

Musikphysiologie

Funktionelle und dysfunktionelle Plastizität bei Musikern

M. Bangert und E. Altenmüller, Hannover

Zusammenfassung

Untersuchungen zur Neuroplastizität haben auf Verhaltens- und zellulärer Ebene gezeigt, dass die Relevanz der Stimuli von großer Bedeutung für die Ausprägung zentralnervöser Adaptationen ist. Offensichtlich scheint das Musizieren eine derartige Relevanz zu besitzen, denn professionelle Musiker sind ideal, um Effekte der Neuroplastizität zu studieren. Zwei Gründe können dafür angeführt werden: 1.) Musizieren schließt überaus komplexe sensorische und motorische Funktionen ein und 2.) Musizieren erfordert jahrelanges Üben.

In diesem Übersichtsartikel sollen die durch das Musizieren ausgelösten strukturellen und funktionellen zentralnervösen Veränderungen dargestellt werden, wobei in erster Linie die Ergebnisse bildgebender Verfahren berücksichtigt werden. Plastizität lässt sich in auditiven und sensomotorischen Arealen von Musikern darstellen. Strukturelle Veränderungen finden sich darüber hinaus im Bereich des Balkens und des Kleinhirns von Musikern. Auditiv-sensomotorische Integration führt bereits nach 20 Minuten zu Veränderungen der neuronalen Konnektivität. Als Beispiel für dysfunktionelle Plastizität gilt die Musiker-Dystonie, deren Grundlage eine Verschmelzung sensorischer Fingerrepräsentationen ist.

Summary - Functional and Dysfunctional Plasticity in Musicians

Studies of experience-driven neuroplasticity at the behavioral, ensemble, cellular and molecular levels have shown that the structure and significance of the eliciting stimulus can determine the changes that result. Professional musicians represent an ideal model in which to investigate plastic changes in the human brain. There are three advantages to studying musicians: the complexity of the eliciting stimulus, music, the extent of their exposure to this stimulus and the fact that almost everybody is interested in the results of the studies. In this

review we focus on the functional and anatomical differences that have been observed in musicians by modern neuroimaging methods. Plastic adaptations of the auditory as well as the sensory-motor system are not only reflected in functional but also in morphological changes. Auditory-sensorimotor integration is accompanied by rapid modulations of neuronal connectivity. Finally, dysfunctional plasticity in musicians leads to degradation of extensively trained fine motor skills.

Key-Words

Musicians, neuroplasticity, auditory processing, sensory-motor integration, musicians' dystonia

1. Einleitung

Motto:

„Die Kompliziertesten und doch am Perfektesten koordinierten Willkürbewegungen im ganzen Tierreich sind die Bewegungen der menschlichen Hand und der Finger. Und vielleicht werden bei keiner anderen menschlichen Aktivität die ungeheuren Leistungen des Gedächtnisses, der komplexen Integration und der muskulären Koordination eines professionellen Pianisten übertroffen“.

(Homer W. Smith, übersetzt aus : From Fish to Philosopher. Boston, Little Brown, 1953: pp 197)

Das Schwierigste, was der Mensch vollbringen kann, ist professionelles Musizieren auf hohem Niveau. Dieser das oben stehende Motto verkürzende Satz ist provokant formuliert und wird nicht sogleich jedem einleuchten. Der Leser wird vielleicht fragen, ob nicht die Fingerfertigkeit begnadeter Neurochirurgen oder die Geschicklichkeit großer Jongleure mindestens genauso hoch anzusetzen sind. Zweifellos handelt es sich auch hier um außerordentliche Leistungen, die einige Aspekte mit dem Musizieren gemeinsam haben. Höchste räumliche und zeitliche Präzision und hohe Geschwindig-

keit des Bewegungsablaufes benötigen auch diese Fertigkeiten. Aber das Musizieren zeichnet sich durch zwei weitere Besonderheiten aus: Zum einen wird das musikalische Ergebnis einer unmittelbaren und äußerst kritischen Kontrolle durch das Gehör unterzogen, und zum anderen sind die Bewegungen beim Musizieren eng an die Affekte gebunden, und dies in zweierlei und durchaus gegensätzlicher Hinsicht: Musik gilt einerseits als „Sprache des Gefühls“ und soll Emotionen ausdrücken, andererseits bewegt sich ein professioneller Musiker in einem unerbittlichen gesellschaftlichen Belohnungs- und Bestrafungssystem – zumindest in unserer so genannten „Hochkultur“. Negative Emotionen, Angst vor falschen Tönen, vor einer schlechten Kritik oder vor einem Tadel des Dirigenten sind bei Musikern keine Seltenheit. Vielleicht sind starke intrinsische Motivation und der hohe Verhaltensdruck die Kräfte, die Musiker zu ihren Höchstleistungen antreiben, die sich dann wiederum in Adaptationen des Zentralnervensystems spiegeln. Musizieren ist **das** Paradigma für Neuroplastizität.

In den folgenden Abschnitten soll dies ausgeführt werden. Zunächst werden Anpassungsvorgänge des auditiven Systems in Zusammenhang mit professionellem Gehörtraining abgehandelt, danach die des motorischen Systems. Es folgt eine Darstellung der neuronalen Dynamik, die musikalisches Lernen und die damit einher gehende auditiv-sensomotorische Integration begleiten. Abschließend wird als Schattenseite der neuronalen Adaptation und als mögliche Folge des „Überübens“ die Musiker-Dystonie als Beispiel für maladaptive zentralnervöse Plastizität thematisiert.

Spezialisierung des auditorischen Systems

Dass die jahrelange tägliche Beschäftigung mit einem Musikinstrument bis hin zur Konzertreife wahrscheinlich einen enormen modulierenden Einfluss auf die Organisation zentralnervöser Strukturen hat, ist bereits auf neuroanatomischer Ebene zu erkennen. So weist die primäre Hörrinde bei hochtrainierten Musikern einige Besonderheiten auf: Bei über absolutes Gehör verfügenden Musikern ist die (bei allen Menschen vorhandene) morphometrische Asymmetrie zwischen linkem und rechtem planum temporale ausgeprägter als bei nicht-absoluthörenden Musikern (Schlaug et al. 1995a).

Die Ausdehnung der grauen Substanz im antemedialen Anteil der Heschlschen Querwindung (die weitestgehend deckungsgleich mit dem als primärer auditorischer Kortex bekannten Areal ist) ist bei Musikern mehr als doppelt so groß wie bei Nichtmusikern (Schneider et al. 2002). Selbst ein Areal, das im klassischen Verständnis nicht mit Musik in Verbindung gebracht wird, sondern mit dem Sprechen, – das Broca-Areal – weist bei Musikern im Vergleich zu Nichtmusikern eine erhöhte Dichte grauer Substanz auf (Sluming et al. 2002).

Die Indizien für eine Spezialisierung erschöpfen sich allerdings nicht in anatomischen Unterschieden. Mit bildgebenden Verfahren lässt sich eine Reihe von funktionellen Besonderheiten entdecken, die für Musiker einzigartig sind. Wir wollen unsere Betrachtungen bei den primären auditorischen Arealen der Großhirnrinde beginnen und uns dann in Richtung zunehmend komplexerer Verarbeitung vortasten, d.h. entlang sekundärer und tertiärer Hörareale bis hin zum Präfrontalen Kortex (Stirnlappen) und damit dem Sitz hochassoziativer, multimodaler Integrationsleistungen.

Schneider und Kollegen konnten in der oben bereits erwähnten morphologisch-magneto-physiologischen (MEG) Untersuchung zusätzlich zu den anatomischen Unterschieden demonstrieren, wie sich musikalisches Training bereits auf der Ebene primärer sensorischer Kortexareale plastisch auswirken kann (Schneider et al. 2002). In der Heschlschen Querwindung traten während der Reizung mit Amplitudenmodulierten akustischen Stimuli bei Musikern doppelt so hohe Aktivierungsamplituden wie bei Nichtmusikern auf.

Pantev und Kollegen präsentierten ihren Versuchspersonen einzelne Geigen- und Trompetentöne als auditorische Reize und beobachteten die magnetischen Feldreaktionen der primären Hörrinde. Die aus den MEG-Daten ermittelten Dipolquellen haben in der Regel (d. h. bei Nichtmusikern) vergleichbare Amplituden unabhängig von der klanglichen Charakteristik des Reizes. Geigen- und Trompetentöne beispielsweise führen zur gleichen Reaktion wie ein sinusförmiger Stimulus. Bei trainierten Musikern hingegen sind die Antworten auf Instrumentaltöne um etwa 25 Prozent gegenüber denen auf Sinustöne erhöht: Sie sind für genau die Klangfarbe besonders ausgeprägt, die dem erlernten Instrument des jeweiligen Musikers entspricht (Pantev et al. 2001).

Exkurs text:**Melodieverarbeitung in der Hörrinde des Großhirns – nicht nur bei Musikern**

Wie im visuellen System sind im auditorischen bestimmte Zellgruppen auf bestimmte Eigenschaften der Laute spezialisiert und abstrahieren diese aus der Gesamtinformation, die die Rezeptoren aufnehmen. Die Eigenschaften der Laute, z. B. Frequenz oder Klangfarbe, werden in unterschiedlich organisierten Bereichen des auditorischen Kortex verarbeitet: das Frequenzmuster in den tonotop geordneten, andere Qualitäten, z. B. Lautstärke und Klangfarbe, an anderer Stelle. Einzelne Zellen in AI antworten selektiv auf bestimmte Frequenzen akustischer Testreize. Die Region ist mehrfach tonotop organisiert, so dass Zellen mit tieferer Bestfrequenz anterior, Zellen mit höherer Bestfrequenz posterior zu finden sind. In beiden Hemisphären scheint es eine dorsal-ventrale Spezialisierung innerhalb des Temporalkortex zu geben (Gross 1983). Beim Menschen evokiert eine elektrische Stimulation des STG häufiger auditorische Halluzinationen, eine Stimulation des inferioren temporalen Gyrus häufiger visuelle Halluzinationen (Penfield & Perot 1963).

Möglicherweise existieren bereits im primären auditorischen Kortex auf einfache Melodieverarbeitung spezialisierte Neurone. Zahlreiche Neurone im auditorischen Kortex von Primaten zeigen eine viel stärkere Antwort auf Abfolgen zweier Töne als auf Reizung mit Einzeltönen (Brosch et al. 1999). Daraus kann geschlossen werden, dass der auditorische Kortex über Merkmalsdetektoren für Tonfolgen verfügt (Newman & Symmes 1979). McKenna und Mitarbeiter (1989) behaupten, Einzelneurone gefunden zu haben, die selektiv auf Tonsequenzen mit bis zu fünf Tönen reagieren. Schon diese einfache frequenzselektive Funktion, also die Analyse, ob ein aktuell gehörter Ton höher oder tiefer ist als der unmittelbar zuvor gehörte, unterliegt einer lateralen Spezialisierung des rechten primären auditorischen Kortex (Johnsrude et al. 2000).

Die ersten Hinweise auf eine Spezialisierung von Hirnarealen bei der Verarbeitung von Melodien lieferte Milner 1962, als sie bei Patienten mit rechtsseitigen Läsionen des Temporallappens bemerkte, dass die Verarbeitung von Tonmustern und Klangfarben, nicht aber einfache Frequenzdiskrimination, beeinträchtigt war. Neuere Untersuchungen (Platel et al. 1997, Penhune et al. 1998) kommen zum selben Ergebnis: die Verarbeitung von Klangfarben findet rechtshemisphärisch statt, die von Rhythmus und Tonhöhen linkshemisphärisch. Inzwischen deuten eine Reihe von Untersuchungen darauf hin, dass die linkstemporale Tonhöhenverarbeitung nur in Versuchsanordnungen mit isolierten Frequenzdiskriminationsaufgaben auftritt. Stehen die von Probanden bzw. Patienten zu beurteilenden Tonhöhen allerdings im Kontext einer Folge von Tönen, also einer Melodie, tritt offenbar ein grundlegendes Umschalten der zuständigen kortikalen Ressourcen von links nach rechts auf. Die Arbeiten, welche die Serialität von Melodien als Spezialfall allgemeiner auditiver Verarbeitung erkannt haben, seien im folgenden kurz skizziert:

Deutsch führte 1978 eine experimentalphysiologische Studie zum Arbeitsgedächtnis durch, in der die Versuchspersonen Tonfrequenzen innerhalb melodischer Kontexte vergleichen sollten. Ein statistischer Nebeneffekt wurde zum interessanten Hauptergebnis: Bei der gestellten Aufgabe schnitten Linkshänder signifikant besser ab als Rechtshänder. Ganz ähnlich deuten die dichotischen Hörversuche¹ von Peretz und Morais (1979) an Nichtmusikern auf eine Bevorzugung des linken Ohrs (mithin der rechten Hemisphäre) bei der Bearbeitung harmonischer Reize.

Als sehr fruchtbar für die funktionelle Neuroanatomie hat sich auch bei dieser Fragestellung das Studium von umschriebenen Hirnläsionen herausgestellt: Ein Haupteffekt einer rechtstemporalen Läsion, besonders wenn der rechte STG betroffen ist, scheint neben Einbußen der Detektionsfähigkeit für Klangfarben (Samson & Zatorre 1994, Kohlmetz et al. 2003) die Beeinträchtigung der Fähigkeit zu sein, tonale Melodien perzeptuell zu erfassen (Zatorre 1985, Samson & Zatorre 1988). Anhand von Volks- und Kinderliedern bemerkten Samson und Zatorre (1991, 1992) eine Dissoziation sprachlicher und musikalischer Komponenten auf linke und rechte Hemisphäre: Je nach Lateralisation der Temporallappenläsion zeigten Patienten selektive Ausfälle beim Erkennen entweder des Textes oder der Melodie eines Liedes. Für gesunde Probanden wurde der Befund von Tervaniemi und Mitarbeitern (1999b) bestätigt, die überdies nachwiesen, dass diese lateralisierte Aufgabenteilung auf einer rein präattentiven Ebene gewährleistet ist.

Fallstudien an Kallosotomie-Patienten (Läsion des Balkens; Tramo & Bharucha 1991) weisen auf eine Rechtslateralisation der Erzeugung von Erwartungen für das Fortschreiten harmonischer Folgen hin. Auch Erdler und Mitarbeiter (1999) fanden bei der Verarbeitung von Akkordfolgen ausschließlich rechtslaterale Aktivierung.

Zatorre (2000) schlägt eine hemisphärische Spezialisierung auditorischer Teilaufgaben bereits für die primäre Hörrinde vor: Der linke auditorische Kortex, der insgesamt über weniger, aber dafür stärker myelinisierte und damit schnellere Neurone verfügt als der rechte, ist für die Verarbeitung zeitkritischer Information des akustischen Signals besonders geeignet (z. B. Sprache und Rhythmusverarbeitung), während die rechte Hörrinde, die aufgrund der schwachen Bemerkung mehr Zellen auf gleichem Raum versammelt und damit eine feinere Tuning-Abstufung erlaubt, zeitlich träge präzise spektrale Informationen aus dem Signal extrahiert (z. B. Sprachprosodie und musikalische Tonsequenzen). Auch in subkortikalen Strukturen findet sich eine solche laterale Spezialisierung wieder, wie Griffiths (2000) anhand der exklusiven Rolle der rechten Basalganglien bei der Genese musikalischer Halluzinationen zeigen konnte. Aus physikalischer Sicht macht eine solche sensorische Spezialisierung durchaus Sinn, da Zeit- und Frequenzunschärfe nicht gleichzeitig beliebig verkleinert werden können ($\Delta f \cdot \Delta t \geq 1$) – mit anderen Worten: Eine präzise Frequenzanalyse geschieht immer auf Kosten der zeitlichen Genauigkeit – und umgekehrt.

(¹ Experimentelle Technik, bei der über Kopfhörer jeweils nur eines der beiden Ohren mit einem Reiz oder Reizanteil beschallt wird.)

Auch bei komplexeren ganzzahligen Frequenzgemischen sind Musiker im Vorteil, wie sich mit Hilfe der N100-Komponente des ereigniskorrelierten Potentials nachweisen lässt. Es handelt sich um einen negativen Ausschlag des EEG nach 100 ms, deren Ursprung (im Falle auditiver Stimulation) im primären auditorischen Kortex zu suchen ist. Die N100-Welle ist ausschließlich bei Musikern während der Präsentation von Mehrklängen erhöht, wenn die betreffenden Akkorde konsonant sind (Regnault et al. 2001). Am Institut für Musikphysiologie und Musiker-Medizin stießen wir kürzlich auf das erstaunliche Phänomen, dass die P200-Welle (positiver Ausschlag des EEG-Potentials) bei einer Gruppe von professionellen Pianisten gegenüber einer Anfängergruppe eine auf bis zu ~150 ms verkürzte Latenz aufwies (Bangert 2001). Typische Komponenten des ereigniskorrelierten Potentialverlaufs spiegeln bestimmte Stufen der Reizverarbeitung wider: Die P200-Komponente wird mit der eigentlichen Perzeption in Verbindung gebracht (Rugg & Coles 1995). Besson und Mitarbeiter hatten bereits 1994 gezeigt, dass eine weitere EEG-Welle bei trainierten Musikern mit kürzeren Latenzen auftritt. Es handelte sich um das P300-Potential, das als Korrelat der kognitiven Auswertung des semantischen Informationsgehaltes des Reizes gilt. Musiker mit absolutem Gehör haben für bestimmte Aufgabensorten sogar noch kürzere P300-Latenzen als nicht absolut hörende Musiker (Crummer et al. 1994). Ist die Latenz der P200 und der P300 also ein Indikator für die Geschwindigkeit und Effizienz der auditorischen Perzeptionsleistungen, so könnten diese Verarbeitungsleistungen durch Training stark verbessert werden, wie die geschilderten Ergebnisse nahe legen.

Ein dritter wesentlicher Parameter bei der Detektion und Diskrimination einer Schallquelle ist neben der Analyse der Frequenz und der Zeitstruktur die räumliche Ortung des Senders. Dirigenten sind mehr als jeder andere Musiker auf ein besonders hochauflösendes Richtungshören angewiesen. In der Tat konnte von Münte in Zusammenarbeit mit uns gezeigt werden, dass besonders in der Peripherie des auditorischen Feldes die Gruppe der Dirigenten anderen Musikern (Pianisten) und Nichtmusikern in dieser Hinsicht überlegen sind (Münte et al. 2001). Hier spielt möglicherweise eine Spezialisierung von subkortikalen, also am Anfang der Hörbahn gelegenen, Kernen eine Rolle.

Das Erleben von Musik lässt sich naturgemäß nicht anhand einfacher Schallreize nachvollziehen, wie sie in der Laborsituation üblich sind. Musik besteht aus hochkomplexen akustischen Ereignisketten; entsprechend sollte ge-

rade in den Verarbeitungszentren des Gehirns, die über die primäre Schallanalyse hinausgehen, sowohl musikspezifische (siehe Exkurs) als auch Musiker-spezifische Verarbeitung zu erwarten sein. Hinweise auf erfahrungsspezifische Verarbeitung in höheren auditorischen Arealen liefert die sogenannte *mismatch negativity* (MMN). Die MMN ist eine frontale negative Komponente im ereigniskorrelierten Potential, die mit präattentiver Detektion von Unregelmäßigkeiten in akustischen Stimuli in Verbindung gebracht wird. Der Ursprung dieser Komponente wird in Neuronen des superioren Temporallappens einschließlich der Projektionen aus dem Frontallappen vermutet (Picton et al. 2000, Tiitinen et al. 1993, Tervaniemi et al. 1999a). Eine solche MMN findet sich bei der Präsentation von leicht „unharmonischen“ Akkorden in einer Abfolge von Dur-Akkorden bei Musikern, nicht aber bei Nichtmusikern (Kölsch et al. 1999).

Nicht nur die Frequenzverarbeitung, sondern auch die auditive Zeitverarbeitung ist bei professionellen Musikern messbar verfeinert. So zeigen diese bei Tönen, die innerhalb einer gleichmäßigen Abfolge von Tönen um nur 20 ms versetzt sind, eine ausgeprägte MMN, während bei Nichtmusikern eine zeitliche Abweichung von mindestens 50 ms nötig ist, um eine solche Reaktion auszulösen (Rüsseler et al. 2001).

Innerhalb der rechten Hemisphäre kommt insbesondere frontotemporalen Übergangsarealen, die den Superioren Temporalen Gyrus (STG), den dorsolateralen Präfrontalen Kortex (dPFC) und den supraorbitalen Präfrontalen Kortex umfassen, eine besondere Bedeutung bei der Verarbeitung von akustisch dargebotem oder imaginiertem melodischem Material zu. Dieses stellt durch seine zeitliche Ausdehnung und serielle Anordnung spezielle Anforderungen an Arbeitsgedächtnis, zeitliche Integration und Abgleich mit erinnerten Tonfolgen (ein internes Erfahrungsmodell zur Antizipation der Fortsetzung eines laufenden Stimulus kann das Signal-Rausch-Verhältnis künftiger Reize verbessern). Die MMN, die bei einer Verletzung der musikalischen Hörerwartung (Ton- oder Akkordfolgen) evoziert wird, ist im EEG rechts anterior lokalisiert und tritt sogar bei musikalisch ungeschulten Laien auf (Kölsch et al. 2000). Der Befund ist deshalb so bemerkenswert, weil die Einstufung einer Reizkomponente als „die Erwartung verletzend“ bei den verwendeten Hörsequenzen ein relativ komplexes implizites Wissen über Regeln der Harmonielehre voraussetzt. Ähnliche vorbewusste Effekte bei der perzeptiven Musikverarbeitung fanden auch Tervaniemi und Mitarbeiter (1997, 1999b).

Wahrnehmungsleistungen können durch Training verbessert werden. Eine ganze Reihe von Aspekten auditiver Wahrnehmung ist bei trainierten Musikern messbar sensibilisiert. Eine Studie von Patel und Mitarbeitern (1998), die in Musikbeispielen analog zu Sprachaufgaben „syntaktische“ Inkongruenzen einführten, belegte ein rechtsanteriores Maximum der Aktivierungsverteilung für spezifische ereigniskorrelierte Komponenten. Petsche und Mitarbeiter (1996) sammelten Hinweise darauf, dass Musiker nicht nur beim imaginierten Spielen ihres Instruments, sondern auch beim bloßen Anhören eines Musikstückes aus dem aktiven Konzertrepertoire ähnliche EEG-Kohärenzmuster in supplementär und prämotorischen Arealen erzeugen wie bei der tatsächlichen Ausführung des Stückes.

Musik ist ein in erster Linie akustisches Phänomen; dennoch sei hier am Rande erwähnt, dass natürlich auch in anderen Modalitäten, die während der Ausbildung zum Berufsmusiker trainiert werden, perzeptuelle Spezialisierungen stattfinden. Das „musikalische Lesegehirn“, ein Kompartiment des Hinterhauptlappens, das nur für das visuelle Erfassen notierter Partituren zuständig zu sein scheint, fanden Nakada und Mitarbeiter (1998) bei der fMRI-Untersuchung einer Gruppe von acht Konzertpianisten.

Je komplexer die erforderliche auditive Verarbeitung ist, um so stärker scheinen gelernte Hörstrategien eine Rolle zu spielen, die sich dann auch in variablen neuronalen Aktivitätsmustern niederschlagen. Das kann in Längsschnittstudien vor und nach dem Training nachgewiesen werden. An den Musikhochschulen existiert das Fach Gehörbildung. In diesem Unterricht werden auditive Diskriminationsfähigkeit, Mustererkennung und die Fertigkeit, musikalische Strukturen zu kategorisieren und zu benennen trainiert. Gehörbildung und musikalisches Lernen im allgemeinen bedeutet den Erwerb zusätzlicher mentaler Repräsentationen von Musik. Ein Beispiel mag dies verdeutlichen. Während ungeübte Hörer eine unbekannte Orchestermusik in der Regel ausschließlich ganzheitlich auditiv erleben, verfügen geschulte Hörer über multiple Repräsentationen. Sie erkennen Instrumente, Strukturen und Stilmerkmale des Stückes, können sie benennen und z.B. als Notenbild zusätzlich visuell repräsentieren. Spielen die Hörer selbst ein

Instrument, wird zusätzlich eine kinästhetisch-senso-motorische Repräsentation der Musik aktiviert. Darüber hinaus gelingt es ihnen aber, zusätzlich zu diesen auditiven, visuellen, sensomotorischen und symbolischen Repräsentationen Musik durchaus wie ungeübte Hörer ganzheitlich wahrzunehmen und unterschiedliche Wahrnehmungsweisen abwechselnd, teilweise auch parallel zu aktivieren (Altenmüller 2001).

Diese verschiedenen mentalen Repräsentationen musikalischer Strukturen werden in unterschiedlichen neuronalen Netzwerken abgelegt. Ein wesentlicher Faktor, der Struktur und Lokalisation der beteiligten neuronalen Netzwerke beeinflusst ist die Art und Weise, wie musikalisches Wissen erworben wurde. So scheint überwiegend prozedurales musikalisches Handlungslernen durch Musizieren ohne verbale Intervention eher auf rechts frontotemporalen Netzwerken zu beruhen, Erwerb von explizitem Faktenwissen „über“ Musik aber eher auf links frontotemporalen Strukturen (Altenmüller et al. 1997). Erste neuronale Korrelate derartiger musikalischer Lernprozesse zeigen sich dabei erstaunlich schnell. Gundhild Liebert untersuchte in unserem EEG-Labor in Zusammenarbeit mit dem Freiburger Musikpädagogen Wilfried Gruhn an einer Gruppe von Musikstudenten die Auswirkungen eines etwa halbstündigen Gehör-Trainings auf auditive Leistung und deren neuronaler Korrelate. Insgesamt 32 rechtshändige junge Musikerinnen und Musiker sollten 140 gemischt dargebotene Dur, Moll, verminderte oder übermäßige Akkorde hören und identifizieren. Während der jeweils zwei Sekunden dauernden Präsentation dieser Akkorde und einer anschließenden zwei Sekunden dauernden Phase des „innerlichen Nach-Hörens“ wurden mit dem Gleichspannungs-EEG (DC-EEG) die Hirnaktivierungsmuster registriert. Abbildung 1 fasst einige der Ergebnisse zusammen. Nach der ersten Messung erhielt eine Gruppe der Versuchspersonen über eine Lernkassette standardisierten Gehörbildungsunterricht, wobei das Lernziel eine Verbesserung der Erkennungsleistung für verminderte oder übermäßige Akkorde war. Eine Kontrollgruppe las eine Kurzgeschichte. Nach der Lernphase wurden dieselben Akkorde in veränderter Reihenfolge präsentiert und wieder die Aktivierungsmuster mit DC-EEG gemessen.

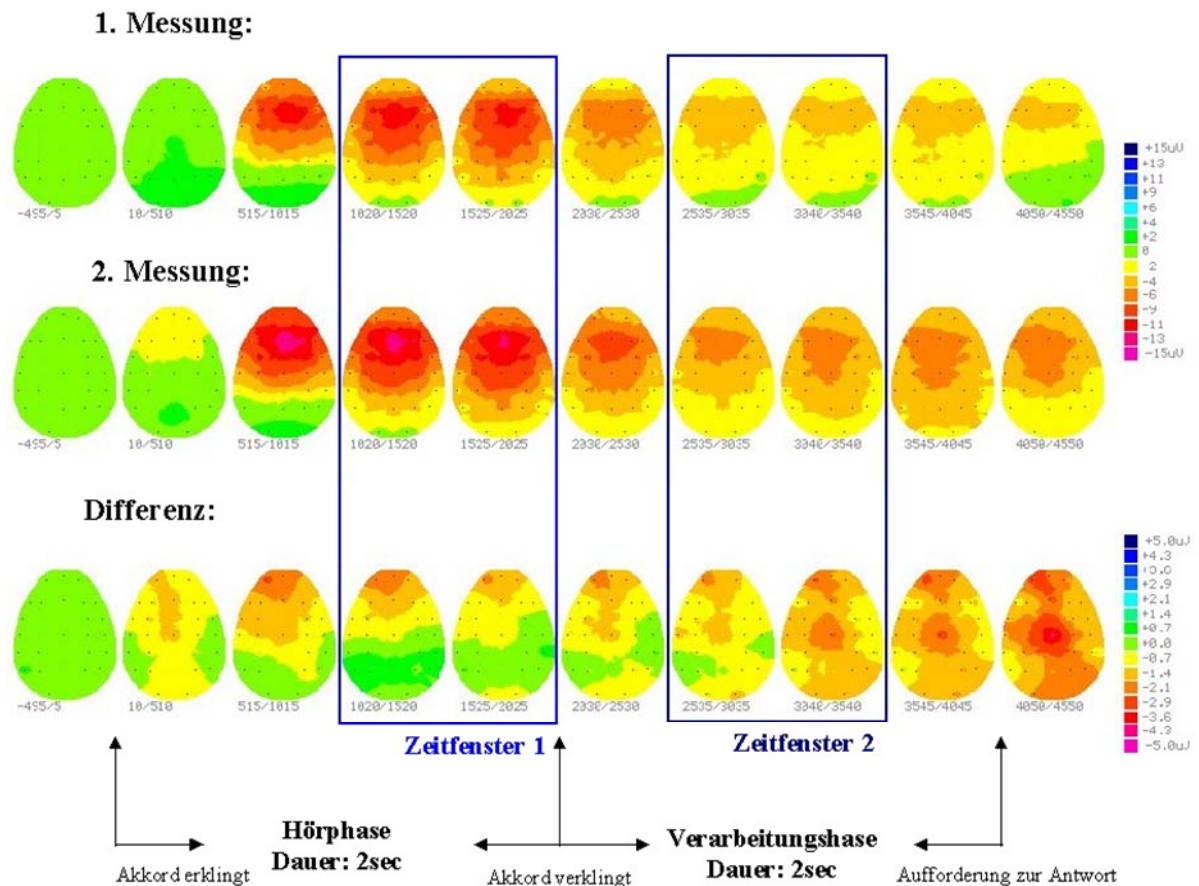


Abb. 1. Aktivierungsmuster vor und nach Gehörbildung. Mit Hilfe des Gleichspannungs-EEGs gemessene Gruppen-Hirnaktivierungsbilder während des Hörens (linke Hälfte) und des inneren Verarbeitens (Audiation) von Akkorden. Die Diagramme sind als Ansichten von oben auf das Gehirn zu verstehen, wobei das Stirnhirn oben, das Hinterhauptshirn jeweils unten ist. Die linke Hemisphäre ist links, die rechte rechts abgebildet. Die Daten von 24 Versuchspersonen sind gemittelt. Alle 500 ms wurde ein Aktivierungsbild erstellt. Hohe Aktivität (Elektronegativität) ist dunkel kodiert, geringe hell. Die obere Reihe zeigt die Aktivierungsbilder vor der halbstündigen Gehörbildung, die Mittlere danach, die untere Reihe zeigt die Differenz. Nach dem Unterricht kann während des inneren Verarbeitens vor allem in der zentral gelegenen sensomotorischen Handrepräsentation eine Mehraktivierung beobachtet werden. (**Modifiziert nach:** Liebert 2001)

Vor dem Training war das Hören der Akkorde von einer ausgedehnten beidseitigen Aktivierung der Stirn- und Schläfenregionen begleitet, ohne dass eine Hirnhälfte dominierte. In der zweiten Messung wies die Kontrollgruppe eine generelle Abnahme der Aktivierung nach dem Lesen der Kurzgeschichte auf, die auf einen unspezifischen Gewöhnungseffekt zurück zu führen ist. In der Trainingsgruppe dagegen kam es nach dem Unterricht zu einer signifikanten Verbesserung der Erkennensleistung in den Zielparametern, die mit einer Zunahme der Aktivität vor allem während der Phase des inneren Hörens – also nach Erklängen des Akkordes einherging. Diese Mehraktivierung betraf vor allem die zentral gelegenen sensomotorischen Areale.

Womit konnte dies zusammenhängen?

Die Versuchspersonen wurden daraufhin befragt, ob sie eine bestimmte Hörstrategie angewandt hätten. Dabei stellte sich heraus, dass einige der Teilnehmer sich nach dem Training die Akkorde mental als Griffe am Klavier vorgestellt hatten, und dass nahezu alle Probanden zu Hause ihr harmonisches Gehör am Klavier schulten. Offenbar wurden durch den halbstündigen Gehörbildungsunterricht die sensomotorischen Repräsentationen der Griffbilder in den Handregionen aktualisiert und dann in der Phase des inneren, abstrakten Hörens gewissermaßen als Hilfsmittel aktiviert (Liebert 2001).

Motorisches Lernen

Performanzanalysen aus unserem Institut belegen, dass das jahrelange Training am Instrument sich in optimaler Kraftökonomie der Bewegungsabläufe niederschlägt, die bei Amateurmusikern noch nicht vorhanden ist (Parlitz et al. 1998). Wie schon im vorangegangenen Abschnitt, so sollen auch bei der Betrachtung der motorischen Kontrollmechanismen zunächst anatomische Besonderheiten erwähnt und dann bei den physiologischen die Fahrtrichtung von primärer bis hin zu komplexer Verarbeitung verfolgt werden. Bei der Motorik impliziert dies freilich eine kausale „Rückwärtsfahrt“ von den ausführenden Modulen bis hin zur Überwachung und schließlich Planung von abstrakten Motorprogrammen.

Auch bei der Bewegungssteuerung gibt es Indizien für langdauernde und langanhaltende makrostrukturelle Änderungen durch Üben: Die anatomische MRI-Messung der Länge der posterioren Wand des präzentralen Gyrus, die ein Maß für die Größe des primären motorischen Kortex (MI) liefert, ist bei Nichtmusikern stark asymmetrisch ausgebildet (Amunts et al. 1997). Der zur dominanten rechten Hand korrespondierende linke Handmotorikortex ist auffallend größer als der rechte. Bei professionellen Keyboardern allerdings ist die Verteilung fast symmetrisch. Langjährige Übung der Feinmotorik führt bei Pianisten offenbar zu einer Veränderung der Größe der Handregionen in den primären motorischen Hirnrindengebieten. Diese Unterschiede waren besonders bei denjenigen Instrumentalisten deutlich, die vor dem Alter von sieben Jahren mit dem Instrumentalspiel begonnen hatten. Sehr wahrscheinlich handelt es sich hier um eine funktionelle Anpassung der „Hardware“ des Zentralnervensystems an die verstärkten Anforderungen. So ist bekannt, dass die Entwicklung des Stützgewebes und die Bemerkung der Nervenzellfortsätze im Zentralnervensystem bis über das siebte Lebensjahr hinaus andauern und durch adäquate Stimulation und vermehrten Gebrauch gefördert werden kann (Paus et al. 2001).

Neben der Großhirnrinde finden sich weitere anatomische Besonderheiten im Balken – der mächtigen Faserverbindung zwischen der rechten und der linken Hirnhälfte –: Schlaug und Mitarbeiter demonstrierten mit in vivo-kernspintomographischer Morphometrie, dass Musiker im Vergleich zu Nichtmusikern signifikant vergrößerte Balken besitzen (Schlaug et al. 1995b). Die Vergrößerung betrifft den vorderen Anteil des Balkens bei Berufsmusikern, die vor dem Alter von sieben Jahren mit dem

Instrumentalspiel begonnen hatten. Der vordere Anteil des Balkens führt vor allem die Faserverbindungen, die die motorischen und prämotorischen Rindenfelder beider Hemisphären verbinden. Analog kann hier argumentiert werden, dass die funktionelle Beanspruchung der bimanuellen Koordination mit dem notwendigen raschen Informationsaustausch zwischen beiden Hirnhälften zu einer Verstärkung der Bemerkung dieser Fasern führt, was in einer schnelleren Nervenleitfähigkeit resultiert. Es ist nicht auszuschließen, dass auch der Erhalt von „normalerweise“ - d.h. ohne adäquate Reizung - nach der Geburt untergehenden Axone zu dieser Vergrößerung des Balkens beiträgt.

Funktionelle Studien beschäftigen sich vor allem mit den primären sensorischen (SI) und motorischen Windungen (MI) der Großhirnrinde. Verschiedene Meßmethoden, darunter funktionelle Magnetresonanztomographie (fMRI), topographisches Mehrkanal-EEG und repetitive Transkranielle Magnetstimulation (rTMS), sind in der Lage, über den Umweg der Kartierung von zusammenhängend aktiven Nervenzellpopulationen Rückschlüsse auf funktionelle Areale zu ziehen, die in vielen Fällen auch anatomisch/morphologisch abgrenzbar wären. Ein Schlüsselbegriff in diesem Zusammenhang ist die so genannte „Repräsentation“, also ein Gebiet von Neuronen, die die gleiche Funktion erfüllen bzw. innerhalb dieser Funktion demselben umschriebenen Körperabschnitt (einem bestimmten Finger, einem bestimmten Muskel usw.) zugeordnet sind – mithin das kortikale Analogon der peripheren „rezeptiven Felder“ (oft wird dieser Begriff auch zentralnervös synonym zu „Repräsentation“ gebraucht). Gerade in SI und MI ist durch die experimentell gut kontrollierbare periphere Reizung bzw. Effektmessung das Erstellen ganzer Landkarten benachbarter Repräsentationen und plastischer Änderungen der räumlichen Ausdehnung dieser Repräsentationen mit einigen Einschränkungen gut möglich, und das sogar in Abhängigkeit von der jeweiligen Aufgabe, die die Finger übernehmen (Braun et al. 2000).

Charakteristisch für den primären sensomotorischen Kortexstreifen ist seine somatotopische Anordnung, d. h. die topographische Repräsentation benachbarter Körperbereiche in benachbarten Zellpopulationen (sog. „Homunkulus“): Hinterextremitäten sind medial, Kopf und Gesicht lateral repräsentiert. Bei Streichern ist das Phänomen der durch Training vergrößerten kortikalen Repräsentationen der Finger besonders gut nachzuvollziehen, da es nur unilateral in Erscheinung tritt: Elbert und Kollegen (1995) verglichen die Repräsentation (gemess-

sen an der Stärke des aktivierten hirnelektrischen Dipols) des kleinen Fingers der „Greifhand“ (der linken Hand) von Geigern mit der des entsprechenden Fingers von Nichtstreichern – mit dem Befund, dass die Repräsentation bei den Violinisten deutlich vergrößert ist. Vergleich Elbert dagegen die jeweiligen Daumenrepräsentationen der Versuchsgruppen miteinander, so war kein signifikanter Unterschied zu finden. Bedenkt man, dass auf dem Griffbrett eines Streichinstrumentes tatsächlich nur der zweite bis vierte Finger feinmotorisch gefordert sind, wird das Resultat verständlich.

Diese Studie deutet bereits auf ein Problem hin, das weiter unten eingehender behandelt werden soll: Die Frage, inwieweit bei Gruppenvergleichen abgrenzbar ist, welche der Größeneffekte tatsächlich trainings-, d.h. plastizitätsbedingt sind, und welche möglicherweise bereits angelegt, lässt sich bei vielen Experimenten nicht klar beantworten. Werden vielleicht nur diejenigen Personen später zu Pianisten, die eine angeborene Vergrößerung der Handareale aufweisen? Bei dem Streicher-Experiment sprechen die Indizien hingegen deutlich für einen Trainingseffekt, da die Musiker selbst ihre eigene Kontrollgruppe stellen (rechte vs. linke Hand).

Eine hochinteressante Spielart kortikaler motorischer und prämotorischer Aktivität sind die Grenzfälle, in denen die Bewegung im Kopf zwar stattfindet, in den Effektoren jedoch nicht nachgewiesen werden kann, also während nur mental vorgestellte Bewegungen. Während einer solchen imaginierten Bewegung sind im wesentlichen dieselben Areale aktiv wie während einer tatsächlich ausgeführten Bewegung (Roth et al. 1996, Pfurtscheller & Neuper 1997). Mehr noch: Die beteiligten Bezirke werden nicht nur vergleichbar aktiviert, sondern sind darüber hinaus ebenso offen für plastische Veränderungen. Auch wenn Plastizitätseffekte bei tatsächlicher Bewegung stärker sind, sind sie bei imaginierter Bewegung signifikant vorhanden. Rein mentales Üben einer Fingerbewegung ist ausreichend, um an frühen Stadien motorischen Lernens beteiligte Schaltkreise zu verändern, was sich sowohl anhand physiologischer Messung als auch anhand der Leistungsdaten belegen lässt (Pascual-Leone et al. 1995). Ohne attentive Hinwendung zu einem Trainingsinhalt ist der Grad der kortikalen Aktivierungsänderung deutlich geringer als bei konzentriertem Üben. So konnten Pascual-Leone und Mitarbeiter (1995) belegen, dass bei zweistündigem täglichen „Klimpern“ auf dem Klavier ohne explizite Trainingsvorgabe zwar nach fünf Tagen bereits dieselben kortikalen Aktivierungsmusteranpassungen im Vergleich zu täglichem Einüben einer spezifischen

Fünf-Finger-Übung auftraten, aber in weniger prominenter Ausprägung.

Professionelle Musiker aktivieren kleinere Areale für komplexe, nichtpianistische fingermotorische Aufgaben. Die Vermutung ist, dass aufgrund des motorischen Langzeittrainings für dieselbe Bewegung weniger Neurone rekrutiert werden müssen (Jäncke et al. 2000, Krings et al. 2000). Die Art der motorischen Anpassungen hängt stark von der Art der Spezialisierung ab. So schneiden in allgemeinen Handgeschicklichkeitstests Pianisten und Streicher vergleichbar ab; bei *Tapping*-Aufgaben¹ erzielen aber die Pianisten deutlich bessere Ergebnisse (Jäncke et al. 1997).

Das durch jahrelanges Training sensorisch und motorisch hochspezialisierte Musikerhirn verfügt nicht nur über signifikant veränderte Bestandsfähigkeiten, sondern weist auch beim Erwerb neuer Fertigkeiten charakteristische Merkmale auf. Während eines motorischen Kurzzeittrainings hatten Pianisten im Vergleich zu einer Laiengruppe (zusätzlich zu einer signifikant besseren Performanz) zunehmende Aktivierung des zur übenden Hand contralateralen primären Motorkortex bei gleichzeitiger Aktivitätsabnahme in sekundären, prä- und supplementärmotorischen Arealen und im Kleinhirn (Hund-Georgiadis & von Cramon 1999). Die Beteiligung der Motorkortizes am motorischen Lernen ist also von der Vorerfahrung abhängig. Außerdem scheint insgesamt die Aktivierung kortikaler Areale ökonomischer zu sein; aufgrund besserer Kontrollmodelle brauchen motorisch hochtrainierte Spezialisten weniger kognitiven Aufwand zur Programmierung neuer Bewegungsabläufe (Fattapposta et al. 1996).

Auch die Generalisierung von Motorprogrammen, z. B. von der rechten auf die linke Hand, ist wahrscheinlich in gewisser Weise faszilitiert, wie die Messung deutlich verminderter interhemisphärischer (transkallosaler) Inhibition bei Musikern vermuten lässt (Ridding et al. 2000).

¹ Der Begriff *Tapping* faßt in der experimentellen Psychologie Aufgabenstellungen zusammen, die im repetitiven Klopfen mit den Fingerkuppen zu einem (meist auditiven) Führungssignal bestehen. Je nach Beteiligung mehrerer Finger einer Hand oder beider Hände und Komplexität der zu klopfenden Sequenz läßt sich so ein breites Spektrum von Schwierigkeitsgraden realisieren.

Integration sensorischer und motorischer Information beim Instrumentalspiel

Kaum eine feinmotorische Handlung stellt höhere Anforderungen an präzise räumliche und zeitliche Koordination. Die Meßlatte so hoch zu hängen, ist dem Ohr (des Musikers, aber auch des Zuhörers) ein Leichtes; vermag es doch – oft auch ohne musikalische Ausbildung – spieltechnische Fehler sofort und mühelos wahrzunehmen. Die hohen Ansprüche des Hörsystems müssen vom motorischen System des Musikers erfüllt werden, besonders von zentralnervösen Strukturen, die für Planung, Speicherung, Abruf und Steuerung komplexer Bewegungsprogramme zuständig sind. Die Unterlegenheit des motorischen Systems gegenüber der Kontrollinstanz Gehör ist letztendlich einer der Gründe dafür, warum wesentlich mehr Menschen im Parkett sitzen als auf dem Podium stehen können.

Dass dennoch einige auf der Bühne brillieren, ist nicht allein eine Frage des Talents. Die Unterlegenheit der Motorik gegenüber dem Gehör kann weitgehend ausgeglichen werden, und zwar durch beharrliches Training von Motorprogrammen unter der direkten Kontrolle des Ohrs – durch Üben. Das Training dient dem Erwerb einer schnellen Rückkopplungsschleife: Sensomotorik → Instrument → Klang → Auditorik → interne Schnittstelle → Sensomotorik → etc. und setzt hierbei in erster Linie an der internen Schnittstelle zwischen Hören und Bewegen an. Jahrelanges beständiges Üben dürfte daher physiologisch nachweisbare Spuren im Musikerhirn hinterlassen, besonders Verknüpfungen auditorischer und motorischer Gebiete.

Neuere Befunde aus neuropsychologischen und neurophysiologischen Untersuchungen deuten auf eine gemeinsame neuronale Repräsentation von Wahrnehmung und Handlungssteuerung bei komplexen motorischen Verhaltensleistungen. In den letzten Jahren wurden in verschiedenen elektrophysiologischen tierexperimentellen Untersuchungen sog. *multisensorische Neurone* gefunden, die auf Reizung unterschiedlicher Sinnesmodalitäten reagieren und häufig auch an der Programmierung motorischer Reaktionen beteiligt sind (Wallace et al. 1993, Rizzolatti & Arbib 1998, Eiermann & Esser 1999, 2000). Über die Mechanismen, die diese schnelle Integration der Informationen mehrerer Sinnesmodalitäten mit direkter Transformation in motorische Aktivität ermöglicht, ist bisher allerdings wenig bekannt. Abbildung 2 illustriert die Relevanz auditiv-sensomotorischer Integrationsmechanis-

men für die Musikproduktion: Der perzeptuelle auditorische Verarbeitungspfad und der prä-motorisch-motorische Pfad benötigen mindestens eine Schnittstelle, um eine kontrollierende *Feedbackschleife* realisieren zu können.

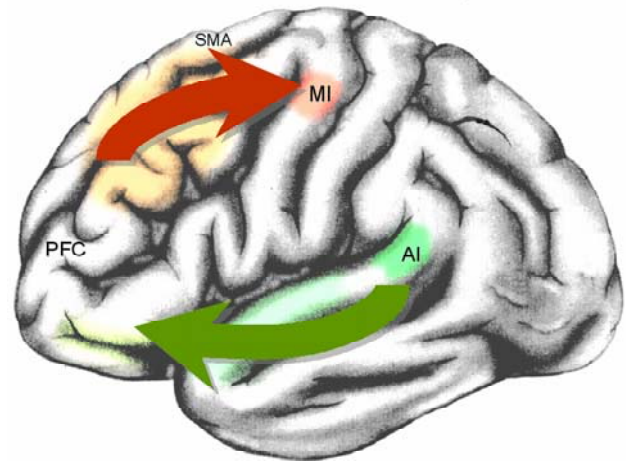


Abb. 2: Hören und Handeln im Kortex. Stark vereinfachte Illustration der kortikalen hierarchischen Hauptverarbeitungspfade für das Hören und für Bewegungsplanung und -ausführung. **AI** = Primärer auditorischer Kortex, **MI** = Primärer Motorkortex, **PFC** = Präfrontaler Kortex, **SMA** = Supplementär-motorisches Areal.

Ein erstmals 1998 vom Institut für Musikphysiologie und Musiker-Medizin der Hochschule für Musik und Theater Hannover vorgestelltes experimentelles Paradigma versucht mit einer sehr einfachen Hypothese, dieser Schnittstelle auf die Schliche zu kommen (Bangert et al. 1998): Die beiden Aspekte „Hören“ und „Bewegen“ lassen sich im Experiment leicht trennen in „Nur-Hören“ (durch auditive Stimulation mit Musikreizen) und „Nur-Bewegen“ (z.B. mit elektronischen Musikinstrumenten, die tonlos geschaltet werden können). Wenn die bei Musikern erwartete auditiv-sensomotorische Vernetzung tatsächlich untrennbar überlernt ist, dann sollte diese externe Dissoziation sich in den kortikalen Aktivierungsmustern *nicht* dissoziiert niederschlagen! Der Ansatz wurde inzwischen in einer Reihe von Studien mit großem Erfolg angewendet:

- Auditive Musikverarbeitung führt zu einer unwillkürlichen Aktivierung motorischer Areale bei Berufsmusikern. Von Musikausübenden ist anekdotisch bekannt, dass es Ihnen beim bloßen Anhören eines Musikstückes gleichsam „in den Fingern juckt“. Ein MEG-Experiment von Haueisen & Knösche (2001) zeigte deutlich eine unwillkürliche Mitaktivierung der primären motorischen Rinde beim reinen Anhören eines Stückes, dass die untersuchten Pianisten oft geübt hatten. Langheim und Kollegen (2002) nutzten fMRI, um auch die Beteiligung des Kleinhirns während solcher passiver Höraufgaben bei Musikern zu demonstrieren.
- Umgekehrt: Motorische – aber lautlos! – Musikaufgaben rufen bei Berufsmusikern eine unwillkürliche Aktivierung auditorischer Areale hervor. Wenn Konzertgeiger im funktionellen Kernspintomographen die Fingersätze von Mozarts Violinkonzert in G-Dur „tippen“, so aktivieren sie im Gegensatz zu Amateuren ihre primären Hörareale gleich mit (Scheler et al. 2001). Langheim und Kollegen (2002) finden den Effekt bei Musikern nicht; allerdings fehlte in ihrer Studie der stummen *Tapping*-Aufgabe jeglicher musikalische Kontext, der, wie Bangert et al. (2001) demonstrieren, allein schon dadurch evoziert werden kann, indem die teilnehmenden Musiker beim lautlosen *Tapping* eine Klaviertastatur unter ihren Fingerkuppen spüren.
- Dass beide Richtungen der Koaktivierung im beschriebenen Dissoziationsparadigma, also die auditorisch-motorische und die motorisch-auditorische, an ein und derselben Probandengruppe nachweisbar sind, konnte im Profi-Laie-Vergleich mit der Methode der Gleichspannungs-Elektroenzephalographie (DC-EEG) an Pianisten demonstriert werden (Bangert et al. 1998). Die Ergebnisse lassen sich im funktionellen Kernspintomographen gut replizieren, wie Abbildung 3 zeigt.

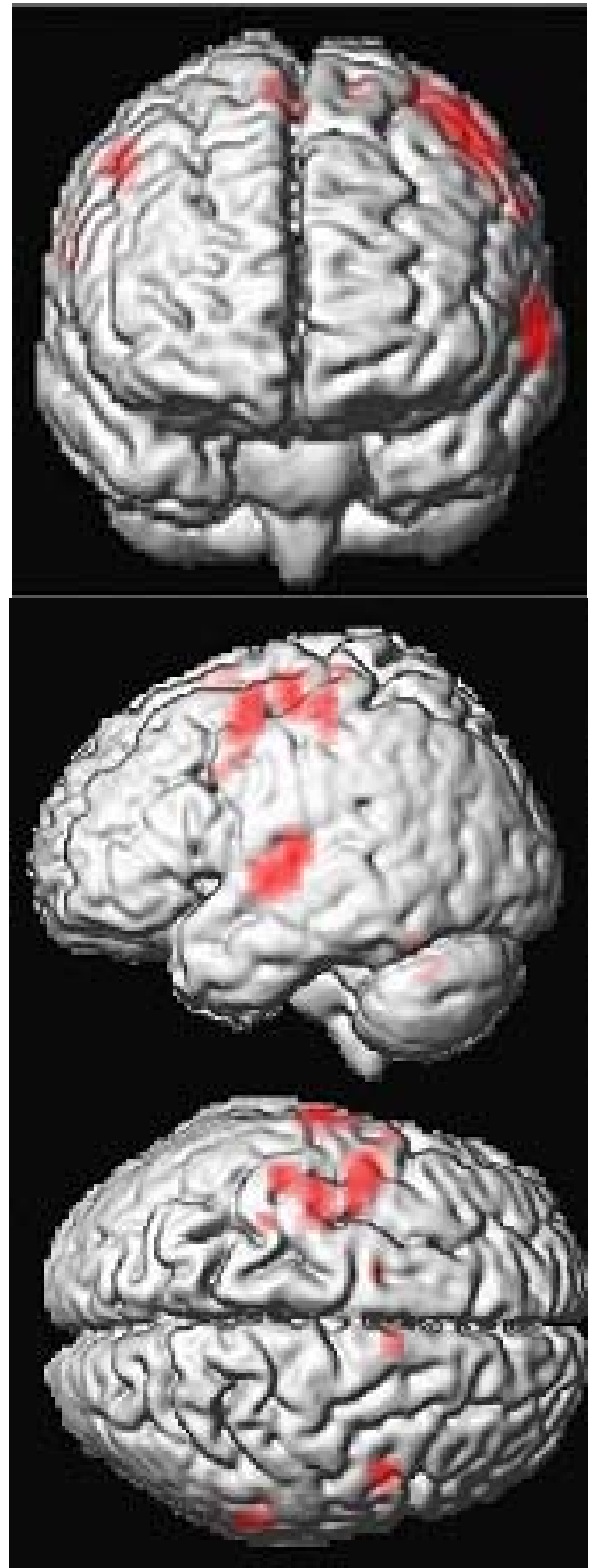


Abb. 3: Gemeinsame Aktivität von Hören und Handeln im Musikerhirn. Funktionelles Kernspintomogramm eines Pianisten während der im Text beschriebenen rein auditorischen bzw. rein motorischen Aufgaben. Dunkel markiert sind diejenigen Areale, die bei **beiden** Aufgabentypen gleichermaßen aktiviert werden (Conjunction-Analyse). Man erkennt die gleichzeitige Beteiligung der superioren Windung des Schläfenlappens (Hörverarbeitung) sowie prämotorischer und motorischer Handareale in der Scheitelregion.

All diesen Untersuchungen ist ein kleiner Schönheitsfehler gemein: Es handelt sich ausnahmslos um Querschnittsvergleiche zwischen Musikern und Amateuren, respektive Nichtmusikern. D.h., die gefundenen Unterschiede der kortikalen Verarbeitungsmuster lassen sich nicht zweifelsfrei auf Plastizitätsphänomene zurückführen. Die Frage nach Huhn und Ei lautet hier: Sind Musikergehirne anders, weil die Musiker so viel üben, oder konnten die untersuchten Musiker vielleicht nur deshalb zu Musikern werden, weil ihre Gehirne anders sind?

Um das zu überprüfen, haben wir uns vor einigen Jahren am Institut für Musikphysiologie und Musiker-Medizin entschlossen, auch diesen Parameter experimentell zu kontrollieren und unsere „Labormusiker“ selbst zu erzeugen, indem wir aus absoluten Laien unter überwachten und standardisierten Trainingsbedingungen musikalische Experten machen. Auf diese Weise wird aus dem Querschnittsvergleich *Laie-Profi* ein wissenschaftlich weitaus befriedigenderer Längsschnittvergleich *vorher-nachher* innerhalb derselben Stichprobe.

Angewandt auf das oben eingeführte Dissoziationsexperiment, heißt das: Die 17 musikalisch nicht vorgebildeten Teilnehmer der Studie wurden im DC-EEG mit den passiv-auditorischen und den lautlos-motorischen Aufgaben getestet und hatten daraufhin ein eigenes entwickeltes computergesteuertes Klavier-Trainingsprogramm zu absolvieren, dessen Schwierigkeitsgrad sich automatisch der momentanen Leistung des Übenden anpassen konnte – eine Art Computerspiel am Klavier. Während dieses Trainings ließ sich zu beliebigen Zeitpunkten mit dem Dissoziationsparadigma überprüfen, ob sich eine plastizitätsbedingte Verschmelzung auditorischer und motorischer Areale einstellte (Bangert 2001). Die erwarteten Koaktivierungsprozesse traten tatsächlich ein, allerdings überraschenderweise nicht als langfristiges Ergebnis lang anhaltenden Übens, sondern bereits nach der allerersten nur 20 Minuten dauernden Übungszeit! Es kam zu einer Mitaktivierung der primären sensomotorischen Hirnrinde bei den rein passiven Hörreizen sowie zu einer Mitaktivierung der an der auditiven Musikverarbeitung beteiligten frontalen und temporalen Areale, vor allem der rechten Hemisphäre.

Das Auftreten der Korepräsentation bereits im frühesten Stadium des Erwerbs pianistischer Fähigkeiten deutet darauf hin, dass diese Verknüpfung von wahrnehmungs- und handlungsspezifischen neuronalen Subsystemen nicht nur durch das Musizieren angeregt und beschleunigt wird, sondern umgekehrt eine Voraussetzung für das Musizieren ist. Die folgen-

den Wochen des Trainings brachten eine zunehmende Konsolidierung und Fokussierung der beobachteten EEG-Aktivitätsmuster zutage. Nach dem Abschluss des Trainings (5-6 Wochen) waren die Koaktivierungsprozesse so stabil „verdrahtet“, dass sie bei einer Teilnehmerin, die wir nach Verstreichen eines ganzen Jahres ohne weitere Beschäftigung mit dem Klavier erneut einluden, nach wie vor auftraten.

Maladaptive Prozesse, Prävention und regenerative Plastizität

Es gibt eine dunkle Seite der zunehmenden feinmotorischen Spezialisierung erfolgreicher Musiker. Nachdem sich im 19. Jahrhundert das hochspezialisierte Virtuosen_tum entwickelte und die zu spielenden Partituren die Grenzen der menschlichen Leistungsfähigkeit hinsichtlich der geforderten Geschwindigkeit, Kraft und Ausdauer erreichten, mehrten sich auch die Berichte über Koordinationsstörungen und Verlust der feinmotorischen Kontrolle bei Musikern. Das erste historische belegte prominente Opfer dieser Erkrankung war der junge Pianist und Komponist Robert Schumann. In seinen Tagebüchern (Robert Schumann, 1971) beschreibt der 21jährige eindrücklich, wie er zunehmend die Kontrolle des Mittelfingers der rechten Hand verlor. Offensichtlich kam es zu einer unwillkürlichen Flexionsbewegung, denn Robert Schumann entwickelte als Selbst-Therapie eine Schlinge, um den Mittelfinger während des Klavierspiels in gestreckter Position zu halten.

Diese Erkrankung wird heute als aktionsinduzierte fokale Dystonie bezeichnet. Sie ist durch unwillkürliche, meist schmerzfreie muskuläre Verkrampfungen und Dyskoordinationen mit Kokontraktionen antagonistischer Muskelgruppen gekennzeichnet, die bei komplexen, langgeübten Bewegungsfolgen am Instrument auftreten. Als weitere Bezeichnungen werden im Deutschen auch „Musiker“- , „Pianisten“- oder „Geigerkrampf“ gebraucht. In Abbildung 4 ist ein Beispiel für eine derartige Störung bei einem Pianisten gezeigt.

Die Erkrankung kann sich auch außerhalb der Handmotorik manifestieren. Bei Blechbläsern und Holzbläsern kommt es zu Störungen der Lippenkontrolle, bei Sängern zu Beeinträchtigungen der Feinmotorik von Stimmbändern und Vokaltrakt. Nicht nur Musiker sind von der Bewegungsstörung betroffen, am verbreitetsten ist das Krankheitsbild als „Schreibkrampf“ mit unwillkürlicher Einkrampfung von Fingern und Handgelenk beim Schreiben.



Abb. 4 Ausgeprägte fokale Dystonie bei einem Pianisten. Charakteristisch ist das unwillkürliche Einrollen oder Abspreizen einzelner Finger während des Spiels. Bei diesem Pianisten liegt eine ausgeprägte Beugedystonie des 4. und 5. Fingers, geringer auch des 3. Fingers der rechten Hand vor.

Schließlich tritt die Erkrankung auch beim Sport auf, z.B. als „Yips“ beim Golfspielen. „Yips“ bezeichnet eine unwillkürliche Einkrampfung des Handgelenks beim „Putten“ und wurde durch den davon betroffenen Golfchampion Bernhard Langer bekannt.

Gerade die hochbegabten, erfolgreichen Musiker scheinen besonders anfällig für Musikerkrämpfe zu sein. Namhafte Künstler wie Glenn Gould, Leon Fleisher, Gary Grafman waren oder sind von der Krankheit betroffen. Nach Schätzungen sind in Deutschland mindestens 2% der Berufsmusiker erkrankt, d.h. bei ca. 70 000 Berufsmusikern ist derzeit mit 1400 Betroffenen zu rechnen (Altenmüller 1996). Wahrscheinlich ist die Dunkelziffer hoch. Viele Erkrankte wechseln unauffällig die Berufstätigkeit, geben das Konzertieren auf, unterrichten nur noch oder brechen ein Musikstudium ab. Im Vergleich zum Schreibkrampf, der in Nordamerika mit einer Häufigkeit von 1 zu 3500 auftreten soll (Nutt et al. 1988), erkranken Musiker also deutlich häufiger. Interessanterweise ist die Störung bei Jazzmusikern und bei überwiegend improvisierenden Musikern eine Rarität.

Es liegt nahe, dies mit dem geringeren Kontrolldruck im Jazz in Verbindung zu bringen. Möglicherweise suchen Jazzmusiker aber auch seltener ärztliche Hilfe auf, weil sie durch freiere Auswahl des Repertoires und durch Kreation von individuellen Bewegungsabläufen die Störung besser ausgleichen können.

Es gibt mehrere Risikofaktoren für die Ausbildung der Bewegungsstörung. Männer sind im Verhältnis 5:1 häufiger betroffen als Frauen. Gitarristen und Pianisten sind besonders gefährdet. Wahrscheinlich spielt die gesamte „Lebens-Übedauer“ eine Rolle. Gitarristen und Pianisten erreichen nicht selten tägliche Spielzeiten von mehr als 6 Stunden, während Streicher im Mittel „nur“ zwischen drei und vier Stunden am Instrument verbringen. Bei ca. 30% der Patienten findet sich in der Vorgeschichte eine Häufung von Schmerzzuständen oder „Sehnenscheidenentzündungen“, selten können auch einmalige Überlastungen die Symptomatik auslösen. In etwa 10% der Fälle tritt die Koordinationsstörung als Folge einer Schädigung peripherer Nerven - meist des Ellenervens - auf und bleibt weiter bestehen, auch wenn der Nerv z.B. durch eine operative Verlagerung wieder entlastet wird.

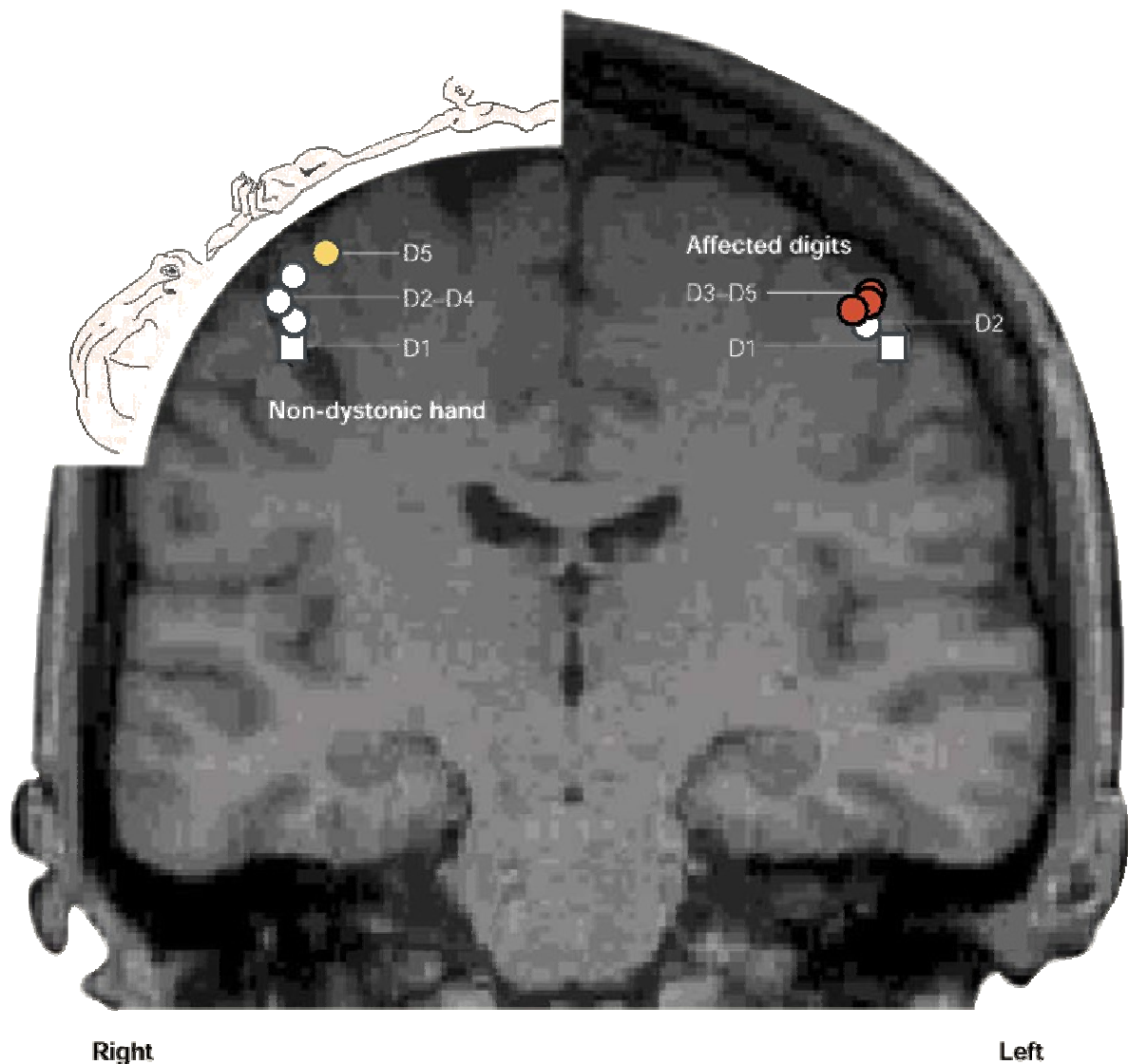


Abb. 5: Beispiel für pathologische Auswirkungen nutzungsabhängiger plastischer Reorganisation des sensomotorischen Kortex. MEG-Quellenlokalisation entlang des postzentralen Gyrus eines an einer Fokalen Dystonie leidenden Berufsmusikers. Die Repräsentationsgebiete der einzelnen Finger der gesunden Hand (**L – im Bild rechts**) sind räumlich differenziert, die der dystonen Hand (**R – im Bild links**) sind atypisch verschmolzen. **D1-D5:** Finger 1-5 (Daumen bis Kleinfinger); **weiße Kreise:** Repräsentationsgebiete der Finger der dystonen Hand; **schwarze Kreise:** Repräsentationsgebiete der Finger der gesunden Hand; **große offene Kreise/Quadrate:** mittlere Repräsentationsgebiete einzelner Finger einer gesunden Kontrollgruppe. (Modifiziert nach: Elbert et al. 1998, Münte et al. 2002).

Genetische Faktoren mit familiärer Häufung von Bewegungsstörungen findet man bei 10% der Betroffenen (Lim et al. 2001).

Die Persönlichkeitsprofile der Erkrankten weisen fast immer eine sehr starke gefühlsmäßige Bindung an die Musik, ein hohes Leistungsniveau und einen hohen Selbstanspruch mit Hang zum Perfektionismus auf (Jabusch et al. 2000). Diese Charaktereigenschaften wurden früher häufig als Argumente für eine rein psychische Ursache der Erkrankung angeführt.

Es darf aber nicht vergessen werden, dass gerade diese Persönlichkeitsmerkmale Voraussetzungen für den Erfolg eines Berufsmusikers sind. Musikerkrämpfe sind eine Erkrankung der Solisten, Konzertmeister und der Solobläser. Nur in Ausnahmefällen sind Laien betroffen, die dann aber ebenfalls eine sehr starke emotionale Bindung an die Musik aufweisen.

Die Pathogenese der fokalen Dystonie ist komplex: In einer Schlüsselpublikation vertreten Sheehy und Marsden 1982 die Auffassung, der „Musikerkrampf“ sei eine Erkrankung der Basalganglien.

Als Hauptargumente wurden angeführt, dass in psychologischen Untersuchungen bei Betroffenen keine Abnormalitäten des Persönlichkeitsprofils zu beobachten waren und dass psychologische Behandlungsverfahren wie Psychotherapie oder Verhaltenstherapie keine Besserung erbrachten. Auch die Beobachtung, dass gelegentlich eine Ausweitung auf andere Handbewegungen erfolgte, wurde als Argument für eine Organogenese angeführt. Als Entstehungsmechanismus wurde angenommen, dass eine defekte Kontrollwirkung der Basalganglien auf Neuronenschaltkreise des Hirnstamms und Rückenmarks zu einer Störung der im Normalfall vorhandenen gegenseitigen Hemmung von Beuger- und Streckeraktivität der Hand- und Finger Muskulatur bei feinmotorischen Bewegungen führt. Der Effekt der „Verkrampfung“ beim Musizieren wurde folgerichtig mit einer gleichzeitigen Anspannung von Beugern und Streckern erklärt, wobei aufgrund des natürlichen Übergewichts der Beugerkraft letztendlich eine Beugebewegung resultiert.

Neue Befunde fordern ein vielschichtigeres Erklärungsmodell, da auch in anderen an der Verarbeitung sensomotorischer Aufgaben beteiligten Systemen Auffälligkeiten gefunden wurden. So scheint maladaptive Plastizität sensomotorischer kortikaler Areale bei der Entstehung der Musiker-Dystonie ebenfalls eine Rolle zu spielen. Elbert und Kollegen (1998) konnten mit der Methode der Magnetoenzephalographie bei betroffenen Musikern eine Überlappung der rezeptiven Felder der Fingerrepräsentation in der primären somatosensorischen Hirnrinde nachweisen (Abb.5). Ergänzt werden diese Befunde durch Ergebnisse psychophysischer Messungen an Patienten mit Schreibkrampf, die eine verringerte zeitliche und räumliche Diskriminationsfähigkeit in den betroffenen Fingerspitzen aufwiesen (Sanger et al. 2001, 2002). Auf dem Hintergrund der Ergebnisse von Byl und Kollegen (1996), die bei Affen nach lang anhaltenden stereotypen Fingerbewegungen eine Verschmelzung rezeptiver Felder in der Handregion von S1 fanden, können diese Resultate dafür sprechen, dass die Musiker-Dystonie letztendlich die Folge eines Überlastungssyndroms der betroffenen Hand ist. Dass Einbußen der Präzision der sensorischen Rückmeldung starke Auswirkungen auf die feinmotorische Kontrolle beim Musizieren haben, ist in anbetracht der oben angesprochenen extremen Anforderungen an die Musiker-Motorik naheliegend.

Musiker als Modelle für Neuronale Plastizität?

Neuronale Plastizität ermöglicht es uns, das Verhalten an wechselnde Erfordernisse unserer Umwelt anzupassen. Die „Lust, sich musikalisch auszudrücken“ (Klausmeier 1978), scheint für diese Formen der Adaptation dabei ein ganz besonders wirksames Stimulans zu sein. In keiner anderen Domäne menschlichen Verhaltens wurden so viele und so dramatische morphologisch-strukturelle und funktionelle Anpassungen des zentralen Nervensystems gefunden. Bislang kann nur spekuliert werden, worin sich diese geheime Macht des Musizierens gründet. Mehrere Besonderheiten kommen dabei in Frage:

1. Musiker verbringen sehr viel Zeit an Ihren Instrumenten. Die kumulative Lebens-Übedauer beim Eintritt in ein Konservatorium im Alter von 20 Jahren beträgt in der Regel mehr als 10000 Stunden (Ericsson et al. 1993)
2. Musiker beginnen in der Regel sehr früh, sich mit den Instrumenten auseinander zu setzen. Dies trifft insbesondere für diejenigen Gruppen von Musikern zu, die bislang eingehend funktionell bildgebend untersucht wurden, nämlich Pianisten und Streichinstrumentalisten. Sie beginnen mit dem Instrumentalspiel nicht selten vor dem 6. Lebensjahr.
3. Die perzeptiven und exekutiven Funktionen benötigen hohe zeitlich-räumliche Präzision unter starkem Verhaltensdruck.
4. Die Tätigkeit ist in hohem Maße selbstbelohnend und häufig mit der Aktivierung des limbischen Systems verbunden (Blood et al. 2001). Vor allem jugendliche Musiker berichten von „Flow-Erleben“, dem selbstvergesessenen Üben mit Verlust des Zeitgefühls in einem Zustand der fokussierten Aufmerksamkeit (Csikszentmihalyi et al. 1997).

Diese Feststellungen werfen aber auch Fragen auf. Die Disziplin der „*Neuroscience of Music*“ steht ja noch am Anfang. Welcher Anteil des Übens am Instrument führt zum Erfolg, und zu den plastischen Veränderungen – ist es die Zeit, die Präzision, die Motivation, die Selbstkontrolle? Können Erkenntnisse der Neurowissenschaften den Musikerzählern helfen? Und wenn ja, welche Erkenntnisse sind es? – Können die Neurowissenschaften verbindliche Aussagen treffen, wie oft, wie lang, wie schnell etc. man ein Stück üben soll? Welche Voraussetzungen zum Erfolg am Instrument sind angeboren? Und welche Rolle spielt das Emotionssystem bei der Plastizität und insbesondere bei der maladaptiven Dysplastizität des Musikerkrampfes? Die Musikausübung ist als Modellfertigkeit zur Lösung allgemein neurowissenschaftlicher Fragen exzellent geeignet. Und das Thema hat einen großen Vorteil. Es kann sehr gut eingesetzt werden, um Erkenntnisse der Neurowissenschaft einem breiten Publikum zugänglich zu machen – denn für Musik interessieren sich ca. 95 % der Menschen!

Dank

Unser Dank gilt Gundhild Liebert und Thomas Peschel, die freundlicherweise Ergebnisse und Abbildungen zur Verfügung gestellt haben. Für die Fotografie der dystonen Hand sei Hans-Christian Jabusch gedankt. Besonderer Dank gilt Thomas Münte, Thomas Elbert und Victor Candia für die fruchtbaren Diskussionen.

Literatur

- Altenmüller E (1996). Fokale Dystonien bei Musikern: Eine Herausforderung für die Musiker-Medizin. *Z. f. Musikphysiologie und Musikmedizin* 3: 29-40.
- Altenmüller E. (2001). How many music centers are in the brain? *Ann. NY Acad. Sci.* **930**: 273-280.
- Altenmüller E, Gruhn W, Parlitz D, Kahrs J. (1997) Music learning produces changes in brain activation patterns: a longitudinal DC-EEG-Study. *Int. J. of Arts Medicine* 5: 28-34
- Amunts K; Schlaug G; Jäncke L; Steinmetz H; Schleicher A; Dabringhaus A; Zilles K. Motor Cortex and Hand Motor Skills: Structural Compliance in the Human Brain. *Hum. Brain Mapp.* 5, 206–215.
- Bangert M (2001). *Auditiv-sensomotorische Integration bei komplexen hochtrainierten Wahrnehmungs- und Verhaltensleistungen: Analyse kortikaler Koaktivierungsprozesse am Beispiel des Klavierspiels*. Dissertationsschrift, FB Biologie Uni Hannover.
- Bangert M, Häusler U, Altenmüller E (2001). On practice: how the brain connects piano keys and piano sounds. *Ann. NY Acad. Sci.* **930**, 425–428.
- Bangert M, Parlitz D, Altenmüller E (1998) Cortical audio-motor corepresentation in piano learning and expert piano performance. *Soc. Neurosci. Abstr.* 24: 658.
- Besson M, Faita F, Requin J (1994) Brain waves associated with musical incongruities differ for musicians and non-musicians. *Neurosci Lett* **168**: 101-105.
- Blood AJ, Zatorre RJ (2001) Intensely pleasurable responses to music correlate with activity in brain regions implicated in reward and emotion. *Proc Natl Acad Sci USA* **98**, 11818-11823.
- Braun C, Schweizer R, Elbert T, Birbaumer N, Taub E (2000) Differential activation in somatosensory cortex for different discrimination tasks. *J Neurosci* **20**(1): 446-50.
- Brosch M, Schulz A, Scheich H (1999) Processing of sound sequences in macaque auditory cortex: response enhancement. *J Neurophysiol* **82**: 1542-1559.
- Byl NN, Merzenich MM, Jenkins WMA (1996) Primate genesis model of focal dystonia and repetitive strain injury: I. Learning-induced dedifferentiation of the representation of the hand in the primary somatosensory cortex in adult monkeys. *Neurology* **47**: 508-520
- Crummer GC, Walton JP, Wayman JW, Hantz EC, Frisina RD (1994) Neural processing of musical timbre by musicians, nonmusicians, and musicians possessing absolute pitch. *J Acoust Soc Am* **95**: 2720-2727.

- Csikszentmihalyi M, Rathunde K, Whalen S (1997). *Talented Teenagers. The roots of success and failure*. Cambridge UK: Cambridge University Press.
- Deutsch D (1978) Pitch memory: an advantage for the left-handed. *Science* 199: 559-60.
- Eiermann A, Esser KH (1999) The hunt for the cortical audio-motor interface in bats. *Assoc Res Otolaryngol Abs* 22: 188.
- Eiermann A, Esser KH (2000) Auditory responses from the frontal cortex in the short-tailed fruit bat *Carollia perspicillata*. *Neuroreport* 11: 421-425.
- Elbert T, Candia V, Altenmüller E, Rau H, Rockstroh B, Pantev C, Taub E (1998). Alteration of digital representations in somatosensory cortex in focal hand dystonia. *NeuroReport* 16: 3571-3575.
- Elbert T, Pantev C, Wienbruch C, Rockstroh B, Taub E (1995) Increased cortical representation of the fingers of the left hand in string players. *Science* 270, 305-307.
- Erdler M, Deecke L, Mayer D, Edward V, Kaindl T, Golaszewski S, Lindinger G, Beisteiner R (1999) Neurophysiological Correlates of Harmonic Processing in Musicians – a Magnetoencephalographic Study. *Proc HBM99 Düsseldorf*.
- Ericsson KA, Krampe RT, Tesch-Römer C (1993) The role of deliberate practice in the acquisition of expert performance. *Psychological reviews* 100: 363-406.
- Fattapposta F, Amabile G, Cordischi MV, Di Venanzio D, Foti A, Pierelli F, D'Alessio C, Pigozzi F, Parisi A, Murrocutti C (1996) Long-term practice effects on a new skilled motor learning: an electrophysiological study. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 99: 495-507.
- Griffiths TD (2000) Musical hallucinosis in acquired deafness. *Brain* 123: 2065-2076.
- Gross CG (1983) Visual functions of infero-temporal cortex. In: Jung R (ed) *Handbook of Sensory Physiology VIII/3*. New York: Springer.
- Haueisen J, Knösche TR (2001) Involuntary motor activity in pianists evoked by music perception. *J Cogn Neurosci*. 13, 786-792.
- Hund-Georgiadis M, von Cramon DY (1999) Motor-learning- related changes in piano players and non- musicians revealed by functional magnetic-resonance signals. *Exp. Brain Res.* 125, 417-425.
- Jabusch HC, Müller S, Altenmüller E (2000). Psychologische Prädispositionen bei Musikern mit Bewegungsstörungen. *Musikphysiologie und Musiker-Medizin* 7, 126-127.
- Jäncke L, Schlaug G, Steinmetz H (1997) Hand skill asymmetry in professional musicians. *Brain Cogn.* 34, 424-432.
- Jäncke L, Shah NJ, Peters M (2000) Cortical activations in primary and secondary motor areas for complex bimanual movements in professional pianists. *Brain Res. Cogn. Brain Res.* 10, 177-183.
- Johnsrude IS, Penhune VB, Zatorre RJ (2000) Functional specificity in the right human auditory cortex for perceiving pitch direction. *Brain* 123: 155-163.
- Klausmeier F (1978) *Die Lust sich musikalisch auszudrücken*, Rowohlt, Reinbek 1978.
- Kohlmetz C, Müller SV, Nager W, Münte TF, & Altenmüller E (2003). Selective Loss of Timbre Perception for Keyboard and Percussion Instruments Following a Right Temporal Lesion. *Neurocase*, in press.
- Kölsch S, Gunter T, Friederici AD, Schröger E (2000) Brain indices of music processing: „Nonmusicians“ are musical. *J Cogn Neurosci* 12(3): 520-41.
- Kölsch S, Schröger E, Tervaniemi M (1999) Superior pre-attentive auditory processing in musicians. *Neuroreport* 10, 1309-1313.
- Krings T, Topper R, Foltys H, Erberich S, Sparing R, Willmes K, Thron A (2000) Cortical activation patterns during complex motor tasks in piano players and control subjects. A functional magnetic resonance imaging study. *Neurosci. Lett.* 278, 189-193.
- Langheim FJ, Callicott JH, Mattay VS, Duyn JH, Weinberger DR (2002) Cortical Systems Associated with Covert Musical Rehearsal. *NeuroImage* 16(4):901-8.
- Liebert G (2001) Auswirkungen musikalischen Kurzzeitlebens auf kortikale Aktivierungsmuster. *Dissertationsschrift Medizinische Hochschule Hannover*.
- Lim VK, Altenmüller E, Bradshaw JL (2001). Focal dystonia: Current theories. *Human Movement Science* 20: 875-914.
- McKenna TM, Weinberger NM, Diamond DM (1989) Responses of single auditory cortical neurons to tone sequences. *Brain Res* 481(1): 142-153.
- Milner B (1962) Laterality effects in audition. In: Mountcastle VB (ed) *Interhemispheric relations and cerebral dominance*. Baltimore(MD): Johns Hopkins University Press, 177-95.
- Münte TF, Altenmüller E, Jäncke L (2002) The musician's brain as a model of neuroplasticity. *Nature Neuroscience* 3, 473-478.
- Münte TF, Kohlmetz C, Nager W, Altenmüller E (2001) Neuropception. Superior auditory spatial tuning in conductors. *Nature* 409, 580.
- Nakada T, Fujii Y, Suzuki K, Kwee IL (1998) 'Musical brain' revealed by high-field (3 Tesla) functional MRI. *Cogn Neurosci* 9: 3853-3856.
- Newman JD, Symmes D (1979) Feature detection by single units cells in squirrel mon-

- key auditory cortex. *Exp Brain Res Suppl* 2: 140-145.
- Nutt JG, Muentner MD, Melton IJ (1988) Epidemiology of dystonia in Rochester, Minnesota. *Adv. Neurology* 50: 361-365.
 - Pantev C, Roberts LE, Schulz M, Engelien A, Ross B (2001) Timbre-specific enhancement of auditory cortical representations in musicians. *Neuroreport* 12, 169-174.
 - Parlitz D, Peschel T, Altenmüller E (1998) Assessment of dynamic finger forces in pianists: effects of training and expertise. *J Biomech* 31(11): 1063-7.
 - Pascual-Leone A, Dang N, Cohen LG, Brasil-Neto JP, Cammarota A, Hallett M (1995) Modulation of muscle responses evoked by transcranial magnetic stimulation during the acquisition of new fine motor skills. *J Neurophysiol* 74(3): 1037-1045.
 - Patel AD, Gibson E, Ratner J, Besson M, Holcomb PJ (1998) Processing syntactic relations in language and music: an event-related potential study. *J Cogn NeuroSci* 10: 717-733.
 - Paus T, Collins DL, Evans AC, Leonard G, Pike B, Zijdenbos A (2001). Maturation of white matter in the human brain: a review of magnetic resonance studies. *Brain Res Bull* 54:255-66
 - Penfield W, Perot P (1963) The brain's record of auditory and visual experience: A final summary and discussion. *Brain* 86(4): 596-695.
 - Penhune VB, Zatorre RJ, Feindel W (1998). The role of auditory cortex in retention of rhythmic patterns in patients with temporal-lobe removals including Heschl's gyrus. *Neuropsychologia*, 37(3), 315-331.
 - Peretz I, Morais J (1979) A left-ear advantage for chords in non-musicians. *Percept Mot Skills* 49: 957-958.
 - Petsche H, von Stein A, Filz O (1996) EEG aspects of mentally playing an instrument. *Brain Res Cogn Brain Res* 3(2): 115-23.
 - Pfurtscheller G, Neuper C (1997) Motor imagery activates primary sensorimotor area in humans. *Neurosci Lett* 239: 65-8.
 - Picton TW, Alain C, Otten L, Ritter W, Achim A (2000) Mismatch negativity: different water in the same river. *Audiol. Neurotol.* 5, 111-139.
 - Platel H, Price C, Baron JC, Wise R, Lambert J, Frackowiak RS, Lechevalier B, Eustache F (1997) The structural components of music perception. *Brain* 120: 229-243.
 - Regnault P, Bigand E, Besson M (2001) Different brain mechanisms mediate sensitivity to sensory consonance and harmonic context: evidence from auditory event-related brain potentials. *J. Cogn. Neurosci.* 13, 241-255.
 - Ridding MC, Brouwer B, Nordstrom MA (2000) Reduced interhemispheric inhibition in musicians. *Exp. Brain Res.* 133, 249-253.
 - Rizzolatti G, Arbib MA (1998) Language within our grasp. *Trends Neurosci* 21: 188-194.
 - Roth M, Decety J, Raybaudi M, Massarelli R, Delon-Martin C, Segebarth C, Morand S, Gemignani A, Decorps M, Jeannerod M (1996) Possible involvement of primary motor cortex in mentally simulated movement: a functional magnetic resonance imaging study. *Neuroreport* 7: 1280-1284.
 - Rugg MD, Coles MGH (1995) The ERP and cognitive psychology: Conceptual issues. In: Rugg MD, Coles MGH (eds) *Electrophysiology of Mind*. Oxford: Oxford University Press.
 - Rüsseler J, Altenmüller E, Nager W, Kohlmetz C, Münte TF (2001) Event-related brain potentials to sound omissions differ in musicians and non-musicians. *Neurosci. Lett.* 308, 33-36.
 - Samson S, Zatorre RJ (1988). Melodic and harmonic discrimination following unilateral cerebral excision. *Brain Cogn* 7: 348-360.
 - Samson S, Zatorre RJ (1994) Contribution of the right temporal lobe to musical timbre discrimination. *Neuropsychologia* 32(2): 231-40.
 - Sanger TD, Pascual-Leone A, Tarsy D, Schlaug G (2002) Nonlinear sensory cortex response to simultaneous tactile stimuli in writer's cramp. *Mov Disord.* 17, 105-111.
 - Sanger TD, Tarsy D, Pascual-Leone A (2001) Abnormalities of spatial and temporal sensory discrimination in writer's cramp. *Mov Disord.* 16, 94-99.
 - Scheler G, Lotze M, Braitenberg V, Erb M, Braun C, Birbaumer N (2001) Musician's brain: balance of sensorimotor economy and frontal creativity. *Soc Neurosci Abstr* 2001;27: 76.14
 - Schlaug G, Lee LHL, Thangaraj V, Edelman RR, Warach S (1998) Macrostructural adaptation of the cerebellum in musicians. *Soc Neurosci Abstr* 24(2): 2118.
 - Schlaug G, Jäncke L, Huang Y, Steinmetz H (1995a). In vivo evidence of structural brain asymmetry in musicians. *Science* 267, 699-701.
 - Schlaug G, Jäncke L, Huang Y, Staiger JF, Steinmetz H (1995b) Increased corpus callosum size in musicians. *Neuropsychologia* 33, 1047-1055.
 - Schneider P, Scherg M, Dosch HG, Specht HJ, Gutschalk A, Rupp A (2002) Morphology of Heschl's gyrus reflects enhanced activation in the auditory cortex of musicians. *Nat Neurosci* 5(7):688-94.
 - Schumann R. Tagebucheinträge zitiert nach: Eismann G (Hrsg.) *Robert Schumann, Tagebücher*. Basel/Frankfurt (Stroemfeld/Roter Stern), Band I, (1971).

- Sheehy MP, Marsden CD (1982) Writers' cramp - a focal dystonia. *Brain* 105: 461-480.
- Sluming V, Barrick T, Howard M, Cezayirli E, Mayes A, Roberts N (2002) Voxel-based morphometry reveals increased gray matter density in Broca's area in male symphony orchestra musicians. *Neuroimage* 17(3):1613-22.
- Tervaniemi M, Ilvonen T, Karma K, Alho K, Näätänen R (1997). The musical brain: brain waves reveal the neurophysiological basis of musicality in human subjects. *Neurosci Lett* 226: 1-4.
- Tervaniemi M, Kujala A, Alho K, Virtanen J, Ilmoniemi RJ, Näätänen R (1999a) Functional specialization of the human auditory cortex in processing phonetic and musical sounds: A magnetoencephalographic (MEG) study. *Neuroimage* 9: 330-336.
- Tervaniemi M, Medvedev SV, Alho K, Pakhomov SV, Roudas MS, van Zuijlen TL, Näätänen R (1999b) Lateralized automatic auditory processing of phonetic versus musical information: a PET study. *Proc HBM99* Düsseldorf.
- Tiitinen H, Alho K, Huottilainen M, Ilmoniemi RJ, Simola J, Näätänen R (1993) Tonotopic auditory cortex and the magnetoencephalographic (MEG) equivalent of the mismatch negativity. *Psychophysiology* 30, 537-540.
- Tramo MJ, Bharucha JJ (1991) Musical priming by the right hemisphere post-callosotomy. *Neuropsychologia* 29:313-25.
- Wallace MT, Meredith MA, Stein BE (1993) Converging influences from visual, auditory, and somatosensory cortices onto output neurons of the superior colliculus. *J Neurophysiol* 69(6): 1797-809.
- Zatorre RJ (1985) Discrimination and recognition of tonal melodies after unilateral cerebral excisions *Neuropsychologia* 23: 31-41.
- Zatorre RJ (2000). Neural specializations for tonal processing. *Ann NY Acad Sci* 930: 193-210.
- Zatorre RJ, Evans AC, Meyer E, Gjedde A (1992) Lateralization of phonetic and pitch discrimination in speech processing. *Science* 256: 846-9.
- Zatorre RJ, Samson S (1991) Role of the right temporal neocortex in retention of pitch in auditory short-term memory. *Brain* 114: 2403-17.

Korrespondenzadresse:

Prof. Dr. med. Eckart Altenmüller
 Institut für Musikphysiologie und Musiker-Medizin der Hochschule für Musik und Theater Hannover
 Hohenzollernstr. 47
 30161 Hannover

Telefon: 0511/3100 552
 Fax: 0511/3100 557
 e-mail: altenmueller@hmt-hannover.de