Kramer, E. : Elimination of verbal cues in judgement of emotion from voice. J. Abnorm. Soc. Psychol. 68, 390-396 (1961)
- Kuypers, H. G. J. M. : Corticobulbar connexions to the pons and lower brain-stem in man. Brain 81, 364-388 (1958)
- Kuypers, H. G. J. M. : Some projections from the peri-central cortex to the pons and lower brain stem in monkey and chimpanzee. J. Comp. Neurol. 110, 221-255 (1958)
- Lecours, H. R., Lhermitte, F. : The "pure form" of the phonetic disintegration syndrome (pure anarthria); anatomoclinical report of a historical case. Brain Lang. 3, 88-113 (1976)
- Lenneberg, E. H. : Biologische Grundlagen der Sprache. Frankfurt/M. : Suhrkamp 1972 (Biological Foundations of Language. New York: Wiley, 1967)
- Leyton, A. S. F., Sherrington, C. S. : Observations on the excitable cortex of the chimpanzee, orang-utan, and gorilla. Quart. J. Exper. Physiol. 11, 135-222 (1917)
- Lieberman, P. : On the evolution of language: A unified view. Cognition 2, 59-94 (1973)
- Luria, A. R. : Factors and forms of aphasia. In: Reuck, A. V. S., de, O'Connor, A. (Hrsg.): Disorders of Language. S. 143-167. London: Churchill 1964
- Magoun, H. W., Atlas, D., Ingersoll, E. H., Ranson, S. W. : Associated facial, vocal and respiratory components of emotional expression: an experimental study. J. Neurol. Psychopath. 17, 241-255 (1937)
- Müller-Preuß, P., Jürgens, U. : Projections from the "cingular" vocalization area in the squirrel monkey. Brain Res. 103, 29-43 (1976)
- Negus, V. E. : The Comparative Anatomy and Physiology of the Larynx. London: Heinemann 1949
- Paulsen, K. : Das Prinzip der Stimmbildung in der Wirbeltierreihe und beim Menschen. Frankfurt/M. : Akadem. Verlagsgesellschaft. 1967
- Penfield, W., Roberts, L. : Speech and Brain Mechanisms. Princeton, N. J. Princeton Univ. Press (1959)
- Penfield, W., Welch, K. : The supplementary motor area of the cerebral cortex. Arch. Neurol. Psychiat., Chicago, 66, 289-317 (1951)
- Ploog, D. : Social communication among animals. In: Schmitt, F. O. (Hrsg.): The Neurosciences: Second Study Program. S. 349-361. New York: Rockefeller Univ. Press 1970

- Ploog, D. : Kommunikation in Affengesellschaften und deren Bedeutung für die Verständigungsweisen des Menschen. In: Gadamer, H. -G., Vogler, P. (Hrsg.): Neue Anthropologie. Bd. 2, S. 98-178. Stuttgart: Georg Thieme 1972
- Ploog, D. : Die zentrale Repräsentation von Funktions- und Verhaltensweisen. Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft. S. 202-219. Stuttgart: Gustav Fischer 1973
- Robinson, B.W. : Vocalization evoked from forebrain in *Macaca mulatta*. *Physiol. Behav.* 2, 345-354 (1967)
- Robinson, B.W. : Limbic influences on human speech. In: *Origins and Evolution of Language and Speech*. New York: Academy of Sciences (im Druck)
- Rubens, A.B. : Aphasia with infarction in the territory of the anterior cerebral artery. *Cortex* 11, 239-250 (1975)
- Schaltenbrand, G. : The effects on speech and language of stereotactical stimulation in thalamus and corpus callosum. *Brain Lang.* 2, 70-77 (1975)
- Schmidt, R. S. : Central mechanisms of frog calling. *Behaviour* 26, 251-285 (1966)
- Schmidt, R. S. : Neural correlates of frog calling. *J. Comp. Physiol.* 92, 229-254 (1974)
- Schott, D. : Quantitative analysis of the vocal repertoire of squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *Z. Tierpsychol.* 38, 225-250 (1975)
- Starck, D., Schneider, R. : Larynx. In Hofer, H., Schultze, A.H., Starck, D. (Hrsg.) *Primatologia* Bd. III/2 S. 423-587. Basel: Karger 1960
- Sutton, D., Larson, C., Lindeman, R.C. : Neocortical and limbic lesion effects on primate phonation. *Brain Res.* 71, 61-75 (1974)
- Trojan, F. : *Biophonetik*. Mannheim: Bibliograph. Inst. -Wissenschaftsverlag 1975
- Winter, P., Handley, P., Ploog, D., Schott, D. : Ontogeny of squirrel monkey calls under normal conditions and under acoustic isolation. *Behaviour* 47, 230-239 (1974)