

Psycholinguistik Psycholinguistics

Ein internationales Handbuch
An International Handbook

Herausgegeben von / edited by
Gert Rickheit • Theo Herrmann • Werner Deutsch

Walter de Gruyter • Berlin • New York
2003

Müller, H.M. (2003). Neurobiologische Grundlagen der Sprachfähigkeit. In: G. Rickheit, T. Herrmann & W. Deutsch (Hrsg.) *Psycholinguistik: Ein internationales Handbuch* (= HSK, Bd. 24). Berlin: de Gruyter, pp. 57-80.

4. Neurobiologische Grundlagen der Sprachfähigkeit

1. Die Sprachfähigkeit als integrative Leistung des Gehirns
2. Biologische Aspekte der Sprache
3. Neurophysiologische Grundlagen der Sprache
4. Zur Verarbeitung natürlichsprachlicher Äußerungen
5. Literatur

1. Die Sprachfähigkeit als integrative Leistung des Gehirns

Wie bei allen kognitiven Leistungen handelt es sich auch bei der menschlichen Sprache um eine Fähigkeit, die letztlich auf Eigen-

schaften von spezialisierten Zellen (Nervenzellen) in einem Netzwerk (Nervensystem) zurückgeht. Da grundsätzlich alle psychischen Phänomene auf ein neuronales Substrat zurückgeführt werden können, hat auch die menschliche Sprachfähigkeit ihre Ursache in Prozessen, Funktionen und Eigenschaften des menschlichen Nervensystems.

Das zentrale Nervensystem (ZNS) des Menschen umfasst vier Hauptkomponenten, die in anatomisch-funktioneller Hinsicht als Einheit gesehen werden müssen: 1. das Gehirn (Enzephalon oder Cerebrum) und 2. das Kleinhirn (Cerebellum), 3. der Hirnstamm (Truncus cerebri) und 4. das Rückenmark

(Medulla spinalis). Das Gehirn bildet den kranial-rostralen Teil des ZNS, während das Rückenmark vom 1. Halsnerven bis zum Conus medullaris in der Höhe des 1./2. Lendenwirbels reicht (Abbildung 4.1). Alle Komponenten des ZNS entstammen der gleichen embryonalen Anlage und sind zu ihrem Schutz in Knochen eingelagert (Hirnschädel, Neurocranium bzw. Wirbelkanal).

Dem zentralen Nervensystem gegenübergestellt wird das periphere Nervensystem, welches das somatische und das autonome Nervensystem umfasst, auf das hier nicht weiter eingegangen werden soll.

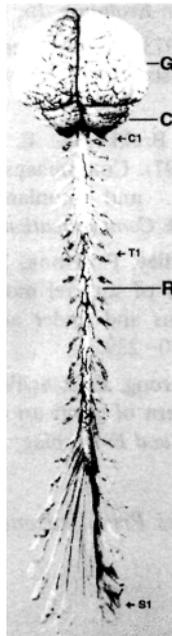


Abb. 4.1: Darstellung des Zentralnervensystems (ZNS) des Menschen von hinten gesehen: G = Großhirn (Cerebrum), C = Kleinhirn (Cerebellum), R = Rückenmark (Medulla spinalis). Der Hirnstamm (Truncus cerebri) ist verdeckt (aus Rosenzweig, Leiman & Breedlove 1999: 37).

1.1. Grundlagen kognitiver Prozesse

Das ZNS besteht aus etwa 100 Mrd. spezialisierten Zellen (Nervenzellen = Neuronen), die aufgrund einer starken Vernetzung ein gigantisches Netzwerk bilden. Die Signalübertragung geschieht zumeist über chemische und elektrische Kontaktstellen (Synapsen) bzw. auch durch Neuromodulation über bestimmte Hormone, so dass sich eine ganze Reihe unterschiedlicher Möglichkeiten neuronaler Kodierungen ergeben (Bul-

lock, 1993). Die Anzahl der synaptischen Verbindungen zwischen den Nervenzellen wird auf etwa 10 Billionen geschätzt. Für die im Großhirn verlaufenden Nervenfasern wird eine Gesamtlänge von 500.000 km angenommen. Aufgrund der enormen Komplexität des sich daraus ergebenden Netzwerks von signalverarbeitenden Zellen lässt sich die Komplexität des Gesamtsystems Gehirn nur schwer begreifen. Dennoch lässt sich sagen, dass die Funktion der spezialisierten Nervenzellen des Gehirns vor allem darin besteht, notwendige Kommunikations- und Koordinationsaufgaben für die verbleibenden etwa 500 Billionen Körperzellen bzw. für die Organe und das Individuum als solches zu leisten. Das ZNS leistet somit wesentliche Aufgaben sowohl für die innerorganismische Informationsverarbeitung als auch für die Interaktion des Individuums mit seiner Umwelt (Objekte, Lebewesen bzw. Artgenossen). Dabei erscheint der genetische Bauplan des Gehirns vergleichsweise einfach zu sein. Es wird angenommen, dass die ontogenetische Ausbildung des Gehirns von lediglich 3000 Genen bestimmt wird. Der größte Teil der späteren Komplexität ist somit auf selbstorganisierende Prozesse während der Hirnreifung und der lebenslangen Lernvorgänge zurückzuführen (Kirsch & Betz, 1998). Dabei ist die Entstehung neuer Nervenzellen (Neurogenese) im Gehirn und die Entstehung neuer Verbindungen zwischen ihnen ebenfalls ein lebenslanger Vorgang (Eriksson et al., 1998; Gould et al., 1999).

Eine stark schematisierte Darstellung der Vorgänge im ZNS, die letztlich die Kognition des jeweiligen Organismus ausmachen, zeigt Abbildung 4.2. Ein einfaches, konkretes Beispiel für die ablaufenden Vorgänge stellt die Futtersuche dar: Beispielsweise hat ein Eichhörnchen ein angeborenes Interesse an runden Objekten bestimmter Größe (phylogenetische Erfahrung), erlernt die Formen der tatsächlich im jeweiligen Lebensraum vorkommenden Nussarten (ontogenetische Erfahrung) und manipuliert die Nüsse mittels Vorderpfoten und Schnauze (Effektoren) anhand von Daten der eigenen Körpersituation (Enterozeption), der Erfahrung und der von außen kommenden Informationen (Sinnesorgane). Dieses Zusammenspiel der Komponenten ist ein Teil des kognitiven Apparats von Eichhörnchen, dessen Koordination im ZNS stattfindet.

Vereinfacht lassen sich die im ZNS ablaufenden Teilvorgänge der Kognition aus fünf Stadien zusammensetzen:

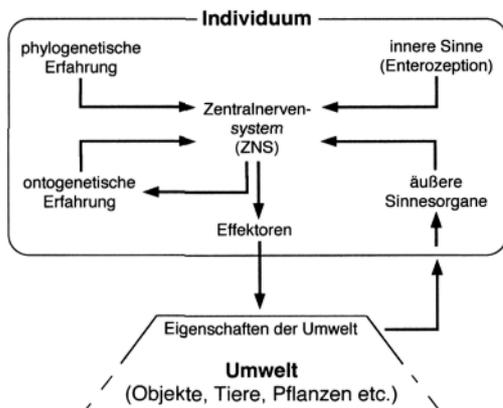


Abb. 4.2: Schematische Darstellung der Aufnahme, Verarbeitung und Abgabe von Informationen im Rahmen der Individuum-Umwelt-Interaktion. Sowohl die Aufnahme von Umwelteigenschaften über die äußeren Sinnesorgane als auch die Einflussnahme auf die Umwelt über die Effektoren kann willentlich verstärkt, abgeschwächt oder unterlassen werden.

(1a) Körperwahrnehmung: Über spezialisierte periphere Nervenzellen (Enterozeptoren bzw. Propriozeptoren) werden Informationen des eigenen Körpers aufgenommen (z. B. Körperhaltung, Muskelspannung, Ernährungszustand).

(1b) Umweltwahrnehmung: Über spezialisierte periphere Nervenzellen (Rezeptoren) werden bestimmte Informationen der Umwelt aufgenommen (z. B. für elektromagnetische Wellen oder Luftpartikelbewegungen über den Seh- bzw. den Hörsinn).

(2) Die so detektierten Reize (1a und 1b) werden in Form elektrischer Signale über sensible Bahnen (afferente Nervenfasern) zum ZNS geleitet.

(3) Die elektrischen Signale werden im ZNS zusammengefasst und verarbeitet. Die so eingehenden Informationsmengen beschränken sich nur auf wenige Reizparameter und sind durch die jeweiligen Sinnesorgane einer zusätzlichen Filterung unterzogen worden (Datenreduktion). Weiterhin liegen aufgrund der stammesgeschichtlichen (Phylogenese) und individuellen Erfahrung (Ontogenese) im ZNS bereits große Informationsmengen vor, mit denen die neu einkommenden Informationen abgeglichen und komplettiert werden. Neben der massiven Parallelität der Verarbeitung im ZNS ist dies eine wichtige Voraussetzung dafür, dass in so kurzer Zeit bereits ein

Ergebnis der Informationsverarbeitung erzielt werden kann. Dieses Ergebnis erlaubt dem Individuum eine Beurteilung der gegenwärtigen Situation und eine Abschätzung über die unmittelbare Zukunft des Zustands des eigenen Körpers und der Individuumumwelt, so dass weitere zielgerichtete Entscheidungen getroffen werden können.

(4) Über abgehende, motorische Nervenfasern (Efferenzen) kann das ZNS entsprechende Effektoren (z. B. Gliedmaßen oder Beißwerkzeuge) veranlassen, in vorausberechneter Weise zielgerichtete Manipulationen an der Umwelt vorzunehmen.

(5) Da sowohl diese Umweltmanipulationen als auch die sich dadurch ergebenden Zustände des eigenen Körpers wieder von den Sinnesorganen wahrgenommen werden, ergibt sich ein komplexer Regelkreis, der auch sehr komplexe Individuum-Umwelt-Interaktionen ermöglicht, wie z. B. mit hoher Geschwindigkeit Hindernissen auszuweichen, mittels Kommunikation Geschlechtspartner zu finden oder Beute zu jagen und zu zerlegen.

Diese Fähigkeit, in der oben beschriebenen Weise Informationen über Umwelteigenschaften zu erlangen, um über eine Integration dieser Informationen mit der Umwelt interagieren zu können, kann als ein wesentlicher Aspekt von Kognition gesehen werden (vgl. Roth, 1996). Aus evolutionsbiologischer Sicht bewirkt eine komplexe Kognition für die jeweilige Art einen großen Entwicklungsvorteil. Wenn die unteren, einfacheren „Nischen“ eines Lebensraums bereits durch andere Arten besetzt sind, findet eine sich neu ausbreitende Art nur dann neue, unbesetzte Nischen, wenn sie sich in der so genannten Entwicklungsspirale der Evolution weiter nach oben bewegt. Nur eine Komplexitätszunahme ermöglicht den nötigen Freiraum zur Einnischung der neuen Art. Die Entwicklung komplexer Interaktionsfähigkeiten, wie etwa die Entwicklung der Kommunikation, ist ohne Zweifel eine dieser Höherentwicklungen.

1.2. Die Bedeutung der Kognition für die Kommunikation

Eine sehr effiziente Form der Interaktion mit anderen Lebewesen und insbesondere mit Angehörigen der gleichen Art ergibt sich über die Möglichkeit zur wechselseitigen Auseinandersetzung mit anderen Individuen: die Kommunikation (vgl. Müller, 1990, 1993b). Auch

hier handelt es sich lediglich um einen sehr spezialisierten und optimierten Regelkreis, wie in Abbildung 4.2 dargestellt. Der jeweilige Kommunikationskanal ist dabei durch den Effektor und die beteiligten äußeren Sinnesorgane bestimmt. Für die Kommunikation können grundsätzlich alle Sinneskanäle genutzt werden, beispielsweise der visuelle, der chemosensorische, der akustische, der elektrische oder der taktile Sinn. Die Möglichkeiten der Kommunikation sind somit nicht durch den Kommunikationskanal, sondern durch die allgemeinen Fähigkeiten der Kognition determiniert. Auch beim Menschen verläuft die zwischenmenschliche Kommunikation über mehrere Sinneskanäle, und so sind neben dem akustischen Kanal (Stimme) auch nonverbale Kanäle, vor allem der visuelle (Mimik und Gestik, s. z. B. Siegman & Feldstein, 1987) und auch der olfaktorische Sinn (z. B. Maiworm, 1993) von Bedeutung. Im Vergleich zu den nichtmenschlichen Primaten (z. B. Schimpansen, Gorilla) kam es im Verlauf der Evolution zum Menschen zu einer besonderen Komplexitätserhöhung der kognitiven Leistungen insgesamt. Die Informationsverarbeitungsprozesse des menschlichen ZNS erlebten ganz allgemein eine enorme Steigerung, was neuartige Wahrnehmungs- und Erkenntnisfähigkeiten der Frühmenschen zur Folge hatte (vgl. Müller, 1990). Weiterhin bildete sich erstmalig ein echtes Ich-Bewusstsein aus, und es entstanden sehr komplexe mentale Konzepte, z. B. für das Phänomen „Zeit“ oder für abstrakte, fiktive Vorstellungswelten. Im Zuge dieser allgemeinen Leistungssteigerung der Kognition, die mit der Entwicklung der *Sprachfähigkeit* einhergegangen ist, ist dann die Sprache als neue Kommunikationsmöglichkeit gewissermaßen entdeckt worden (Müller, 1991). Der in stammesgeschichtlicher Hinsicht „alte“ akustische Kanal, der bis zu diesem Zeitpunkt ausschließlich für die primatentypische Vokalisation genutzt wurde, diente dann als Vehikel (Stimme) der neuen kognitiven Fähigkeiten (Sprachfähigkeit). Prinzipiell hätte sich diese neue Komplexitätsstufe der Kognition auch in einer anderen Modalität äußern können, wie gehörlose bzw. gehörlos-blind-geborene Menschen eindrucksvoll beweisen (Furth, 1972).

1.3. Der Zusammenhang von Kognition und Sprache

Ohne Zweifel handelt es sich bei der menschlichen Sprachfähigkeit um die komplexeste Kognitionsleistung im Tierreich. Wie bereits

erwähnt, ist die Sprachfähigkeit dennoch nicht als eine separierbare, distinkte Einzelleistung innerhalb der Kognition zu sehen. Die menschliche Sprachfähigkeit basiert nicht ausschließlich auf sprachspezifischen Kognitionsmodulen und lässt sich somit auch nicht physiologisch eingrenzen oder kognitionswissenschaftlich eindeutig als Einzelleistung definieren. Die menschliche Sprache ist nicht auf ein distinktes Sprachorgan im Gehirn zurückzuführen, dessen Aufgabe lediglich darin besteht, Sprachsignale zu analysieren oder hervorzubringen. Ausgehend von den stammesgeschichtlich sehr alten Fähigkeiten der Interaktion und der nonverbalen Kommunikation, über die alle Lebewesen in unterschiedlichem Maße verfügen, stellt die Sprachfähigkeit lediglich eine neue Leistungsstufe *kommunikativen Handelns* dar, das in der allgemeinen menschentypischen Kognition verankert ist. Wenn im Rahmen einer psycholinguistischen Untersuchung bestimmte Aspekte der menschlichen Sprachfähigkeit experimentell untersucht werden, so ist es ein legitimes Mittel, das Phänomen Sprache unter Laborbedingungen beispielsweise auf Lautäußerungen oder auf schriftsprachliche Sätze zu reduzieren, um sie leichter untersuchen zu können (vgl. Rickheit & Strohner, 1993). Vor dem Hintergrund der evolutiven Entwicklung, der Funktion und der sozialen Bedeutung von Sprache zeigt sich jedoch ein ganz anderes Bild: Bei dieser Betrachtungsweise von Sprache wird deutlich, dass es sich bei dem Phänomen „sprachliche Artikulation“ in kognitiver Hinsicht nur um den von außen leicht wahrnehmbaren Teil des tatsächlich ablaufenden Geschehens handelt. Sprachliche Verständigung ist lediglich ein Aspekt kommunikativen Handelns, ist lediglich Kommunikation mit anderen, neuartigen Mitteln. Sprachliche Äußerungen wirken nicht separat für sich allein, sondern in einem natürlichen Handlungskontext mit starken Erwartungsvorgaben, unterstützt z. B. durch Mimik und Körperhaltung und beeinflusst durch die jeweiligen emotionalen Zustände (Eibl-Eibesfeldt, 1984; Siegman & Feldstein, 1987; Heiversen & Scherer, 1988; Burling, 1993). Nur deshalb kann in einer konkreten Gesprächssituation Verhalten aufgrund von Kommunikation verändert werden. Allerdings ist es nicht so, dass während eines Gespräches definierbare Mengen von Information über verbale und nonverbale Kanäle zwischen den Gesprächspartnern wirklich transportiert werden, wie in frühe-

ren, nachrichtentechnischen Kommunikationsmodellen vielfach angenommen wurde. Vielmehr werden durch sprachliche Kommunikationssignale Informationen im Gehirn des zuhörenden Gesprächspartners lediglich freigesetzt. Die sprachliche Mitteilung transportiert somit keine Bedeutung, sondern wirkt im Gehirn des Zuhörers lediglich als Auslöser für die Aktivierung von bereits vorhandenen Bedeutungselementen, wobei sich der Mitteilende nie klar darüber sein kann, welche exakten Bedeutungen er während des Gespräches beim Zuhörer freisetzt. Metaphorisch lässt sich sagen, dass es sich in kognitiver Hinsicht bei der sprachlichen Mitteilung lediglich um die Spitze eines Kognitions-„Eisberges“ handelt, da die Äußerung selbst nur als Trigger für bereits etablierte Einstellungen, Bedeutungen und Weltwissenskomponenten des Zuhörers funktioniert (z. B. Rickheit & Strohner, 1999). Vor diesem Hintergrund wird auch klar, warum die Sprachfähigkeit nicht losgelöst von der menschentypischen Kognition insgesamt betrachtet werden kann und warum z. B. Menschenaffen nicht über eine Sprachfähigkeit verfügen.

Die Sprachfähigkeit existiert im Gehirn somit nicht als distinktes Sprachorgan, sondern Sprache basiert auf einem Netz von kognitiven Einzelleistungen, die nur zum Teil sprachspezifisch, größtenteils jedoch sprachunspezifisch sind und auch an vielen anderen kognitiven Vorgängen beteiligt sind. Weiterhin müssen diese Einzelkomponenten nicht an ein bestimmtes neuronales Substrat gekoppelt sein, sondern es handelt sich um Funktionen, die – je nach Bedarf – durchaus von wechselnden neuronalen Aggregaten bereitgestellt werden können. Auch wenn mittlerweile Teilkomponenten der Sprachfähigkeit bestimmten Genen zugeordnet werden können (z. B. Fisher et al., 1998), ergibt sich keine streng lokalistische Zuordnung von Einzelkomponenten der Sprachfähigkeit im Gehirn. Es ist vielmehr anzunehmen, dass neben distinkten Einzelleistungen mit festgelegten Hirnbereichen auch *virtuelle* Komponenten mit wechselndem neuronalem Substrat existieren (Müller, 1997). Vor diesem Hintergrund lässt sich die kognitive Gesamtheit der Sprachfähigkeit zwar als ein Quasi-Organ (virtuelles Sprachorgan) beschreiben, jedoch nicht eindeutig und ausschließlich umgrenzten Hirnregionen zuschreiben. Innerhalb der experimentellen Neurolinguistik (vgl. Müller & Rickheit, 2002) können die der Sprachverarbeitung zugrundeliegenden neurophysi-

ologischen Prozesse untersucht werden. Mit elektrophysiologischen Techniken können die Teilprozesse der Sprachverarbeitung direkt und unmittelbar anhand neuronaler Aktivität mit einer Auflösung im Millisekundenbereich untersucht und separiert werden (z. B. Kutas & Hillyard, 1980; Bechtereva, Abdullaev & Medvedev, 1991, 1992; Rösler & Hahne, 1992; Friederici, Pfeifer & Hahne, 1993; Steinschneider et al., 1994; Pulvermüller et al., 1996; Münte, Schütz & Kutas, 1998; Brown, Hagoort & Kutas, 2000).

2. Biologische Aspekte der Sprache

2.1. Vokalisation

Anders als die Sprache brauchen die emotionalen Vokalisationen der nonverbalen Kommunikation (z. B. Aufschreien, Stöhnen) aufgrund ihrer genetischen Verankerung nicht erlernt zu werden. Auch bei nichtmenschlichen Primaten werden die jeweiligen Rufe nicht erlernt, sondern stehen als genetisch fixierte Fähigkeit zur Verfügung. Lediglich die an diese Vokalisationen gekoppelten Informationen und die spezielle Verwendung des Signals müssen von jungen Affen erlernt werden (Cheney & Seyfarth, 1990; Jürgens, 1990; Burling, 1993). Dabei sind keine Kopplungen oder Aneinanderkettungen von Rufen möglich, und es existieren art- und geschlechtsspezifische Varianten der Vokalisationen. Je nach Affenart werden etwa 20 bis 30 unterschiedliche Laute zur Kommunikation verwendet. Die Vokalisationen der Primaten sind jedoch keine Zeichen für Objekte der Umwelt, sondern Anzeichen für innere Zustände, die z.T. automatisch ausgelöst werden – entweder endogen durch Stimmungen oder aufgrund von Wahrnehmungen äußerer Merkmalskomplexe (z. B. ein herannahender Feind). Vereinfacht lässt sich sagen, ein Affe schreit somit in der Regel nicht, um willentlich vor einem Feind zu warnen, sondern weil er sich in einem Alarm- oder Angstzustand befindet (Marier, 1980).

Im Gegensatz zur menschlichen Sprache haben die Vokalisationen sowohl des Menschen als auch der nichtmenschlichen Primaten ihren Ursprung nicht in kortikalen Hirnbereichen, wengleich der motorische Kortex für die Ausführung notwendig ist. Nach Jürgens (1990, 1998) zeigen Ergebnisse aus Stimulationsexperimenten, dass die unterschiedlichen Rufe bei Affen in bestimmten, jedoch unterschiedlichen Hirngebieten durch elektri-

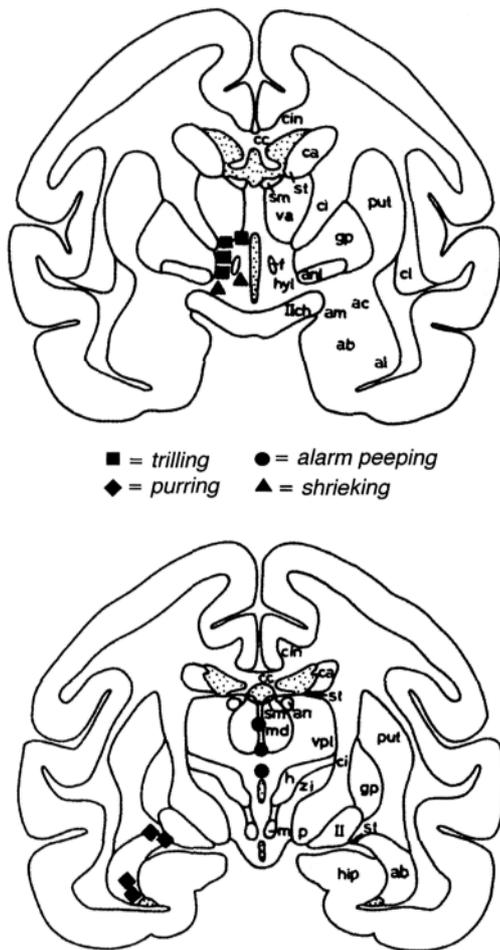


Abb. 4.3: Lauterzeugung durch elektrische Stimulation im Gehirn des Totenkopffäffchens. In den beiden Frontalschnitten durch das Gehirn sind linksseitig diejenigen Orte durch Symbole markiert, an denen eine Elektrostimulation über Elektroden zu einer Vokalisation führte. Auf der rechten Seite sind die jeweiligen Hirnbereiche benannt.

Abkürzungen: ab = Nucleus basalis amygdalae, ac = Nucleus centralis amygdalae, al = Nucleus lateralis amygdalae, am = Nucleus medialis amygdalae, an = Nucleus anterior thalami, anl = Ansa lenticularis, ca = Nucleus caudatus, cc = Corpus callosum, ci = Capsula interna, ein = Cingulum, cl = Claustrum, f = Fornix, gp = Globus pallidus, h = Feld H, hip = Hippocampus, hyl = lateraler Hypothalamus, m = Corpus mammillaris, md = Nucleus medialis dorsalis thalami, p = Pedunculus cerebri, put = Putamen, sm = Stria medullaris, st = Stria terminalis, va = Nucleus ventralis anterior thalami, vpl = Nucleus ventralis posterior lateralis thalami, zi = Zona incerta, II = Nervus opticus, lich = Chiasma opticum (aus Jürgens, 1990: 59).

sche Reizung erzeugt werden können, und zwar vom Vorderhin bis zum Hirnstamm. Darüber hinaus stehen sie mit dem Limbischen System in Verbindung. An den unterschiedlichen Orten konnte durch elektrische Reizung zumeist nur jeweils ein bestimmter Ruf (z. B. ein Warnlaut für Bodenfeinde) ausgelöst werden. Diese Hirnbereiche waren nicht nur verantwortlich für den jeweiligen Ruf, sondern konnten auch mit dem dazugehörigen emotionalen Zustand in Verbindung gebracht werden (Abbildung 4.3) (Jürgens, 1990).

2.2. Phonation

Ganz anders verhält es sich mit der Erzeugung der menschlichen Sprache. Zwar vokalisieren Säuglinge in Abhängigkeit von emotionalen Zuständen ähnlich wie Menschenaffen, das für die jeweilige Sprache notwendige Phonem-Set wird jedoch bereits im Uterus vorbereitet (Sprache der Mutter) und während der ersten Lebensjahre erlernt. Obwohl die Hirnreifung erst am Ende des ersten Lebensjahres abgeschlossen ist, können bereits sechsmonatige Säuglinge z. B. Namen mit den jeweiligen Bezugspersonen in Verbindung bringen (Tincoff & Jusczyk, 1999) - lange bevor sie selbst sprechen können. Lediglich die *Sprachfähigkeit* ist aufgrund einer langen stammesgeschichtlichen Entwicklung im Gehirn verankert, nicht die *Ausbildung* einer konkreten Sprache. Daher zeigen schwer vernachlässigte bzw. durch Deprivation misshandelte Kinder (Wolfs- oder Kaspar-Hauser-Kinder) spontan auch keine wirkliche Sprache (vgl. Curtiss, 1977; Jones, 1995).

Aus stammesgeschichtlicher Sicht ist die erstmalige Ausbildung einer Sprache der Frühmenschen eine vergleichsweise junge evolutive Neuheit. Daher liegen auch große Teile der für die Sprache wichtigen Hirnbereiche im Neokortex, dem stammesgeschichtlich jüngsten Teil des Gehirns. Beim Menschen können daher die emotionalen und allgemein-vokalisierenden Hirnbereiche von speziellen Hirnbereichen für die Sprachverarbeitung unterschieden werden. Werden z. B. die ausschließlich für die Stimmerzeugung und Stimmkontrolle verantwortlichen Bereiche des präzentralen motorischen Kortex elektrisch gereizt, führen sowohl links- als auch rechtshemisphärische Stimulationen zu einer Vokalisation (Ausrufen). Die entsprechenden Regionen beider Hemisphären sind in gleicher Weise für den Sprechvorgang verantwortlich, da eine nur einseitige Entfernung

des präzentralen Rindenfeldes keine stärkere Artikulationsstörung bewirkt. Bei einem nur einseitigen Ausfall des präzentralen motorischen Kortex kann der Verlust somit vom verbliebenen Rindenfeld kompensiert werden. Läsionen der sprachrelevanten Kortexbereiche (z. B. Wernicke-Region) der dominanten Hemisphäre führen dagegen zumeist zu einer starken Beeinträchtigung der Sprachfähigkeit (Aphasie). Werden jedoch bei einem Affen diejenigen Hirnbereiche in beiden Hemisphären durch eine Läsion ausgeschaltet, die der Sprachregion entsprechen, so werden dessen Vokalisationen durch die Läsionen nicht beeinträchtigt (vgl. Jürgens, 1990).

3. Neurophysiologische Grundlagen der Sprache

3.1. Die Erzeugung von Sprache

Anders als bei der Vokalisation handelt es sich beim Sprechen zumeist um willentliche Handlungen, denen in einem Handlungsrahmen eingebettete Kommunikationsabsichten zugrundeliegen. Eine sprachliche Handlung hat somit vielfältige Ursachen in der Kognition allgemein. Betrachtet man jedoch lediglich die letzte Stufe der sprachlichen Artikulation, so lassen sich einige physiologische Mechanismen anhand anatomischer Voraussetzungen postulieren.

Das unmittelbare Nachsprechen von gehörten Sätzen, das so genannte Shadowing, kann von trainierten Personen mit einer Latenz von lediglich etwa 220 ms durchgeführt werden (Marslen-Wilson, 1985). In dieser Zeit nehmen die Nachsprechenden die Äußerung als akustischen Reiz über das Sinnesepithel im Innenohr wahr, und die Signale werden über die Hörbahn zur primären und sekundären Hörrinde geleitet. Nach dieser bewussten Analyse finden in der Wernicke-Region wesentliche Teile der eigentlichen sprachlichen Analyse statt, und die Signale werden zur Weiterverarbeitung zu zahlreichen kortikalen Assoziationsfeldern geleitet. Diese höheren Stationen leisten vergleichsweise zeitaufwendige interpretative Analysen des Gehörten, die sich bis über mehrere Sekunden erstrecken können und komplexe Bedeutungsextraktion leisten (Konnotationen, Kontextabhängigkeit, pragmatische Ebene). Bei der vergleichsweise einfachen Aufgabe des Nachsprechens werden Signale von der Wernicke-Region gleichzeitig über den Fasciculus arcuatus zur Broca-Region und von

dort über die Basalganglien und den Thalamus zum motorischen Kortex bzw. über den frontopontinen Trakt und die pontinen Kerne zum Kleinhirn (Cerebellum) geleitet. Die Basalganglien sorgen für die Modulation des Bewegungsimpulses. Letztlich gelangen die Signale zum motorischen Kortex (Gyrus precentralis), indem über kortikonukleäre Bahnen diejenigen Hirnstammkerne erregt werden, die die Kehlkopfmuskulatur (z. B. Muskeln der Stimmritze), die Gesichts-, Zungen- und Atemmuskulatur steuern, so dass sprachlich artikuliert und das kurz zuvor Gehörte nachgesprochen werden kann. Die so genannten pneumotaktischen Zentren im rostralen Bereich der Brücke (Pons) erhalten Signale von höheren Hirnabschnitten – vom Zwischenhirn (Diencephalon) bis zur Hirnrinde (Cortex) – über das pyramidale System. Nach Trincker (1974) sind diese pontinen Neuronengruppen mit den Hirnstammzentren der Phonation identisch (Abbildung 4.4). Eine komplette Beschreibung der funktionellen Anatomie der Vorgänge während des Nachsprechens ist bislang nicht zu leisten.

Die in den kortikalen Bereichen konstruierten Äußerungsabsichten bedürfen zu ihrer motorischen Umsetzung (Artikulation) eine komplexe Steuerung des Ausatem-Luftstroms bestimmter Kehlkopfmuskeln und aller am Sprechvorgang beteiligten Bereiche des Mund- und Rachenraumes. Beeinflusst werden diese pneumotaktischen Interneuronen von thalamo-kortikalen Systemen, dem Diencephalon und dem limbischen System (Trincker, 1974). Daher können Ausfälle sowohl im Mittelhirn, im Zwischenhirn und vor allem im Kleinhirn zu Beeinträchtigungen des Artikulationsvorganges führen und aufgrund einer unzureichenden motorischen Feinabstimmung eine skandierende, holprige Sprechweise (Dysarthrie) verursachen. Ein anderer Teil der Fasern zieht von der Broca-Region direkt zum Gyrus praecentralis (vgl. Trincker, 1974, 1977; Trepel, 1999) (Abbildung 4.5). Auf die Innervierung der Kehlkopfmuskeln und die Vorgänge der Schallerzeugung soll hier nicht eingegangen werden.

Wie Penfield (1938) bzw. Penfield und Perrot (1963) zeigen, lassen sich Vokalisationen erzeugen, wenn die für die Gesichtsregion zuständigen Bereiche des motorischen Kortex über Elektroden elektrisch gereizt werden. Dabei artikulieren die Patienten, solange die Reizung andauert oder, bei längeren Reizen, holen sie nach dem vollständigen Ausatmen

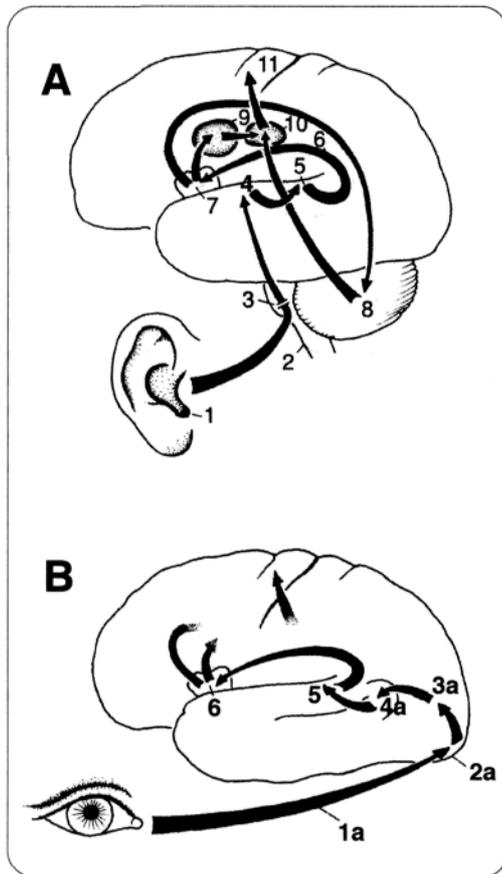


Abb. 4.4: A) Stark vereinfachte Darstellung der beim Nachsprechen beteiligten neuronalen Schaltkreise aufgrund anatomischer Daten: Vom Sinnesepithel (1) über den Hörnerv zum Hirnstamm (2) und über die Hörbahn (3-4) zur primären Hörrinde (4), zur sekundären Hörrinde (Wernicke-Region) (5), über den Fasciculus arcuatus (6) zur Broca-Region (7). Die weitere Verschaltung verläuft über das Kleinhirn (Cerebellum) (8) und den Thalamus (10) bzw. über die Basalganglien (9) und den Thalamus (10) zum motorischen Kortex (Gyrus praecentralis) (11). Der kleine Anteil, der von der Broca-Region (7) direkt zum motorischen Kortex (11) verläuft, ist nicht eingezeichnet. B) Lautes Lesen: Beim lauten Lesen gelangen die visuellen Informationen zunächst über die Sinneszellen des Auges (Retina) und die Sehbahn (1a) zur primären Sehrinde (2a). Die graphematische Analyse findet erst auf der Stufe der sekundären Sehrinde (3a) statt. Die Transformation der erkannten Schriftzeichen in Sprache findet im Gyrus angularis (4a) statt, von dem die Signale zur Wernicke-Region (5) weitergeleitet werden. Alle weiteren Stationen sind dann mit denen des Nachsprechens identisch (aus Trepel, 1999: 222, verändert).

kurz Luft und artikulieren dann weiter. Sie bemerken die Artikulation, können sie aber nicht unterdrücken (Lebrun & Leleux, 1993). Da es sich um eine Reizung motorischer Rindenfelder handelt, kommt es nicht zur Artikulation sprachlicher Äußerungen. Anders verhält es sich bei subkortikalen Stimulationen: Werden z. B. links- oder rechtshemiphrische Bereiche des Thalamus über Tiefenelektroden mit vergleichsweise starken Strömen gereizt, so äußern manche Patienten Phrasen wie „Thank you“, „Now one goes home“ oder „Left is at my side“, oft begleitet von Augen- und Extremitätenbewegungen (Schaltenbrand, 1975). Bei wiederholter Reizung zeigen manche Patienten auch eine Wiederholung der gleichen Phrase. Andere wiederum artikulieren stets neue Phrasen oder zeigen Wiederholungen von Lauten oder Silben. Nach den Reizungen können sich die Patienten in der Regel nicht an die Äußerungen erinnern (Lebrun & Leleux, 1993).

3.2. Die Wahrnehmung von Sprache

Wie jedes andere akustische Ereignis wird auch Sprache zunächst von der Ohrmuschel aufgefangen und in den äußeren Gehörgang geleitet, wobei es zu einer passiven Filterung und Verstärkung des Signals kommt. Bei der anschließenden mechanischen Schallwandlung (Mittelohr) und der Übertragung in elektrische Signale (Innenohr) kommt es dann bereits zu einer aktiven Filterung und Bearbeitung des Sprachsignals.

Auf die Vorgänge im äußeren Ohr, Mittelohr und Innenohr soll an dieser Stelle aus Platzgründen nicht eingegangen werden. Detailliertere Angaben zu Anatomie und Physiologie des Ohres finden sich in Dunker et al. (1972), Trincker (1977), Dallos (1984), Kandel, Schwartz und Jessell (1991), Zenner (1994, 1996, 2000), Moore (1995), Zemlin (1998) und Brown (1999).

3.2.1. Die auditorische Projektion

Von jedem Ohr wird die Information über etwa 30.000 bis 50.000 etwa 3-10 µm dicke auditorische Fasern des 8. Hirnnervens (Nervus vestibulocochlearis) zur Medulla oblongata des Hirnstamms geleitet. Von dort aus wird die Information über mehrere Umschalt- und Verarbeitungsstationen (Kerngebiete) zur primären Hörrinde (auditorischer Kortex) verschaltet. Die Hörbahn verläuft über Stationen des Rautenhirns (Rhombenzephalon), des Mittelhirns (Mesencephalon)

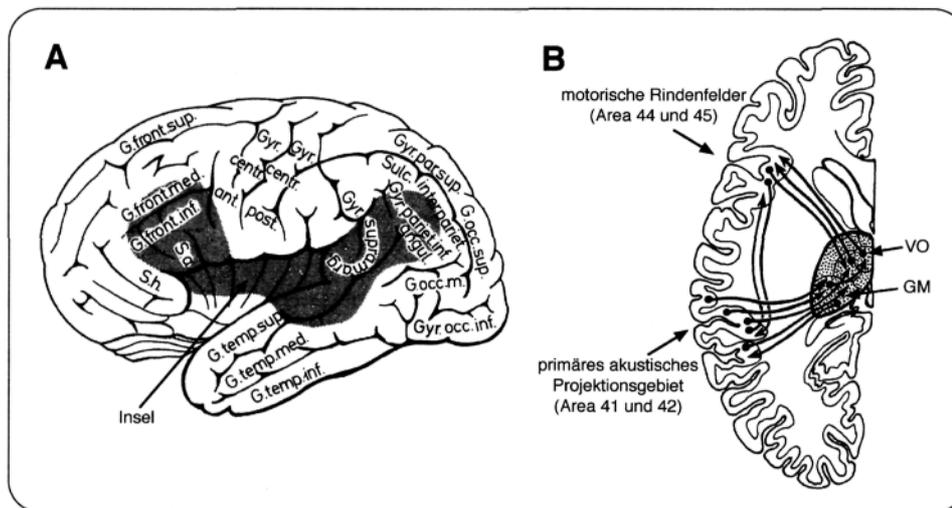


Abb. 4.5: A) Seitenansicht der linken Hemisphäre. Die nach dem Wernicke-Lichtheim-Schema am Hören und Sprechen beteiligten Rindfelder sind grau unterlegt. Zur besseren Übersicht ist der Temporallappen nach unten verschoben, so dass auch die Insel-Region sichtbar wird. B) Horizontalschnitt der linken Hemisphäre mit der schematischen Darstellung von thalamo-kortikalen Verbindungen (vgl. Wernicke-Lichtheim Schema) (aus Trincker, 1974: 162 f., verändert).

und des Diencephalons (Zwischenhirn) zum auditorischen Kortex (primäre Hörrinde) des Telencephalons (Endhirn). Der überwiegende Teil der Fasern verläuft gekreuzt, d. h. sie verschalten auf die jeweils gegenüberliegende (kontralaterale) Hirnhälfte, nur ein kleiner Anteil verläuft ungekreuzt und verbleibt auf der Seite der Sinneszellen des jeweiligen Innenohres (ipsilateral). Die primäre Hörrinde, die nach ihrem Entdecker auch als Heschl-Querwindungen bezeichnet werden, umfasst die Gyri temporales transversi (Brodmann-Area 41, vgl. Abbildung 4.5A) beider Hemisphären. Die Verschaltungen der auditorischen Nervenfasern bis zur primären Hörrinde werden auch als Hörbahn bzw. als akustische Projektion bezeichnet. Bei der Hörbahn handelt es sich um eine sehr komplexe Verschaltung, da es nicht nur an mehreren Stellen Umschaltungen zur jeweils anderen Hirnhälfte gibt, sondern bestimmte Faseranteile die nächsthöhere Verarbeitungsstufe überspringen oder auch in Form so genannter rückläufiger Fasern wieder zu tiefergelegenen Verarbeitungsstationen ziehen können. Auf die parallel dazu vorhandene absteigende Projektion (Efferenzen) und die akustischen Reflexbahnen soll hier nicht eingegangen werden. Zum bisherigen Kenntnisstand der funktionellen Anatomie insgesamt ist jedoch festzustellen, dass die menschliche

Hörbahn noch nicht vollständig verstanden ist.

Im Einzelnen gelangt die Information von den Haarsinneszellen des Corti-Organes im Innenohr zunächst auf bipolare Nervenzellen des Spiralganglions (Ganglion spirale) der Cochlea. Dabei erreicht jede Hörfaser (ein Bipolarer-Neurit) mit seinen Endverzweigungen zwischen 75 und 100 Neuronen den nachfolgenden Nucleus cochlearis, der aus etwa 88.000 Neuronen besteht (Dunker et al., 1972; Trincker, 1977). Die primären afferenten Fasern teilen sich nun zunächst in zwei Äste, die zu zwei kompliziert aufgebauten Kernen projizieren. Der eine Ast zieht in den Nucleus cochlearis ventralis, der andere zum Nucleus cochlearis dorsalis der Medulla oblongata (vgl. Abbildung 4.6). Vom Nucleus cochlearis ventralis ziehen Fasern zur gleichseitigen (ipsilateralen) und über den Trapezkörper zur gegenüberliegenden (kontralateralen) oberen Olive, die aus etwa 34.000 Neuronen besteht. Da beide Oliven jeweils sensorischen Input von beiden Ohren erhalten, finden bereits auf dieser Verschaltungsebene erste Verrechnungen zwischen den beiden Seiten statt. Vom Nucleus cochlearis dorsalis zieht eine Bahn zum Nucleus lemnisci lateralis der kontralateralen Seite, ebenso wie Fasern aus dem ipsilateralen Olivenkomplex. Gleichzeitig ziehen von dort Fasern zur kont-

ralateralen Seite, so dass hier die zweite Umschaltung auf die jeweils andere Seite erfolgt. Nach einer weiteren Umschaltung zum ipsilateralen und kontralateralen Colliculus inferior ist auf dieser Stufe bereits der dritte Ort einer kontralateralen Umschaltung. Von hier aus ziehen einige Fasern zum Colliculus superior, während der größte Teil zum Corpus geniculatum mediale im Metathalamus zieht. Hier wird für den für das Hören besonders wichtige Pars principalis eine Anzahl von etwa 360.000 Neuronen angenommen, der Pars magnocellularis besteht aus etwa 58.000 Neuronen. Vom Corpus geniculatum mediale ziehen dann weit verzweigte Fasern als so genannte Hörstrahlung in den primären auditorischen Kortex (primäre Hörrinde) (vgl. Dunker et al., 1972; Trincker, 1974, 1977). Zusammen bilden die Colliculi inferiores und superiores die Vierhügelplatte, die das Tectum des Mittelhirns ausmachen. Für den unteren Vierhügel (Colliculi inferior) werden etwa 360.000 Neuronen angenommen. Die Colliculi inferiores spielen dabei noch eine wichtige Rolle bei akustisch induzierten Orientierungsreaktionen: Bestimmte Afferenzen bewirken im Zusammenspiel mit Rückenmarksefferenzen eine Ausrichtungsreaktion des Kopfes in Richtung auf eine Geräuschquelle (Trepel, 1999).

Neben dem oben beschriebenen Hauptleitungsweg der zur primären Hörrinde aufsteigenden Projektion existiert ein paralleles Projektionssystem zur Rinde des Kleinhirns (Cerebellum). Es handelt sich um eine Faserverbindung, die mit nur ein- bis zweimaliger synaptischer Umschaltung von den Cochleariskernen zum mittleren Teil des Kleinhirns (Vermis cerebelli) zieht (Trincker, 1977). In Verbindung mit den tecto-pontino-cerebellären Systemen liegt hier ein System zur Steuerung und Speicherung von Handlungen vor, die aufgrund akustischer Information moduliert werden sollen (z. B. Tanzen oder Klavierspiel).

Der primäre auditorische Kortex. Der primäre auditorische Kortex liegt im Bereich der ersten Heschl-Querwindung auf der dorsalen Fläche des Gyrus temporalis superior und entspricht etwa Brodmann-Area 41. Die Anzahl der Neuronen der Hörrinde wird auf etwa 10,2 Mio geschätzt (Duncker, 1972). Da die erste synaptische Umschaltung der Hörbahn direkt an der Sinneszelle erfolgt, besteht der Verlauf der akustischen Projektion lediglich aus nur fünf bis sechs neuronalen Stufen. Allerdings wird die Projektion weitaus kom-

plexer durch Überkreuzungen, Divergenz und die Existenz rückläufiger Bahnen, über die Information auch wieder rückgeführt wird. Somit entstehen in der Verarbeitung auch längere, rückgekoppelte Ketten. Aufgrund der mehrfachen Überkreuzung, bei der auch vormals gekreuzte Anteile wieder zurückkreuzen, erhält die primäre Hörrinde jeder Hirnhälfte Informationen der Cochleae beider Ohren. Eine einseitige zentrale Schädigung führt somit nicht zu einem kompletten Ausfall eines Ohres, sondern nur zu einer mehr oder weniger starken Minderleistung. In Experimenten zum so genannten dichotischen Hören (s. z. B. Hugdahl, 1988), bei dem jedes Ohr getrennt per Kopfhörer mit gleichen oder unterschiedlichen Stimuli versorgt wird, konnten jedoch Seitenbevorzugungen festgestellt werden. Silben wie etwa *ma* bzw. *pa* werden gehört, erkannt und korrekt wiederholt, unabhängig davon, ob sie nur in das linke oder nur in das rechte Ohr gespielt werden. Aufgrund der anatomischen Kreuzung der Fasern gelangt die Information des rechten Ohres jedoch in stärkerem Maße direkt zur linken und damit zumeist sprachdominanten Hemisphäre. Wird die Silbe hingegen nur in das linke Ohr gespielt, so müssen die Informationen nach der primären akustischen Analyse über interhemisphärische Verbindungen (z. B. über den Balken) zur sprachdominanten Hemisphäre zurückkreuzen. Aufgrund dieser Gegebenheiten zeigt sich ein Verarbeitungsvorteil für bestimmte sprachliche Informationen, die mit dem rechten Ohr wahrgenommen werden (Kimura, 1967). Werden nämlich gleichzeitig die Silben *ma* und *pa* konkurrierend jeweils in nur ein Ohr gespielt, so wird nur die Silbe des rechten Ohres bewusst wahrgenommen. Es lässt sich jedoch zeigen, dass dieser „Rechts-Ohr-Vorteil“ nur für bestimmte Konsonanten (z. B. b, d, t) nicht jedoch für Vokale gilt (Schwartz & Tallal, 1980).

Die bereits in der Hörschnecke angelegte Aufteilung in unterschiedliche Frequenzbereiche (Frequenzdispersion) wird in Form einer tonotopen Abbildung beibehalten, da jeweils unterschiedliche Bereiche der Umschaltstationen für bestimmte Tonhöhen verantwortlich sind. Auch in der primären Hörrinde lässt sich diese Tonotopie nachweisen, da die Verarbeitungsorte mit aufsteigender Frequenz von anterolateral nach posteromedial verlaufen.

Von der primären Hörrinde werden die auditorischen Informationen zur angrenzenden

sekundären Hörrinde geleitet, die etwa Brodmann-Area 42 und 22 entspricht. Die primäre Hörrinde ist der Ort der interpretationsfreien Bewusstwerdung der auditorischen Signale aus dem Innenohr (Trepel, 1999), wobei es zu keiner Spezialisierung der dominanten oder subdominanten Seite kommt. Die primäre Hörrinde beider Hemisphären dient zur Verarbeitung auditorischer Informationen. Wird sie z. B. während eines neurochirurgischen Eingriffs elektrisch bzw. mechanisch gereizt, so kommt es zur halluzinatorischen Wahrnehmung von Lauten, Tönen oder Geräuschen, nicht jedoch zur Wahrnehmung von Wörtern oder Sprache. Erst die sekundäre Hörrinde der dominanten Hemisphäre ist für die nächsthöhere Verarbeitung von Lauten und Wörtern im Sinne einer Identifikation von sprachlichen Einheiten und deren Interpretation verantwortlich. Im Unterschied zur primären Hörrinde können bei der elektrischen Stimulation der sekundären Hörrinde und benachbarter Assoziationsgebiete sehr wohl sprachliche Halluzinationen ausgelöst werden. Für die Ausbildung der primären und sekundären Hörrinden gilt, dass starke hemisphärenspezifische und auch individuen-spezifische Unterschiede festgestellt werden können (Trincker, 1977). Aufgrund der unterschiedlichen Aufgaben in Bezug auf bestimmte höhere kognitive Funktionen (Hemisphären-Asymmetrie oder Lateralisierung) (z.B. Hellige, 1990; Aboitiz et al., 1995; Springer & Deutsch, 1998) sind die meisten sprachspezifischen Funktionen in der so genannten dominanten Hemisphäre angesiedelt. Bei etwa 95 % der normalen Rechtshänder (etwa 85% der Population) und etwa 70% normaler Linkshänder ist die linke Hemisphäre sprachdominant. In den anderen Fällen ist entweder die rechte Hemisphäre sprachdominant (z. B. bei etwa 15% der normalen Linkshänder), oder die Sprache ist bilateral repräsentiert. In der präoperativen Diagnostik lässt sich die Lateralität der Sprache durch eine kurzfristige Betäubung jeweils nur einer Hemisphäre feststellen (Wada-Test) mit jeweils typischen Beeinträchtigungen der Sprache (z.B. McGlone, 1984; Loring et al., 1990; Jones-Gotman, Rouleau & Snyder, 1997).

Die unterschiedliche Repräsentation höherer kognitiver Prozesse und der Sprache in den Hemisphären geht mit makroskopisch sichtbaren Unterschieden der Anatomie einher. So ist bei den meisten Rechtshändern ein für die Sprache wichtiger Bereich der Werni-

cke-Region (Planum temporale) linkshemisphärisch größer als rechtshemisphärisch. Weiterhin zeigen sich Lateralisierungen hinsichtlich sprachlicher und musikalischer Aufgaben (z.B. Geschwind & Levitsky, 1968; Geschwind & Galaburda, 1984; Kertesz et al., 1992; Schlaug et al., 1995a, 1995b). Für professionelle Musiker konnte gezeigt werden, dass besonders ausgeprägte musikalische Fähigkeiten mit messbaren Unterschieden der kortikalen Repräsentation einhergehen (Schlaug et al., 1995a, 1995b). Für Unterschiede in der sprachlichen Kompetenz steht ein solcher Befund noch aus. Andererseits liegt der sprachlichen Fähigkeit auch kein engumgrenztes Rindenfeld zugrunde, wie es etwa beim so genannten absoluten Gehör oder den motorischen Fähigkeiten eines Violinvirtuosen der Fall ist. Lediglich Unterschiede in der Belastung des Arbeitsgedächtnisses von guten und schlechten Verstehern sind festzustellen (King & Kutas, 1995; Müller, King & Kutas, 1997).

Übersichten über elektrische Stimulationsexperimente geben Penfield und Pernot (1963), Creutzfeld et al. (1989), Ojemann et al. (1989), Ojemann (1991, 1994), Lebrun und Leleux (1993) Lesser et al. (1994) sowie Lesser, Gordon und Uematsu (1994). Detailliertere Angaben zum Kenntnisstand der Hörbahn und der funktionellen Anatomie des auditorischen Kortex finden sich bei

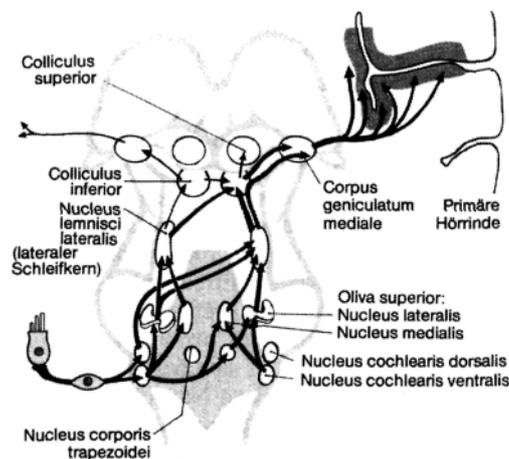


Abb. 4.6: Schematische Darstellung des vereinfachten Verlaufes der Hörbahn des rechten Ohres von den Sinneszellen bis zum primären auditorischen Kortex der linken Hemisphäre. Die rückläufigen Bahnen sind nicht eingezeichnet (aus Schmidt und Thews, 1987: 308, verändert).

Dunker et al. (1972), Trincker (1977), Seldon (1981 a, b), Aitkin, Irvine und Webster (1984), Green und Wier (1984), Kiang (1984), Brugge und Reale (1985), Nieuwenhuys, Voogd, und van Huijzen (1991), Aitkin (1990), Cazals, Horner und Demany (1992), Katz, Stecker und Henderson (1992), Webster (1992) und Ehret (1997).

3.2.2. Die zentralnervöse Dekodierung von Sprache

Die akustische Mustererkennung (Feature Detection) wird bereits auf der Ebene der ersten neuronalen Umschaltungen durchgeführt. Die peripheren Neuronen des Hörnervs und z. T. auch die des Nucleus cochlearis ventralis folgen den Stimuli noch physikalisch exakt und bilden den Intensitäts- und Amplitudenverlauf des Reizes gut ab. Sie sind z. B. auch noch durch reine Sinustöne erregbar. Neuronen des Nucleus cochlearis dorsalis hingegen antworten auf Sinustöne bereits mit jeweils typischen Entladungsmustern. Vor allem Neuronen der höheren Verarbeitungsstationen reagieren jedoch nicht mehr auf einfache Sinustöne, sondern nur auf sehr komplexe, amplituden- und frequenzmodulierte Geräusche (z. B. Sprache).

In der Hierarchie des Zentralnervensystems noch höher angeordnete Neuronen des akustischen Systems zeigen noch spezifischere Entladungsmuster (z. B. Bullock, 1977). Sie reagieren zumeist nur noch auf ganz bestimmte Merkmale akustischer Stimuli, die zudem häufig auch noch genau in einem bestimmten Intensitätsfenster liegen müssen. Solche Neuronen mit einem komplexen Antwortverhalten sind an der individuellen Identifikation von artspezifischen Lautmustern beteiligt und ermöglichen es z. B. kolonielebenden Vögeln, ihre Jungen anhand der Schreie auch in dem Stimmengewirr einer Kolonie zu erkennen. Solche akustischen Identifikationsleistungen, die an den so genannten Cocktail-Party-Effekt erinnern, sind bei vielen Tierarten anzutreffen.

Bei den Neuronen des primären auditorischen Kortex handelt es sich bereits um komplexe und hyperkomplexe Neuronen, die bereits sehr spezifisch reagieren. Auch bei dem einfacheren und dem akustischen System verwandten Seitenliniensystem der Fische sind solche Musterdetektoren nachgewiesen (Müller, 1996). Somit zeigt das Acoustico-lateralis-System eine ähnliche neuronale Komplexität wie etwa das vergleichsweise gut untersuchte visuelle System. Im akustischen Sys-

tem verhalten sich bereits viele Neuronen der ersten Umschaltstufen wie komplexe Filter und „beachten“ lediglich bestimmte Merkmale eines Reizes. Ein Beispiel für Neuronen, die innerhalb gewisser Intensitäten lediglich den Anfang (ON-Neuron) oder das Ende (OFF-Neuron) eines Reizes beantworten, zeigt Abbildung 4.7. Andere Beispiele für ein komplexes Antwortverhalten von akustischen Neuronen im Nucleus cochlearis dorsalis der Katze zeigt Abbildung 4.8. In Verbindung mit der Frequenzdispersion und der damit verbundenen Tonotopie erlauben solche Neuronen komplexe Erkennungsleistungen, indem komplexe Geräusche (z. B. Stimmengewirr) in Einzelmerkmale zerlegt und mithilfe von Merkmalbündeln weiterverarbeitet werden. Bei den Neuronen zur akustischen Mustererkennung, die auch der Phonemanalyse zugrundeliegen, handelt es sich somit um eine in stammesgeschichtlicher Hinsicht alte Fähigkeit.

Prinzipiell können neuronale Verarbeitungsmechanismen an niederen Wirbeltieren

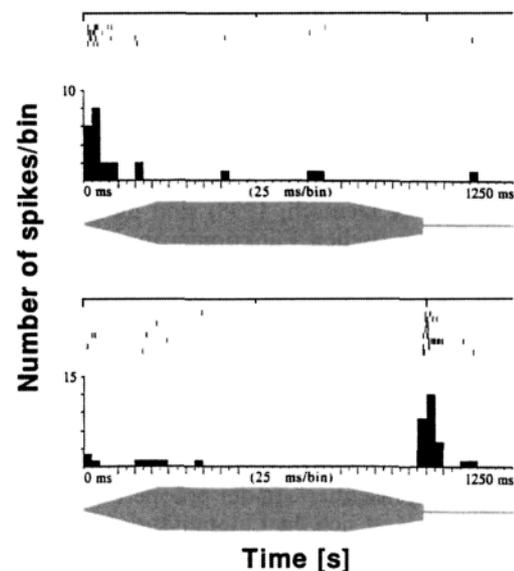


Abb. 4.7: Darstellung von frequenzabhängigen Antworten eines akustischen Neurons (Wels, Mesencephalon) auf Sinustöne. Zu sehen sind vier (oben) bzw. acht (unten) Folgen von Aktionspotentialen und das dazugehörige Balkenhistogramm. Die untere Spur zeigt die Umhüllende des akustischen Reizes. Es ist deutlich zu sehen, dass ausschließlich entweder der Reizbeginn (ON-Antwort bei 2900 Hz) oder das Reizende (OFF-Antwort bei 2600 Hz) beantwortet werden (aus Müller, 1993a: 104).

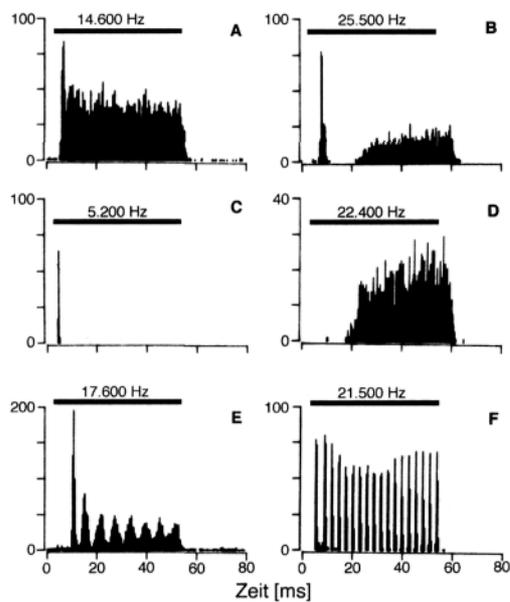


Abb. 4.8: Spezifische Entladungsmuster von vier Neuronen des Nucleus cochlearis dorsalis auf Töne unterschiedlicher Frequenz. Aufgetragen ist die Anzahl der Aktionspotentiale der Neuronen gegen die Zeit. Die Balken symbolisieren die Länge des jeweiligen Schallreizes (50 ms) (aus Adams, 1976: 101, verändert).

untersucht werden, spezielle Analyseschritte sind jedoch nur bei höheren Säugern in vergleichbarer Weise ausgebildet. Da alle Säugetiere ein prinzipiell ähnlich aufgebautes auditorisches System haben, werden viele Erkenntnisse zur Hörphysiologie an Nagetieren, Katzen und z. T. auch an Affen gewonnen. Subhumane Primaten wie Rhesusaffe (Makak) und Schimpanse zeigen aufgrund ihrer phylogenetisch größeren Verwandtschaft zum Menschen natürlich die größtmögliche Annäherung an die menschliche Anatomie und Physiologie. Aufgrund der weiter oben geschilderten Erkennungsleistungen des akustischen Systems ist verständlich, dass z. B. Chinchillas Silben wie *da* und *ta* im Zweifachwahlversuch unterscheiden können, wie in Verhaltensversuchen festgestellt werden konnte (Miller, 1977; Kuhl & Miller, 1978). Kortikale Vielzellenableitungen, die an verschiedenen Säugetierarten durchgeführt werden, ermöglichen ein erstes Verständnis der phonematischen Analyse von Sprachsignalen im menschlichen Kortex (z. B. Stein-schneider, Arezzo & Vaughan, 1982; Stein-schneider et al., 1994). Ein Beispiel für eine

Ableitung neuronaler Aktivität auf sprachliche Signale im Affenkortex zeigt Abbildung 4.9. Ein weiteres Beispiel von Neuronen, die als komplexe Mustererkenner auch für sprachliche Reize bei der Katze fungieren, zeigt Abbildung 4.10.

Die Dekodierung sprachlicher Informationen setzt nach Keidel (1992) im Vierhügelgebiet (Colliculi inferiores und superiores) und im Corpus geniculatum mediale ein. Frühere Neuronen tragen hingegen vor allem zur Ortung der Schallquelle bei. In thalamischen Umschaltstationen wird die akustische Information der Schallsequenzen einer sprachlichen Äußerung durch Neuronen (Merkmalsdetektoren) gefiltert, und nur ganz bestimmte Merkmale des Sprachsignals werden über spezifische Entladungsmuster der jeweiligen Neuronen zur primären Hörrinde geleitet. Dieser Teil der akustischen Verarbeitung ist stammesgeschichtlich sehr alt und verläuft bei vielen Wirbeltieren ähnlich. Wie auch beim visuellen System ist die Lautanalyse z.B. bei allen Säugetieren bis zu diesem Punkt in etwa homolog. Aufgrund der Gegebenheiten der akustischen Vokalisation erscheinen die neuronalen Merkmalsdetektoren der Säugetiere als Präadaptation für die Sprachanalyse (Ehret, 1992).

In den höheren, kognitiven Verarbeitungsstationen der Hörrinde und der sprachrelevanten Kortexbereiche des Menschen werden dann syntaktische und semantische Analysen durchgeführt und dort mit gespeicherten Lexikoneinträgen verglichen. Das Sprachsignal selbst ist somit zunächst ein sehr komplexes und informationsreiches Signal. Nachdem alle überflüssige Information während der thalamischen Verarbeitung jedoch „abgestreift“ wurde (Keidel, 1992), gelangt nur noch eine vergleichsweise geringe Menge akustischer Information in Form von Merkmalskomplexen zur weiteren Verarbeitung, was die Effizienz und Geschwindigkeit der Analyse erhöht (Datenreduktion). Da diese akustischen Merkmale, die nicht etwa mit phonematischen Merkmalen zu verwechseln sind, bereits parallel verarbeitet werden, verwundert die schnelle Verarbeitungszeit nicht. Jede der fünf bis sechs synaptischen Umschaltungen benötigt zumindest eine Millisekunde Zeit, hinzu kommen kortikale Umschaltprozesse. Jedoch zeigt der Verlauf der Hörbahn (vgl. Abbildung 4.6), dass es infolge der Aufzweigung bereits im Hirnstamm zu einer parallelen und somit zeitsparenden Verarbeitung von Information kommt. Zusätzlich

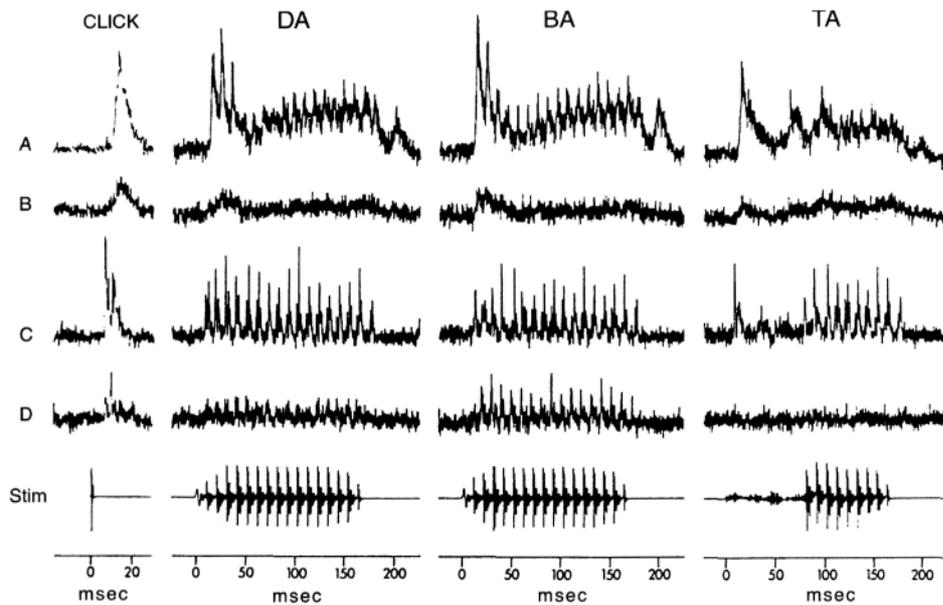


Abb. 4.9: Vielzellableitungen von Neuronen des posterioren primären auditorischen Kortex beim Affen. Gezeigt werden die Antworten auf einen Klick-Laut und die gesprochenen Silben *da*, *ba*, *ta*. Die Ableitungen sind simultan in unterschiedlichen Tiefen durchgeführt, wobei Ableitung A neuronale Aktivität in Lamina III und Ableitung D neuronale Aktivität im subkortikalen Bereich, der so genannten Weißen Substanz zeigt. Die unterste Spur zeigt die jeweiligen Stimuli. Während die Neuronen in Ableitung A annähernd identische Antworten auf alle drei Silben zeigen, ist in Ableitung C eine Phasenankopplung an den Stimulus zu sehen. Die Neuronen in Ableitung D hingegen reagieren nur auf die Silbe *ba* (aus Steinschneider et al., 1982: 361).

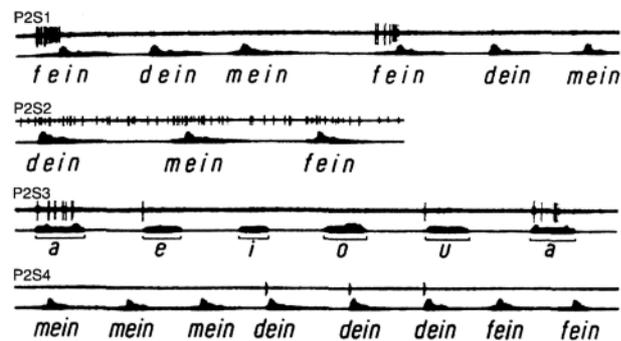


Abb. 4.10: Antwortbeispiele von vier Neuronen (P2S1, P2S2, P2S3, P2S4) im Genuculatum der Katze, die aufgrund ihrer Eigenschaften auf Merkmale reagieren, die z. B. auch Konsonanten bzw. Vokale besitzen. In der jeweils oberen Spur sind die Aktionspotentiale zu sehen, während die jeweils untere Spur den Mikrophon-Mitschnitt der sprachlichen Stimuli wiedergibt. Neuron P2S2 antwortet nur auf akustische Merkmale, die z. B. im labiodentalen Frikativ enthalten sind (*fein*). Neuron P2S2 hingegen antwortet unspezifisch auf die in diesem Fall getesteten Merkmale. Neuron P2S3 antwortet ausschließlich auf Merkmale, die im Vokal *a* enthalten sind. Neuron P2S4 antwortet ausschließlich auf Merkmale, die in alveolare Plosiven enthalten sind (*dein*) (aus Keidel, 1992: 351).

zu den Prozessen der akustischen Primäranalyse kommen z. B. beim Nachsprechen noch vielfältige Prozesse in der Wernicke-Region, der Broca-Region und der supplementären

motorischen Area (SMA) hinzu. Dennoch ist es Versuchspersonen möglich, sprachliche Äußerungen wahrzunehmen, zu analysieren, zu verstehen und mit einer Latenz von ledig-

lieh 220 ms auch wieder zu produzieren (Marslen-Wilson, 1985). In einer Gating-Studie konnte gezeigt werden, dass bereits die ersten 120 ms gesprochener Eigennamen und Nomen ausreichen, um eine signifikant erhöhte Trefferquote bei der Unterscheidung von Eigennamen vs. Nomen zu erzielen (Müller & Kutas, 1996).

Da, wie bereits weiter oben erwähnt, schon thalamische Neuronen zur Phonemanalyse beitragen, ist die genaue Funktion des auditorischen Kortex hinsichtlich der Sprachanalyse unklar. Das Gleiche gilt auch für die möglicherweise unterschiedliche Beteiligung der beiden Hemisphären. Die primäre akustische Analyse wird im auditorischen Kortex zweifelsfrei bilateral durchgeführt. Wie Steinschneider, Arezzo und Vaughan (1982) zeigen konnten, antworten die auditorischen Kortexbereiche beider Hemisphären auf akustische Reize, zeigen jedoch keinerlei phonem-spezifische Antworten. Steinschneider et al. (1982) gehen somit davon aus, dass weder Zellen des rechtshemisphärischen noch des linkshemisphärischen auditorischen Kortex in der Lage sind, Phonemdiskrimination oder Unterscheidungen wie „Sprache vs. Nicht-Sprache“ durchzuführen. Sehr wohl lassen sich aber neuronale Korrelate zu Kategorisierung anhand der Voice Onset Time (VOT) finden (Steinschneider et al., 1994, 1995).

Nach Seldon (1985) zeigen die Neuronen des primären auditorischen Kortex am häufigsten eine der drei folgenden Antworttypen: 1) Neuronen mit einer starken ON-Antwort, die bis etwa 50 ms nach Stimulusbeginn anhält, 2) eine Phasenankopplung als integrierte Antwort über die gesamte Stimulusdauer oder 3) eine OFF-Antwort am Stimulusende. Falls im primären auditorischen Kortex die Phonemunterscheidung durchgeführt wird, so kann diese Leistung nur als systemische Leistung vieler Neuronen möglich sein. Sollte die Phonemunterscheidung jedoch auf einzelne Neuronen zurückgehen, dann kann sie nach Seldon (1985) frühestens im sekundären auditorischen Kortex stattfinden.

Zusätzlich zu den in Abbildung 4.6 dargestellten Verbindungen der Hörbahn gibt es vom auditorischen Kortex auch rückläufige Bahnen zum Thalamus. So können die Ergebnisse der akustischen Primäranalyse schon zum Thalamus rückgemeldet werden, während der höhere, phonetische Analysevorgang im primären auditorischen Kortex noch nicht beendet ist. Da im Thalamus, der

stammesgeschichtlich zu den ältesten Gehirnbereichen zählt, zum Teil auch die Emotionen repräsentiert sind, kommt es an dieser Stelle zu einer emotionalen Kodierung oder Erregung des Gehörten (Keidel, 1992). Dies ist der Grund, warum z. B. bestimmte Tierlaute dem Menschen z. B. als „traurig“, „lustig“, „aggressiv“ oder „gepeinigt“ erscheinen. Beispielsweise mag eine bestimmte Tierstimme innerhalb der jeweiligen innerartlichen Kommunikation ausschließlich als definiertes Balzsignal oder territoriales Signal wirken. Für den Menschen kann dieses Signal z. B. eine „weinerliche“ oder „traurige“ Interpretation bewirken. Daher werden bestimmte Katzenvokalisationen als „Weh-Klagen“ empfunden, obwohl sie von Katzen emotional ganz anders interpretiert werden. Auch für die emotionale Analyse der menschlichen Sprache spielen diese thalamischen Verbindungen eine große Rolle. Sie zeigen, dass neben den kortikalen Strukturen auch die stammesgeschichtlich älteren, tieferliegenden Hirnbereiche für die Sprachverarbeitung wichtig sind. Detailliertere Angaben zur Physiologie und zur funktionellen Anatomie des Kortex in Bezug auf die phonetische Analyse von Sprachsignalen finden sich bei Bullock (1977), Seldon (1981a, b, 1985), Aitkin, Irvine und Webster (1984), Kiang (1984), Kent (1992), Schouten (1992), Moore (1995), Gummer und Zenner (1996), Zenner (1994, 1996) und Brown (1999). Übersichten zur Sprachverarbeitung im Bereich der Neurolinguistik bzw. der Cognitive Neuroscience finden sich z.B. bei Kutas (1997, 1998), Kutas und van Petten (1994), Müller (1997), Stemmer und Whitaker (1998), Brown und Hagoort (1998) und Gazzaniga (2000). Übersichten zur historischen Entwicklung der Neurolinguistik geben z.B. Finger (1994), Clarke und Dewhurst (1996), Müller (1997), Stemmer und Withaker (1998), Friederici und v. Cramon (1999).

4. Zur Verarbeitung natürlicher-sprachlicher Äußerungen

Ergebnisse aus allen Bereichen der kognitiven Neurowissenschaften haben innerhalb der letzten Jahre gezeigt, dass die Sprachverarbeitung nicht ausschließlich in der dominanten – also bei fast allen Rechtshändern in der linken Hemisphäre – anzusiedeln ist (z. B. Just et al., 1996; Beauregard et al., 1997; Binder et al., 1997; St. George et al., 1999; Pul-

vermüller, 2000). Weiterhin ist das ursprünglich auf C. Wernicke (1848-1904) und L. Lichtheim (1845-1928) zurückgehende, später von Geschwind (s. Geschwind & Galaburda, 1984) präzierte Wernicke-Geschwind Modell (vgl. Abbildungen 4.4 und 4.5) nicht mehr unumstritten, auch wenn es z.T. noch immer als Lehrbuchwissen gilt. Diesem Modell, in dem Broca- und Wernicke-Region als die wesentlichen Orte der Sprachfunktionen gelten, liegen im Wesentlichen klinische Befunde der Aphasologie zugrunde. Dabei wurden die Prozesse der Sprachproduktion hauptsächlich der Broca-Region, die Prozesse der Sprachverarbeitung hauptsächlich der Wernicke-Region zugewiesen. Anhand von PET-Studien konnte jedoch auch beim Sprachverstehen eine Aktivität in der Broca-Region nachgewiesen werden (Liotti, Gay & Fox, 1994; Price et al., 1996). Weiterhin wurde in früheren Arbeiten von einer starken funktionellen Lateralisation ausgegangen, wonach bei fast allen Rechtshändern und den meisten Linkshändern ausschließlich linkshemisphärische Regionen als Sprachzentren angesehen wurden. Jüngere Befunde zur Physiologie der Sprachverarbeitung stellen die ehemals so klare funktionelle Zuordnung des Wernicke-Geschwind-Modells jedoch in Frage. Experimentelle Arbeiten der letzten Dekade zeigen eine viel kompliziertere Situation mit einer Beteiligung weiterer Hirnregionen an den Sprachprozessen, z. B. das motorische Supplementärfeld („Supplementary Motor Area“, SMA) (Petersen et al., 1988), die links-frontale semantische Region (z. B. Petersen et al., 1988; McCarthy et al., 1993; Abdullaev & Bechtereva, 1993) oder der Temporallappen (Damasio et al., 1996). Auch elektrische Stimulationsexperimente zeigen z. B. die Beteiligung verteilter frontaler Kortextbereiche am Sprachprozess (Ojemann, 1994). Weiterhin zeigen Studien mit intrakraniellen Elektroden Aktivitäten im inferioren Temporallappen bei der visuellen Darbietung von Sätzen (Nobre, Allison & McCarthy, 1994). Auch eine Beteiligung der rechten Hemisphäre an Sprachverarbeitungsprozessen ist nachgewiesen (z. B. Eulitz et al., 1996; Just et al., 1996; Weiss & Rappelsberger, 1996; St. George et al., 1999). Das für die Sprachverarbeitung wichtige Arbeitsgedächtnis ist ebenfalls nicht nur in frontalen Kortextregionen lokalisiert. Vielmehr zeigen sich bei Zugriffen auf das Arbeitsgedächtnis bilaterale, weitverteilte Kortextaktivitäten (Grasby et al., 1994; Fletcher, Dolan & Frith, 1995) und sogar Ak-

tivitäten im Cerebellum (Jenkins & Frackowiak, 1993; Andreasen et al., 1995). Insgesamt lässt sich feststellen, dass semantische Einträge eher linksfrontal und episodische Einträge eher rechtsfrontal repräsentiert sind (Tulving et al., 1994; Andreasen et al., 1995). Die nicht-sprachdominante Hemisphäre, also die rechte Hemisphäre nahezu aller Rechtshänder, ist am Sprachprozess beteiligt (Code, 1997) und scheint z. B. eine wichtige Rolle bei der Analyse von Metaphern (Bottini et al., 1994), aber auch bei der semantischen Integration (Diskursanalyse) zu spielen (St. George et al., 1999). Gerade für die Verarbeitung von unterschiedlich komplexen Relativsätzen des SS- und SO-Typs konnten Just et al. (1996) anhand einer fMRI-Studie eine beanspruchungsabhängige Mitwirkung auch der rechten Hemisphäre nachweisen. So führten die höheren Verarbeitungsansprüche von schwierigeren Relativsätzen auch zu einer stärkeren Aktivität der rechtshemisphärischen Sprachverarbeitungsregionen (Just et al., 1996).

Auch für die Sprachverarbeitung muss somit die ausschließlich lokalistische Suche nach distinkten Regionen im Gehirn zugunsten der Annahme eines zusätzlichen, globalen Prozesses aufgegeben werden. Für die Realisierung solcher globalen Aktivitäten werden gegenwärtig oszillatorische Prozesse angenommen (Singer, 1994), die zur synchronisierten Zusammenarbeit verteilter Hirnareale beitragen. Eine Möglichkeit, natürlichsprachliche Sätze hinsichtlich der ihnen zugrundeliegenden Synchronisationsprozessen zwischen beteiligten Hirnregionen im Elektroenzephalogramm (EEG) zu untersuchen, bieten spektralanalytische Verfahren, wie die Berechnung der Kohärenzen zwischen EEG-Signalen (Weiss & Rappelsberger, 1996, 1998, 2000; Weiss, Müller & Rappelsberger, 2000). Befunde aus mehreren Bereichen der kognitiven Neurowissenschaften legen nahe, dass die gängige Ansicht über die Orte kortikaler Sprachverarbeitung teilweise revidiert und mit Einschränkungen auch auf die entsprechenden Regionen der rechten Hemisphäre erweitert werden muss.

Eine Zusammenfassung von bisher vorliegenden Ergebnissen zur Physiologie der Hörbahn und von Befunden zur Analyse akustischer und natürlichsprachlicher Stimuli zeigt Abbildung 4.11.

Anhand der vertikalen Einteilung in Abbildung 4.11 (rechts) ist zu erkennen, dass die Sprachverarbeitung auf den anatomischen

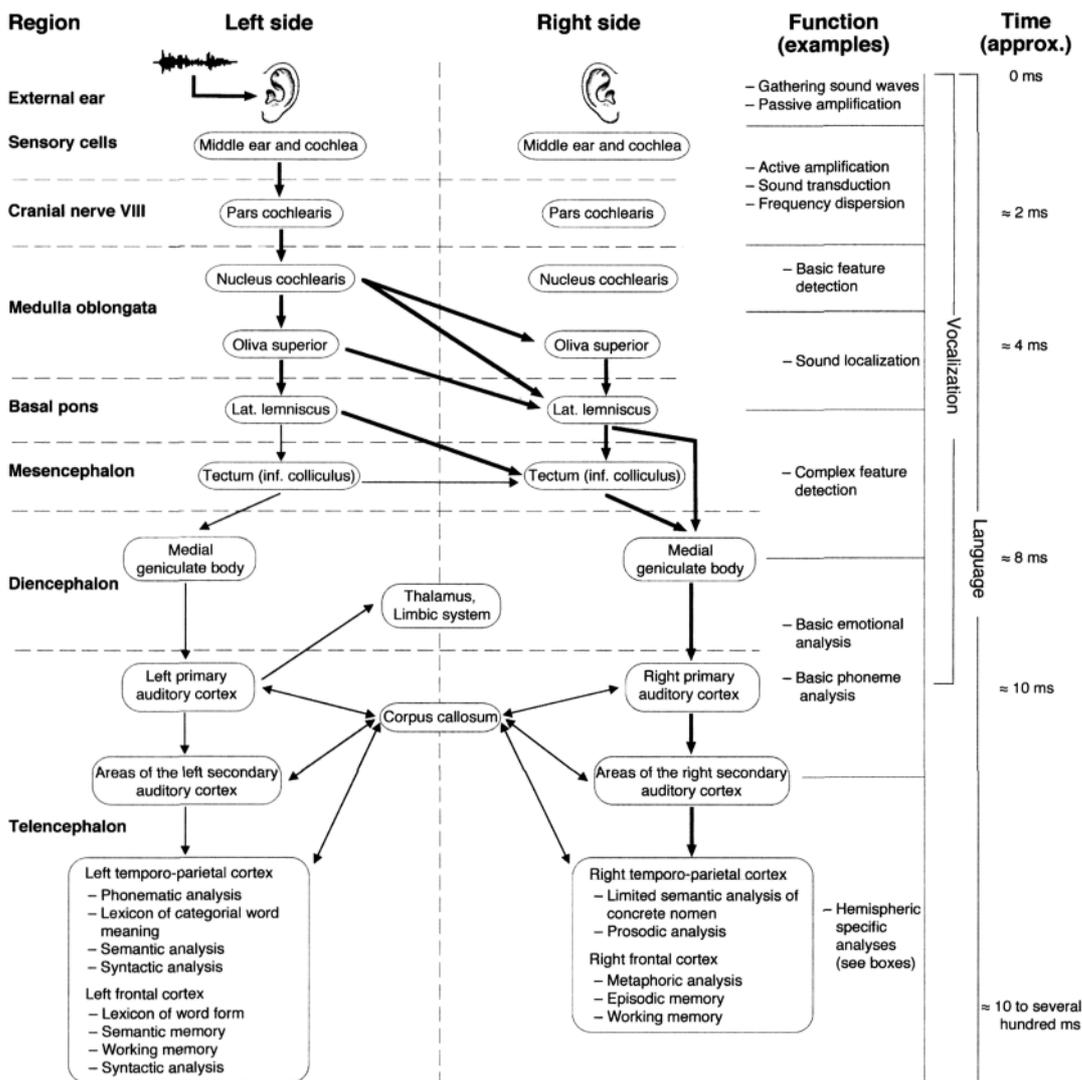


Abb. 4.11: Vereinfachtes Schema der Wahrnehmung und Verarbeitung von Vokalisation und Sprache anhand der Hörbahn. Dargestellt sind die wichtigsten Stationen im Hirnstamm (Medulla, Pons, Mittelhirn (Mesencephalon) und Zwischenhirn (Diencephalon)) und im Neokortex. Bis auf eine Ausnahme (Thalamus) sind keine der rückläufigen Bahnen eingezeichnet. Die Zeitangaben liefern nur Annäherungswerte, aufgrund der in der Abbildung nicht hervortretenden Parallelität von Analyseschritten. Auch wenn der Hörnerv aus nur etwa 30.000 Fasern besteht, so sind die tatsächlichen Verschaltungen der Hörbahn aufgrund rückläufiger Bahnen komplizierter als die des Sehsystems (etwa 1 Mio. Fasern). Andererseits besteht die Hörbahn bis zum primären auditorischen Kortex aus lediglich 5 oder 6 hintereinandergeschalteten Ebenen von Neuronen (aus Müller, 1997).

und physiologischen Gegebenheiten der stammesgeschichtlich älteren Vokalisation aufbaut. So werden auch bei der zentralnervösen Verarbeitung viele Stationen der Vokalisation von der Sprachverarbeitung genutzt. Nach der Fokussierung des Schallsignals und einer passiven Verstärkung im Hauptfre-

quenzbereich der Sprache wird das Signal zunächst im Mittelohr impedanz-gewandelt und aktiv verstärkt, dann über die Sinneszellen der Cochlea frequenzselektiv in elektrische Signale umgewandelt. Bereits in der Medulla geschieht die erste Analyse in Form einer einfachen Mustererkennung, indem Neu-

ronen auf bestimmte akustische Muster komplexer Stimuli mit jeweils typischem Antwortverhalten reagieren. Auf der Höhe des Oliven-Komplexes beginnt die aus stammesgeschichtlicher Sicht sehr bedeutsame Richtungslokalisation einer Schallquelle. Dabei wird die genaue Position einer Schallquelle anhand der Laufzeitunterschiede ermittelt, die sich aus den unterschiedlich langen Entfernungen zwischen der Schallquelle und den beiden Ohrmuscheln ergeben. Die Neuronen der Olive, bei denen jeweils ein Dendrit zur linken und einer zur rechten Seite zieht, können Laufzeitunterschiede des Schallsignals im Bereich von wenigen millionstel Sekunden feststellen und so zur Positionsermittlung beitragen. Innerhalb der frühen Verarbeitung von Schallsignalen im Hirnstamm werden Teile der Information insgesamt mindestens dreimal auf die jeweils andere Seite verschaltet. Auf der Höhe des Colliculus inferior beginnt bereits die Erkennung komplexer akustischer Merkmale durch Neuronen, die als „Feature Detectors“ arbeiten. Diese Neuronen leisten einen wesentlichen Beitrag zur Erkennung von artspezifischen Lauten bei der Vokalisation und zur Erkennung von sprachlichen Einheiten auf einer sub-phonematischen Ebene. Diese Analyse wird auf der nächsthöheren Stufe, dem Corpus geniculatum mediale, weitergeführt. Es ist noch unklar, ob die Erkennung der Phoneme von Neuronen des Genuculatums oder des primären auditorischen Kortex durchgeführt wird. Spätestens auf der Stufe des primären auditorischen Kortex liegen jedoch die wesentlichen Informationen der Schallauswertung vor, um eine Phonemerkennung durchzuführen. Bereits vor Erreichen dieser Stufe hat jedoch über rückläufige Bahnen zum Thalamus die primäre emotionale Auswertung begonnen. Hier werden die wahrgenommenen Signale (Vokalisationslaute oder Sprache) nach emotionalen Empfindungen ausgewertet. Bis auf diese Bahn sind alle anderen rückläufigen Verbindungen, die erheblich zur Komplexität der Hörbahn beitragen, nicht eingezeichnet. Im Vergleich zur relativ gut erforschten Sehbahn hat die Hörbahn eine weitaus komplexere Verschaltung. Gleichzeitig liegen bislang nur unzureichende Erkenntnisse zur funktionellen Anatomie der Hörbahn vor.

Fasst man die bisherigen Ergebnisse zur Neurophysiologie der Sprachverarbeitung zusammen, so lässt sich ein notgedrungen unvollständiges, erstes Bild der zentralen Prozesse im Kortex zeigen, das nur als sehr ver-

einfachtes Schema verstanden werden kann. Demnach erscheint es wahrscheinlich, dass im temporo-parietalen Kortex (Wernicke-Region) der dominanten Hemisphäre die phonematische Analyse durchgeführt wird, wobei es jedoch noch nicht klar ist, nach welchen Einheiten (z. B. Phonemen, Silben etc.) sich die Analyse richtet. Weiterhin kann davon ausgegangen werden, dass in diesem Bereich eine semantische Analyse durchgeführt wird, während zumindest Teile des Wortformen-Lexikons im Temporallappen repräsentiert zu sein scheinen. Hier lassen erste Ergebnisse eine nach Kategorien (z. B. „Werkzeuge“ oder „Früchte“) angeordnete Repräsentation der Lemmata vermuten (Damasio et al., 1996). Die syntaktische Analyse wird vermutlich im Frontallappen der dominanten Hemisphäre (Broca-Region) durchgeführt. Weiterhin ist hier die Repräsentation von morphologischen und phonologischen Informationen von Wörtern in einem Wortformen-Lexikon zu vermuten. Im anterioren Bereich des Frontallappens wird das semantische Gedächtnis und Teile des Arbeitsgedächtnisses angesiedelt (Petersen et al., 1988; Tulving, 1994; Andreasen et al., 1995).

Im Vergleich zur dominanten Hemisphäre kommen der subdominanten Hemisphäre zwar wenige, jedoch ebenfalls wichtige Funktionen zu (Seldon, 1985). So findet im temporo-parietalen Bereich (Wernicke-Region) nur eine sehr eingeschränkte Sprachanalyse statt. Allerdings zeigen Ergebnisse einer fMRI-Studie, dass die Aktivität auch in dieser Hemisphäre geringfügig zunimmt, wenn sehr hohe Anforderungen an die Satzanalyse gestellt werden (Just et al., 1996). Im Frontallappen der subdominanten Hemisphäre wird vor allem die prosodische Analyse, die Analyse der Satzmelodie durchgeführt. Hier wird die sekundäre emotionale Interpretation der Sprachverarbeitung geleistet. Weiterhin kommt dem subdominanten Frontallappen eine Bedeutung bei der Analyse von Metaphern zu (Bottini et al., 1994). Auch in den frontalen Regionen der subdominanten Hemisphäre finden sich wesentliche Teile des Arbeitsgedächtnisses und des episodischen Gedächtnisses (Tulving et al., 1994; Andreasen et al., 1995).

Bei den hier aufgeführten Belegen der verschiedenen Funktionen ist jedoch zu beachten, dass es sich um Ergebnisse mit unterschiedlichen Methoden und Aufgabenstellungen handelt. Das hier vorgestellte Verarbeitungsschema gesprochener Sprache ist ledig-

lieh als vereinfachter Ansatz zu verstehen, der einige der im Zentralnervensystem ablaufenden Prozesse während der Wahrnehmung und Analyse natürlichsprachlicher Äußerungen darstellen soll. Bislang liegen weder zur funktionellen Anatomie der Hörbahn noch zu den einzelnen Analyseschritten in der Sprachverarbeitung hinreichend detaillierte Befunde vor.

5. Literatur

- Abdullaev, Y. G. & Bechtereva, N. P. (1993). Neuronal correlate of the higher-order semantic code in human prefrontal cortex in language tasks. *International Journal of Psychophysiology*, *14*, 167-177.
- Aboitiz, F., Ide, A., Navarrete, A., Pena, M., Rodriguez, E., Wolff, V. & Zaidel, E. (1995). The anatomical substrates for language and hemispheric specialization. *Biological Research*, *28*, 45-50.
- Adams, J. C. (1976). Single unit studies on the dorsal and intermediate acoustic striae. *Journal of Comparative Neurology*, *170*, 97-106.
- Aitkin, L. (1990). *The auditory cortex: Structural and functional bases of auditory perception*. London: Chapman & Hall.
- Aitkin, L. M., Irvine, D. R. F. & Webster, W. R. (1984). Central neural mechanisms of hearing. In I. Darian-Smith (Ed.), *Handbook of Physiology: Section I, The Nervous System, Vol III, Sensory Processes, Part 2* (pp. 675 - 737). Bethesda: American Physiological Society.
- Andreasen, N. C., O'Leary, D. S., Arndt, S., Cizadlo, T., Hurtig, R., Rezai, K., Watkins, G. L., Ponto, L. L. & Hichwa, R. D. (1995). Short-term and long-term verbal memory: A positron emission tomography study. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, *92*, 5111-5115.
- Bavelier, D., Corina, D., Jezzard, P., Padmanabhan, S., Clark, V. P., Karni, A., Prinster, A., Braun, A., Lalwani, A., Rauschecker, J. P., Turner, R. & Neville, H. (1997). Sentence reading: A functional MRI study at 4 Tesla. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *9*, 664-686.
- Beauregard, M., Chertkow, H., Bub, D., Murtha, S., Dixon, R. & Evans, A. (1997). The neural substrate for concrete, abstract, and emotional word lexica. A positron emission tomography study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *9*, 441-461.
- Bechtereva, N. P., Abdullaev, Y. G. & Medvedev, S.V. (1991). Neuronal activity in frontal speech area 44 of the human cerebral cortex during word recognition. *Neuroscience Letters*, *124*, 61-64.
- Bechtereva, N. P., Abdullaev, Y. G. & Medvedev, S. V. (1992). Properties of neuronal activity in cortex and subcortical nuclei of the human brain during single-word processing. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *82*, 296-301.
- Binder, J. R., Frost, J. A., Hammeke, T. A., Cox, R. W., Rao, S. M. & Prieto, T. (1997). Human brain language areas identified by functional magnetic resonance imaging. *The Journal of Neuroscience*, *17*, 353-362.
- Binder, J. R., Frost, J. A., Hammeke, T. A., Rao, S. M. & Cox, R. W. (1996). Function of the left planum temporale in auditory and linguistic processing. *Brain*, *119*, 1239-1247.
- Bottini, G., Corcoran, R., Sterzi, R., Paulesu, E., Schenone, P., Scarpa, P., Frackowiak, R. S. & Frith, C. D. (1994). The role of the right hemisphere in the interpretation of figurative aspects of language. A positron emission tomography activation study. *Brain*, *117*, 1241-1253.
- Braitenberg, V. & Pulvermüller, F. (1992). Entwurf einer neurologischen Theorie der Sprache. *Naturwissenschaften*, *79*, 103 - 117.
- Brown, C. M. & Hagoort, P. (Ed.) (1999). *The neurocognition of language*. Oxford: Oxford University Press.
- Brown, C. M., Hagoort, P. & Kutas, M. (2000). Postlexical integration processes in language comprehension: Evidence from brain imaging research. In M. S. Gazzaniga (Ed.), *The new cognitive neurosciences* (pp. 881-895). Cambridge: MIT Press.
- Brown, M. C. (1999). Audition. In M. J. Zigmond, F. E. Bloom, S. C. Landis, J. L. Roberts & L. R. Squire (Eds.), *Fundamental neuroscience* (pp.791 - 820). San Diego: Academic Press.
- Brugge, J. F. & Reale, R. A. (1985). Auditory cortex. In A. Peters & E. G. Jones (Eds.), *Cerebral cortex. Vol. 4, Association and auditory cortices* (pp. 229-271). New York: Plenum Press.
- Bullock, T. H. (Ed.) (1977). *Recognition of complex acoustic signals*. Berlin: Abakon Verlagsgesellschaft.
- Bullock, T. H. (1993). *How do brains work?* Boston: Birkhäuser.
- Burling, R. (1993). Primate calls, human language, and nonverbal communication. *Current Anthropology*, *34*, 25-53.
- Cazals, Y., Horner, K., Demany, L. (Eds.) (1992). *Auditory physiology and perception*. Oxford: Pergamon.
- Cheney, D. L. & Seyfarth, R. M. (1990). *How monkeys see the world*. Chicago: University of Chicago Press.

- Clarke, E. & Dewhurst, K. (1996). *An illustrated history of brain function: Imaging the brain from antiquity to the present*. San Francisco: Norman.
- Code, C. (1997). Can the right hemisphere speak? *Brain and Language*, 57, 38 - 59.
- Creutzfeldt, O., Ojemann, G. A. & Lettich, E. (1989). Neuronal activity in the human lateral temporal lobe. I. Responses to speech. *Experimental Brain Research*, 77, 451-475.
- Curtiss, S. (1977) *Genie: A psycholinguistic study of a modern-day „wild child“*. New York: Academic Press.
- Dallos, P. (1984). Peripheral mechanisms of hearing. In I. Darian-Smith (Ed.), *Handbook of physiology: Section I, The nervous System, Vol III, Sensory processes, Part 2* (pp. 595 - 637) Bethesda: American Physiological Society.
- Damasio, H., Grabowski, T. J., Tranel, D., Hichwa, R. D. & Damasio, A. R. (1996). A neural basis for lexical retrieval. *Nature*, 380, 499 - 505.
- Dunker, E., Groen, J., Klinke, R., Lullies, H. & Schaefer, K. P. (1972). *Hören, Stimme, Gleichgewicht: Sinnesphysiologie II*. München: Urban & Schwarzenberg.
- Ehret, G. (1992). Preadaptations in the auditory system of mammals for phoneme perception. In M. E. H. Scheuten (Ed.), *The auditory processing of speech: Front sounds to words* (pp. 99-112). Berlin: Mouton de Gruyter.
- Ehret, G. (1997). The auditory cortex. *Journal of Comparative Physiology A*, 181, 547-557.
- Eibl-Eibesfeldt, I. (1984). *Die Biologie des menschlichen Verhaltens: Grundriß der Humanethologie*. München: Piper.
- Eriksson, P. S., Perfilieva, E., Bjork-Eriksson, T., Alborn, A.-M., Nordborg, C., Peterson, D. A. & Gage, F. H. (1998). Neurogenesis in the adult human hippocampus. *Nature Medicine*, 4, 1313 - 1317.
- Eulitz, C., Maess, B., Pantev, C., Friederici, A. D., Feige, B. & Elbert, T. (1996). Oscillatory neuro-magnetic activity induced by language and non-language stimuli. *Cognitive Brain Research*, 4, 121-132.
- Finger, S. (1994). *Origins of neuroscience: A history of explorations into brain function*. New York: Oxford University Press.
- Fisher, S. F., Vargha-Khadem, F., Watkins, K. E., Monaco, A. P. & Pembrey, M. E. (1998). Localisation of a gene implicated in a severe speech and language disorder. *Nature Genetics*, 18, 168-170.
- Fletcher, P. C., Dolan, R. J. & Frith, C. D. (1995). The functional anatomy of memory. *Experientia*, 51, 1197-1207.
- Friederici, A. D., Pfeifer, E. & Hahne, A. (1993). Event-related brain potentials during natural speech processing: Effects of semantic, morphological and syntactic violations. *Cognitive Brain Research*, 1, 183-192.
- Friederici, A. D. & von Cramon, D. Y. (1999). Neurobiologische Grundlagen des Sprachverstehens. In A. D. Friederici (Hrsg.). *Sprachrezeption* (pp. 307-349). Göttingen: Hogrefe.
- Furth, H. G. (1972). *Denkprozesse ohne Sprache*. Düsseldorf: Schwann.
- Gazzaniga, M. S. (Ed.) (2000). *The new cognitive neurosciences*. Cambridge: MIT Press.
- Geschwind, N. & Galaburda, A. M. (Eds.) (1984). *Cerebral dominance: The biological foundations*. Harvard: University Press.
- Geschwind, N. & Levitsky, W. (1968). Human brain: Left-right asymmetries in temporal speech region. *Science*, 161, 186-187.
- Gould, E., Reeves, A. J., Graziano, M. S. A. & Gross, C. G. (1999). Neurogenesis in the neocortex of adult primates. *Science*, 286, 548-552.
- Grasby, P. M., Frith, C. D., Friston, K. J., Simpson, J., Fletcher, P. C., Frackowiak, R. S. & Dolan, R. J. (1994). A graded task approach to the functional mapping of brain areas implicated in auditory-verbal memory. *Brain*, 117, 1271-1282.
- Green, D. M. & Wier, G. C. (1984). Auditory perception. In I. Darian-Smith (Ed.), *Handbook of physiology: Section I, The nervous System, Vol III, Sensory processes, Part 2*. (pp. 557-594). Bethesda: American Physiological Society.
- Gummer, A. W. & Zenner, H.-P. (1996). Central processing of auditory information. In R. Greger & U. Windhorst (Eds.), *Comprehensive human physiology, Vol. 1*. (pp. 729 - 756). Berlin: Springer.
- Hellige, J. B. (1990). Hemispheric asymmetry. *Annual Review of Psychology*, 41, 55 - 80.
- von Heiversen, O. & Scherer, K. R. (1988). Non-verbale Kommunikation. In K. Immelmann, K. R. Scherer, C. Vogel & P. Schmoock (Eds.), *Psychobiologie: Grundlagen des Verhaltens* (pp. 609-647). Stuttgart: Fischer.
- Hugdahl, K. (Ed.) (1988). *Handbook of dichotic listening: Theory, methods, and research*. Chichester: Wiley.
- Jones, P. E. (1995). Contradictions and unanswered questions in the Genie case: A fresh look at the linguistic evidence. *Language and Communication*, 15, 261-280.
- Jones-Gotman, M., Rouleau, I. & Snyder, P. (1997, Eds.), Clinical and research contributions of the intracarotid amobarbitol procedure to neuropsychology.

- logy. *Brain and Cognition (Special Issue)*, 33, 1 - 132.
- Jürgens, U. (1990). Vocal communication in primates. In R. P. Kesner & D. S. Olton (Eds.), *Neurobiology of comparative cognition* (pp. 51 - 76). Hillsdale: Erlbaum.
- Jürgens, U. (1998). Neuronal control of mammalian vocalization, with special reference to the squirrel monkey. *Naturwissenschaften*, 85, 376-388.
- Just, M. A., Carpenter, P. A., Keller, T. A. & Eddy, W. F. (1996). Brain activation modulated by sentence comprehension. *Science*, 274, 114-116.
- Kandel, E. R., Schwartz, J. H. & Jessell, T. M. (1991). *Principles of neural science*. New York: Eisevier.
- Katz, J., Stecker, N. A. & Henderson, D. (1992, Eds.), *Central auditory processing: A transdisciplinary view*. St. Louis: Mosby.
- Keidel, W. D. (1992a). Das Phänomen des Hörens: Ein interdisziplinärer Diskurs, Teil I. *Naturwissenschaften*, 79, 300-310.
- Keidel, W. D. (1992b). Das Phänomen des Hörens: Ein interdisziplinärer Diskurs, Teil II. *Naturwissenschaften*, 79, 347-357.
- Kent, R. D. (1992). Auditory processing of speech. In J. Katz, N. A. Stecker & D. Henderson (Eds.), *Central auditory processing: A transdisciplinary view* (pp. 93-105). St. Louis: Mosby.
- Kertesz, A., Polk, M., Black, S. E. & Howell, J. (1992). Anatomical asymmetries and functional laterality. *Brain*, 115, 589-605.
- Kiang, N. Y. S. (1984). Peripheral neural processing of auditory information. In I. Darian-Smith (Ed.), *Handbook of physiology: Section I, The nervous system, Vol III, Sensory processes, Part 2* (pp. 639-674). Bethesda: American Physiological Society.
- Kimura, D. (1967). Functional asymmetry of the brain in dichotic listening. *Cortex*, 3, 163-178.
- King, J. W. & Kutas, M. (1995). Who did what and when? Using word- and clause-related ERPs to monitor working memory usage in reading. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 7, 378 - 397.
- Kirsch, J. & Betz, H. (1998). Glycine-receptor activation is required for receptor clustering in spinal neurons. *Nature*, 392, 717-720.
- Kuhl, P. K. & Miller, J. D. (1978). Speech perception by the Chinchilla: Identification functions for synthetic VOT Stimuli. *Journal of the Acoustical Society of America*, 63, 905-917.
- Kutas, M. (1997). Views on how the electrical activity that the brain generates reflects the functions of different language structures. *Psychophysiology*, 34, 383-398.
- Kutas, M. (1998). Current thinking on language structures. *Cahiers de Psychologie Cognitive*, 17, 951-969.
- Kutas, M. & Hillyard, S. A. (1980). Reading senseless sentences: Brain potentials reflect semantic incongruity. *Science*, 207, 203-205.
- Kutas, M. & Van Fetten, C. (1994). Psycholinguistics electrified: Event-related brain potential investigations. In M. A. Gernsbacher (Ed.), *Handbook of psycholinguistics* (pp. 83-143). San Diego: Academic Press.
- Lebrun, Y. & Leleux, C. (1993). The effects of electrostimulation and of resective and stereotactic surgery on language and speech. *Acta Neurochirurgica Suppl*, 56, 40-51.
- Lesser, R., Gordon, B. & Uematsu, S. (1994). Electrical Stimulation and language. *Journal of Clinical Neurophysiology*, 11, 191-204.
- Lesser, R. P., Arroyo, S., Hart, J. & Gordon, B. (1994). Use of subdural electrodes for the study of language functions. In A. Kertesz (Ed.), *Localization and neuroimaging in neuropsychology* (pp. 57 - 72). San Diego: Academic Press.
- Liotti, M., Gay, C. T. & Fox, P. T. (1994). Functional imaging and language: Evidence from positron emission tomography. *Journal of Clinical Neurophysiology*, 11, 175-190.
- Loring, D. W., Meador, K. J., Lee, G. P., Murro, A. M., Smith, J. R., Flanigin, H. F., Gallagher, B. B. & King, D. W. (1990). Cerebral language lateralization: Evidence from intracarotid amobarbital testing. *Neuropsychologia*, 28, 831 - 838.
- Maiworm, R.E. (1993). *Menschliche Geruchskommunikation: Einflüsse körpereigener Duftstoffe auf die gegengeschlechtliche Attraktivitätswahrnehmung*. Münster: Waxmann.
- Marler, P. (1980). Primate vocalization: Affective or symbolic? In T. A. Sebeok & J. Umiker-Sebeok (Eds.), *Speaking of apes: A critical anthology of two-way communication with man* (pp. 221-229). New York: Plenum Press.
- Marslen-Wilson, W. D. (1985). Speech shadowing and speech comprehension. *Speech Communication*, 4, 55-73.
- McCarthy, G., Blamire, A. M., Rothman, D. L., Gruetter, R. & Shulman, R. G. (1993). Echo-planar magnetic resonance imaging studies of frontal cortex activation during word generation in humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 90, 4952-4956.
- McGlone, J. (1984). Speech comprehension after unilateral injection of sodium amytal. *Brain and Language*, 22, 150-157.

- Miller, J. D. (1977). Perception of speech sounds in animals: Evidence for speech processing by mammalian auditory mechanisms. In T. H. Bullock (Ed.), *Recognition of complex acoustic signals* (pp. 49-58). Berlin: Abakon Verlagsgesellschaft.
- Moore, B. C. J. (Ed.) (1995). *Hearing*. San Diego: Academic Press.
- Müller, H. M. (1990). *Sprache und Evolution: Grundlagen der Evolution und Ansätze einer evolutionstheoretischen Sprachwissenschaft*. Berlin: de Gruyter.
- Müller, H. M. (1991). Die Phylogenese kognitiver Prozesse und die Entstehung der menschlichen Sprachfähigkeit. *Sprache & Kognition, W*, 73-84.
- Müller, H. M. (1993a). *Neuronale Verarbeitung von Seitenlinieninformationen im Mittelhirn eines Welses*. Münster: Waxmann.
- Müller, H. M. (1993b). Die Entwicklung von Interaktion, Semiose und Sprache. *Zeitschrift für Semiotik, 15*, 81-106.
- Müller, H. M. (1996). Indications for feature detection with the lateral line organ in fish. *Comparative Biochemistry and Physiology, 114*, 257-263.
- Müller, H. M. (1997). Neurolinguistische und kognitive Aspekte der Sprachverarbeitung. Habilitationsschrift, Universität Bielefeld (erscheint 2003 als „Neurobiologie der Sprache“, Paderborn: UTB).
- Müller, H. M., King, J. W. & Kutas, M. (1997). Event related Potentials elicited by spoken relative clauses. *Cognitive Brain Research, 5*, 193 - 203.
- Müller, H. M. & Kutas, M. (1996). What's in a name? Electrophysiological differences between spoken nouns, proper names, and one's own name. *NeuroReport, 8*, 221-225.
- Müller, H. M. & Rickheit, G. (2002). Experimentelle Neurolinguistik: Neurobiologische Untersuchung von Sprachverarbeitungsprozessen. In P. Rapp (Hrsg.), *Sprachwissenschaft auf dem Weg in das dritte Jahrtausend* (pp. 93-101) Frankfurt: Lang.
- Münste, T. F., Schütz, K. & Kutas, M. (1998). When temporal terms belie conceptual order. *Nature, 395*, I-II.
- Nieuwenhuys, R., Voogd, J. & van Huijzen, C. (1991). *Das Zentralnervensystem des Menschen: Ein Atlas mit Begleittext*. Berlin: Springer.
- Nobre, A. C., Allison, T. & McCarthy, G. (1994). Word recognition in the human inferior temporal lobe. *Nature, 372*, 260-263.
- Ojemann, G., Ojemann, J., Lettich, E. & Berger, M. (1989). Cortical language localization in left, dominant hemisphere: An electrical Stimulation mapping investigation in 117 patients. *Journal of Neurosurgery, 71*, 316-326.
- Ojemann, G. A. (1991). Cortical organization of language. *The Journal of Neuroscience, 11*, 2281 - 2287.
- Ojemann, G. A. (1994). Cortical Stimulation and recording in language. In A. Kertesz (Ed.), *Localization and neuroimaging in neuropsychology* (pp. 35-55). San Diego: Academic Press.
- Pandya, D. N. & Yeterian, E. H. (1985). Architecture and connections of cortical association areas. In A. Peters & E. G. Jones (Eds.), *Cerebral cortex. Vol. 4, Association and auditory cortices* (pp. 3 - 61). New York: Plenum Press.
- Penfield, W. (1938). The cerebral cortex in man. I. The cerebral cortex and consciousness. *Archives of Neurology and Psychiatry, 40*, 417-442.
- Penfield, W. & Pernot, P. (1963). The brain's record of auditory and visual experience: A final summary and discussion. *Brain, 86*, 595 - 696.
- Penfield, W. & Roberts, L. (1959). *Speech and brain mechanisms*. Princeton: Princeton University Press.
- Petersen, S. P., Fox, P. T., Posner, M. I., Mintun, M. & Raichle, M. E. (1988). Positron emission tomographic studies of the cortical anatomy of single-word processing. *Nature, 331*, 585-589.
- Pulvermüller, F., Preissl, H., Lutzenberger, W. & Birbaumer, N. (1996). Brain rhythms of language: Nouns versus verbs. *European Journal of Neuroscience, 8*, 937-941.
- Pulvermüller, F. (2000). Words in the brain's language. *Behavioral and Brain Sciences, 22*, 253.
- Price, C. J., Wise, R. J. S., Warburton, E. A., Moore, C. J., Howard, D., Patterson, K., Frackowiak, R. S. J. & Fristen, K. J. (1996). Hearing and saying: The functional neuro-anatomy of auditory word processing. *Brain, 119*, 919-931.
- Rickheit, G. & Strohner, H. (1993). *Grundlagen der kognitiven Sprachverarbeitung: Modelle, Methoden, Ergebnisse*. Tübingen: Francke.
- Rickheit, G. & Strohner, H. (1999). Textverarbeitung: Von der Proposition zur Situation. In A. D. Friederici (Hrsg.), *Sprachrezeption* (pp. 271 - 306). Göttingen: Hogrefe.
- Rosenzweig, M. R., Leiman, A. L. & Breedlove, S. M. (1999). *Biologicalpsychology: An introduction to behavioral, cognitive, and clinical neuroscience*. Sunderland: Sinauer.
- Rösler, F. & Hahne, A. (1992). Hirnelektrische Korrelate des Sprachverstehens: Zur psycholin-

- guistischen Bedeutung der N400-Komponente im EEG. *Sprache & Kognition*, 11, 149-161.
- Roth, G. (1996). *Das Gehirn und seine Wirklichkeit: Kognitive Neurobiologie und ihre philosophischen Konsequenzen*. Frankfurt: Suhrkamp.
- Schaltenbrand, G. (1975). The effects of stereotactic electrical Stimulation in the depth of the brain. *Brain and Language*, 88, 835-840.
- Schlaug, G., Jancke, L., Huang, Y. & Steinmetz, H. (1995a). In vivo evidence of structural brain asymmetry in musicians. *Science*, 267, 699 - 701.
- Schlaug, G., Jancke, L., Huang, Y., Staiger, J. F. & Steinmetz, H. (1995b). Increased corpus callosum size in musicians. *Neuropsychologia*, 33, 1047 - 1055.
- Schmidt, R. F. & Thews, G. (Hrsg.) (1987). *Physiologie des Menschen*. Berlin: Springer.
- Schouten, M. E. H. (Ed.) (1992). *The auditory processing of speech: From sounds to words*. Berlin: Mouton de Gruyter.
- Schwartz, J. & Tallal, P. (1980). Rate of acoustic change may underlie hemispheric specialization for speech perception. *Science*, 207, 1380-1381.
- Seldon, H. L. (1981a). Structure of human auditory cortex: I. Cytoarchitectonics and dendritic distributions. *Brain Research*, 229, 277 - 294.
- Seldon, H. L. (1981b). Structure of human auditory cortex: II. Axon distribution and morphological correlates of speech perception. *Brain Research*, 229, 295-310.
- Seldon, H. L. (1985). The anatomy of speech perception: Human auditory cortex. In A. Peters & E. G. Jones (Eds.), *Cerebral cortex. Vol. 4: Association and auditory cortices* (pp. 273 - 327). New York: Plenum Press.
- Siegmán, A. W. & Feldstein, S. (Eds.) (1987). *Non-verbal behavior and communication*. Hillsdale: Erlbaum.
- Singer, W. (1994). Coherence as an organizing principle of cortical functions. *International Review of Neurobiology*, 37, 153-183.
- Springer, S. P. & Deutsch, G. (1998). *Linkes - rechtes Gehirn*. Heidelberg: Spektrum.
- St. George, M., Kutas, M., Martinez, A. & Sereno, M. I. (1999). Semantic Integration in reading: Engagement of the right hemisphere during discourse processing. *Brain*, 122, 1317-1325.
- Steinschneider, M., Arezzo, J. & Vaughan, H. G. Jr. (1982). Speech evoked activity in the auditory radiations and cortex of the awake monkey. *Brain Research*, 252, 353-366.
- Steinschneider, M., Schröder, C. E., Arezzo, J. C. & Vaughan, H. G. Jr. (1994). Speech-evoked activity in primary auditory cortex: Effects of voice onset time. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 92, 30-43.
- Steinschneider, M., Schröder, C. E., Arezzo, J. & Vaughan, H. G. Jr. (1995). Physiologie correlates of the voice onset time boundary in primary auditory cortex (AI) of the awake monkey: Temporal response patterns. *Brain and Language*, 48, 326-340.
- Stemmer, B. & Whitaker, H. A. (Eds.) (1998). *Handbook of neurolinguistics*. San Diego: Academic Press.
- Tincoff, R. & Jusczyk, P. W. (1999). Some beginnings of word comprehension in 6-month-olds. *Psychological Science*, 10, 172-175.
- Trepel, M. (1999). *Neuroanatomie: Struktur und Funktion*. München: Urban & Fischer.
- Trincker, D. (1974). *Taschenbuch der Physiologie, Bd. III/1: Animalische Physiologie III, Zentralnervensysteme I, Sensomotorik*. Stuttgart: Fischer.
- Trincker, D. (1977). *Taschenbuch der Physiologie, Bd. III/2: Animalische Physiologie III, Zentralnervensysteme II und Sinnesorgane*. Stuttgart: Fischer.
- Tulving, E., Kapur, S., Craik, F. I., Moscovitch, M. & Houle, S. (1994). Hemispheric encoding/retrieval asymmetry in episodic memory: Positron emission tomography findings. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 91, 2016-2020.
- Waldeyer, A. & Mayet, A. (1993). *Anatomie des Menschen, Bd. 2: Kopf und Hals, Auge, Ohr, Gehirn, Arm, Brust*. Berlin: de Gruyter.
- Webster, D. B. (1992). An overview of mammalian auditory pathways with an emphasis on humans. In D. B. Webster, A. N. Popper & R. R. Fay (Eds.), *The mammalian auditory pathway: Neuroanatomy* (pp. 1-22). New York: Springer.
- Weiss, S., Müller, H. M. & Rappelsberger, P. (2000). Theta synchronization predicts efficient memory encoding of concrete and abstract nouns. *NeuroReport*, 11, 2357-2361.
- Weiss, S. & Rappelsberger, P. (1998). Left frontal EEG coherence reflects modality independent language processes. *Brain Topography*, 11, 33-42.
- Weiss, S. & Rappelsberger, P. (2000). Long-range EEG synchronization during word encoding correlates with successful memory performance. *Cognitive Brain Research*, 9, 299-312.

- Zemlin, W. R. (1998). *Speech and Hearing science: Anatomy and physiology*. Boston: Allyn and Bacon.
- Zenner, H.-P. (1994). *Hören: Physiologie, Biochemie, Zeit- und Neurobiologie*. Stuttgart: Thieme.
- Zenner, H.-P. (1996). Hearing. In R. Greger & U. Windhorst (Eds.), *Comprehensive human physiology. Vol. 1* (pp. 711-727). Berlin: Springer.

- Zenner, H.-P. (2000). Die Kommunikation des Menschen: Hören und Sprechen. In R. F. Schmidt, G. Thews & F. Lang (Hrsg.), *Physiologie des Menschen* (pp. 259-315). Berlin: Springer.

*Horst M. Müller,
Universität Bielefeld (Deutschland)*

5. Kognitionswissenschaftliche Beiträge zu Sprachproduktion und Sprachrezeption

1. Sprachverarbeitung als Informationsverarbeitung
2. Sprachproduktion
3. Sprachrezeption
4. Der Zusammenhang zwischen Sprachrezeption und Sprachproduktion
5. Abschließende Anmerkung
6. Literatur

Mit dem vorliegenden Artikel werden die Ausführungen zu den Grundlagen der Psycholinguistik abgeschlossen. Psycholinguistik (bzw. Sprachpsychologie) ist der Teil der Kognitionswissenschaft, der sich mit der kognitiven Sprachverarbeitung beschäftigt, wovon die kognitiven Prozesse des Sprachverstehens, der Sprachproduktion und des Spracherwerbs verstanden werden. Insofern sind psycholinguistische Arbeiten auch stets kognitionswissenschaftliche Beiträge. Entsprechend bildet dieser Artikel eine Art motivierende Vorausschau auf die spezialisierten Ausführungen der folgenden Artikel.

Kognitionswissenschaft untersucht die Informationsverarbeitung in kognitiven Prozessen. Diese Sichtweise wird im Folgenden erläutert (Abschnitt 1) und dann in Hinblick auf die Prozesse der Sprachproduktion (Abschnitt 2) und der Sprachrezeption (Abschnitt 3) an den Beispielen wichtiger Arbeiten illustriert. Für Leser, die sich speziell für die Sprachproduktion oder die Sprachrezeption interessieren, bildet also dieser Artikel und insbesondere der jeweils betreffende Abschnitt eine ergänzende Einleitung zu den Überblicksartikeln „Theorien und Modelle der Sprachproduktion“ (Artikel 15) bzw. „Theorien und Modelle der Sprachrezeption“ (Artikel 42). Der Prozess des Spracherwerbs wird in den Artikeln 65 bis 73 ausführlich behandelt.

1. Sprachverarbeitung als Informationsverarbeitung

Die Fähigkeiten zur Sprachverarbeitung, also in erster Linie die Fähigkeiten zur Sprachrezeption und die Fähigkeiten zur Sprachproduktion, sind unter der kognitionswissenschaftlichen Perspektive Fähigkeiten in der Informationsverarbeitung. Bei der Sprachrezeption wird der Umgebung Information entnommen, beispielsweise in der Form akustischer Signale. Diese Information wird ausgewertet und umgeformt, mit anderer Information, etwa Gedächtnisinhalten, in Beziehung gesetzt und eventuell abgespeichert. Die Verarbeitung der Information kann darüber hinaus eine Handlung, etwa in der Form einer Sprachproduktion, auslösen. Bei der Sprachproduktion wird eine Intention zunächst in sprachliche Strukturen umgesetzt. Dies geschieht in mehreren Schritten unter Ausnutzung der abgespeicherten Informationen über Sprache, wie sie etwa im Lexikon vorliegen. Die sprachlichen Strukturen dienen dann letztlich der Ansteuerung der bei der Artikulation (bzw. beim Schreiben) genutzten Muskulatur, wodurch ein externes Signal ausgebildet wird.

Um die Bedeutung dieser Sichtweise besser zu verstehen, kann sie mit der Sichtweise kontrastiert werden, die im vorangegangenen Artikel dargestellt wurde. Bei einer Betrachtung der neurobiologischen Grundlagen von Sprache steht das Gehirn als physikalisches Objekt im Vordergrund, bei einer kognitionswissenschaftlichen Betrachtung von Sprachverarbeitung interessieren die ablaufenden, informationsverarbeitenden Prozesse, wobei von deren physikalischer Implementation weitgehend abstrahiert wird. Noch deutlicher wird dieser Unterschied, wenn man ihn in