Stefan Koelsch

Ein neurokognitives Modell der Musikperzeption

Towards a neural basis of music perception

Summary

Music perception involves complex brain functions underlying acoustic analysis, auditory memory, auditory scene analysis, as well as processing of musical syntax and semantics. Moreover, music perception potentially affects emotion, influences the autonomic, the hormonal, as well as the immune system, and activates pre-motor and motor representations. During the last years, research activities on different aspects of music processing and their neural correlates have rapidly progressed. This article provides an overview of recent developments and a framework for the perceptual side of music processing. This framework lays out a model of the cognitive modules involved in music perception, and attempts to provide information about the time course of activity of some of these modules, as well as research findings about where in the brain these modules might be located.

Zusammenfassung

Der Wahrnehmung von Musik liegen komplexe Hirnfunktionen zugrunde; diese dienen akustischer Analyse, auditorischem Gedächtnis, auditorischer Gestaltbildung, sowie der Verarbeitung musikalischer Syntax und Semantik. Außerdem kann Musikwahrnehmung Effekte haben auf Emotionen, das vegetative Nervensystem, das Hormon- und das Immunsystem. Schließlich kann die Wahrnehmung von Musik (prä)motorische Handlungsrepräsentationen aktivieren. Im Laufe der letzten Jahre hat sich die Erforschung unterschiedlicher Aspekte der Neurokognition der Musik rasant entwickelt. Dieser Artikel gibt einen Überblick über diese Entwicklung, und fasst bisherige Forschung zur Neurokognition der Musikperzeption in einem Modell zusammen. Dieses Modell enthält Informationen über die unterschiedlichen Module, die in die Wahrnehmung von Musik involviert sind, sowie Informationen darüber, mit welchem Zeitverlauf einige dieser Module arbeiten, und wo im Gehirn diese Module wahrscheinlich lokalisiert sind.

Keywords

music, brain, syntax, semantics, immune system

Einleitung

Im Laufe des vergangenen Jahrzehnts wurde Musik zunehmend als wertvolles Werkzeug zur Erforschung menschlicher Kognition und zugrunde liegender neuronaler Korrelate entdeckt. Musik ist einer der ältesten und grundlegendsten sozial-kognitiven Bereiche des Menschen. Es wird angenommen, dass die menschlichen musikalischen Fähigkeiten eine phylogenetische Schlüsselrolle für die Evolution von Sprache hatten, und dass gemeinschaftliches Musizieren wichtige evolutionäre Funktionen wie Kommunikation, Kooperation, Gruppenkoordination und soziale Kohäsion hatte bzw. hat (siehe dazu z. B. Zatorre & Peretz, 2001). Ähnlich wird im Hinblick auf die Ontogenese angenommen, dass Kleinkinder Sprache auf Basis prosodischer Information erwerben (Jusczyk, 1999), und dass musikalische Kommunikation in früher Kindheit (wie z. B. Spiel-, Wiegen- und Schlaflieder) eine wichtige Rolle für die Entwicklung emotionaler, kognitiver und sozialer Fertigkeiten von Kindern spielen (s. dazu z. B. Trehub, 2003). Musik ist ein allgegenwärtiges Phänomen: In allen menschlichen Kulturen haben Menschen Musik gemacht und sich an Musik erfreut. Nur Menschen komponieren, erlernen das Spielen von Musikinstrumenten, und nur Menschen machen Musik in Gruppen. Gemeinschaftliches Musikmachen ist eine höchst anspruchsvolle Aufgabe für das menschliche Gehirn, an dem praktisch alle uns bekannten kognitiven Prozesse beteiligt sind: Musikmachen involviert Wahrnehmung, Handlung, Lernen, Gedächtnis, Emotion, soziale Kognition, usw. Dieser Reichtum macht Musik zu einem idealen Instrument zur Erforschung des menschlichen Gehirns.

Wenn wir Musik hören, wird die auditorische Information in unterschiedlichen Bereichen des Gehirns verarbeitet; daraufhin treten möglicherweise körperliche Effekte auf, und/oder die musikalische Wahrnehmung wird bewußt. Dieser Artikel präsentiert ein Modell unterschiedlicher Module der Musikperzeption (Abb. 1; für Untersuchungen zur Musikproduktion siehe z. B. Bangert & Altenmüller, 2003; Repp & Knoblich, 2004). Dieses Modell soll aus Sicht der biologischen Psychologie die neuronalen Grundlagen der Musikperzeption (und weitere damit zusammenhängende physiologische Prozesse) beschreiben und erklären.

Neurokognitives Modell der Musikwahrnehmung.

Frühe Verarbeitungsstufen

Akustische Informationen (d. h. Druckschwankungen der Luft) werden zunächst im Innenohr in neuronale Impulse umgewandelt. Diese Impulse werden im auditorischen Hirnstamm (v. a. im oberen Olivenkomplex und im inferioren Colliculus) weiterverarbeitet: Schon im Hirnstamm zeigen Neurone spezifische Antwortmuster für Tonhöhe, spektrale Information (Klangfarbe und Rauigkeit), Intensität, und interaurale Disparitäten (Sinex *et al.*, 2003; Langner u. Ochse, im Druck). Diese Vorverarbeitung auditorischer Information ermöglicht die Ortung von Gefahren bereits auf der Ebene des Thalamus'. Vom Thalamus aus gibt es starke neuronale Verbindungen in den (primären) auditorischen Kortex; es gibt jedoch auch direkte Verbindungen zwischen Thalamus und Amygdala (LeDoux, 1993) sowie zwischen Thalamus und Orbitofrontalkortex (Öngür & Price, 2000; siehe auch Siebel & Winkler, 1996). Diese Strukturen sind entscheidend in emotionale Prozesse (Amygdala), in die Evaluation sensorischer Information (Orbitofrontalkortex) und in die Kontrolle emotionalen Verhaltens (ebenfalls Orbitofrontalkortex) involviert. Im auditorischen Kortex (höchstwahrscheinlich sowohl in primären als auch in angrenzenden sekundären auditorischen Feldern) werden akustische Merkmale wie Tonhöhe, Tonchroma, Klangfarbe, Intensität und Rauigkeit extrahiert¹ (Tramo *et al.*, 2002; Patel & Balaban, 2001; Schönwiesner *et al.*, 2002; Warren *et al.*, 2003; Fishman *et al.*, 2001). Die diesen Extraktionen zugrundeliegenden Operationen sind elektrisch vermutlich in sog. evozierten Potentialen² mit einer Latenzzeit bis zu ca. 100 Millisekunden reflektiert (z. B. P1 und N1; zu Effekten musikalischen Trainings auf diese Operationen siehe Pantev *et al.*, 1998; 2001). Details darüber, wie und wo im auditorischen Kortex diese Operationen stattfinden, sind größtenteils noch unbekannt. Warren *et al.* (2003) berichten, dass Änderungen des Tonchromas v. a. in Teilen des auditorischen Kortex' repräsentiert sind, die anterior vom primären auditorischen Kortex liegen (in Teilen des planum polare, d. h. anterior vom Heschl'schen Gyrus), und Änderungen der Tonhöhe v. a. in Teilen des auditorischen Kortex' repräsentiert sind, die posterior vom primären auditorischen Kortex liegen (im planum temporale)³. Interessanterweise kann ein

1 Tonhöhe korreliert perzeptuell mit akustischer Frequenz. c' und c'' klingen jedoch sehr ähnlich, obwohl die Frequenz von c'' doppelt so hoch ist wie die von c' . Diese Ähnlichkeit basiert auf demselben Tonchroma der beiden Töne. Im Gegensatz dazu klingen c' und cis' sehr unähnlich, obwohl die Frequenz von cis' nur ca. 1.04 mal höher ist als die von c' . Diese Unähnlichkeit basiert auf dem unterschiedlichen Tonchroma beider Töne. Das heißt, die Frequenz ist nicht die einzige Dimension, die zur Tonwahrnehmung beiträgt. Für eine detailliertere Beschreibung siehe z. B. Krumhansl (Krumhansl, 1990).

2 Zur Erklärung neurowissenschaftlicher Begriffe siehe auch Musiktherapeutische Umschau Band 25, 2004, v. a. S 81 ff.

3 Der mittlere Teil des Heschl'schen Gyrus (Teil des primären auditorischen Kortex') wird sowohl durch Rauschen als auch durch Töne aktiviert. Der laterale Teil des Heschl'schen Gyrus (der Anteil, der bereits zum sekundären auditorischen Kortex gehört) reagiert stärker auf Töne und ist in die Verarbeitung sowohl von Tonhöhe als auch Tonchroma involviert (Warren *et al.*, 2003).

einzigster Ton (d. h. ein Bruchteil der akustischen Information, die z. B. ein Wort ausmacht) bedeutungstragende Information wie «hoch», «rauh», «dumpf», »weich« oder »hell« vermitteln.

Nach der Extraktion akustischer Merkmale erreicht die auditorische Information das auditorische sensorische Gedächtnis und Verarbeitungsstufen, in denen auditorische Gestalten gebildet werden. Die Operationen des auditorischen sensorischen Gedächtnisses sind elektrisch zumindest teilweise in der Mismatch-Negativity (MMN) reflektiert (Näätänen, 2001; die MMN ist eine Komponente des ereigniskorrelierten Hirnpotentials¹, EKP, siehe auch weiter unten). Anhand der MMN wurden Effekte musikalischen Trainings z. B. auf Akkord- und Tondiskrimination (Koelsch *et al.*, 1999), Enkodierung von Melodien (Fujioka *et al.*, 2004; Tervaniemi *et al.*, 2001), Gruppierungen von Tonfolgen (van Zuijlen *et al.*, 2004) und auditorische räumliche Aufmerksamkeit (Nager *et al.*, 2003) untersucht. Vergleichbare Trainingseffekte wurden auch für die Verarbeitung von Phonemen gefunden (Näätänen, 2001).

Die Hauptgeneratoren der MMN (also neuronale Korrelate des auditorischen sensorischen Gedächtnisses) wurden im auditorischen Kortex lokalisiert (innerhalb und in direkter Nachbarschaft des primären auditorischen Kortex²). Neurone, die sich im frontalen Kortex befinden (vermutlich im inferioren frontolateralen Kortex, Brodmann-Areale (BA) 45 und 44, möglicherweise auch im dorsolateralen präfrontalen Kortex, z. B. dem inferioren frontalen Sulcus), scheinen ebenfalls entscheidend in die Generierung der MMN involviert zu sein (Näätänen, 2001; Doeller *et al.*, 2003).

Die Formierung auditorischer Gestalten beinhaltet Prozesse melodischer und rhythmischer Gruppierung, d.h. einen Großteil der »auditory scene analysis« und der »auditory stream segregation« (Bregman, 1994). Auf dieser Verarbeitungsstufe werden akustische Ereignisse auf der Basis von Gestaltprinzipien wie z. B. Ähnlichkeit, Nähe und Kontinuität gruppiert. Beispielsweise werden die Töne eines Akkordes als Akkord wahrgenommen, weil sie zeitgleich gespielt werden. Werden zu einer Sequenz von Akkorden, die auf dem Klavier im tiefen Register gespielt werden, die Töne einer Melodie (ebenfalls auf dem Klavier) im hohen Register gespielt, werden die Melodietöne aufgrund des Prinzips der Nähe als zur Melodie gehörend wahrgenommen (und nicht als Teiltöne der Akkorde). Wenn die Melodietöne auf dem Cello gespielt werden (zeitgleich mit den Akkorden auf dem Klavier), werden die Cellotöne wegen ihrer ähnlichen Klangfarbe als Melodie gehört (Prinzip der Ähnlichkeit). Wenn zwei Melodielinien (z. B. auf zwei Flöten gespielt) sich kreuzen, wird die eine Melodielinie als fallend und die andere als aufsteigend (Prinzip der Kontinuität) empfunden. Im täglichen Leben sind diese Operationen von entscheidender Wichtigkeit, um akustischen Objekten folgen und eine kognitive Repräsentation der akustischen Umwelt herstellen zu können (z. B. um die Stimme eines Gesprächspartners von Umgebungsgeräuschen zu trennen).

Die Formierung auditorischer Gestalten ist wahrscheinlich eng gebunden an eine Stufe der genaueren Analyse von Intervallen, z. B. einer detaillierteren Verarbeitung von Tonhöhen-Relationen zwischen den Tönen eines Akkordes (um zu be-

stimmen, ob es sich um einen Dur- oder Mollakkord handelt, ob es sich um einen Akkord in Grundstellung oder in einer Umkehrung handelt usw.), oder den Tonhöhen-Relationen zwischen den Tönen einer Melodie, oder den Relationen von Zeit-Intervallen. Melodie- und Zeitintervalle scheinen relativ unabhängig voneinander verarbeitet zu werden: In der Literatur finden sich Läsionsstudien, die isolierte Defizite für Tonhöhendiskrimination bzw. die Unterscheidung von Zeitintervallen zeigen (Peretz & Zatorre, 2005; Di Pietro *et al.*, 2004); funktionell-bildgebende Studien konnten diese beiden Prozesse bisher jedoch nicht dissoziieren (Griffiths *et al.*, 1999).

Es wird angenommen, dass die Analyse der Kontur einer Melodie (die Teil der Formierung auditorischer Gestalten ist) insbesondere den rechten Gyrus temporalis superior (STG, v. a. den posterioren Anteil) involviert, und dass detailliertere Intervall-Analysen sowohl den posterioren als auch den anterioren Anteil des STG bilateral involvieren (Peretz & Zatorre, 2005; Liegeois-Chauvel *et al.*, 1998; Patterson *et al.*, 2002). Besonders das Planum temporale wird mit der Verarbeitung von Tonhöhen-Intervallen sowie von Tonsequenzen in Verbindung gebracht (Patterson *et al.*, 2002; Zatorre *et al.*, 1994), und es wird angenommen, dass das Planum temporale eine wichtige Struktur für die »auditory scene analysis« und die »auditory stream segregation« ist (Griffiths & Warren, 2002).

Obwohl die Funktionen dieser Verarbeitungsstufen eine entscheidende Rolle für auditive Wahrnehmung im täglichen Leben spielen (besonders die Funktionen der auditory stream segregation und der auditory scene analysis sind wichtig für die Erkennung auditorischer Objekte und die Trennung von Nutz- und Störschall), sind die neuronalen Korrelate der Gestaltformation wie auch der genauen Intervall-Analyse noch weitgehend unbekannt (für einen Überblick siehe Carlyon, 2004; Fishman *et al.*, 2004).

Wenn die Intelligenz ins Spiel kommt

Im Anschluss an die bereits genannten Verarbeitungsstufen wird beim Hören musikalischer Sequenzen eine initiale syntaktische Struktur gebildet. In jeder Art von Musik werden perzeptuell diskrete Elemente (wie Töne, Intervalle und Akkorde) entsprechend syntaktischer Regularitäten zu Sequenzen arrangiert (Koelsch & Friederici, 2003; Patel, 2003; Tillmann *et al.*, 2000; Koelsch, 2005). Die Analyse musikalischer Struktur erfordert das Herstellen von Relationen zwischen strukturellen Elementen komplexer auditorischer Sequenzen, z. B. das Herstellen der Relation einer Akkordfunktion zu einem vorhergegangenen harmonischen Kontext (zu Zeitverlauf und neuronalen Korrelaten dieser Prozesse siehe Kasten 1). Ähnliche Operationen existieren wahrscheinlich für die Verarbeitung von Rhythmus und Metrum (zu Untersuchungen der Detektion von Phrasengrenzen beim Hören von Musik siehe Knösche *et al.*, 2005).

Der Verarbeitung musikalischer Syntax scheinen stark automatisierte neuronale Prozesse zugrunde zu liegen: Elektrophysiologische Effekte musik-syntaktischer

Verarbeitung wurden beobachtet, wenn Versuchspersonen ein Buch lesen oder ein Video-Spiel spielen, und harmonische Priming-Effekte können auch beobachtet werden, wenn die harmonische Dimension musikalischer Information aufgabenirrelevant ist und Versuchspersonen Phoneme gesungener Akkorde unterscheiden (Bigand *et al.*, 2001).

Interessanterweise haben zahlreiche Studien gezeigt, dass auch sog. Nichtmusiker (d.h. Personen ohne formales musikalisches Training) ein sehr genaues implizites Wissen musikalischer Syntax haben (Koelsch & Friederici, 2003; Koelsch, 2005). Dieses Wissen wird wahrscheinlich durch alltägliche Hörerfahrungen erworben. Nota bene erfordert musik-syntaktische Verarbeitung die Verarbeitung weitreichender Relationen innerhalb musikalischer Sequenzen auf der Komplexitäts-Ebene der sog. Phrasenstrukturgrammatik (Fitch & Hauser, 2004). Die Fähigkeit der Verarbeitung dieser Grammatik ist eine allgemeine Fähigkeit des menschlichen Gehirns; nicht-menschliche Primaten sind nicht in der Lage, diese Grammatik zu erfassen (Fitch & Hauser, 2004). Daher ist es sehr wahrscheinlich, dass nur Menschen musik-syntaktische Information auf der Stufe der Phrasenstrukturgrammatik adäquat verarbeiten können.

Das Ergebnis musik-syntaktischer Verarbeitungsprozesse kann emotionale Effekte und eine (semantische) Bedeutung haben (Meyer, 1956): Ein strukturell irreguläres musikalisches Ereignis (z. B. eine irreguläre Akkordfunktion) kann eine emotionale (oder affektive) Reaktion hervorrufen, und solche Ereignisse können eine musikalische Bedeutung haben (Komponisten benutzen solche Ereignisse als Ausdrucksmittel). Weitere syntaktische Verarbeitungsstufen können Prozesse struktureller Re-Analyse umfassen; es wird angenommen, dass diese Prozesse elektrophysiologisch (d.h. in ereigniskorrelierten Hirnpotentialen) in späten Positivierungen reflektiert sind, v. a. der sog. P600 (Patel *et al.*, 1998; die P600 wird gelegentlich auch als »late positive component«, LPC, bezeichnet; Besson & Faita, 1995).

Wie der Körper auf Musik reagiert

Eine weitere Dimension der Verarbeitung musikalischer Information umfasst die Möglichkeit der Vitalisierung des Individuums durch Aktivität des vegetativen Nervensystems im Zusammenhang mit der Integration musikalischer und nicht-musikalischer (geistiger, körperlicher und emotionaler) Informationen in (multi-modalen) Assoziationskortex, wahrscheinlich parietalen Assoziationskortex im Bereich der BA 7. Effekte der Verarbeitung von Musik auf das vegetative Nervensystem wurden bisher v. a. durch Messungen der elektrodermalen Aktivität und der Herzrate untersucht (Kalfha *et al.*, 2002; Blood & Zatorre, 2001; Panksepp & Bernatzky, 2002; Sloboda, 1991).

Prozesse der Vitalisierung wiederum können Einfluss haben auf Prozesse innerhalb des Immunsystems; Wirkungen der Musikwahrnehmung auf das Immunsystem sind z. B. anhand von Konzentrations-Änderungen von Immunglobulin A im

Speichel gemessen worden (Hucklebridge et al., 2000; McCraty et al., 1996; Kreutz et al., 2004).

Interessanterweise besteht wahrscheinlich ein Zusammenhang zwischen diesen Prozessen des Immunsystems und (prä)motorischer Aktivität beim Musikmachen (Kreutz et al., 2004). Nota bene können die neuronalen Aktivitäten der späten Stadien der Musik-Perzeption identisch sein mit den neuronalen Aktivitäten der frühen Stadien der Handlungsplanung und -initiierung (Rizzolatti & Craighero, 2004; Janata et al., 2002b). Rezente Studien haben gezeigt, dass Musikperzeption mit Handlungsplanung interferieren kann (Drost et al., 2005; Drost et al., im Druck), dass bereits das bloße Hören von Klavierstücken zu (prä)motorischer Aktivität von Fingerrepräsentationen bei Pianisten führen kann, und dass bereits das bloße Hören von Melodien zu (prä)motorischer Aktivität der Repräsentation des Kehlkopfes führen kann (sogar bei sog. Nichtmusikern, Koelsch et al., im Druck a).

Handlungsinduktion durch Musikperzeption (auch beim Mitwippen, Mitklatschen, Mittanzen, oder Mitsingen) hat wahrscheinlich auch soziale Funktionen wie z. B. das Herstellen von Bindungen zwischen Individuen einer Gruppe, als auch zwischen Individuen unterschiedlicher Gruppen (Hagen & Bryant, 2003). Interessanterweise werden diese evolutionär vorteilhaften sozialen Aspekte des Musikmachens begleitet von positiven Effekten auf das Immunsystem; diese positiven Effekte repräsentieren möglicherweise einen wichtigen Ursprung der Evolution kooperativen, gemeinschaftlichen Musikmachens beim Menschen.

Handlungsinduktion durch Musikperzeption wird höchstwahrscheinlich begleitet von Impulsen in die *Formatio reticularis* (im Hirnstamm, zum Entlassen von Energie z. B. bei freudiger Erregung)⁴. Die *Formatio reticularis* ist sowohl mit Strukturen des auditorischen Hirnstamms, als auch mit dem auditorischen Kortex verbunden (Levitt u. Moore 1979). Durch diese Verbindungen wird wahrscheinlich die Verarbeitung neu eintreffender Informationen beeinflusst.

Musik und Sprache

Wie bereits erwähnt haben interessanterweise auch sog. Nichtmusiker die Fähigkeit, Wissen über musikalische Syntax zu akquirieren, Musik zu verstehen und sich an Musik zu erfreuen. Diese Befunde stützen die Annahme, dass eine (phylogenetisch betrachtet) höchst entwickelte Musikalität eine natürliche und allgemeine Fähigkeit des menschlichen Gehirns ist (Koelsch & Friederici, 2003). Diese Annahme wird auch gestützt durch Studien, die nahe legen, dass die musikalischen Fähigkeiten des Menschen eine Vorraussetzung sind für Spracherwerb und –verarbeitung: Säuglinge und Kleinkinder akquirieren beträchtliche Information über Wort- und Phrasengrenzen (möglicherweise auch über Wortbedeutung) durch

⁴ Die *formatio reticularis* ist das physiologische Korrelat des Antriebs, der vitale Funktionen des Organismus spürbar zum Ausdruck bringt und Handlungsbereitschaft anzeigt (siehe dazu auch Siebel & Winkler, 1996).

unterschiedliche prosodische Informationen (d.h. über die musikalischen Aspekte der Sprache wie z. B. Sprechmelodie, -metrum, -rhythmus, und -timbre; z. B. Juszyk, 1999). Außerdem ist eine genaue Wahrnehmung von Tonhöhenrelationen wichtig für das Verständnis (und das Sprechen) von Tonsprachen, wobei selbstverständlich auch andere Sprachen eine akkurate prosodische Analyse erfordern, um die Struktur und Bedeutung gesprochener Sprache zu verstehen. Die Annahme einer engen Verbindung zwischen Sprache und Musik wird auch unterstützt durch Befunde stark überlappender (und teilweise identischer) neuronaler Ressourcen für die Verarbeitung von Sprache und Musik sowohl bei Erwachsenen, als auch bei Kindern (Patel, 2003; Koelsch *et al.*, 2003; Koelsch *et al.*, 2005; im Druck b; Schön *et al.*, 2004; siehe auch Kasten 1 und 2).

Dies legt nahe, dass das menschliche Gehirn, zumindest im Kindesalter, Musik und Sprache nicht als separate Domänen versteht, sondern eher Sprache als eine spezielle Art von Musik.

Ausblick

Das hier vorgestellte Modell der Musikperzeption soll nicht nur dem besseren Verständnis der Musikperzeption dienen, sondern auch helfen, Aspekte der Musikverarbeitung zu identifizieren, die noch unzureichend erforscht sind. Im Hinblick auf die Verarbeitung musikalischer Semantik z. B. ist noch unklar, mit welchen physikalischen Eigenschaften die Bedeutung kurzer akustischer Signale und längerer komplexer musikalischer Phrasen assoziiert ist. Untersucht ist bisher auch noch nicht, welche dieser physikalischen Eigenschaften eine universale, und welche eine kulturell bestimmte Bedeutung haben.

Im Hinblick auf die Erforschung von Emotion mit Musik fällt auf, dass bisher erst vier international publizierte funktionell-bildgebende Studien zu diesem Thema existieren (Blood *et al.*, 1999; Blood & Zatorre, 2001; Brown *et al.*, 2004; Koelsch *et al.*, im Druck b), obwohl gerade Musik ideal als experimenteller Stimulus zur Erforschung von Emotion benutzt werden kann. Nota bene ist Musik besonders geeignet für die Erforschung positiver Emotion, ein Aspekt, der bisher in der Emotionsforschung allgemein stark vernachlässigt wurde. Ähnlich sind die Wirkungen von Musik auf das vegetative (und folglicherweise auf das hormonelle) (Fukui & Yamashita, 2003), sowie auf das Immunsystem bisher erst wenig erforscht. Aus physiologischer Sicht ist der Zusammenhang zwischen Emotion, vegetativem, hormonellem, und Immunsystem unbestreitbar; dieser Zusammenhang findet in der Musiktherapie ja oft Anwendung. Trotz der möglichen Effekte der Musikperzeption auf vitalisierende Prozesse und das Immunsystem sind diese Effekte bisher jedoch bemerkenswerterweise kaum erforscht; zudem sind kognitive Prozesse (und deren zugrundeliegenden neuronale Korrelate), die diese Effekte beeinflussen, bisher noch weitgehend unklar.

Relativ neu ist auch die Erforschung von Handlungsplanung und -kontrolle mit Musik (Repp & Knoblich, 2004; Drost *et al.*, 2005; Drost *et al.*, im Druck). Studien

in diesem Bereich können durch Musik Planung und Kontrolle hoch komplexer Handlungen untersuchen, sowie den Erwerb von Handlungsfertigkeiten und Einflüsse von Emotionen auf Handlungen (Palmer & Pfordresher, 2003). Der starke Einfluss von Musik (v. a. Rhythmus) auf Handlungsfunktionen macht Musik zu einem wertvollen Werkzeug zur Untersuchung gemeinsamer Mechanismen und gemeinsamer Repräsentationen von Wahrnehmung und Handlung.

Ein weiterer interessanter Ausblick ist die Erforschung sozialer Kognition mit Musik. Musizieren in einer Gruppe (»joint action for music production«) ist immer eine soziale Situation, die Kooperation und Kommunikation erfordert. Mit Musik können Einflüsse sozialer Situationen sowohl auf Musikperzeption als auch auf Musikproduktion untersucht werden. Untersuchungen in diesem Bereich würden idealerweise auch Effekte berücksichtigen, die gemeinschaftliches Musizieren auf das vegetative und das Immunsystem, und damit auf die menschliche Gesundheit hat.

Das in diesem Artikel vorgestellte Modell der Musikperzeption beinhaltet im Gegensatz zu früheren Modellen auch Module syntaktischer und semantischer Verarbeitung sowie Module der Vitalisierung und des Immunsystems. Es soll nicht nur helfen, Musikperzeption besser zu verstehen, sondern auch, zukünftige Forschungen bereits in ihrer Planung besser einzuordnen und Verbindungen zu möglicherweise assoziierten Prozessen und Aktivitäten zu berücksichtigen. Insbesondere Prozesse semantischer Verarbeitung von Musik und Effekte der Musikperzeption auf Vitalisierung und auf das Immunsystem können auch im Bereich musiktherapeutischer Forschungen sicherlich fruchtbar weiter untersucht werden.

Verarbeitung musikalischer Syntax

In dur-moll tonaler Musik sind Akkordfunktionen innerhalb harmonischer Sequenzen entsprechend syntaktischer Regularitäten arrangiert (Abb. 1a, b). Harmonische Regularitäten bilden lediglich einen Teil musikalischer Syntax, andere strukturelle Aspekte umfassen melodische, rhythmische, und metrische Struktur (möglicherweise auch Klangfarben- und andere Strukturen). Neuropsychologische Studien mit Elektroencephalographie und Magnetencephalographie¹ haben gezeigt, dass musik-syntaktische Irregularitäten relativ frühe Aktivität evozieren, die über frontalen Arealen maximal ist, und die im Zeitbereich um 180-350 ms nach der Darbietung eines Akkordes maximal sind (Abb. 1c). In Experimenten mit isochroner, repetitiver Stimulation ist dieser Effekt um ca. 180-200 ms maximal über rechts-frontalen Elektroden (daher wurde dieser Effekt als early right anterior negativity, ERAN, bezeichnet; Koelsch, 2005; Koelsch & Friederici, 2003; Koelsch *et al.*, im Druck b). In Experimenten, in denen die Darbietung irregulärer Akkorde nicht vorhersagbar ist, hat dieser Effekt eine längere Latenz, und eine eher fronto-temporale Schädelverteilung (auch als right anterior-temporal negativity, RATN, bezeichnet; Patel *et al.*, 1998; Koelsch & Mulder, 2002).

Funktionell-bildgebende Studien mit Akkordsequenz-Paradigmen (Koelsch *et al.*, 2002; 2005; Maess *et al.*, 2001; Tillmann *et al.*, 2003) und Melodien (Janata *et al.*, 2002a) legen nahe, dass das pars opercularis im inferior frontolateralen Kortex (Brodmann-Area 44) in die Verarbeitung musikalischer Syntax involviert ist (bilateral, mit rechts-hemisphärischer Gewichtung, Abb. Id). Diese Struktur scheint jedoch nicht die einzige Struktur zu sein, die in musik-syntaktische Verarbeitung involviert ist: zusätzliche Aktivierungen wurden im anterioren Anteil des Gyrus temporalis superior (STG) (Koelsch *et al.*, 2002; 2005), und im ventro-lateralen prämotorischen Kortex (vlPMC) beobachtet (Janata *et al.*, 2002b; Koelsch *et al.*, 2002; Parsons, 2001). Der anteriore Anteil des STG ist wahrscheinlich auch mit fronto-opercularem Kortex verbunden (Petrides & Pandya, 1988), und spielt auch eine wichtige Rolle für die syntaktische Verarbeitung während der Sprachperzeption (Friederici, 2002). Aktivierungen des inferior frontolateralen Kortex' (IFLC) und des vlPMC wurden in einer Vielzahl von funktionell-bildgebenden Studien im Zusammenhang mit auditorischer Verarbeitung berichtet; in diesen Studien wurden musikalische Stimuli, sprachliche Stimuli, Tonsequenzen, Tonunterscheidungs-Aufgaben, und Aufgaben zur seriellen Prädiktion verwendet (Janata & Grafton, 2003).

Die Verarbeitung struktureller Aspekte sequentieller Information und die Detektion struktureller Irregularitäten erfordert das Herstellen struktureller Relationen zwischen aufeinanderfolgenden Ereignissen. In den o. g. Musik-Studien (die Akkord-Sequenz Paradigmen benutzt haben, um die Verarbeitung harmonischer Struktur zu untersuchen), erforderte die musik-strukturelle Analyse der Akkordfunktionen eine Verarbeitung der harmonischen Relation zwischen einer Akkordfunktion und dem vorhergehenden harmonischen Kontext. Diese Verarbeitung ist für die irregulären Akkorde schwieriger als für die regulären, v. a. weil die Verarbeitung der musik-syntaktischen Relation ungewöhnlicher für die irregulären als für die regulären ist. Diese Schwierigkeit des Herstellens der Relation zwischen irregulärer Akkordfunktion und vorhergehendem harmonischem Kontext scheint zu einer stärkeren Aktivierung der BA44 zu führen (wahrscheinlich einhergehend mit Aktivität im anterioren STG und dem vlPMC). Als Effekt werden die musik-syntaktisch irregulären Akkorde als unerwartet wahrgenommen.

Beispiele für Akkordfunktionen: (a) Der Akkord auf der ersten Skalenstufe wird als Tonika bezeichnet, der Akkord auf dem zweiten Skalenton als Subdominantparallele, der Akkord auf dem fünften Skalenton als Dominante. (b) Die Dominante – Tonika Fortschreitung ist ein reguläres Sequenzende (oben), im Vergleich dazu ist die Fortschreitung von Dominante zur Subdominantparallele weniger regulär, diese Fortschreitung stellt kein Ende der Sequenz dar (unten, der Pfeil zeigt die weniger reguläre Akkordfunktion). (c) Ereigniskorrelierte elektrische Hirnpotentiale, die in einer passiven Hörbedingung evoziert werden durch den jeweils letzten Akkord der in (b) dargestellten Sequenzen. Im Experiment wurden beide Sequenztypen in randomisierter Reihenfolge, mit gleicher Auftrittswahrscheinlichkeit, in allen zwölf Durtonarten dargeboten. Hirnelektrische Antworten auf die irregulären Akkorde unterscheiden sich deutlich von denen auf reguläre Akkorde (am besten in der durchgezogenen Differenzkurve zu sehen, in der die Potentiale der regulären Akkorde von denen der irregulären Akkorde subtrahiert sind). Der erste Unterschied zwischen den beiden Kurven ist maximal um 200 ms nach der Darbietung des fünften Akkordes (Pfeil), und reflektiert musik-syntaktische Verarbeitungsprozesse. (d) Aktivierungen (kleine Kugeln), die in funktionell-bildgebenden Studien im Zusammenhang mit musik-syntaktischen Verarbeitungsprozessen berichtet wurden; diese Studien benutzen Akkordsequenz-Paradigmen (Koelsch et al., 2005; Maess et al., 2001; Koelsch et al., 2002; Tillmann et al., 2003) und Melodien (Janata et al., 2002a). Die weißen Kreise zeigen die gemittelten Koordinaten dieser Aktivierungen (stereotaktische Koordinaten).

Verarbeitung musikalischer Semantik

Musik ist ein Kommunikationsmittel, obwohl Musik natürlich in unserer Kultur üblicherweise anders als Sprache eingesetzt wird, um bedeutungstragende Information zu übermitteln (aber siehe auch Carreiras *et al.*, 2005). Unterschiedliche Aspekte musikalischer Bedeutung umfassen (a) musikalische Semantik übermitteln durch Information, die an Objekte erinnert (z. B. an einen Vogel), oder musikalische Information, die Eigenschaften bezeichnet (z. B. *hoch, hell, schnell*), (b) musikalische Semantik, die durch das Entstehen bzw. das Erkennen einer Stimmung vermittelt wird (z. B. *fröhlich*), (c) Bedeutung durch extramusikalische Assoziationen (z. B. eine Nationalhymne), und (d) Bedeutung, die durch das Arrangement formaler Strukturen entsteht (Spannung, Auflösung, Überraschung durch einen unerwarteten Akkord, usw.; Meyer, 1956; Krumhansl, 1997). Eine Vielzahl musikalischer Klänge und Formen sind mit einer festen semantischen Bedeutung assoziiert, z. B. Klänge, die mit Konzepten wie »rauh«, »warm«, »hell«, oder »weich« assoziiert sind, und musikalische Phrasen, die z. B. »freundlich«, »ärgerlich«, oder »gigantisch« klingen. Weil einige musikalische Formen und Klänge prosodische (und andere Gesten) imitieren, ist ihre Bedeutung höchstwahrscheinlich interkulturell universal. Andere musikalische Formen haben eine kulturell bestimmte Bedeutung, z. B. ein Kirchenchoral und das Wort »Andacht«.

Wir führten zu diesem Thema ein semantisches Priming-Experiment durch, in dem (a) Sätze sowie (b) kurze musikalische Exzerpte als Prime-Stimuli präsentiert wurden (die Exzerpte wurden von normalen Musik-CDs aufgenommen) (Koelsch *et al.*, 2004). Diese Prime-Stimuli hatten entweder einen starken oder einen schwachen semantischen Bezug zu einem Zielwort. Zielwörter waren abstrakte und konkrete Wörter (z. B. *Illusion, Weite, Keller, König, Nadel, Treppe, Fluss, Mann*)⁵. In der Sprachbedingung (in der die Zielwörter der Darbietung von Sätzen folgten), evozierten die semantisch unpassenden Wörter eine deutliche sog. N400 Komponente (d.h. ein negatives hirnelektrisches Potential, das um ca. 400 ms nach der Darbietung eines Wortes maximal ist, siehe Abb. II links). Dieser Befund repliziert den klassischen semantischen Priming-Effekt (bei dem Wörter, die semantisch nicht zum vorhergehenden Kontext passen, ein N400 Potential evozieren). Der Effekt reflektiert, dass kognitive Prozesse semantischer Verarbeitung abhängig waren vom Grad der semantischen Relation zwischen Zielwort und vorhergehendem Satz. In der Musik-Bedingung (wenn die Zielwörter nicht der Darbietung von Sätzen, sondern der Darbietung von ca. 10 Sekunden langen musikalischen Exzerpten folgten), wurde der gleiche N400 Effekt evoziert durch Wörter, die semantisch nicht zur Bedeutung der vorher gespielten Musik passten (verglichen mit Wörtern, die semantisch zur Bedeutung der Musik passten, Abb. II rechts). Diese Ergebnisse zeigen,

5 Die Stimuli sowie der Artikel können von der Seite <http://www.stefan-koelsch.de> heruntergeladen werden.

dass musikalische Information Repräsentationen bedeutungsvoller Konzepte aktivieren kann, und dass Musik einen systematischen Einfluss auf die semantische Verarbeitung von Wörtern haben kann. Dies zeigt, dass Musik bedeutungstragende Information übermitteln kann, und dass musikalisches Priming identische Effekte auf die semantische Verarbeitung von Wörtern haben kann wie sprachliches Priming. Nota bene kannten die Versuchspersonen die musikalischen Exzerpte nicht, daher können die Priming-Effekte nicht auf eventuelle Kenntnisse z. B. des Titels eines Musikstückes zurückgeführt werden. Des weiteren unterschieden sich die N400 Effekte nicht zwischen Zielwörtern mit und ohne emotionalem Gehalt, was zeigt, dass musikalische Bedeutung nicht auf emotionale Aspekte beschränkt ist.

Ereigniskorrelierte elektrische Hirnpotentiale, die durch semantisch passende (durchgezogene Linie) und unpassende (gepunktete Linie) Wörter evoziert wurden, nach der Darbietung von Sätzen (links) und Musik (rechts). Sowohl in der Sprach-Bedingung, als auch in der Musik-Bedingung, evozierten Wörter, die semantisch nicht zum vorhergehenden Satz oder Musikstück passten, eine sog. N400 Komponente (im Vergleich zu Wörtern, die semantisch zum vorhergehenden Prime-Stimulus passten, Pfeil). Dies zeigt, dass nicht nur sprachliche, sondern auch musikalische Informationen einen systematischen Einfluss auf die semantische Verarbeitung von Wörtern haben kann.

Literatur

Die hervorgehobenen Literaturangaben werden zur Einführung in das Thema empfohlen.

- Bangert, M.; Altenmüller, E.O. (2003): Mapping perception to action in piano practice: A longitudinal DC-EEG study. *BMC Neuroscience* 4: 4-26.
- Besson, M.; Faita, F. (1995): An event-related potential study of musical expectancy: Comparison of musicians with nonmusicians. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance* 21: 1278-1296.
- Bigand, E.; Tillmann, B.; Poulin, B.; D'Adamo, D.A.; Madurell, F. (2001): The effect of harmonic context on phoneme monitoring in vocal music. *Cognition* 81: B11-B20.
- Blood, A.; Zatorre, R.J. (2001): Intensely pleasurable responses to music correlate with activity in brain regions implicated in reward and emotion. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 98: 11818-11823.
- Blood, A.J.; Zatorre, R.; Bermudez, P.; Evans, A.C. (1999): Emotional responses to pleasant and unpleasant music correlate with activity in paralimbic brain regions. *Nature Neuroscience* 2: 382-387.
- Bregman, A.S. (1994): *Auditory Scene Analysis: The Perceptual Organization of Sound*. MIT Press. Cambridge.
- Brown, M.; Martinez, M.J.; Parsons, L.M. (2004): Passive music listening spontaneously engages limbic and paralimbic systems. *NeuroReport* 15: 2033-2037.
- Carlyon, R.P. (2004): How the brain separates sounds. *Trends in Cognitive Sciences* 8: 465-471.
- Carreiras, M.; Lopez, J.; Rivero, F.; Corina, D. (2005): Linguistic perception: Neural processing of a whistled language. *Nature* 433: 31-32.
- Di Pietro, M.; Laganaro, M.; Leemann, B.; Schnider, A. (2004): Receptive amusia: Temporal auditory deficit in a professional musician following a left temporo-parietal lesion. *Neuropsychologia* 42: 868-977.
- Doeller, C.F.; Opitz, B.; Mecklinger, A.; Krick, C.; Reith, W.; Schröger, E. (2003): Prefrontal cortex involvement in preattentive auditory deviance detection: Neuroimaging and electrophysiological evidence. *NeuroImage* 20: 1270-1282.
- Drost, U.C.; Rieger, M.; Braß, M.; Gunter, TC; Prinz, W. (2005): Action-effect coupling in pianists. *Psychological Research* 69: 233-241.
- Drost, U.C.; Rieger, M.; Braß, M.; Gunter, TC; Prinz, W. (im Druck). When hearing turns into playing: Movement induction by auditory stimuli in pianists. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*.
- Fishman, Y.I.; Arezzo, J.C.; Steinschneider, M. (2004): Auditory stream segregation in monkey auditory cortex: effects of frequency separation, presentation rate, and tone duration. *Journal of the Acoustical Society of America* 116: 1656-1670.
- Fishman, Y.I.; Volkov, I.O.; Noh, M.D.; Garell, P.C.; Bakken, H.; Arezzo, J.C.; Howard, M.A.; Steinschneider, M. (2001): Consonance and dissonance of musical chords: Neural correlates in auditory cortex of monkeys and humans. *Journal of Neurophysiology* 86: 2761-2788.
- Fitch, W.T.; Hauser, M.D. (2004): Computational Constraints on syntactic processing in a nonhuman primate. *Science* 303: 377-380.
- Friederici, A.D. (2002): Towards a neural basis of auditory sentence processing. *Trends in Cognitive Sciences* 6: 78-84.
- Fujioka, T.; Trainor, L.J.; Ross, B.; Kakigi, R.; Pantev, C. (2004): Musical training enhances automatic encoding of melodic contour and interval structure. *Journal of Cognitive Neuroscience* 16: 1010-1021.
- Fukui, H.; Yamashita, M. (2003): The effects of music and visual stress on testosterone and cortisol in men and woman. *Neuroendocrinology Letters* 24: 173-180.
- Griffiths, T.D.; Johnsrude, I.; Dean, J.L.; Green, G.G. (1999): A common neural substrate for the analysis of pitch and duration pattern in segmented sound. *NeuroReport* 10: 3825-3830.

- Griffiths, T.D.; Warren, J.D. (2002): The planum temporale as a computational hub. *Trends in Neurosciences* 25: 348-353.
- Hagen, E.H.; Bryant, G.A. (2003): Music and dance as a coalition signaling system. *Human Nature* 14: 21-51.
- Hucklebridge, F.; Lambert, S.; Clow, A.; Warburton, D.M.; Evans, P.D.; Sherwood, N. (2000): Modulation of secretory immunoglobulin A in saliva; response to manipulation of mood. *Biological Psychology* 53: 25-35.
- Janata, P.; Birk, J.L.; Van Horn, J.D.; Leman, M.; Tillmann, B.; Bharucha, J.J. (2002a): The cortical topography of tonal structures underlying Western music. *Science* 298, 2167-2170.
- Janata, P.; Grafton, S.T. (2003): Swinging in the brain: Shared neural substrates for behaviors related to sequencing and music. *Nature Neuroscience* 6: 682-687.
- Janata, P.; Tillmann, B.; Bharucha, J.J. (2002b): Listening to polyphonic music recruits domain-general attention and working memory circuits. *Cognitive Affective & Behavioral Neuroscience* 2: 121-140.
- Jusczyk, P.W. (1999): How infants begin to extract words from speech. *Trends in Cognitive Sciences* 3: 323-328.
- Kalfha, S.; Peretz, I.; Blondin, J.-P.; Manon, R. (2002): Event-related skin conductance responses to musical emotions in humans. *Neuroscience Letters* 328: 145-149.
- Knösche, T.R.; Neuhaus, C.; Haueisen, J.; Alter, K.; Maess, B.; Friederici, A.D.; Witte, O.W. (2005): Perception of phrase structure in music. *Human Brain Mapping* 24: 259-273.
- Koelsch, S. (2005): Neural substrates of processing syntax and semantics in music. *Current Opinion in Neurobiology* 15, 1-6.
- Koelsch, S.; Friederici, A.D. (2003): Towards the neural basis of processing structure in music: Comparative results of different neurophysiological investigation methods. *Annals of the New York Academy of Sciences* 999: 15-27.
- Koelsch, S.; Fritz, T.; Schulze, K.; Alsop, D.; Schlaug, G. (2005): Adults and children processing music: An fMRI study. *NeuroImage* 25: 1068-1076.
- Koelsch, S.; Fritz, T.; von Cramon, D.Y.; Müller, K.; Friederici, A.D. (im Druck a): Investigating Emotion with Music: An fMRI study. *Human Brain Mapping*.
- Koelsch, S.; Grossmann, T.; Gunter, T.C.; Hahne, A.; Schröger, E.; Friederici, A.D. (2003): Children processing music: Electric brain responses reveal musical competence and gender differences. *Journal of Cognitive Neuroscience* 15: 683-693.
- Koelsch, S.; Gunter, T.C.; von Cramon, D.Y.; Zysset, S.; Lohmann, G.; Friederici, A.D. (2002): Bach speaks: a cortical « language-network » serves the processing of music. *NeuroImage* 17: 956-966.
- Koelsch, S.; Gunter, T.C.; Wittfoth, M.; Sammler, D. (im Druck b): Interaction between syntax processing in language and in music: An ERP study. *Journal of Cognitive Neuroscience* 17.
- Koelsch, S.; Kasper, E.; Sammler, D.; Schulze, K.; Gunter, T.C.; Friederici, A.D. (2004): Music, Language, and Meaning: Brain Signatures of Semantic Processing. *Nature Neuroscience* 7: 302-307.
- Koelsch, S.; Mulder, J. (2002): Electric brain responses to inappropriate harmonies during listening to expressive music. *Clinical Neurophysiology* 113: 862-869.
- Koelsch, S.; Schröger, E.; Tervaniemi, M. (1999): Superior attentive and pre-attentive auditory processing in musicians. *NeuroReport* 10: 1309-1313.
- Kreutz, G.; Bongard, S.; Rohrmann, S.; Hodapp, V.; Grebe, D. (2004): Effects of Choir Singing or Listening on Secretory Immunoglobulin A, Cortisol, and Emotional State. *Journal of Behavioral Medicine* 27: 623-635.
- Krumhansl, C.L. (1990): *Cognitive foundations of musical pitch*. Oxford University Press. New York.
- Krumhansl, C.L. (1997): An exploratory study of musical emotions and psychophysiology. *Canadian Journal of Experimental Psychology* 51: 336-352.

- Langner, G.; Ochse, M. (im Druck): The neural basis of pitch and harmony in the auditory system. *Musicae Scientiae*.
- LeDoux, J.E. (1993): Emotional memory systems in the brain. *Behavioural Brain Research* 58: 69-79.
- Levitt, P.; Moore, R.Y. (1979): Origin and organization of brainstem catecholamine innervation in the rat. *Journal of Comparative Neurology* 186: 505-529.
- Liegeois-Chauvel, C.; Peretz, I.; Babai, M.; Laguitton, V.; Chauvel, P. (1998): Contribution of different cortical areas in the temporal lobes to music processing. *Brain* 121:1853-1867.
- Maess, B.; Koelsch, S.; Gunter, T.C.; Friederici, A.D. (2001): 'Musical Syntax' is processed in Broca's area: An MEG-study. *Nature Neuroscience* 4: 540-545.
- McCraty, R.; Atkinson, M.; Rein, G.; Watkins, A.D. (1996): Music enhances the effect of positive emotional states on salivary IgA. *Stress Medicine* 12, 167-175.
- Meyer, L.B. (1956): *Emotion and meaning in music*. University of Chicago Press. Chicago.
- Näätänen, R. (2001): The perception of speech sounds by the human brain as reflected by the mismatch negativity (MMN) and its magnetic equivalent (MMNm). *Psychophysiology* 38: 1-21.
- Nager, W.; Kohlmetz, C.; Altenmüller, E.; Rodriguez-Fornells, A.; Münte, T.F. (2003): The fate of sounds in conductors' brains: An ERP study. *Cognitive Brain Research* 17: 83-93.
- Öngür, D.; Price, J.L. (2000): The organization of networks within the orbital and medial prefrontal cortex of rats, monkeys and humans. *Cerebral Cortex* 10: 206-219.
- Palmer, C.; Pfordresher, P.Q. (2003): Incremental planning in sequence production. *Psychological Review* 110: 683-712.
- Pankseep, J.; Bernatzky, G. (2002): Emotional sounds and the brain: the neuro-affective foundations of musical appreciation. *Behavioural Proceedings* 60: 133-155.
- Pantev, C.; Oostenveld, R.; Engelien, A.; Ross, B.; Roberts, L.E.; Hoke, M. (1998): Increased auditory cortical representation in musicians. *Nature* 392: 811-814.
- Pantev, C.; Roberts, L.E.; Schulz, M.; Engelien, A.; Ross, B. (2001): Timbre-specific enhancement of auditory cortical representation in musicians. *NeuroReport* 12: 169-174.
- Parsons, L. (2001): Exploring the functional neuroanatomy of music performance, perception, and comprehension. *Annals of the American Academy of Sciences* 930: 211-231.
- Patel, A. (2003): Language, music, syntax and the brain. *Nature Neuroscience* 6: 674-681.
- Patel, A.; Balaban, E. (2001): Human pitch perception is reflected in the timing of stimulus-related cortical activity. *Nature Neuroscience* 4: 839-844.
- Patel, A.D.; Gibson, E.; Ratner, J.; Besson, M.; Holcomb, P.J. (1998): Processing syntactic relations in language and music: An event-related potential study. *Journal of Cognitive Neuroscience* 10: 717-733.
- Patterson, R.D.; Uppenkamp, S.; Johnsrude, I.S.; Griffiths, T.D. (2002): The processing of temporal pitch and melody information in auditory cortex. *Neuron* 36: 767-776.
- Peretz, I.; Zatorre, R.J. (2005): Brain organization for music processing. *Annual Review of Psychology* 56: 89-114.
- Petrides, M.; Pandya, D.N. (1988): Association fiber pathways to the frontal cortex from the superior temporal region in the rhesus monkey. *Journal of Comparative Neurology* 273: 52-66.
- Repp, B.H.; Knoblich, G. (2004): Perceiving action identity: How pianists recognize their own performance. *Psychological Science* 15: 604-609.
- Rizzolatti, G.; Craighero, L. (2004): The mirror-neuron system. *Annual Review of Neuroscience* 27: 169-192.
- Schön, D.; Magne, C.; Besson, M. (2004): The music of speech: Music training facilitates pitch processing in both music and language. *Psychophysiology* 41: 341-349.
- Schönwiesner, M.; von Cramon, D.Y.; Rübsamen, R. (2002): Is it tonotopy after all? *NeuroImage* 17: 1144-1161.
- Siebel, W.A.; Winkler, T. (1996): *Noosomatik V* (2. Aufl.). Glaser-Verlag. Wiesbaden.

- Sinex, D.G.; Guzik, H.; Li, H.; Henderson-Sabes, J. (2003): Responses of auditory nerve fibers to harmonic and mistuned complex tones. *Hearing Research* 182: 130-139.
- Sloboda, J. (1991): Music structure and emotional response: Some empirical findings. *Psychology of Music* 19: 110-120.
- Tervaniemi, M.; Rytönen, M.; Schröger, E.; Ilmoniemi, R.J.; Näätänen, R. (2001): Superior formation of cortical memory traces for melodic patterns in musicians. *Learning & Memory* 8: 295-300.
- Tillmann, B.; Bharucha, J.; Bigand, E. (2000): Implicit learning of Tonality: A self-organized approach. *Psychological Review* 107: 885-913.
- Tillmann, B.; Janata, P.; Bharucha, J.J. (2003): Activation of the inferior frontal cortex in musical priming. *Cognitive Brain Research* 16: 145-161.
- Tramo, M.J.; Shah, G.D.; Braida, L.D. (2002): Functional role of auditory cortex in frequency processing and pitch perception. *Journal of Neurophysiology* 87: 122-139.
- Trehub, S. (2003): The developmental origins of musicality. *Nature Neuroscience* 6: 669-673.
- van Zuijlen, T.L.; Süssman, E.; Winkler, I.; Näätänen, R.; Tervaniemi, M. (2004): Grouping of sequential sounds – An event-related potential study comparing musicians and nonmusicians. *Journal of Cognitive Neuroscience* 16: 331-338.
- Warren, J.D.; Uppenkamp, S.; Patterson, R.D.; Griffiths, T.D. (2003): Separating pitch chroma and pitch height in the human brain. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 100: 10038-10042.
- Zatorre, R.J.; Peretz, I. (2001): *The Biological Foundations of Music* (Annals of the New York Academy of Sciences, Vol. 930). The New York Academy of Sciences. New York.
- Zatorre, R.; Evans, A.C.; Meyer, E. (1994): *Journal of Neuroscience* 14: 1908-1919.

Dr. habil. Stefan Koelsch, Max-Planck-Institut für Kognitions- und Neurowissenschaften, zur Zeit Leitung der Selbstständigen Nachwuchsgruppe »Neurokognition der Musik« am Max-Planck-Institut für Kognitions- und Neurowissenschaften, Stephanstraße 1a, D-04103 Leipzig, E-Mail: koelsch@cbs.mpg.de

Anmerkung

Ich danke W.A. Siebel und den Mitgliedern meiner Gruppe (Tom Fritz, Sebastian Jentschke, Benedicte Poulin, Daniela Sammler und Katrin Schulze) für wichtige Anregungen bei der Erstellung des Musik-Modells.