

**Auditiv-sensomotorische Integration bei komplexen  
hochtrainierten Wahrnehmungs- und Verhaltensleistungen:  
Analyse kortikaler Koaktivierungsprozesse  
am Beispiel des Klavierspiels.**

Vom Fachbereich Biologie der Universität Hannover

zur Erlangung des Grades  
Doktor der Naturwissenschaften  
Dr. rer. nat.

genehmigte Dissertation  
von

Dipl. Phys. Marc Bangert

geboren am 17.1.1970 in Fulda

**2001**

Universität Hannover 

**Referent:** Prof. Dr. Hans-Albert Kolb

**Koreferent:** Prof. Dr. Eckart Altenmüller

**Tag der Promotion:** 29. 6. 2001

**Abstract: *Auditiv-sensomotorische Integration bei komplexen hochtrainierten Wahrnehmungs- und Verhaltensleistungen: Analyse kortikaler Koaktivierungsprozesse am Beispiel des Klavierspiels.***

Die vorgelegte Arbeit belegt Prinzipien der kortikalen sensomotorischen Integration und der Dynamik kortikaler Plastizität anhand des Klavierspiels als Modell für ein auditorisch kontrolliertes Motorsystem mit hohen Anforderungen an schnelle und präzise Koordination. Hauptziel der vorgelegten Arbeit war die Untersuchung der Veränderungen elektrophysiologischer Aktivität, die sich (neben einem Vergleich zw. Laien und professionellen Pianisten) im Verlauf der ersten Minuten und der ersten Wochen eines Klaviertrainings bei Anfängern ergeben. Das Experiment zielte auf eine mögliche Integration von neuronalen Wahrnehmungs- und Handlungsrepräsentationen des Musikinstrumentes. Das Versuchsdesign erlaubte eine gezielte Manipulation der auditiven Rückkopplungsschleife beim Klavierspiel. In verschiedenen psychophysisch kontrollierten Bedingungen wurden 32-kanalige Gleichspannungs-Elektroenzephalogramme (DC-EEG) bei den Versuchspersonen (Profis, n = 9, Lernergruppe, n = 9, Kontrollgruppe, n = 8) aufgezeichnet.

Das Design der Aufgabenstellungen beruhte auf einer künstlichen Dissoziation auditorischer und motorischer Parameter des Klavierspiels: Die Testaufgaben bestanden entweder (a) im passiven Anhören kurzer Melodiephrasen oder (b) im willkürmotorischen Niederdrücken von Klaviertasten bei unterdrücktem auditiven *Feedback*. Im Verlauf von fünf Wochen absolvierten die Anfängergruppen wiederholt eine 20-minütige computerkontrollierte Trainingsphase am Klavier. Das Training der Kontrollgruppe unterschied sich von dem der Lernergruppe dadurch, daß eine Manipulation des Instruments den Erwerb eines impliziten oder expliziten mentalen Zuordnungsrasters bestimmter Tonhöhen zu bestimmten Klaviertasten verhinderte.

Die durch einzelne Übesitzungen und durch das gesamte fünfwöchige Trainingsprogramm induzierten Veränderungen der EEG-Daten wurden ausgewertet. Neben etablierten Verfahren zur Analyse von *Multi-Channel-EEG-Zeitreihen* wurden im Rahmen des Projekts zwei neue methodische Werkzeuge eingeführt: eine quantitative vektorielle Ähnlichkeitsanalyse von Aktivierungsmustern und ein Ansatz zur topographischen Interpolation von Signallaufzeiten aus der Kreuzkorrelationsanalyse. Zusätzlich wurden die am digitalen Klavier registrierten Verhaltensdaten einer detaillierten Auswertung unterzogen.

Im Querschnittsvergleich Laien – Profis konnte die Hypothese bestätigt werden, daß geübte Pianisten auf rein auditive Stimuli sensomotorische Aktivierungen zeigen und umgekehrt bei rein motorischen Übungen am stummen Klavier bereits auditorische Hirnareale mitaktivieren. Zusätzlich zu

diesem Koaktivierungsprozeß fanden sich ausgeprägte rechtslaterale anteriore DC-Potentiale. Die kortikalen Aktivierungsmuster professioneller Pianisten bei Aufgaben mit pianistischem Kontext wiesen ein hohes Maß an Ähnlichkeit auf,

gleichgültig ob die gestellten Aufgaben auf Wahrnehmung oder auf Handlung beschränkt waren.

Bei den Teilnehmern der Längsschnittstudie führte Klavierüben zu einem Anstieg des aufgabenkorrelierten DC-EEG bei den Testaufgaben, der sich vor allem in kontralateralen zentralen und rechts anterioren Arealen zeigte. Die beiden Aufgabensorten führten vor dem Training zu einer selektiven Aktivierung jeweils einer der beiden genannten Hirnregionen; nach dem Training wurden unabhängig von der Aufgabensorte beide Areale gemeinsam aktiviert. Der Effekt war bereits nach der ersten 20-minütigen Übesitzung zu beobachten und konsolidierte sich während der fünf Trainingswochen. Ein weiteres zentrales Ergebnis war die funktionelle Interpretation der rechtsanterioren EEG-Aktivität im Sinne einer Repräsentation der auditorisch-motorischen Zuordnungskarte von Tonhöhen zu Klaviertasten.

**Abstract: *Auditory-sensorimotor integration in complex skilled perception and action: Analysis of cortical coactivation processes in piano learning.***

The thesis presents evidence for cortical sensorimotor integration and for the dynamics of cortical plasticity. Piano playing serves as a model of a motor system under auditory control that has to meet refined constraints with respect to fast and precise coordination. Main issues of the thesis are the changes of electrophysiological activity induced by the first minutes to weeks of piano practice and by long-term training (comparison of skilled pianists with nonmusicians). The study aimed at possible integration pathways of neuronal perceptual and motor representations. In the experimental design, a well-defined manipulation of the auditory feedback loop was possible. During different psychophysical paradigms a 32-channel-DC-EEG was recorded in three groups of volunteers (nine professional pianists, nine naive piano training participants and eight naive controls).

The basic idea for the design of the probe tasks was an artificial dissociation of the auditory and motor features of piano playing. The paradigm consisted of: (1) A set of 60 purely auditory (listening to short monophonic piano sequences) and 60 right-hand motoric tasks (arbitrary finger tapping on a mute piano keyboard); (2) a computer-controlled training phase (re-playing short acoustically presented right-hand melodic sequences with instant auditory feedback) for acquisition of audiomotor; (3) another set similar to (1). Furthermore, the novices worked with adaptive training software (as designed for part (2) of the experiment) over a period of 5 weeks. While the 'map' group (9 participants) was allowed to learn the full range of fundamental elements of an internal key-to-note-representation, for the 'no-map' group the keyboard was manipulated by random assignment of keys to tones so as to prevent participants from getting any implicit or explicit key-to-pitch-map.

In addition to common methods for multi-channel EEG analysis and imaging, two novel strategies were established and tested: (a) numerical comparison of activation patterns based on vector similarities; (b) topographical interpolation of time lags resulting from cross-correlational analysis.

The participants were capable of establishing auditory-sensorimotor EEG coactivity within only 20 minutes: After the very first session, additional activity in motor areas while listening to the task, and additional activity in auditory areas accompanying the motion, were found. The effect could be enhanced and stabilized during the 5-week training, hence contributing elements of both perception and action to the mental representation of the instrument. In the 'no-map' group similar coactivity

effects occurred. However, the 'map' group demonstrated significant additional activations of right anterior regions.

It can be concluded that this region serves as an audio-motor interface which plays a crucial role in the mental representation of the keyboard.

## **Schlagwörter**

- Auditorische sensomotorische Integration
- Kortikale EEG-Aktivierungsmuster
- Hochtrainierte Pianisten
  
- Auditory sensorimotor integration
- Cortical DC-EEG activation patterns
- Skilled piano players

# Inhalt

ABSTRACT (DEUTSCH) .....	3
ABSTRACT (ENGLISCH).....	5
SCHLAGWÖRTER.....	6
ABKÜRZUNGSVERZEICHNIS .....	10

## 1. EINLEITUNG..... 11

1.1. NEUROPHYSIOLOGISCHE GRUNDLAGEN .....	14
1.1.1. Kortex .....	14
1.1.2. Sensorik: Physiologie der auditiven Musikverarbeitung .....	15
1.1.3. Motorik: Entwurf und Ausführung komplexer Motorprogramme.....	20
1.1.4. Kortikale Integrationsprozesse .....	24
1.1.4.1. Multisensorische Integration .....	24
1.1.4.2. Sensomotorische Integration .....	26
1.1.4.3. Der Präfrontale Kortex .....	29
1.2. LERNEN .....	33
1.2.1. Mechanismen kortikaler Plastizität .....	33
1.2.2. Motorisches Lernen .....	37
1.3. DER PROFESSIONELLE MUSIKER ALS „MODELLORGANISMUS“ FÜR HOCHSPEZIALISIERTE ADAPTATION AN AUDITORISCH-SENSOMOTORISCHE LEISTUNGEN .....	41
1.3.1. Perzeptuelle Spezialisierung.....	41
1.3.2. Spezialisierung der Motorik.....	42
1.3.3. Veränderte kognitive Strategien beim Erwerb neuer Fähigkeiten.....	43
1.4. HYPOTHESEN DER VORGELEGTEN ARBEIT.....	45

## 2. MATERIAL UND METHODEN..... 47

2.1. GRUNDLAGEN DER ELEKTROENZEPHALOGRAPHIE .....	47
2.1.1. Ursprung des oberflächennegativen DC-Potentials .....	47
2.1.2. Physikalische und anatomische Faktoren, die Amplitude und Topographie von DC- Potentials in Oberflächenableitungen beeinflussen .....	49
2.2. DIE METHODEN – VOM MEßWERT ZUR BILDGEBUNG.....	53
2.2.1. Versuchspersonen .....	53
2.2.2. Meßdatenakquisition.....	55
2.2.2.1. Versuchsaufbau .....	55
2.2.2.2. Ableittechnik .....	57
2.2.2.3. Versuchsdurchführung.....	60
2.2.3. Performanzanalyse .....	64
2.2.3.1. Die akusto-mechanische Ambiguität der MIDI-Norm.....	64
2.2.3.2. Akquisition der Verhaltensdaten .....	65
2.2.3.3. Online-Datenaufbereitung zur Bereitstellung des indirekten Feedbacks .....	65
2.2.3.4. Offline-Analyse der Primär- und der Fehlerdaten .....	70
2.2.4. Aufbereitung der elektro-physiologischen Daten.....	71

2.2.5.	<i>Analysestrategien</i> .....	73
2.2.5.1.	Phänomenologie und Quantifizierung transienter EEG-Signale .....	74
2.2.5.2.	Zeitmittelung ereigniskorrelierter Potentiale .....	76
2.2.5.3.	<i>Grand Average</i> : Gruppenmittelwerte ereigniskorrelierter Signale.....	78
2.2.5.4.	Kreuzkorrelation .....	79
2.2.6.	<i>Bildgebung: Kortikale Aktivierungsmuster</i> .....	80
2.2.6.1.	Interpolierte Oberflächenkarten .....	80
2.2.6.2.	Kreuzkorrelationsverteilungen .....	82
2.2.6.3.	Muster-Ähnlichkeitsanalyse.....	83
2.2.7.	<i>Statistik</i> .....	86
<b>3.</b>	<b>ERGEBNISSE</b> .....	<b>89</b>
3.1.	EEG-ZEITSIGNALE.....	92
3.1.1.	<i>Mittelung der Potentiale</i> .....	92
3.1.2.	<i>DC-Potentiale</i> .....	92
3.1.2.1.	Gruppenunterschiede .....	96
3.1.2.2.	Auswirkungen eines jahrelangen Klaviertrainings: DC-Aktivierungsmuster der professionellen Pianisten	98
3.1.3.	<i>Vektorieller Ansatz, Muster-Ähnlichkeitsanalyse</i> .....	99
3.1.4.	<i>Ereigniskorrelierte Potentiale (EKP)</i> .....	106
3.1.4.1.	Höhe der EKPs .....	108
3.1.4.2.	Latenzen der EKPs .....	109
3.1.4.3.	Zur Topographie der N100- und P200-Welle .....	110
3.1.5.	<i>Kreuzkorrelation</i> .....	112
3.2.	PERFORMANZANALYSE .....	116
3.2.1.	<i>Performanz während der Übesitzungen</i> .....	116
3.2.1.1.	Adaptive Übephase mit auditivem Feedback .....	117
3.2.1.2.	Ermittlung der Tagesperformanz ohne auditives Feedback .....	118
3.2.2.	<i>Performanz während der probe tasks</i> .....	119
<b>4.</b>	<b>DISKUSSION</b> .....	<b>123</b>
4.1.	DISKUSSION DER METHODEN.....	123
4.1.1.	<i>Das Paradigma</i> .....	123
4.1.2.	<i>Das 32-Kanal-Gleichspannungs-EEG</i> .....	125
4.1.2.1.	Artefaktquellen .....	125
4.1.2.2.	Methode der Wahl?.....	126
4.1.3.	<i>Analyseverfahren</i> .....	127
4.1.3.1.	Interindividuelle Variabilität.....	127
4.1.3.2.	Erstmalig eingesetzte Analysen .....	129
4.2.	DISKUSSION DER ERGEBNISSE.....	130
4.2.1.	<i>Studie 1: Transversaler Vergleich hochtrainierter Pianisten mit Nichtmusikern</i> .....	130
4.2.1.1.	Verhaltensdaten .....	130
4.2.1.2.	Elektrophysiologie .....	131
4.2.2.	<i>Studie 2: Auswirkungen eines fünfwöchigen Klaviertrainings – Vergleich von Lerner- und Kontrollgruppe</i> .....	134
4.2.2.1.	Verhaltensdaten .....	134
4.2.2.2.	Elektrophysiologie .....	136
4.2.3.	<i>Anatomische Zuordnung der rechtsanterioren Aktivierung: Funktionelle Argumente</i> .....	139
4.2.3.1.	Augenartefakt .....	140
4.2.3.2.	Mögliche Beteiligung des Frontallappens.....	141
4.2.3.3.	Mögliche Beteiligung des Temporallappens.....	142

4.3.	ALLGEMEINE DISKUSSION UND EINORDNUNG IN DIE LITERATUR.....	143
4.3.1.	<i>Parallelen zur Neurophysiologie der Sprachproduktion .....</i>	<i>143</i>
4.3.2.	<i>Hören ohne Schall – auditorische Imagination .....</i>	<i>145</i>
4.3.3.	<i>Auditorische Koaktivierung bei motorischen Leistungen .....</i>	<i>146</i>
4.3.4.	<i>Bewegung ohne Mechanik – motorische Imagination .....</i>	<i>148</i>
4.3.5.	<i>Motorische Koaktivierung bei auditiver Stimulation.....</i>	<i>149</i>
4.3.6.	<i>Die Rolle der rFTA: Interface – Karte – Lexikon – Broca-Area? .....</i>	<i>151</i>
4.3.7.	<i>Automatische und präattentive Aktivierung.....</i>	<i>153</i>
4.3.8.	<i>Stabilität der Verknüpfungen.....</i>	<i>154</i>
4.4.	SCHLUB.....	159
<b>5.</b>	<b>ZUSAMMENFASSUNG.....</b>	<b>161</b>
<b>6.</b>	<b>LITERATUR .....</b>	<b>163</b>
<b>7.</b>	<b>ANHANG .....</b>	<b>175</b>
7.1.	FRAGEBOGEN FÜR DIE PROBANDEN.....	175
7.2.	DIE VERWENDETEN ELEKTRODENPOSITIONEN DES 10-20-SYSTEMS AUF DER KOPFOBERFLÄCHE ..	178
7.3.	REIZSYNTHESE .....	179
7.4.	GLOSSAR .....	184
<b>DANK</b>	<b>.....</b>	<b>189</b>

# Abkürzungsverzeichnis

AI (II)	primärer (sekundärer) auditorischer Kortex
CCLD	<i>Cross Correlation Lag Distribution</i> ; Kreuzkorrelationsverteilung
CNV	<i>Contingent Negative Variation</i> ; Erwartungswelle
DC	<i>Direct Current</i> ; hier: Gleichspannung
dPFC	dorsolateraler Präfrontaler Kortex
EEG	Elektroenzephalogramm
EKP	ereigniskorreliertes Potential
EMG	Elektromyogramm
(V)EOG	(vertikales) Elektrookulogramm
EP	Evoziertes Potential
EPSP	exzitatorisches postsynaptisches Membranpotential
(f)MRI	(Funktionelle) Kernspintomographie; Magnetresonanztomographie
GSR	galvanischer Hautreflex
IPSP	inhibitorisches postsynaptisches Membranpotential
LTD	<i>Long-Term Depression</i> ; Langzeitdepression
LTP	<i>Long-Term Potentiation</i> ; Langzeitpotenzierung
MI (II)	primärer (sekundärer) motorischer Kortex
MIDI	<i>Musical Instrument Digital Interface</i>
PET	Positronen-Emissionstomographie
PFC	Präfrontaler Kortex
PM	Prämotorischer Kortex
rCBF	<i>regional Cerebral Blood Flow</i> ; regionale Hirngewebedurchblutung
rFTA	rechte frontotemporale Area
SI	primärer somatosensorischer Kortex
SMA	Supplementärmotorisches Areal
SPECT	<i>Single Photon Emission Computed Tomography</i>
STG	Superiorer Temporaler Gyrus
ZNS	Zentralnervensystem

Du lächelst leise, und das große  
Auge grüßt die Dämmerung.  
Die Hände schimmern dir im Schoße  
und deine Hände sind so jung.

Sie sind nicht müde, wenn sie rasten;  
ein Lauschen nur ist ihre Ruh.  
Sie warten wie auf Orgeltasten  
einer neuen Hymne zu.

R.M. Rilke, aus „Dir zur Feier“ (1897,1898)

## 1. Einleitung

Unter der Schlagzeile „Most complex sensorimotor task in existence“ war 1998 im englischen *Daily Telegraph* zu lesen:

*„Ein einzelnes Mendelssohn-Presto erfordert das Spielen von 5595 Noten in nur etwa vier Minuten – mit stellenweise 72 Fingerbewegungen pro Sekunde. Kein Wunder, daß jeder zweite Musiker über irgendwelche medizinischen Beschwerden klagt.“ (Jones 1998, Übers. d. Verf.)*

Die meisten Mediziner und Naturwissenschaftler, die sich mit Musikern und mit dem Musizieren auf hohem Niveau auseinandersetzen, sind sich einig darüber, daß professionelles Instrumentalspiel zu dem Komplexesten gehört, was der Mensch sensomotorisch zu leisten imstande ist (Wilson 1998). 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 sensomotorischen 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 → usw.

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 Erkenntnisse aus der Neuropsychologie und der Neurobiologie deuten auf eine gemeinsame neuronale Repräsentation von Wahrnehmung und Handlungssteuerung bei anspruchsvollen motorischen Verhaltensleistungen hin (z. B. Wallace et al. 1993, Iacoboni et al. 1998). Diese ist überall dort von besonderer Bedeutung, wo komplexe Bewegungsmuster unter hohem Zeitdruck durch hochspezialisierte sensomotorische Rückkopplung erzeugt werden. Das gilt z. B. für das Sprechen. Befunde aus der Neurolinguistik zeigen sowohl beim Sprachverstehen als auch bei der Sprachproduktion eine gemeinsame Aktivierung von Wernicke- und Broca-Area (Price et al. 1996, Aboitiz & Garcia 1997, Binder et al. 1997, Chertkow & Murtha 1997), wo bisher eine strenge Aufgabenteilung (Wernicke = Sprachverständnisareal, Broca = Sprachproduktionsareal) angenommen wurde. Derartige, komplexe sensomotorische Leistungen, die durch langjähriges Üben mit auditivem *Feedback* erworben werden, führen mit großer Wahrscheinlichkeit zu einer gemeinsamen neuronalen Repräsentation von auditiver Wahrnehmung und Sensomotorik, die vor dem Training noch nicht zu erwarten ist.

Daß auch das aktive Musizieren zur Gruppe jener komplexen sensomotorischen Leistungen gehört, welche die Koaktivierung auditorischer und motorischer Kortexareale bahnt, aber zugleich auch voraussetzt, ist Gegenstand der vorgelegten Arbeit. Die Vorteile gegenüber dem Untersuchungsobjekt Sprache bestehen darin, daß man a) die oben genannte Rückkopplungsschleife für bestimmte Fragestellungen leichter physikalisch unterbrechen bzw. modulieren, b) Vergleiche mit ungeübten, aber sonst gesunden Versuchspersonen anstellen, sowie c) Anpassung und Veränderung der Nervenzellvernetzung bei erwachsenen Versuchspersonen dokumentieren kann.

Musikern ist das Phänomen aus ihrer eigenen Introspektion längst wohlbekannt: So berichten viele Instrumentalisten, daß rein mentales oder rein motorisches Üben der Fingersätze und Bewegungsabläufe durchaus realistische Höreindrücke des Gespielten produziert, auch wenn physikalisch gar kein Schall erzeugt wird. Umgekehrt bemerken sie beim bloßen Anhören des Instruments, wie ihnen der Schall förmlich „in die Finger fährt“, so als wollten die Hände

unwiderstehlich mit dem Gehörten mitspielen. Beide Effekte scheinen typischerweise sehr stark von Automatismus geprägt zu sein, ganz unwillkürlich aufzutreten und auch kaum kognitiv unterdrückbar zu sein.

Auch die Didakten sind sich dessen längst bewußt. Ein amerikanischer Lehrer für Jazzimprovisation schreibt in einem Solistenkurs:

*„Feinabstimmung von Ohr, Gehirn und Hand. Fast alle von uns verfügen über diese Teile der Anatomie, aber manchmal wirkt es, als seien sie nicht „ordentlich miteinander verdrahtet“. Jedes hat für sich genommen wichtige Aufgaben zu erfüllen, doch wenn nicht jeder Teil auf die beiden anderen abgestimmt ist, können sie einander schlecht die Bälle zuspieren. Bei funktionierender „Verdrahtung“ wird das Ohr etwas hören, sei es vor dem inneren Ohr oder von einer äußeren Quelle (einem anderen Ensemblemitglied), der Höreindruck wird ans Gehirn weitergereicht, wo intellektuelle Berechnungen und Übersetzungen ausgeführt werden. Der Kopf wird daraufhin Befehle an die Handmuskeln ausgeben, die hoffentlich folgsam, schnell und präzise reagieren. Das Ohr hört wiederum das Ergebnis und wird gemeinsam mit dem Gehirn entscheiden, was als nächstes gehört und gespielt werden soll, und der gesamte Zyklus beginnt erneut.“ (Coker, 1997, Übers. d. Verf.)*

Aus kognitionswissenschaftlicher Sicht ist dieser intuitiv exzellenten theoretischen Darstellung nichts hinzuzufügen. Die entscheidenden neurophysiologischen Faktoren, die beim Üben zum Tragen kommen, sind benannt:

- Funktionierende Sensorik,
- Funktionierende Motorik,
- Reale oder nur imaginierte auditorische Wahrnehmung,
- Zentralnervöse Verknüpfung afferenter Information zu adäquater efferenter, d. h. sensomotorische Integration,
- Instantanes auditorisches *Feedback* zur Kontrolle der Motorik, d. h. motorisch-sensorische Integration,
- der Regelkreis-Charakter des Gesamtsystems, und vor allen Dingen,
- die Hypothese der „Verdrahtung“, also eines physischen synaptischen Korrelats der Verknüpfungen zwischen „Ohr, Gehirn und Hand“.

Damit ist das Ziel dieser Arbeit umrissen: die Thesen der Musiker und Musiklehrer vom Kopf auf die Füße zu stellen und Belege für das neuronale Korrelat sensomotorischer Integration beim Musizieren zu präsentieren.

## **1.1. Neurophysiologische Grundlagen**

### **1.1.1. Kortex**

Das Gehirn des Menschen besteht aus vier makroanatomischen Untereinheiten: Hirnstamm, Cerebellum, Dienzephalon und den cerebralen Hemisphären des Telenzephalon. Der Hirnstamm (Medulla oblongata, Pons und Mittelhirn) steuert alle Vitalfunktionen wie Atem, Puls, Körpertemperatur usw. und kontrolliert viele sensorische und motorische Funktionen, so z. B. die Koordination visueller und auditorischer Reflexe. Das Cerebellum liegt kaudal zur Pons und verarbeitet vor allem Körperhaltung und feinabgestimmtes Bewegungstiming. Es ist am Erwerb motorischer Fähigkeiten beteiligt und spielt bei der Musikproduktion eine wichtige Rolle. Das rostral zur Pons gelegene Dienzephalon enthält den Thalamus als die entscheidende sensorische Umschaltstation auf fast allen afferenten Bahnen zum Telenzephalon, und den Hypothalamus als Steuerzentrale der autonomen, endokrinen und viszeralen Funktionen (Peters & Jones 1984).

Das Telenzephalon besteht aus zwei zueinander symmetrischen Hemisphären. Die Oberfläche der Hemisphären besteht aus Nervenzellen, die den Kortex (Rinde) bilden. Nach innen folgt das Marklager aus Fasermassen, die den Kortex mit subkortikalen Strukturen (z. B. Hirnstamm, Basalganglien) und die Hemisphären untereinander (Kommissuren) verbinden. Eingebettet in das Marklager liegen die Basalganglien, die teilweise von den Fasern durchsetzt werden und an der Steuerung der Motorik beteiligt sind, der Hippocampus, der eine Rolle bei der Speicherung von Gedächtnisinhalten spielt, und der amygdaloide Komplex, der autonome und endokrine Prozesse mit Gefühlszuständen koordiniert. Die größte der Kommissuren ist der Balken (Corpus callosum). In ihm verlaufen die Fasern der beiden neokortikalen Hirnhälften (Peters & Jones 1984).

Die Großhirnrinde ist grob in Lappen gegliedert: Frontallappen (anterior bis zum Sulcus centralis), Parietallappen (posterior des Sulcus centralis), Okzipitallappen und Temporallappen. Die Lappengliederung hat keine eindeutige funktionelle Bedeutung – auch eine Abgrenzung der Lappen anhand von unveränderlichen morphologischen Strukturen ist nicht exakt möglich. Eine feinere Gliederung läßt die starke Furchung des gyrenzephalen Kortex zu. Zur Vergrößerung der Oberfläche (und damit der Zellzahl – der Kortex enthält etwa  $10^{11}$  Neurone mit durchschnittlich je  $10^5$  Synapsen) ist die Hirnrinde zu Furchen (lt. Sulcus) und Windungen (lt. Gyrus) aufgeworfen.

Will man den Kortex noch feiner untergliedern, geht man histologisch vor und teilt nach Zellart, -zahl und Schichtausprägung ein. Die Großhirnrinde ist im Gegensatz zur Kleinhirnrinde nicht überall gleich aufgebaut. Anhand der zytoarchitektonischen Unterschiede wurde sie von Brodmann (1909) in Areae eingeteilt. Während nichtkortikale Kerngebiete als Nuclei bezeichnet werden, verwendet man für die Einteilung des Kortex die Begriffe Regio (dt. Region) oder Area (dt. Areal) (Peters & Jones 1984).

### *Funktionelle Gliederung*

Regionen mit direkter thalamischer Projektion, also direkten Afferenzen aus den Sinnesorganen, die im Thalamus umgeschaltet werden, bezeichnet man als Primärfelder. Ein Primärfeld ist auch der motorische Kortex mit direkten Efferenzen zu Motoneuronen des Rückenmarks. Gebiete mit geringerer thalamischer Afferenz grenzt man als Sekundärfelder von den Primärfeldern ab; meist liegen sie neben den primären Arealen. Sekundärfelder tragen wahrscheinlich zum Erkennungsprozeß von Sinnesreizen bei. Der Kortex zwischen Primär- und Sekundärfeldern bildet unscharf begrenzte Assoziationsfelder, welche die aus verschiedenen Sinnesystemen stammenden Einflüsse koordinieren und verarbeiten. Wesentliches Prinzip der kortikalen Informationsverarbeitung ist Konvergenz von Signalen auf Neurone, die auf fortschreitenden Verarbeitungsebenen zunehmend die im Signal kodierten Objektmerkmale extrahieren (Hubel & Wiesel 1977).

## **1.1.2. Sensorik: Physiologie der auditiven Musikverarbeitung**

Der menschliche Temporallappen umfaßt fünf größere kortikale Windungen: den superioren, den mittleren und den inferioren Gyrus an der lateralen Oberfläche, die etwa parallel zur Sylvischen Fissur verlaufen, sowie den okzipitotemporalen und den parahippocampalen Gyrus auf der ventralen Seite.

Funktionell läßt sich der Temporallappen in drei Teile unterteilen. Der auditorische Kortex liegt in der Sylvischen Fissur, erstreckt sich aber bis in den freiliegenden Abschnitt der Oberfläche des Superioren Temporalen Gyrus (STG). Der Limbische Kortex befindet sich medial und basal in räumlicher Nähe zu Hippocampus und Amygdala. Die übrigen Regionen der lateralen und ventralen Oberfläche des Temporallappens werden üblicherweise unter den Begriff „temporaler Assoziationskortex“ zusammengefaßt (Rodman & Gross 1987).

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.

Der primäre auditorische Kortex des Menschen ist deckungsgleich mit der zytoarchitektonischen Area 41 nach Brodmann (1909) und liegt zum größten Teil an der Unterseite der Sylvischen Fissur. Seinen wichtigsten *Input* erhält der primäre auditorische Kortex (AI) vom medialen Kniehöcker. 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 (Rodman & Gross 1987).

Die unter der Bezeichnung temporaler Assoziationskortex zusammengefaßten lateralen und ventralen Gebiete des Temporallappens (in etwa den Brodmann-Arealen 20, 21, 37, 38 entsprechend) erfüllen in den beiden Hemisphären spezialisierte Funktionen (Milner 1974). Bei rechtshändigen Menschen ist die Verarbeitung sprachlicher Laute fast immer in den linken Temporallappen lateralisiert, und zwar sowohl für auditorische als auch für visuelle und taktile Reize, die verbal kodiert werden können. Der rechte Temporallappen (s. u.) spielt eine Rolle bei der Verarbeitung nichtverbalen Materials, beim Lernen und Erkennen auditorischer, visueller und taktiler Information, die nicht ohne weiteres sprachlich beschreibbar sind (z. B. abstrakte Zeichnungen, Gesichter, Musik und Umweltgeräusche).

In beiden Hemisphären scheint es eine dorsal-ventrale Spezialisierung innerhalb des Temporalkortex zu geben (Gross 1983). Beim Menschen evoziert eine elektrische Stimulation des STG häufiger auditorische Halluzinationen, eine Stimulation des inferioren temporalen Gyrus häufiger visuelle Halluzinationen (Penfield & Perot 1963).

### *Einfache akustische Stimuli*

Möglicherweise existieren bereits im primären auditorischen Kortex auf einfache Melodieverarbeitung spezialisierte Neurone. Zahlreiche Neurone im auditorischen Kortex 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). Bei hierarchisch übergeordneten Strukturen sollte sich diese Lateralisationstendenz fortsetzen; dies ist Gegenstand der folgenden Abschnitte.

### *Komplexe Stimuli – Zur Lateralisation der Musikverarbeitung*

Die ersten Hinweise auf eine Spezialisierung von Hirnarealen bei der Verarbeitung von Melodien lieferte Milner 1962, als sie bei Patienten mit rechtsseitigen Temporallappenläsionen bemerkte, daß die Verarbeitung von Tonmustern und Klangfarben, nicht aber einfache Frequenzdiskrimination, beeinträchtigt war. Neuere Untersuchungen (Platel et al. 1997, Penhune et al. 1998b) kommen zum selben Ergebnis: die Verarbeitung von Klangfarben findet rechtehemisphärisch 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 experimentalpsychologische 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 Hörversuche<sup>1</sup> 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

---

<sup>1</sup> Experimentelle Technik, bei der über Kopfhörer jeweils nur eines der beiden Ohren mit einem Reiz oder Reizanteil beschallt wird.

Detektionsfähigkeit für Klangfarben (Samson & Zatorre 1994) 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 nachweisen, daß diese lateralisierte Aufgabenteilung auf einer rein präattentiven Ebene gewährleistet ist.

Fallstudien an Callosotomie-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). Alle nachgeschalteten höheren Verarbeitungsstufen wie sekundäre Areale und temporofrontale Assoziationsgebiete greifen diese Rohdaten entsprechend auf, so daß nahezu die gesamte Verarbeitung von Schall linkshemisphärisch in der Zeit- und rechts in der Frequenzdomäne parallel abläuft (Zatorre 2000). 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.

Zatorre und Samson (1991) sowie Patel und Balaban (2000) halten vor allem die *sequentielle Struktur* von musikalischen Tonfolgen für ein Merkmal, das rechtshemisphärischer Musikverarbeitung unterliegt.

### *Beitrag frontaler, frontotemporalen und parietaler Areale*

Innerhalb der rechten Hemisphäre kommt frontotemporalen Übergangsbereichen, die den STG, den dorsolateralen Präfrontalen Kortex (dPFC) und den supraorbitalen Präfrontalen Kortex umfassen, eine besondere Bedeutung bei der Verarbeitung von akustisch dargebotenem 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). Eine Verletzung der Hörerwartung bei musikalischen Sequenzen (Ton- oder Akkordfolgen) evoziert eine frühe automatische rechtsanteriore EEG-Negativität (*mismatch negativity*) bei musikalischen Laien (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 präattentive Effekte bei der perceptiven Musikverarbeitung fanden auch Tervaniemi und Mitarbeiter (1997, 1999b).

Patel und Mitarbeiter (1998a) testeten ein aus der Sprachverarbeitung bekanntes Phänomen bei der Präsentation syntaktischer Inkongruenzen, indem sie in Musikbeispiele vergleichbare „syntaktische“ Inkongruenzen einführten. Zusätzlich zu einem sonst identischen hirnelektrischen Reaktionsmuster auf Sprach- und Musikbeispiele lösten die Musikreize eine spezifische ereigniskorrelierte Komponente mit frontotemporaler rechtshemisphärischer Lateralisierung aus.

Untersuchungen an Läsionspatienten deuten auf eine Beteiligung linkshemisphärischer superiorer Areale an der perceptuellen Auswertung lokaler Parameter (d. h. einzelner Intervalle) musikalischer Sequenzen, während frontotemporale Schaltkreise der rechten Hemisphäre die globale Tonhöhenkontur einer Melodie zu repräsentieren scheinen (Liégeois-Chauvel et al. 1998, Patel et al. 1998b). Patel und Balaban (2000) konnten auf der Basis dieser Hypothese Hinweise auf den linken Parietallappen als ein mögliches Integrationszentrum lokaler und globaler Melodiemerkmale herausarbeiten. Gegen die Lokal-Global-Dissoziationshypothese (Peretz 1990) und für eine vollständige Repräsentation sämtlicher Aspekte der Melodieverarbeitung in frontotemporalen Strukturen der rechten Hirnhälfte sprechen die Befunde von Rumsey und Mitarbeitern (1994) an dyslexischen Patienten, die unfähig waren, den linken temporoparietalen Kortex zu aktivieren, die aber bei Melodiegedächtnisaufgaben rein rechts-frontotemporale Aktivierung und keinerlei Leistungseinbußen zeigten.

Bildgebende Verfahren auf Grundlage metabolischer Messung (PET) deuten replizierbar auf eine zentrale Rolle frontotemporaler Schaltkreise der rechten Hemisphäre für die Verarbeitung von Melodien hin (Zatorre et al. 1992, 1994).

Zusammenfassend scheint der rechte frontotemporale Übergangsbereich (im folgenden „rFTA“ = rechte frontotemporale Area) eine zentrale Schaltstelle in der perzeptuellen Integration zeitlich ausgedehnter musikalischer Reize zu bilden.

### **1.1.3. Motorik: Entwurf und Ausführung komplexer Motorprogramme**

Allgemein lassen sich Bewegungen anhand folgender unabhängiger Faktoren kategorisieren (Brooks 1981):

- **Komplexität.** Einige Bewegungsabläufe sind das Ergebnis nur eines einzigen Motorbefehls an einen oder mehrere Muskeln, so z. B. ballistische oder einige oszillatorische Bewegungen. Der größte Anteil am Verhaltensrepertoire von Säugetieren besteht freilich aus in ihrem zeitlichen Ablauf programmierten Befehlsfolgen, sog. Motorprogrammen.
- **Volitionalität.** Während bei Reflexen das Bewegungsergebnis sehr eng an spezifische sensorische Eingangsstreize gekoppelt ist, können viele der bei komplexen Organismen wie dem Menschen beobachtbaren Bewegungen willkürlich initiiert werden.
- **Modifizierbarkeit.** Durch propriozeptive Rückmeldungen des Bewegungsapparates in Verbindung mit einem ständigen Zustrom sensorischer Information aus anderen Modalitäten steht dem ZNS ein effizienter *Feedback*apparat über Verlauf und Ergebnis eines Bewegungsprogramms zur Verfügung, der kompensatorische Modifikationen dieses Programms erlaubt (entweder während der Ausführung oder vor zukünftigen vergleichbaren Bewegungen).

Die für geübtes Klavierspiel erforderlichen Motorprogramme zeichnen sich durch einen besonders hohen Grad an Komplexität, Volitionalität und Modifizierbarkeit aus. Üben, also das motorische Training am Musikinstrument, ist im wesentlichen das Training neuer Motorprogramme. Das Konzept des Motorprogrammes soll deshalb kurz vorgestellt werden.

### *Motorprogramme*

Allgemein ist ein Programm eine Folge von Codezeichen, die einen Prozeß vermitteln, durch den ein System ein gewünschtes Ziel erreichen wird (Young 1978). Basierend auf den Entdeckungen von Kornhuber und Deecke (1965) zum prämotorischen Bereitschaftspotential entwarf Keele (1968) das Konzept des Motorprogrammes als „eine Folge von Muskelbefehlen, die bereits vor Beginn der Bewegungssequenz strukturiert ist“.

Häufig wird eine vom Effektorcode abstrahierte Form der Kodierung und damit Generalisierbarkeit als Merkmal eines Motorprogramms angesehen. Bewegungsparameter für hochtrainierte Bewegungen sind in den sekundären sensomotorischen Kortextfeldern derjenigen Extremität, mit der die Bewegung normalerweise ausgeführt wird, gespeichert. Diese Speicherung erfolgt in abstrakter Form, d. h. funktionell unabhängig von der primären Repräsentation und biomechanischen Charakteristika des Effektors und beteiligter Muskelgruppen, so daß bei Bedarf auch andere Extremitäten auf das komplexe Motorprogramm „zugreifen“ können (Rijntjes et al. 1999).

Aus der funktionellen Bildgebung ist bekannt, daß am Entwurf und der Ausführung von Motorprogrammen in jedem Falle eine Reihe kortikaler und subkortikaler Module beteiligt ist: Die Supplementärmotorische Area (SMA), die Basalganglien, das Cerebellum und der primärmotorische Kortex (MI) (Reichenbach et al. 1998).

### *SMA, Basalganglien und Cerebellum*

Der Ausdruck **SMA** wurde von Penfield und Welch 1949 eingeführt und umreißt ein medial und rostral zur primärmotorischen Rinde gelegenes Gebiet des Stirnhirns, das während der Vorbereitungsphase einer Bewegung aktiviert wird. Bei Affen können Gruppen von SMA-Neuronen elektrophysiologisch abgeleitet werden, die gezielt dann Aktionspotentiale generieren, wenn die Reihenfolge einer erinnerten Bewegungssequenz abgerufen wird (Mushiake et al. 1990).

Den **Basalganglien** kommt im wesentlichen eine handlungsüberwachende Funktion zu. Sie sind in der Lage, kortikal geplante Bewegungen auszuwählen und die Ausführung zu initiieren oder zu inhibieren. Wie Versuche an Affen zeigen, tragen die Basalganglien durch Inhibition unerwünschter Handlungsalternativen zu einer Art Fokussierung des geplanten Bewegungsmusters bei (Mink & Thach 1991, Marsden & Obeso 1994) und senden nach jedem Einzelschritt einer vorhersagbaren Bewegungsfolge Signale an die SMA (Brotchie et al. 1991, Marsden & Obeso 1994).

Das **Kleinhirn** (Cerebellum) arbeitet ebenfalls mit dem Kortex zusammen, koordiniert willkürliche Bewegungen und Reflexe und ist an der Entwicklung von zeitlichen Bewegungsplänen beteiligt. Zudem ist es für den Erhalt des Gleichgewichtes notwendig.

Die **Effektorstrukturen** erhalten die absteigenden Steuerungsinformationen via Hirnstamm und Rückenmark. Aufgabe des Hirnstamms (Rhombenzephalon, Mesenzephalon) ist die Integration sensorischer Information (v.a. vestibulärer) in den motorischen Steuerplan. Darüber hinaus werden im Hirnstamm Reflexe verschaltet, an denen die Hirnnerven als afferente oder efferente Bahn beteiligt sind. Das Rückenmark dient sowohl der Signalleitung vom Gehirn in die Peripherie und umgekehrt (Leitungsapparat), als auch der motorischen Koordination und der Automatisierung (Eigenapparat). Hier sind viele Reflexe verschaltet. Aus dem Mark treten die Motoneurone aus, über die jede motorische Erregung laufen muß, sei sie im Kortex oder im Rückenmark selbst entstanden. Sie sind gemeinsame Endstrecke motorischer Steuerung (*final common path*; Sherrington 1906, 1947).

#### *Der primäre Motorkortex*

Der Motorkortex ist derjenige Teil des Säugetierkortex, der wahrscheinlich am unmittelbarsten an der Steuerung von Bewegungen beteiligt ist (Evarts 1981). Der Motorkortex von Primaten besteht aus dem primären Motorkortex (MI) und den nichtprimären Motorkortizes. Letztere umfassen den supplementärmotorischen Kortex (MII oder SMA) an den medialen Oberflächen der Hemisphären und den prämotorischen Kortex (PM), rostral zu MI und lateral zu MII/SMA gelegen (Wise 1984).

Der MI erhält *Input* aus einer Vielzahl zentralnervöser Quellen. Die wichtigsten sind das Cerebellum (über den Thalamus), der somatosensorische Kortex, die Area 5 des posterioparietalen Kortex und die anderen Motorkortizes (PM, SMA). Der entscheidende *Outputkanal* von MI ist die spinale Projektion in die Pyramidenbahn. Die Ursprungszellen dieser Projektion liegen in Schicht V (Philips & Porter 1977).

Wie oben schon angedeutet, kodieren die meisten sensomotorischen Schaltkreise nicht grundlegende physikalische Bewegungsparameter wie Winkel, Längen oder Kräfte, sondern verarbeiten hochgradig konvergente als auch divergente Signalmischungen der unterschiedlichsten Modalitäten und Ursprungsareale (Brooks 1981). So finden sich auch im primären Motorkortex Eingangssignale aus dem primären somatosensorischen Kortex (Evarts 1981), während der somatosensorische Kortex seinerseits über Neurone verfügt, die *direkt* in die absteigende Pyramidenbahn projizieren (Kaas 1983).

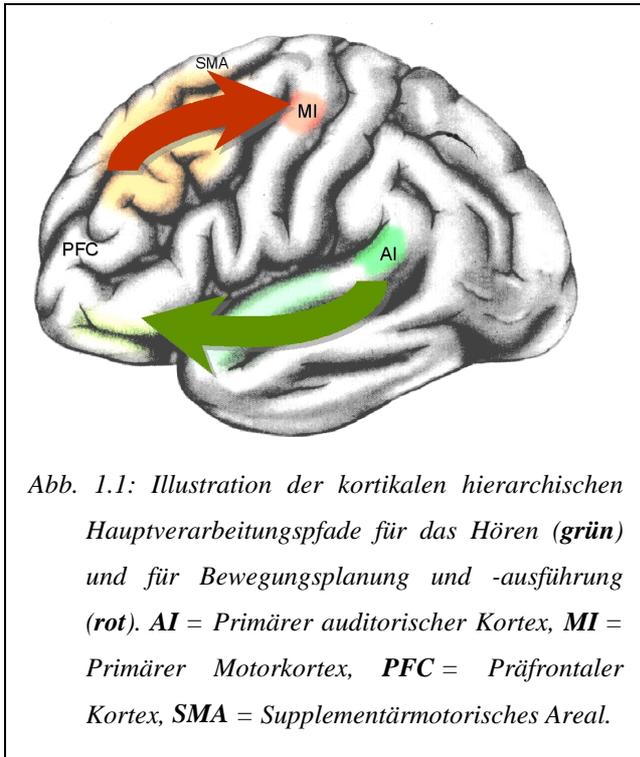
Charakteristisch für den primären sensomotorischen Kortexstreifen ist seine somatotope Anordnung, d. h. die topographische Repräsentation benachbarter Körperbereiche in benachbarten Zellpopulationen (sog. „Homunculus“): Hinterextremitäten sind medial, Kopf und Gesicht lateral repräsentiert (Wise 1987).

Über MI abgeleitete kortikale Gleichspannungspotentiale sind um so höher, je komplexer eine Bewegungsaufgabe ist (Niemann et al. 1992). Darüber hinaus kann der Motorkortex eine aktive Rolle bei der Verarbeitung abstrakter Informationen spielen, auch wenn sich diese auf perzeptuelle Aufgaben beziehen, beispielsweise auf die sequentielle Anordnung visueller Stimuli. In diesem Fall wird die Kodierung vermutlich über die zum Verfolgen der Reizfolge nötigen Augenbewegungen realisiert (Carpenter et al. 1999).

In diesem Lichte scheint eine wesentliche Aufgabe des MI im Orchester der an Bewegungskontrolle beteiligten Hirnstrukturen die sog. Fraktionierung zu sein (Wise 1987). Fraktionierung ist die unabhängige Adressierung von Muskelgruppen, die normalerweise zusammenarbeiten. Der Gewinn an Freiheitsgraden im Bewegungsrepertoire durch Fraktionierung ist besonders augenfällig bei der Fähigkeit von Primaten zur weitgehend unabhängigen Kontrolle der einzelnen Finger einer Hand. Weiterhin scheinen die Neurone im MI mit ihrer Entladungsrate direkt die isometrische Kraft eines Muskels bzw. die Geschwindigkeit einer isotonen Bewegung skalieren zu können (Georgopoulos et al. 1992).

Da für die in der vorliegenden Arbeit untersuchte motorische Leistung des Klavierspiels sowohl feine Kraftskalierung, die fraktionierte Steuerung einzelner Finger, als auch hohe Komplexität des gesamten Bewegungsablaufs charakteristisch sind, ist eine starke Beteiligung des primärmotorischen Kortex in den elektrophysiologischen Daten zu erwarten.

### 1.1.4. Kortikale Integrationsprozesse



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 ermöglichen, ist bisher allerdings wenig bekannt. Abb. 1.1 illustriert die Relevanz auditiv-sensomotorischer Integrationsmechanismen für die Musikproduktion: Überträgt man die von Coker (1997) angestellten Überlegungen zum Musizieren auf die oben dargelegten funktionell anatomischen Gegebenheiten, so ist zu erkennen, daß der perzeptuelle auditorische Verarbeitungspfad und der prämotorisch-motorische Pfad mindestens eine Schnittstelle benötigen, um die geforderte *Feedbackschleife* realisieren zu können.

#### 1.1.4.1. Multisensorische Integration

In Vertebraten und Invertebraten finden sich viele Beispiele für Neurone, die durch Eingangsreize aus mehr als einer Sinnesmodalität aktivierbar bzw. modulierbar sind. Der häufigste Typ eines multimodalen Neurons ist das *OR*(„oder“)-Neuron, das zuverlässig auf Eingangsreize nur eines der beteiligten sensorischen Kanäle antwortet. Erhält es jedoch *Input* aus beiden (bzw. mehreren) Sinneskanälen, so kommt es zu einer Veränderung der Entladungsrate (Hartline 1985).

Multimodale Neurone können nach heutigem Wissensstand nicht als sensorische Multiplexkanäle dienen, d. h. nachgeschaltete Nervenzellen können anhand typischer Zeitsignaturen o. ä. nicht mehr dekodieren, aus welcher Sinnesmodalität der ursprüngliche *Input* stammte. *OR*-Neurone können der sensorischen Substitution dienen, wenn wichtige Information in verschiedenen Modalitäten eintreffen kann, aber vom Organismus nicht „verpaßt“ werden darf. Das Signal-Rausch-Verhältnis verbessert sich also bei der Detektion von Objekten, die multimodal kodierbar sind (Horn 1983).

Auch *AND*(„und“)-Neurone lassen sich in vielen Spezies nachweisen (Jones & Powell 1970). Dieser Typ zeigt bei keinem der Eingangskanäle allein robuste Entladungswellen und reagiert nur bei gleichzeitigem (bzw. phasenkonstantem) *Input* aller beteiligter Sinneskanäle mit beachtlichen Entladungswellen. *AND*-Neurone erfüllen neben der Verbesserung des Signal-Rausch-Verhältnisses (wie *OR*-Neurone, allerdings auf dem Wege der Addition unterschiedlicher Reize verschiedener Modalitäten zu einem überschwelligem dendritischen Summenpotential) die Funktionen echter multimodaler Erkennung (alle Merkmale des Objekts müssen notwendig detektiert werden, um das Objekt eindeutig erkennen zu können) oder einer *cross-modalen* Aufmerksamkeitsunterstützung, bei der Information aus dem einen Sinneskanal ein vorbereitendes (schwellsenkendes) *Priming* für eintreffende Information aus der anderen Modalität bewirken kann.

Der Mechanismus der multimodalen Depression der Antwort eines *OR*- oder *AND*-Neurons hat seinen funktionellen Nutzen meist in der selektiven Filterung von in der Umwelt häufigen, aber nicht verhaltensrelevanten Objekten, die über eine charakteristische multisensorische Signatur verfügen.

Alle beschriebenen integrierenden Neuronenarten lassen sich bei Säugern im optischen Tektum, in thalamischen Kernen und weitverbreitet in frontalen, parietalen und temporalen Assoziationskortex finden.

### *Der multisensorische Kontext*

Wie wichtig für einen Sinneskanal zusätzliche fremdmodale Informationen über den Kontext des aktuellen Umweltszenarios sein können, wird am Beispiel des retinalen Bildes klar, das nur dann in eine mentale visuelle Repräsentation der Außenwelt umgerechnet werden kann, wenn möglichst alle Informationen über die Position und Orientierung des Auges im Raum aus folgenden Quellen mitberücksichtigt werden: Propriozeption der Augen-, Nacken-, und gesamten Körpermuskulatur (sofern sie zur Haltung und Lokomotion beiträgt), aus den ent-

sprechenden Gelenken, sowie vestibuläre Information über die Lage des Kopfes. Große Ensembles multisensorischer Neurone sind in der Lage, zwei neuronale spatiotopische Karten zweier Sinnesmodalitäten, die in dasselbe Gebiet projizieren, bzw. die rezeptiven Felder multimodaler Neurone, zur Deckung zu bringen, wie beispielsweise im optischen Tektum oder im visuellen Kortex.

#### 1.1.4.2. Sensomotorische Integration

Häufig wird im Umgang mit dem Begriff der Sensomotorischen Integration übersehen oder nicht sauber abgegrenzt, daß diese grundsätzlich in zwei Richtungen erfolgen kann:

- als sensorisch-motorische Integration – das Gehirn arbeitet in diesem Fall als *Feedforward*system, um aus allen vorliegenden externen Sinnesinformationen eine adäquate Verhaltensreaktion zu generieren;
- als motorisch-sensorische Integration – hier analysiert das Gehirn als *Feedback*system die sensorischen Rückmeldungen der Konsequenzen des Handelns und paßt die aktuelle (*Online-Feedback*) Bewegung oder zukünftige (*Offline-Feedback*) Aktionen entsprechend an.

Das ZNS kann in allgemeiner Definition aufgefaßt werden als ein vernetztes System von komplexen Regelkreisen zur Kontrolle von (Meß-)Werten bestimmter Variablen innerhalb vorgegebener Grenzwerte. Die zu kontrollierenden Variablen sind eine Untermenge der Ausgangssignale des kontrollierten Systems, typischerweise eines physikochemischen Prozesses mit zwei Typen von externen Einflußgrößen: Störungen (die unkontrolliert sind und den Zustand des Systems auf unerwünschte Weise beeinflussen können) und Stellkräfte (die manipulierbar sind, um das System in einen gewünschten Zustand zu versetzen oder es in diesem Zustand zu halten).

Die Sensoren des Regelkreises können entweder die Störungen selbst detektieren (*Feedforward*system, s. o.) oder aber die Wirkung, welche die Störungen auf die zu überwachenden Variablen haben (*Feedback*system). Während *Feedback*systeme unter *closed-loop*-Bedingungen aus der Differenz zwischen Sollwert und *Sensoroutput* ein Fehlersignal ermitteln und die Stellkraft negativ anpassen, ist *Feedforward*kontrolle besonders geeignet für eine auf früheren Erfahrungen beruhende, prädiktive Kontrolle. Das kontrollierende System muß den zu erwartenden Einfluß der von den Sensoren detektierten Störungen auf die zu kontrollierenden Variablen abschätzen und dann geeignete Stellkräfte berechnen. Voraussetzung für *Feedforward*kontrolle ist ein internes Modell des physikalischen Verhaltens der externen Stellgrößen.

### *Efferenzkopie und sensorische Targets motorischer Aktionen*

Damit ein *Feedback*system ein Fehlersignal ermitteln kann, muß ein Ergebnis einer Handlung auf Erfolg oder Mißerfolg gewertet werden. Das kann nur durch Vergleich mit der angestrebten Erfolgshandlung geschehen. Weil das *Feedback* in Form sensorischer Kodierung vorliegt, ist der Vergleich am einfachsten zu realisieren, wenn auch das geplante Ziel der Handlung bereits von motorischen in sensorische Modalitäten umkodiert ist. Diese Transformation erfordert ein internes Modell der Außenwelt, das in der Lage ist, Vorhersagen über die zu erwartenden Sinnesrückmeldungen („*Target*“) zu treffen. Das intern generierte sensorische *Target* wird auch „Efferenzkopie“ (als kollaterale Information über den Bewegungsplan im Spinocerebellum), das *Feedback* „Afferenzkopie“ genannt (Holst & von Mittelstädt 1950).

*Feedback* dient dem ständigen Monitoring der eigenen Aktionen und dem Abgleich des tatsächlichen Effekts mit dem gewünschten *Target*. Ein solches Monitoring ist während des Erlernens neuer Fertigkeiten unerlässlich, aber auch nach dem Abschluß des Lernens noch aktiv, selbst wenn die beteiligten Strukturen nicht mehr plastisch sind (Okanoya & Yamaguchi 1997).

Dadurch wird eine starke Verzahnung sensorischer und motorischer neuronaler Pfade impliziert. Sensomotorische Integration dient in einem solchen *Feedforward-Feedback*system der Auswahl und Vorbereitung des geeigneten Verhaltens, die umgekehrte motorisch-sensorische Verarbeitung stellt mentale Modelle der Außenwelt bereit und erzeugt Efferenzkopien. Gemeinsame Repräsentation von *Input* und *Output* ist auf den unterschiedlichsten Hierarchieebenen nachweisbar, wie die folgenden Beispiele illustrieren sollen.

Beim Menschen konnte durch gemeinsame Registrierung von fMRI und kortikalen Potentialen (Gerloff et al. 1996) das typische bewegungskorrelierte Potential zwei räumlichen Quellen zugeordnet werden: Die Komponente unmittelbar *vor* Bewegungsbeginn stammt aus der primären *motorischen* Rinde MI, die zweite Komponente unmittelbar *nach* Bewegungsbeginn stammt aus der primären *somatosensorischen* Rinde SI und kann als unmittelbares propriozeptives *Feedback* des Erfolges der Handlungsinitiation gedeutet werden. Das obligatorische Auftreten der späten Komponente ist ein Indiz für die entscheidende Bedeutung des direkten sensorischen *Feedbacks* für die Motorik.

Cheyne und Mitarbeiter (1997) demonstrierten Latenzverlängerungen (von > 8ms) früher willkürmotorischer Feldkomponenten während der Unterdrückung des somatosensorischen *Feedbacks* durch Kühlung, also eine direkte Wirkung sensorischer Manipulation auf die Motorik. Umgekehrt moduliert motorische Aktivität meßbar die kortikale somatosensorische

Perzeption, was Nelson (1996) als Evidenz für Efferenzkopien in kortikalen sensorischen Arealen auslegt.

### *Der sensomotorische Kontext*

Es ist eine allgemeine Eigenschaft der Motorik, daß sie hochgradig anpassungsfähig ist an den momentanen Kontext der Bewegungsausführung: Die Handschrift, mit der wir auf Papier schreiben, gleicht der, die wir an eine große Wandtafel bringen; verständliches Sprechen mit der Tabakpfeife im Mund ist problemlos möglich, obwohl die Kieferknochen nicht bewegt werden dürfen. Solches Verhalten in der realen Welt ist üblicherweise viel komplexer als das *Eins-zu-Eins-Mapping* zwischen Reiz und Antwort, wie es unter Laborbedingungen meist vereinfacht untersucht wird (Asaad et al. 2000).

Das ZNS kann nicht unmittelbar auf den wahren Umweltkontext zugreifen, sondern nur über sensorische Quellen. Das bedeutet: Es muß Schätzungen vornehmen, denn Sinnesinformation ist in der Regel verzögert, verrauscht und unvollständig. Außerdem ist der Kontext meist nicht statisch, sondern verändert sich mit der Zeit, unter Umständen innerhalb der Zeit zwischen zwei sensorischen Zugriffen auf das Szenario. Um also den Kontext bestimmen zu können, nutzt das Gehirn sowohl bereits bekannte Information über die wahrscheinlichste Kontextentwicklung als auch Information aus dem Vergleich der Vorhersage mit dem aktuellen sensorischen *Feedback* (Vetter & Wolpert 2000).

Daher ist es für eine adäquate Simulation des Körpers und der Außenwelt nötig, zwei interne Modelle zu betreiben (Ito 1984, Kawato et al. 1987, Merfeld et al. 1999). Das Gehirn muß zum einen das Zeitverhalten des Kontexts und zum anderen das voraussichtliche sensorische *Feedback* im jeweiligen Kontext modellieren. Beide Komponenten konnten in der aktuellen Forschung experimentell bestätigt werden (Eskandar & Assad 1999, Kim & Shadlen 1999).

Mentale Modelle sind von entscheidender Bedeutung für die motorische Kontrolle bei verzögertem *Feedback* (Ito 1984, Miall et al. 1993), für die Bereitstellung antizipatorischer Antworten (Forssberg et al. 1992, Gordon et al. 1993, Jenmalm & Johansson 1997) und für die Unterscheidung, ob ein Reiz externen Ursprungs oder das Ergebnis eigener Handlung ist (Jeannerod 1997). Letzteres ist unter anderem der Grund dafür, warum niemand in der Lage ist, sich selbst zu kitzeln (Blakemore et al. 1998b). Die Fähigkeit der Einschätzung der sensorischen Konsequenzen des eigenen Handelns für jeden möglichen Kontext macht das Vorhan-

densein multipler interner Modelle wahrscheinlich (Wolpert & Kawato 1998, Wolpert et al. 1998).

Viele Neurone im Präfrontalen Kortex (s. u.) weisen in ihrem Antwortverhalten eine deutliche Aufgabenspezifität auf. Derselbe Stimulus evoziert nur dann eine Reaktion, wenn der Reiz in einem speziellen Aufgabenkontext präsentiert wird. Eine wesentliche Aufgabe des Präfrontalen Kortex besteht demnach in der Akquisition des Verhaltenskontextes und seiner Implementation mit den „Regeln“ zur Handlungssteuerung (Asaad et al. 2000).

### **1.1.4.3. Der Präfrontale Kortex**

Der frontale Lappen des cerebralen Kortex kann histologisch und funktionell in drei Strukturen unterteilt werden:

1. den primären Motorkortex, einen Streifen agranulärer Hirnrinde direkt rostral der Zentralfurche;
2. Prämotorische Areale einschließlich der SMA; zytoarchitektonisch handelt es sich hier um Übergangsbereiche zum
3. anterior gelegenen Präfrontalen Kortex (PFC), der bei Primaten sehr ausgedehnt ist und über eine ausgeprägte interne Körnerschicht IV verfügt.

Alle Bereiche des frontalen Kortex spielen eine Rolle beim Verhalten. Die prämotorischen und motorischen Regionen sind an der Planung und Ausführung von Bewegungen beteiligt, während der Präfrontale Kortex höhere kognitive Leistungen verarbeitet (Fuster 1980).

Der PFC unterhält reziproke neuronale Projektionen zum Thalamus, zum posterioren parietalen Kortex und zu limbischen Strukturen (besonders Hypothalamus, Amygdala und Hippocampus). Er erhält ferner Zustrom aus verschiedenen Sinnessystemen, und projiziert efferent in die Basalganglien und weiter ins Kleinhirn (Fuster 1980). Die beschriebenen Vernetzungen lassen eine starke Einbeziehung des PFC in Funktionen der polymodalen sensorischen Konvergenz, in die Vorbereitung von Handlungen sowie in Lernvorgänge vermuten. Obwohl die Funktionen des PFC noch nicht endgültig aufgeklärt sind, ist seine wesentliche Rolle in der Organisation zielgerichteter Handlungsabläufe unumstritten (Fuster 1984). Die drei wesentlichen verhaltensbestimmenden Funktionen des PFC sollen im folgenden kurz vorgestellt werden: Arbeitsgedächtnis, sensomotorische *Maps* und Handlungsvorbereitung.

### *Arbeitsgedächtnis*

Das Kurzzeit- oder Arbeitsgedächtnis dient der kurzzeitigen Speicherung von solchen Informationen, die für den Organismus zur Bewältigung der gerade im Fokus der Aufmerksamkeit stehenden Aufgabe wichtig, aber nicht unbedingt zur Langzeitspeicherung vorgesehen sind.

Die bekannteste Beeinträchtigung nach dorsolateral-präfrontaler Läsion betrifft alle Sorten von Aufgaben, die eine Diskontinuität zwischen sensorischer Informationsaufnahme und zugehöriger Handlung gemeinsam haben. Dies sind Aufgaben, die dann eine Reaktion erfordern, wenn der Reiz schon nicht mehr präsent ist, wenn also über eine gewisse Zeitspanne hinweg integriert werden muß. Keinerlei Auswirkungen haben die Läsionen auf *Delaytasks* mit starrer Reiz-Reaktions-Zuordnung. Es läßt sich vermuten, daß die Funktion des PFC zusätzlich in der Zuordnung bestimmter Reize zu möglichen Handlungen, in anderen Worten: einer Auswahl der adäquaten Reaktion aus einer Anzahl ähnlicher Alternativen (s. u.), besteht. Die beschriebenen Effekte betreffen vor allem Läsionen lateraler Anteile der präfrontalen Außenrinde, des sog. dorsolateralen Präfrontalen Kortex oder dPFC (Jonides et al. 1993, Petrides et al. 1993, Cohen et al. 1994, McCarthy et al. 1994, Courtney et al. 1998).

Elektrophysiologisch läßt sich bei den erwähnten *Delayed-Response*-Aufgaben in der Zeitspanne zwischen den beiden logisch zusammenhängenden (kontingenten) Ereignissen „Reiz“ und „Antwort“ ein oberflächennegatives langsames Potential ableiten, die sog. CNV (*contingent negative variation*) oder Erwartungswelle. Das neurophysiologische Korrelat dieses langsamen Potentials sind, wie Untersuchungen an Affen gezeigt haben, spezialisierte *Delay*-Neurone im PFC, welche die Unterbrechung zwischen Reiz und Antwort durch anhaltende Aktivität überbrücken, abhängig von den physikalischen Reizeigenschaften und der Verhaltensrelevanz der Antwort (Funahashi et al. 1997). Es gibt offenbar einen Typ von *Delay*neuronen, der sensitiver für den Stimulus, einen anderen, der sensitiver für die Handlung ist. Beide Zelltypen treten durchmischt in bestimmten Bezirken des dorsolateralen PFC auf (Rowe et al. 2000).

### *Multisensorische und sensomotorische „Maps“, abstrakte Repräsentation*

Heute besteht allgemein Einigkeit darüber, daß der laterale PFC nicht nach verschiedenen Modalitäten funktionell organisiert ist, wie früher weithin angenommen, sondern nach verschiedenen übergeordneten Aufgaben (z. B. räumliches und nichträumliches Arbeitsgedächtnis) mit jeweiliger hochgradiger Konvergenz vieler Modalitäten (Owen 1997).

Der dorsale prämotorische Kortex vermittelt die Transformation konditionaler sensorisch-räumlicher Reize in korrelierende motorische Reaktionen, wenn eine starre visuomotorische Reiz-Reaktions-Kopplung besteht. Seine Aufgabe geht neuesten Erkenntnissen zufolge aber über das einfache *Mapping* räumlicher Anordnungen hinaus: Rizzolatti und Arbib (1998) beschrieben beim Affen sog. *mirror neurons* des dPFC, die selektiv reagierten, wenn der Affe eine bestimmte Handlung ausführte. Diese Reaktion zeigte der Affe auch dann – und hierin zeigt sich der Abstraktionsgrad dieser „Spiegelzellen“ –, wenn er ein anderes Subjekt (z. B. auf einem Videomonitor) beim Verrichten eben dieser Tätigkeit lediglich beobachtete.

In einer von Kurata und Mitarbeitern (2000) vorgelegten fMRI-Untersuchung bestand die Aufgabe für die Versuchspersonen im Ausführen einer Fingeroppositionsbewegung beim Erklingen eines akustischen Stimulus. Bestand zwischen einer Auswahl aus Handlungsalternativen und einer Auswahl an Stimuli eine feste Zuordnung (eine audiomotorische *map*), so wurde während der Meßperiode eine ausgeprägte Aktivierung des dorsalen prämotorischen Kortex kontralateral zu der Hand beobachtet, welche die Reaktion ausführen sollte. Kurata und Mitarbeiter schlagen eine generalisierte funktionelle Bedeutung des dorsalen prämotorischen Kortex in der sensomotorischen Integration vor. Er ist demnach in der Lage, beliebige verhaltensrelevante Stimuli in motorischen Code transformieren und in Form einer Handlungsauswahl speichern zu können. Er zeichnet sich also durch eine sehr hohe Flexibilität beim Lernen beliebiger, willkürlicher Reiz-Antwort-Assoziationen aus (Asaad et al. 1998).

#### *Das Prinzip der „selection for action“*

Aufmerksamkeit als Prozeß läßt sich in drei Komponenten unterteilen: Selektion, Präparation und Aufrechterhaltung (LaBerge 1995). Allport (1989) versuchte das Prinzip und den Zweck der selektiven sensorischen und auch motorischen Aufmerksamkeit mit seinem populären Begriff der „*selection for action*“ zu fassen, ein Konzept, das zunehmende Bestätigung findet. Die Dichotomie des Sehsystems, Informationen über die Identifikation eines Objekts in den inferiotemporalen Kortex, Informationen über die Lokalisation jedoch in den posterioparietalen Kortex zu leiten, wurde von Ungerleider und Mishkin (1982) zunächst als eine Dissoziation in einen „Was“- und einen „Wo“-Pfad interpretiert. Inzwischen wird der zweite Pfad nicht mehr als ein perzeptueller, sondern als eine Route für *handlungsrelevante* Information gedeutet (Milner & Goodale 1995).

Yingling und Skinner (1977) schlugen als Mechanismus der selektiven Aufmerksamkeit eine Inhibition aller irrelevanten Information vor, auch wenn diese Hypothese nicht allgemein akzeptiert ist (LaBerge 1995). Nach heutiger Auffassung ist diese Unterdrückung irrelevanter Aktivität eine der überwachenden Aufgaben des Präfrontalen Kortex (Fuster 1997). Besonders eine Läsion orbitaler Segmente des PFC führt zur Beeinträchtigung der Performanz bei Aufgaben, die eine starke Inhibition oder Unterdrückung bereits etablierter Handlungsalternativen erfordern würden.

Courtney und Mitarbeiter (1998) fanden während des räumlichen Kurzzeitmerkens beim Menschen eine Area des rechten inferioren Frontalkortex aktiviert. Sie vermuten, daß im PFC generell nicht der Aufgabeninhalt, sondern resultierende Steuersignale repräsentiert sind. Welchen Repräsentationstyp man im PFC findet, scheint jedoch davon abzuhängen, zu welchem Zeitpunkt die Beobachtung durchgeführt wird. Den Befunden von Rainer und Mitarbeitern (1999) zufolge wird der Inhalt des Arbeitsgedächtnisses während der einsekündigen *Delay*-Phase zwischen zwei einander zugeordneten gelernten Reizen (*Cue*-Stimulus und *Target*-Stimulus) umkodiert. Je näher das Erscheinen des *Target*-Reizes rückt, desto mehr wandelt sich das typische Aktivierungsmuster eines sensorischen Codes in das Aktivierungsmuster eines prospektiven Codes (Erwartung des zugehörigen *Targets*) um. Die Beobachtung, daß umschriebene dorsolaterale Anteile des PFC sowohl bei der Wahl zwischen Objekten während Arbeitsgedächtnisaufgaben als auch bei der freien Auswahl aus Bewegungsalternativen während Willkürhandlungen aktiv sind, ist ein weiteres Indiz für eine echte sensomotorische Doppelrepräsentation präfrontaler Nervenzellverbände (Rowe et al. 2000).

Zusammenfassend kann dem PFC der Sitz des Arbeitsgedächtnisses, das (im dorsolateralen Teil) die beschriebene zeitlich retrospektive Funktion erfüllt, in Verknüpfung mit der Aufgabe der Kontrolle interner Interferenzszenarien (im orbitalen Teil) zugeschrieben werden. Er kann

- relevante Information selektieren,
- Information aus multiplen Quellen integrieren (Akquisition des Verhaltenskontextes) und
- diese in Handlungspläne transformieren (Implementation mit den „Regeln“ zur Handlungssteuerung)(Asaad et al. 2000).

## 1.2. Lernen

Qualitativ gibt es mindestens zwei Formen der Speicherung von Gedächtnisinhalten: Das Gedächtnis, das den Beginn des gerade gelesenen Satzes speichert, ist ein anderes als das Gedächtnis für die Speicherung des eigenen Namens. Nach Speicherdauer kann man das Gedächtnis also in Kurz- und Langzeitgedächtnis einteilen (Broadbent 1958). Das Kurzzeitgedächtnis ist identisch mit dem in 1.1.4.3 behandelten Arbeitsgedächtnis. Im folgenden soll uns die Langzeitkonsolidierung expliziter (deklarativer) und im Zusammenhang des Klavierübens vor allem impliziter (prozeduraler) Lerninhalte interessieren.

### 1.2.1. Mechanismen kortikaler Plastizität

Lokale Mechanismen neuronaler Plastizität umfassen die Bildung neuer Synapsen, strukturelle Veränderungen von Neuronen oder Änderungen der Membraneigenschaften vorhandener Synapsen. Die bekanntesten Kandidaten, die als neurophysiologische Korrelate für das Erlernen neuer motorischer Fähigkeiten in Frage kommen, sind die Hebbsche Lernregel und die Langzeitpotenzierung, die im folgenden behandelt werden.

#### *Hebbsche Synapsen*

Hebb entwickelte 1949 eine Theorie der neurologischen Grundlagen von Kurz- und Langzeitgedächtnis. Hierbei ging Hebb von der Annahme aus, daß immer dann, wenn zwei Neurone A und B gleichzeitig erregt werden, sie auch funktionell verbunden werden, indem die Kopplungsstärke der sie verbindenden Synapse sich erhöht.

Die Kopplungsstärke einer Synapse kann leicht beeinflußt werden durch Vermehrung oder größere funktionale Effizienz synaptischer Endknöpfe, Vergrößerung des Kontaktareals bzw. der Effizienz der Signalübertragung. Eine anhaltende Änderung in der Leitfähigkeit bestimmter Ionenkanäle (verminderte  $\text{Ca}^{2+}$ -Verfügbarkeit durch wiederholte Aktivierung der Synapse) moduliert die präsynaptische Transmitterausschüttung, ein bei Wirbellosen und Wirbeltieren auftretender Mechanismus, der Kurzzeit-Habituation erklären kann (Thompson & Spencer 1966). Der gegenteilige Effekt zur Habituation, die Sensitivierung, wird im Tiermodell *Aplysia* vermittelt durch einen Zuwachs der intrazellulären cAMP-Konzentration: Die dadurch ausgelöste Reaktionskaskade bewirkt schließlich das Schließen spezieller  $\text{K}^+$ -Kanäle. Das verlängert die Depolarisationsdauer der Aktionspotentiale und führt so zu einer vermehrten Transmitterausschüttung (Dunn 1980).

Auch bei Säugern gibt es vermutlich trainingsinduzierte Änderungen der transmembranösen Ionenleitfähigkeit, wie Versuche zum konditionierten Lidschlußreflex bei Katzen ergaben (Cohen 1980, Thompson et al. 1983).

#### *Assoziatives Lernen komplexer Verhaltenskomponenten und LTP*

Die Applikation eines kurzen Tetanus kann eine verstärkte synaptische Erregbarkeit auslösen, die im Anschluß über mehrere Wochen anhalten kann (Swanson et al. 1982). Diese aktivitätsabhängige Synapsenmodifikation, die sog. Langzeitpotenzierung (*long term potentiation* LTP, auch als *long term depression* LTD), geht einher mit Änderungen der (prä- und) postsynaptischen Zellerregbarkeit z. B. durch Änderungen der  $K^+$ -Leitfähigkeit (Woody et al. 1991), in deren Anschluß es zu dauerhaften morphologischen Veränderungen der Synapsenstrukturen kommen kann.

Charakteristisch ist LTP für den Hippocampus, konnte aber auch in anderen Hirnregionen nachgewiesen werden (Swanson et al. 1982). Der Präfrontale Kortex spielt (s. o.) eine Rolle beim Lernen beliebiger, willkürlicher Reiz-Antwort-Assoziationen (Asaad et al. 1998).

Makroskopische Bildgebung dokumentiert im Verlauf LTP-typischer Lernprozesse, wie die Nettoaktivität der beteiligten Hirnareale abnimmt. Gleichzeitig wächst die effektive Konnektivität zwischen den beteiligten Regionen im gleichen Maß wie die individuelle Leistung beim Lösen der gelernten Aufgabe (Büchel et al. 1999; zum Konzept der „effektiven Konnektivität“ siehe Aertsen & Preissl 1991).

#### *Gedächtnisspur und Gedächtniskonsolidierung*

Mit der sog. *Gedächtnisspur* bezeichnen Lashley (1929) und Hebb (1949) die physiologisch nachweisbare und vor allem lokalisierbare Manifestation eines verhaltensverändernden Lernprozesses. Dabei unterteilen sie den durch Training modifizierten Schaltkreis („*memory trace circuit*“) in notwendig beteiligte basale sensorische und/oder motorische Module und die von diesen lokalisatorisch unabhängige Gedächtnisspur im engeren Sinne. Die Hebbsche Abkoppelung der Gedächtnisspur von primären sensomotorischen Nuclei hat sich in vielen Fällen bestätigt; heute werden als Speicher komplexer Lerninhalte vor allem das Cerebellum, der Hippocampus, die Amygdala und besonders der cerebrale Kortex diskutiert (Thompson 1987).

Die Idee der *Gedächtniskonsolidierung* basiert auf einer von Müller und Pilzecker zu Beginn des vergangenen Jahrhunderts vorgeschlagenen Hypothese (Müller & Pilzecker 1900, Über-

sicht bei McGaugh 2000), die von einer zunächst labilen Form neuronaler Speicherung neu-erworbener Information ausgeht. Beobachtungen retroaktiver Interferenzeffekte im menschlichen Kurzzeitgedächtnis, bei denen vorhandene Erinnerungsinhalte von neuem sensorischen *Input* gleichsam „überschrieben“ werden (Baddeley 1986), stützen diese Vermutung. Im Laufe der Zeit werden Gedächtnisinhalte „konsolidiert“ und dadurch unempfindlich gegen Interferenzeffekte (McGaugh 1987).

Diese Idee wurde in der Folge von Hebb aufgegriffen und spezifischer physiologisch in seiner *Dual-Trace-Hypothese* (1949) formuliert: Die Kurzzeit-Gedächtnisspur werde in Form oszillierender Aktivität in Neuronenkreisen aufrechterhalten und bewirke im Laufe der Zeit physische Änderungen an Neuronen/Synapsen. Letzteres kann als Substrat des Prozesses der Langzeitkonsolidierung angesehen werden.

Dave und Mitarbeiter (1998) zeigten die Wichtigkeit des Nicht-Übens für die Konsolidierung sensomotorischer Lernprozesse am Beispiel des Zebrafinken: Der Zugriff motorischer Areale auf das auditorische Liedgedächtnis kann nur im Schlaf erfolgen. Am Menschen ist die motorische Gedächtniskonsolidierung durch Nicht-Üben eindrucksvoll von Shadmehr und Holcomb (1997) demonstriert worden. In den sechs Stunden *nach* einer Übesitzung verschiebt sich bei gleichbleibender Performanz der Aufgabe das Ensemble beteiligter neuronaler Strukturen von zunächst präfrontalen Regionen zunehmend zu prämotorischen, posterioparietalen und cerebellären Arealen.

#### *Plastizität als ständiger Wettstreit um kortikale Ressourcen*

Das adulte Nervensystem ist in der Lage, plastische neuronale Reorganisationen in Folge einer Verletzung (Kalaska & Pomeranz 1979, Elbert et al. 1994, Flor et al. 1995, Mühlnickel et al. 1998) oder in Folge verstärkter Benutzung einer Extremität vorzunehmen (Elbert et al. 1995, 1997, Kaas 1995, Buonomano & Merzenich 1998, Sterr et al. 1998, zum Begriff der nutzungsabhängigen Reorganisation siehe Jenkins et al. 1990, Recanzone et al. 1992). Es scheint eine starke Flexibilität der Homunculus-Karten des somatosensorischen Systems zu geben, die aufgrund eines ständigen Wettbewerbs der Körperteile um kortikalen Repräsentationsraum einer andauernden Umkonfigurierung unterliegen (Merzenich et al. 1984).

Kortikale Reorganisation kann auch künstlich induziert werden, und zwar durch feste zeitliche Korrelation zweier sensorischer Ereignisse. Werden benachbarte Finger (Clark et al. 1988, Allard et al. 1991, Sterr et al. 1998) oder gar weit entfernte Körperteile (Wang et al. 1995) über einen längeren Zeitraum synchron stimuliert, so kommt es zu einer atypischen,

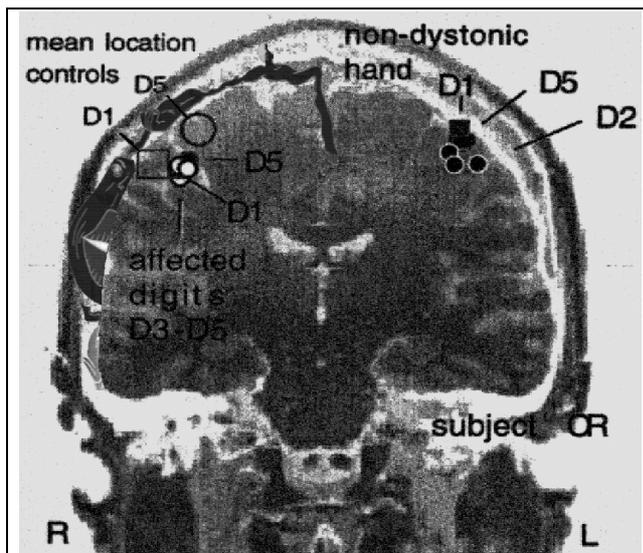


Abb. 1.2: Beispiel für pathologische Auswirkungen nutzungsabhängiger plastischer Reorganisation des sensorimotorischen Kortex. MEG-Quellenlokalisierung entlang des postzentralen Gyrius eines an einer Fokalen Dystonie leidenden Berufsmusikers. Die Repräsentationsgebiete der einzelnen Finger der gesunden 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. (Aus: Elbert et al. 1998).

verschmolzenen Repräsentation. Beim Menschen sind entsprechende Effekte nachgewiesen (Godde et al. 2000). Daß nutzungsabhängige Plastizität nicht immer vorteilhafte Ergebnisse zeitigt, mag Abb. 1.2 verdeutlichen. Durch die Über-spezialisierung manueller Fertigkeiten kann es bei Musikern zum Krankheitsbild der Fokalen Dystonie kommen, bei der eine Verschmelzung und Überlappung der somatosensorischen Repräsentationen der Einzelfinger typisch ist (Elbert et al. 1998). Auch das Erlernen multipler Repräsentationen ist möglich. Die Repräsentationen beispielsweise der einzelnen Finger innerhalb der körpersensiblen Rinde sind nicht fest umrissen, vielmehr ergeben sich aufgabenspezifisch verschiedene topographische Anordnungen der Fingerrepräsentationen (Braun et al. 2000).

Auch der visuelle Kortex und die vorgeschalteten Umschaltstationen der Sehbahn

weisen beachtliche plastische Kapazität auf (Shatz et al. 1977). Hier sind sogar spezifische, funktionelle transsensorische Umdeutungen nachgewiesen (z. B. der eindrucksvolle Nachweis einer Repräsentation der originär haptischen Braille-Schrift bei Blinden im primären visuellen Kortex: Sadato et al. 1996b, Sterr et al. 1998). Ein funktionelles „Einspringen“ der gesunden Hemisphäre läßt sich beispielsweise bei Aphasikern beobachten, bei denen sich nach umschriebener Läsion eine funktionell äquivalente Wernicke-Area auf der gesunden rechten Seite regelrecht neu bildet (Musso et al. 1999).

Neueren Erkenntnissen zufolge beruht die Reorganisation sensorischer Repräsentationen vor allem auf der Bildung kortiko-kortikaler Verbindungen und kaum auf der Bildung thalamo-kortikaler (Wang et al. 1995, Florence et al. 1998). Das Substrat kortikaler Reorganisation synaptischer Netze sind vermutlich die weit verzweigten horizontalen Dendritenbäume: In-

formation wird raumgreifend verteilt, hat aber an den meisten Zielneuronen nur schwachen Einfluß (Donoghue et al. 1996). Die Verbindungseffizienz kann jedoch geändert werden (Donoghue 1995).

### *Langsame und schnelle Reorganisation rezeptiver Felder*

Eine trainingsbedingte Reorganisation der Fingerrepräsentation ist in der somatosensiblen Rinde innerhalb von vier Wochen möglich (Braun et al. 2000). Das *Einsetzen* plastischer Reorganisation von Fingerrepräsentationen ist aber nicht erst Wochen nach Beginn der Manipulation nachweisbar – auch im kurzen Zeitbereich zeigen sich bereits Verschiebungen in der sensorischen kortikalen und thalamischen Topographie (Calford & Tweedale 1988, Allard et al. 1991, Nicoletis et al. 1993). Buchner und Mitarbeiter (1995) demonstrierten Plastizität nach lokaler Anästhesie einzelner Finger im Minutenbereich. Ähnlich rapide Änderungen sind für das Hörsystem nachgewiesen (Calford et al. 1993).

Die Frage, ob schnelle plastische Änderungen ausschließlich auf vorhandene Synapsen zurückgreifen und langsame adaptive Prozesse ausschließlich auf der Ausbildung neuer Verbindungen beruht, ist nicht abschließend beantwortet (Donoghue 1995).

## **1.2.2. Motorisches Lernen**

### *Formale Beschreibungsansätze – Allgemeine Charakteristika von „Lernkurven“*

Unter einer „Lernkurve“ versteht man allgemein jede Form der graphischen Auftragung eines physiologischen oder ethologischen Leistungsmaßes gegen ein Zeitmaß, wenn der betrachtete Organismus einer trainingsbedingten Veränderung unterworfen ist. Das Training kann explizites, deklaratives Faktenlernen ebenso wie ein Muskeltraining sein; als Zeitmaß kommt ein kontinuierliches Zeitmaß über Minuten, Tage oder Monate ebenso in Frage wie ein diskretes Maß, d. h. die Zahl der einzelnen Überversuche oder Präsentationen des Lerninhalts (*Trial*) oder ganzer Übesitzungen.

Das Gemeinsame fast aller Lernkurven in dieser allgemeinen Formulierung ist ihr Verlauf: Die Leistungsentwicklung während des Lernprozesses läßt sich durch eine Sättigungsfunktion/-folge

$$1 - e^{-kt}, \quad 1 - e^{-k*x} \quad (\text{Gl. 1.1})$$

beschreiben (Sale 1988, Büchel et al. 1999). Die kontinuierliche Funktion ist abhängig von der Lernzeit  $t$ ; in der diskreten Version ist  $x$  ein Zähler der Einzeldurchläufe (*Trials*). Der Parameter  $k$  (bzw.  $k^*$ ) quantifiziert die Lerngeschwindigkeit: Kleinere Werte von  $k$  bedeuten langsameren Lernfortschritt.

Schon bei den fundamentalsten neuronalen Mechanismen des assoziativen Lernens (z. B. der aversiven Konditionierung des Tiermodells *Aplysia*) findet sich die Exponentialform. Das klassische Modell nach Rescorla und Wagner (1972) basiert auf der Hypothese, daß das Lernen eines Stimulus-Effekt-Paars nur erfolgt, wenn es eine Diskrepanz zwischen tatsächlichem und erwartetem Effekt gibt (Sokolov 1963, Kamin 1969). Die Charakteristik einer assoziativen Lernkurve läßt sich als Differentialgleichung (genauer: als Differenzgleichung) angeben:

$$\Delta V = \alpha\beta(\lambda - V). \quad (\text{Gl. 1.2})$$

$\lambda$  ist die Stärke des tatsächlich auftretenden Effekts (in dieser allgemeinen Formulierung kann es sich um eine Belohnung, ein Fehlersignal, einen konditionierten Reiz oder das *Feedback* einer selbstinitiierten Handlung sein),  $V$  ist die Vorhersage des Effekts aufgrund der momentanen Stärke der assoziativen Kopplung.  $\alpha$  und  $\beta$  sind Gewichtungsfaktoren für die Salienz der beiden Reize, die miteinander assoziiert werden sollen.

$\Delta V$ , die Änderung der akkumulierten Assoziationsstärke pro Lern-Trial (oder in anderen Worten: die Lerngeschwindigkeit), hängt also ab von der Differenz zwischen erwartetem und eintretendem Effekt. Bei der allerersten Konfrontation mit dem Reiz-Reiz- bzw. dem Aktion-*Feedback*-Paar ist im Extremfall noch gar keine Voraussage des Effekts möglich; Lernen geschieht dann mit maximaler Schrittgröße  $\alpha\beta\lambda$ . Biologisch ist eine Abhängigkeit der Lerngeschwindigkeit von der Unvorhersagbarkeit der primären Belohnung oder Bestrafung sinnvoll (gerade bei aversiven Stimuli können große Anfangslernschritte von lebenserhaltender Bedeutung für den Organismus sein!).

Die Lösung der Differentialgleichung (1.2) liefert den erwarteten exponentiellen asymptotischen Verlauf. Ein Beispiel für die Gültigkeit der Exponentialform der Lernkurve für Langzeittraining findet sich bei Karni et al. (1998), die überdies nachweisen konnten, daß das Erreichen der Leistungsasymptote nach vier Wochen täglichen Übens einer motorischen Aufgabe etwa zeitgleich mit der Konsolidierung der neuronalen Strukturen im primären Motorkortex erreicht.

### *Motorisches Lernen ist Erlernen eines internen Kontextmodells*

Eine Verbesserung sowohl für *Feedback*- als auch für *Feedforwardsysteme* ist die Implementierung eines adaptiven Algorithmus zusätzlich zu den in 1.1.4.2 beschriebenen Komponenten. Ein solches Subsystem evaluiert die Qualität der Wirkungen von Störungen und Stellbefehlen auf das System und verbessert auf der Grundlage dieser Evaluation die Eigenschaften des Regelkreises. Leistungsfähige adaptive Systeme können sich auf neue Situationen, grundlegende Veränderungen der Charakteristika der kontrollierten „Umwelt“ und neue, unbekannte Störfaktoren einstellen. Dieser Typ eines Regelkreises kann als Modellvorstellung für das Lernen in Nervensystemen dienen, da Verbesserungen der Systemperformanz auf der Grundlage in der Vergangenheit gemachter Erfahrungen erzielt werden.

Während des Einübens einer neuen motorischen Fertigkeit lassen sich eine Zunahme der Gelenkigkeit der betreffenden Extremität (Milner & Cloutier 1993) und der Geschmeidigkeit des Bewegungsablaufs (Hreljac 1993) beobachten. Zudem scheint sich der motorische *Output* zunehmend auf ein antizipatorisches internes Modell zu verlassen (Conrad et al. 1974, Gottlieb 1994). Da unsere Hände routiniert mit einer Vielzahl von Objekten und Systemen interagieren, nutzt das Gehirn visuelle, haptische, und in vielen Fällen auch akustische Merkmale der jeweiligen Aufgabe als *Cues* für den Abruf des passenden internen Modells aus dem motorischen Gedächtnis (Gordon et al. 1993). Der Versuch, eine nicht in Betrieb befindliche Rolltreppe zu betreten oder eine leere, aber weiß eingefärbte Milchflasche hochzuheben (Shadmehr & Holcomb 1977), veranschaulicht die Folgen eines visuell getriggerten Zugriffs auf ein inadäquates Modell.

Das Motorsystem ist recht gut in der Lage, sich an veränderte oder sogar multiple Kontexte anzupassen, die durch experimentell manipulierte Blickrichtung (Kohler 1950, Hay & Pick 1966, Shelhamer et al. 1991), Armkonfiguration (Gandolfo et al. 1996) oder einen akustischen Reiz (Kravitz & Yaffe 1972) erreicht werden können. Die abwechselnde phasenweise Konfrontation mit zwei widersprüchlichen, sich aber ausschließenden Kontexten führt zu einer dualen Adaptation (Welch et al. 1993). Werden widersprüchliche kontextdeterminierende *Cues* allerdings simultan empfangen, so schlägt sich im Verhalten eine Art Mixtur zweier gelernter Kontextrepräsentationen nieder (Ghahramani & Wolpert 1997).

Das Tragen einer Art „auditorischer Prismenbrille“ (vgl. Kohler 1950), eines Systems, das die Formanten selbstproduzierter Sprache dem Ohr in manipulierter Form zurückspielt, bewirkt in kurzer Zeit eine kompensatorische Anpassung der artikulatorischen Programme, so daß das

gehörte *Feedback* wieder dem ursprünglich gewohnten *Target* entspricht (Houde & Jordan 1998).

Ein sensomotorisches Modell ist eine auf Erfahrung der physikalischen Wirklichkeit beruhende Zuordnung sensorischer und motorischer Merkmale. Diese Zuordnung soll im folgenden *map* genannt werden. Physiologisch geht das Erlernen eines sensomotorischen Modells mit der plastischen Reorganisation kortikaler und subkortikaler Repräsentationen einher, wie Manipulationsexperimente (vorübergehender Ohrverschluß bei jungen Eulen und Augenverschluß bei neugeborenen Katzen – Knudsen et al. 1984, Mogdans & Knudsen 1994; Shatz & Stryker 1978) beweisen. Manche dieser Reorganisationsprozesse können nur während bestimmter sensibler Perioden der Ontogenese ablaufen, andere sind auch beim adulten Individuum jederzeit – und vor allem jederzeit reversibel! – möglich (Kohler 1950). Unter Umständen kann eine einzelne Übesitzung zur dauerhaften Speicherung eines internen Kontextmodells einer neuen peripheren mechanischen Situation führen (Shadmehr & Brashers-Krug 1997). Auch zwei alternative Kontextmodelle, mit der Option zur aufgabenspezifischen Auswahl des jeweils passenden, können gelernt werden, wenn die entsprechenden Trainingseinheiten einen zeitlichen Abstand von mindestens fünf Stunden haben. Ein kürzerer Abstand führt zu einer Mischrepräsentation der beiden konfligierenden Kontextmodelle (Shadmehr & Brashers-Krug 1997).

### *Mentales Üben – konzentriertes Üben*

Während einer 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 imaginiertem Üben 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 Aktivie-

rungsmusteranpassungen im Vergleich zu täglichem Einüben einer spezifischen Fünf-Finger-Übung auftraten, aber in weniger prominenter Ausprägung.

### **1.3. Der professionelle Musiker als „Modellorganismus“ für hochspezialisierte Adaptation an auditorisch-sensomotorische Leistungen**

Daß die jahrelange tägliche Beschäftigung mit einem Musikinstrument bis hin zur Konzertreihe wahrscheinlich einen enormen modulierenden Einfluß auf die Organisation zentralnervöser Strukturen hat, ist bereits auf neuroanatomischer Ebene zu erkennen. Schlaug und Mitarbeiter demonstrierten mit *in vivo*-kernspintomographischer Morphometrie, daß Musiker im Vergleich zu Nichtmusikern signifikant vergrößerte Corpora callosa (Schlaug et al. 1995a) und Cerebella (Schlaug et al. 1998) haben. Auch die primären auditorischen Repräsentationen für Töne ihres spezifischen Instrumentes sind bei Musikern vergrößert (Pantev et al. 2001). Des Weiteren ist bei den über absolutes Gehör verfügenden Musikern die (bei allen Menschen vorhandene) morphometrische Asymmetrie zwischen linkem und rechtem Planum temporale prononcierter als bei nicht-absoluthörenden Musikern (Schlaug et al. 1995b).

#### **1.3.1. Perzeptuelle Spezialisierung**

Wahrnehmungsleistungen können durch Training verbessert werden. Die Fähigkeit, verzerrte oder verrauschte visuelle Objekte zu erkennen, verbessert sich bei Primaten, wenn diese einige Tage Übung mit diesen Objekten haben. Diese vorerfahrungsabhängige Leistungsverbesserung schlägt sich in veränderten Entladungsmustern spezialisierter präfrontaler kortikaler Neurone nieder (Rainer & Miller 2000). Eine ganze Reihe von Aspekten auditiver Wahrnehmung ist bei trainierten Musikern meßbar sensibilisiert.

Die bereits in 1.1.2 besprochene Studie von Patel und Mitarbeitern (1998a), die in Musikbeispielen analog zu Sprachaufgaben „syntaktische“ Inkongruenzen einführten, belegte ein rechtsanteriores Maximum der Aktivungsverteilung für spezifische ereigniskorrelierte Komponenten. Besson und Mitarbeiter hatten für den Zeitverlauf bereits 1994 gezeigt, daß eine typische EEG-Welle (P300) bei trainierten Musikern mit kürzeren Latenzen auftritt. Mu-

siker mit absolutem Gehör haben für bestimmte Aufgabensorten sogar noch kürzere P300-Latenzen als nicht absolut hörende Musiker (Crummer et al. 1994).

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 prä-motorischen Arealen erzeugen wie bei der tatsächlichen Ausführung des Stückes.

Wie angesichts der neuroanatomischen Veränderungen zu erwarten ist, schlägt sich die Expertise nicht nur bei aktiver kognitiver Bearbeitung von musikalischen Reizen in der Leistung und in elektrophysiologischen Meßdaten nieder, sondern ebenso bei passiven, präattentiv perzipierten Hörreizen (Kölsch et al. 1999).

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 Okzipitallappens, 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.

### *Lateralisierung*

Die Schlußfolgerungen der klassischen Studie von Bever und Chiarello (1974, durch Interferenzexperimente von Fabbro et al. 1990 unterstützt), welche die Musikverarbeitung bei Laien nach rechts, bei Profis nach links lateralisiert, kann aus heutiger Sicht nicht in dieser pauschalen Formulierung aufrechterhalten werden. So zeigten Versuche zum dichotischen Hören, daß die Lateralisierung der Verarbeitung bei professionellen Musikern abhängig vom Komplexitätsgrad der Aufgaben manchmal nach rechts, manchmal nach links erfolgt (Schweiger & Maltzman 1985). Die linksseitige „Musikverarbeitung“ scheint also eher ein Effekt der unterstützenden mentalen Verbalisierung komplexer Sachverhalte zu sein (Altenmüller 1986).

### **1.3.2. Spezialisierung der Motorik**

Performanzanalysen 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). Auch bei der Motorik gibt es Indizien für langdauernde und langanhaltende makrostrukturelle Änderungen durch Üben: Die anatomische MRI-Messung

der Länge der posterioren Wand des präzentralen Gyrius, die ein Maß für die Größe des Primärmotorischen Kortex liefert, ist bei Nichtmusikern stark asymmetrisch ausgebildet. Der zur dominanten rechten Hand korrespondierende linke Handmotorkortex ist auffallend größer als der rechte. Bei professionellen Keyboardern allerdings ist die Verteilung fast symmetrisch. Die Größe der Handrepräsentation bei den Keyboardern korreliert mit dem Eintrittsalter in die pianistische Ausbildung, d. h. MI ist um so größer, je früher im Leben man mit dem Klavierspiel beginnt (Amunts et al. 1997). Bei Streichern ist das Phänomen der durch Training vergrößerten kortikalen Repräsentationen der Finger besonders gut nachzuvollziehen, da es nur unilateral in Erscheinung tritt: Nur die linke Hand ist die „Greifhand“ eines Streichers (Elbert et al. 1995).

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*-Aufgaben<sup>2</sup> erzielen aber die Pianisten deutlich bessere Ergebnisse (Jäncke et al. 1997).

### **1.3.3. Veränderte kognitive Strategien beim Erwerb neuer Fähigkeiten**

Das durch jahrelanges Training sensorisch und motorisch hochspezialisierte Musikergehirn 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 kontralateralen 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

---

<sup>2</sup> 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.

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).

Daß musikalische Expertise auch modulierenden Einfluß auf nichtmusikalische Leistungen haben kann, zeigten zum Beispiel Chan und Mitarbeiter (1998), ohne allerdings einen befriedigenden Erklärungsversuch anzubieten. Musiker besitzen demnach ein besseres Wortgedächtnis.

*Welche Effekte sind kurz-, mittel- und langfristig?*

Neugelernte schnelle Bewegungsfolgen werden in bezug auf Geschwindigkeit und Akkuratess während mehrerer Wochen täglichen Trainings immer weiter verbessert. Während der ersten Trainingssitzung wird das aktivierte Feld im primären Motorkortex zunächst kleiner (Habitation) und anschließend nach einem „Umschalten“ des MI-Verarbeitungsmodus wieder größer (schneller Lernmodus). Nach vier Wochen täglichen Übens, etwa zeitgleich mit dem Erreichen der Leistungsasymptote, kommt es zu einer weiteren Vergrößerung der Repräsentation (Konsolidierungsphase oder Langzeitlernmodus). Ist die Konsolidierung erreicht, bleiben die physiologischen Änderungen ohne weiteres Training für mehrere Monate erhalten (Karni et al. 1998).

## 1.4. Hypothesen der vorgelegten Arbeit

Das Klavierspiel verknüpft Willkürbewegungen der Finger und das Auftreten von mit diesen Bewegungen korrelierten akustischen Ereignissen unter normalen Bedingungen untrennbar miteinander. Diese enge Verknüpfung wird beim Klavierüben ununterbrochen mittrainiert, so daß auditorische, somatosensorische und motorische Areale mit jedem Tastendruck gemeinsam aktiviert werden.

Geht man von der Gültigkeit Hebbischer Lernmechanismen in kortikalen Strukturen aus, so ist das Entstehen von Projektionen zwischen diesen Arealen zu erwarten. Die vorliegende Arbeit soll den experimentellen Nachweis solcher Projektionen erbringen.

### Hypothese I:

Gegeben sei eine experimentelle Situation, in der bei weitestgehender Aufrechterhaltung des perzeptuellen Kontextes „Klavierspiel“ Aufgaben bewältigt werden sollen, die entweder (a) rein auditorisch sind, d. h. keine Bewegung erfordern, oder (b) rein motorisch sind, d. h. keinen Laut produzieren. Eine Analyse kortikaler Aktivierungsmuster sollte im Gruppenmittel

- bei musikalischen *Laien* eine umschriebene Aktivierung auditorischer Areale in (a) beziehungsweise sensomotorischer Areale in (b),
- bei *geübten Pianisten* Aktivierungen sowohl auditorischer als auch sensomotorischer Areale, und zwar unabhängig vom Aufgabentyp (a) oder (b),

erwarten lassen.

### Hypothese II:

Gegeben sei dasselbe experimentelle *Setup* wie in Hypothese I und das Ergebnis, daß sich Hypothese I verifizieren läßt. Zur Überprüfung der Annahme von Hypothese I, nämlich daß die gefundenen Gruppenunterschiede in obigem Querschnittsparadigma nicht auf eventuellen Gruppendispositionen beruhen, sondern tatsächlich die Folge eines Trainingsprozesses sind, wird eine *Follow-Up*-Studie durchgeführt, bei der ein und dieselbe Gruppe von musikalischen Laien („Lernergruppe“) sich einem fünfwöchigen kontrollierten Klaviertraining unterzieht. Ein Vergleich der EEG-Aktivierungsmuster sollte folgendes zeigen:

- *vor* Beginn des Trainings eine umschriebene Aktivierung auditorischer Areale in (a) beziehungsweise sensomotorischer Areale in (b) – Replikation des ersten Teilergebnisses von Hypothese I –;
- *nach* Abschluß der Trainingsphase Aktivierungen sowohl auditorischer als auch sensomotorischer Areale, und zwar unabhängig vom Aufgabentyp (a) oder (b).

### **Hypothese III:**

Im Falle einer Bestätigung der Hypothesen I und II bleibt die Frage offen, ob die erlernte gemeinsame kortikale Repräsentation von Tastendruck und Tonwahrnehmung unspezifisch ist, d. h. ob nur die Ereignisse „eine beliebige Taste wird gedrückt“ und „ein beliebiger Ton erklingt“ korepräsentiert sind, oder ob die Reiz-Reaktions- bzw. die Aktions-Ergebnis-Zuordnung konsistent sein muß, um die vermuteten Projektionen zu etablieren.

Gegeben sei daher jetzt eine weitere Gruppe von naiven Probanden („Kontrollgruppe“), deren experimentelle Behandlung identisch mit der Gruppe aus Hypothese II sein soll, deren Trainingsprozedur aber das Erlernen einer Taste-Ton-Korrelation (einer *map*) nicht erfordert. Wir erwarten im Gruppenmittel das Auftreten eines von der Lernergruppe aus Hypothese II unterscheidbaren kortikalen Aktivierungsmusters.

Die aufgestellten Hypothesen gelten prinzipiell für alle Instrumentengruppen. Die Wahl des Klaviers erweist sich jedoch aus experimentaltechnischen Überlegungen als zweckmäßig, da die geplanten Manipulationen des Instruments (Stummschaltung, beliebige Taste-Ton-Neuzuordnungen) an modernen elektronischen Klavieren optimal zu realisieren sind.

## **2. Material und Methoden**

Kognitive Prozesse führen zu einer Aktivierung der an dem jeweiligen Prozeß beteiligten Kortexareale, was wiederum eine Zunahme des oberflächennegativen kortikalen Gleichspannungspotentials zur Folge hat (Rockstroh 1989). Diese Potentialänderungen können mit empfindlichen Meßfühlern auch auf der Kopfhaut nichtinvasiv registriert werden.

### **2.1. Grundlagen der Elektroenzephalographie**

#### **2.1.1. Ursprung des oberflächennegativen DC-Potentials**

Als entscheidender Entstehungsmechanismus für die an der Kortexoberfläche meßbaren langsamen Gleichspannungspotentiale werden extrazelluläre kortikale Feldpotentiale angesehen. Diese Feldpotentiale korrelieren, wie im Tierversuch durch gleichzeitige intra- und extrazelluläre Ableitungen gezeigt werden konnte, mit den postsynaptischen exzitatorischen (EPSPs) und inhibitorischen Membranpotentialen (IPSPs) der apikalen Dendriten der Pyramidenzellen<sup>3</sup> (Caspers 1959) und spiegeln damit letztlich die Aktivität afferenter thalamischer und kortiko-kortikaler Zuflüsse wider (Abb. 2.1).

Auf neuronaler Ebene führen Aktionspotentiale in afferenten Fasern zur Aktivierung exzitatorischer Synapsen in den oberen kortikalen Schichten (kortikale Layer I und II). Postsynaptisch kommt es in den apikalen Dendriten der Pyramidenzellen lokal zur Depolarisation des Membranpotentials, zu lokalen Leitfähigkeitsänderungen der Pyramidenzellmembranen und zu einem Nettoeinwärtsstrom positiver Ladungsträger ins Zellinnere. Extrazellulär resultiert an der Stelle des EPSPs ein Überschuß an negativen Ladungsträgern. Die lokale Depolarisation

---

<sup>3</sup> Eine typische Pyramidenzelle besitzt ein konisches Soma, von dessen Apex aus ein auffälliger Dendrit vertikal durch kortikales Gewebe bis in die Schicht II aufsteigt, wo dieser sich bis in die zellarme Schicht I hinein stark verzweigt. Von der Basis des Somas gehen weitere Dendriten sowie das Axon aus, das in die cerebrale weiße Substanz absteigt. Alle Pyramidenzellendendriten sind bedeckt mit zahlreichen Spines (Peters & Jones 1984).

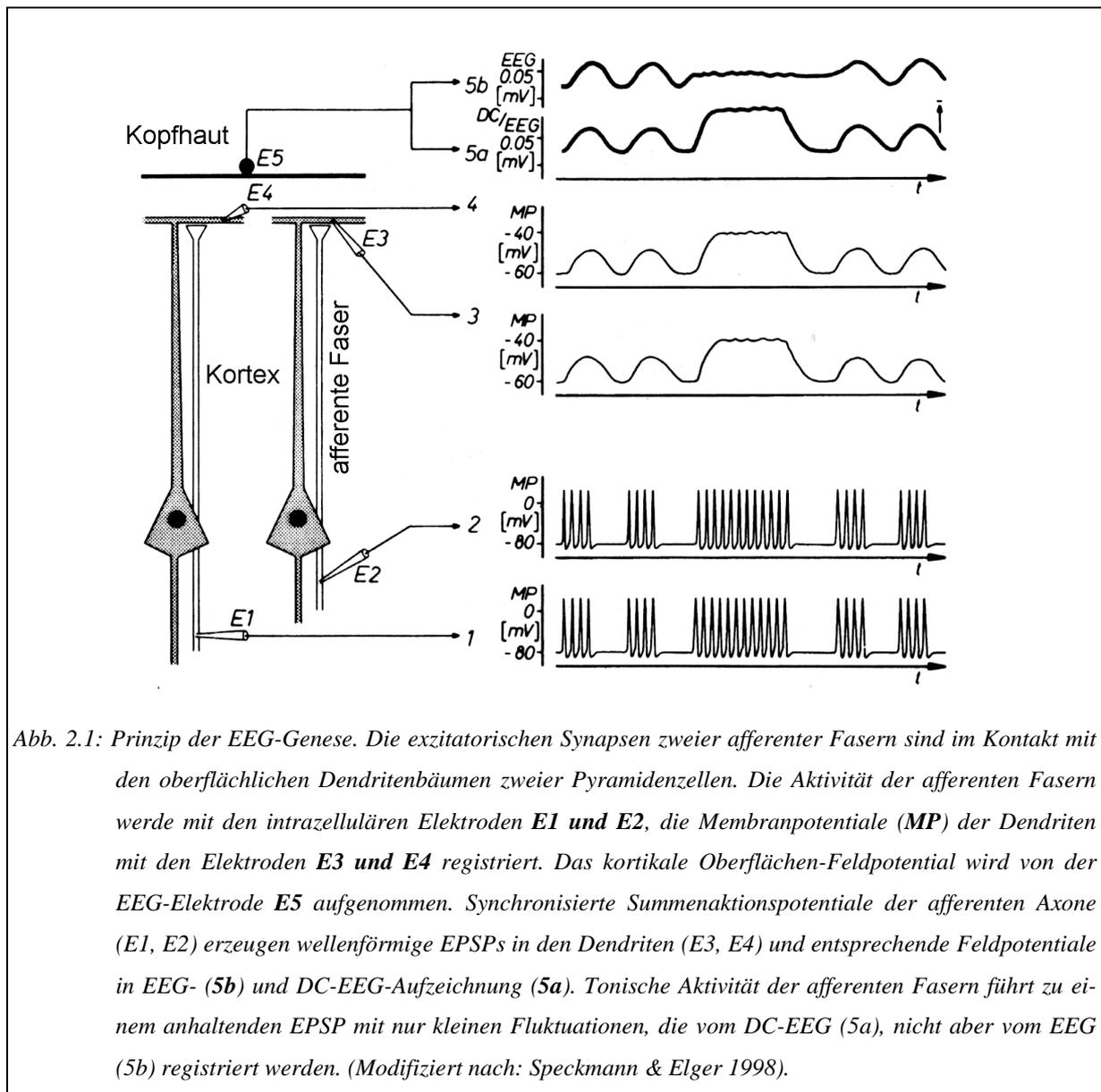


Abb. 2.1: Prinzip der EEG-Genese. Die exzitatorischen Synapsen zweier afferenter Fasern sind im Kontakt mit den oberflächlichen Dendritenbäumen zweier Pyramidenzellen. Die Aktivität der afferenten Fasern werde mit den intrazellulären Elektroden **E1** und **E2**, die Membranpotentiale (**MP**) der Dendriten mit den Elektroden **E3** und **E4** registriert. Das kortikale Oberflächen-Feldpotential wird von der EEG-Elektrode **E5** aufgenommen. Synchronisierte Summenaktionspotentiale der afferenten Axone (**E1**, **E2**) erzeugen wellenförmige EPSPs in den Dendriten (**E3**, **E4**) und entsprechende Feldpotentiale in EEG- (**5b**) und DC-EEG-Aufzeichnung (**5a**). Tonische Aktivität der afferenten Fasern führt zu einem anhaltenden EPSP mit nur kleinen Fluktuationen, die vom DC-EEG (**5a**), nicht aber vom EEG (**5b**) registriert werden. (Modifiziert nach: Speckmann & Elger 1998).

baut zu benachbarten bzw. entfernten Membranbezirken intra- und extrazellulär eine Potentialdifferenz auf, die in der Folge zu Ionenströmen entlang der Nervenzellmembran führt. Es entsteht ein elektrischer Dipol mit einem apikal gelegenen negativen Pol und einem basal (in der Nähe des Somas) gelegenen positiven Pol. Die Amplitude und die Dauer der dendritischen Depolarisation hängen vom Entladungsmuster der afferenten Fasern ab. So erzeugen höhere Entladungsfrequenzen größere Depolarisationen (Abb. 2.1).

Erfolgt, z. B. bei kognitiven Leistungen, ein gruppierter und synchroner exzitatorischer Zufluß zu den oberflächennahen Generatorstrukturen, so addieren sich die extrazellulären Stromflüsse; es kommt zur Ausbildung nachweisbarer negativer Feldpotentiale an der Hirnoberfläche (Speckmann & Elger 1998). Zu der auch noch an der Kopfhaut registrierbaren Superposition von Feldlinien kommt es vor allem aufgrund der stark parallelen Anordnung der Dendri-

tenbäume der Pyramidenzellen (die zudem etwa 75% der kortikalen Neurone stellen) vertikal zur Rindenoberfläche und damit überwiegend radial zum Kopfmittelpunkt. Im Gegensatz zu den Pyramidenzellen haben die Dendritenbäume der Stern- und Korbzellen keine ausgezeichnete Richtung und überlagern dadurch ihre Einzelpotentiale nicht zu Summendipolen. Mitzdorf (1985) konnte durch biophysikalische Analysen bestätigen, daß vor allem EPSPs an den *apikalen* Dendritenbäumen für die Generierung von DC-Potentialen in Frage kommen.

### 2.1.2. Physikalische und anatomische Faktoren, die Amplitude und Topographie von DC-Potentialen in Oberflächenableitungen beeinflussen

Elektrische Potentiale und Ströme in lebendem Gewebe gehorchen der **Poissongleichung**:

$$\nabla \cdot \sigma(\vec{r}, t) \nabla \Phi(\vec{r}, t) = \nabla \cdot \vec{J}_s(\vec{r}, t), \quad (Gl. 2.1)$$

einer partiellen Differentialgleichung, welche die Abhängigkeit zwischen dem elektrischen Leitfähigkeitstensor des Gewebes  $\sigma(\vec{r}, t)$ , dem elektrostatischen Potential  $\Phi(\vec{r}, t)$  und der Stromquellendichte  $\vec{J}_s(\vec{r}, t)$  durch eine geschlossene Oberfläche beschreibt (Nunez 1981). Die Wahl der Oberfläche ist prinzipiell beliebig; sie kann einen Zellkörper, ein Neuron oder eine Gruppe von Neuronen umschließen. Das von allen Stromquellen produzierte Potential kann in Form einer Multipolentwicklung geschrieben werden:

$$\Phi(\vec{r}, t) = (\text{Dipolterm}, r^{-2}) + (\text{Quadrupolterm}, r^{-3}) + (\text{Oktupolterm}, r^{-4}) + \dots \quad (Gl. 2.2)$$

Beim nichtinvasiven EEG erfolgt die Potentialmessung in hinreichend großem Abstand, so daß in der Regel alle Glieder von höherer Ordnung als der Dipolterm vernachlässigt werden können. Als weitere Randbedingung für die Anwendbarkeit der Poissongleichung dürfen Änderungen des elektromagnetischen Feldes nicht schneller als mit  $10^6 \text{ s}^{-1}$  auftreten, was auf neuronale Quellen praktisch immer zutrifft. Außerdem ist die Gültigkeit des Ohmschen Gesetzes im Außenraum der die Quelle umschließenden Fläche vorauszusetzen, was aber mit Ausnahme des Inneren aktiver Zellmembranen gewährleistet ist (Nunez 1981).

Aufgrund der Linearität der Gleichung ist ein resultierendes Potential  $\Phi(\vec{r}, t)$  immer die Summe der Potentialbeiträge aller beteiligten Dipolquellen (selbst wenn das Gewebe nicht homogen und isotrop ist). Für die Zeitabhängigkeit gilt: Die des gemessenen Potentials ist

identisch mit der der generierenden Quelle (abgesehen von eventuellen Phasenverschiebungen aufgrund kapazitiver Eigenschaften des Gewebes).

Definiert man die Oberfläche so, daß die Stromquellen enthalten sind (in der Praxis ist dies meist die Kopfoberfläche) und interessiert sich für die Potentialinformation auf dieser Oberfläche, wird aus der Poissongleichung die **Laplacegleichung**

$$\nabla \cdot \sigma(\vec{r}, t) \nabla \Phi(\vec{r}, t) = 0. \quad (\text{Gl. 2.3})$$

Stellt die Oberfläche die Grenze des Mediums dar (also im Falle des Kopfes die Grenzfläche zwischen Gewebe und Luft), so vereinfacht sich das Problem weiter durch Einsetzen der Neumannschen Randbedingung

$$\sigma \nabla \Phi \cdot \vec{n} = 0, \quad (\text{Gl. 2.4})$$

unter der Annahme, daß an der Grenzfläche die Normalkomponente des Stroms Null ist. Die Amplituden der an der Kopfhaut gemessenen Potentiale sind mit 10-100  $\mu\text{V}$  um einen Faktor 10 kleiner als die des Elektrokardiogramms (EKG) (Cooper et al. 1980) und hängen von drei physikalischen Faktoren ab: der Lokalisation, der Ausrichtung und der Ausdehnung des erzeugenden elektrischen Dipols. Bei Beachtung der elektrodynamischen Prinzipien der Volumenleitung können aus der Verteilung der Potentiale an der Kopfoberfläche lokalisatorische und quantitative Rückschlüsse auf die cerebralen Generatorstrukturen gemacht werden. Voraussetzung dafür ist die Kenntnis der Dicke (genauer des Radius) und der Leitfähigkeit der verschiedenen, die cerebrale Stromquelle umgebenden anatomischen Strukturen. Lutzenberger und Mitarbeiter (1987) entwickelten in Anlehnung an Cuffin und Cohen (1979) ein vereinfachendes sphärisches Vier-Schalen Kopfmodell und berechneten die Auswirkungen von Lokalisation, Ausdehnung und Ausrichtung intrakranialer Dipole auf die Potentialamplitude und -verteilung an der Kopfoberfläche. Grundlage dieser Berechnungen sind folgende Annahmen: 1. Jede umschriebene polarisierte Geweberegion kann in guter Näherung als Dipol betrachtet werden. 2. Das resultierende Potential einer ausgedehnten Dipolschicht oder multipler Dipole stellt die Summe der Potentiale dar, die durch die einzelnen Dipolquellen (d. h. Nervenzellen) erzeugt werden. Die Leitfähigkeit ( $1/\Omega\text{cm}$ ) der den Generator umgebenden anatomischen Strukturen und deren Radius wurden nach Messungen von Geddes und Baker (1967) wie folgt berechnet (Tabelle 2.1):

	<b>Radius / mm</b>	<b>Leitfähigkeit / <math>10^5 \Omega^{-1} \text{cm}^{-1}</math></b>
<b>Gehirn</b>	ca. 80	330
<b>Liquor</b>	ca. 2.1	1000
<b>Knochen</b>	ca. 4.2	4.2
<b>Kopfhaut</b>	ca. 4.2	330

Tabelle 2.1: Leitfähigkeiten der verschiedenen Gewebetypen des Schädels.

*Lokalisation.* Ein oberflächlich lokalisierter Dipol erzeugt die vierfache Potentialamplitude gegenüber einem in der Mitte zwischen Hirnoberfläche und Kopfmittelpunkt gelegenen Dipol (gleiches Dipolmoment, d. h. gleicher Abstand der benachbarten Ladungen und gleiche Richtung vorausgesetzt). Der oberflächennahe Dipol wird in entfernteren Elektrodenpositionen nur noch etwa 5 % der an einer generatornah lokalisierten Elektrode gemessenen maximalen Potentialamplitude erzeugen (Lutzenberger et al. 1987).

Die *Ausrichtung* der Dipole beeinflusst ebenfalls die an der Kopfoberfläche gemessenen Potentiale. Etwa zwei Drittel des menschlichen Kortex sind gefaltet. Dipole, die in umschriebenen Windungsarealen lokalisiert sind, sind nicht radial, sondern tangential zur benachbarten Schädeloberfläche ausgerichtet. Sind beide Seiten eines Sulcus (einer Furche) gleich stark polarisiert, entsteht ein geschlossenes Feld, dessen Beitrag zum Oberflächenpotential gering sein wird. Ist jedoch nur eine Seite der Hirnwindung polarisiert, können durchaus an der Schädeloberfläche ableitbare Potentiale entstehen. Praktisch bedeutsam sind tangentielle Dipole bei der Verarbeitung akustischer Reize aufgrund der Aktivierung des temporalen Kortex, insbesondere des Planum temporale.

Die *Ausdehnung* der Dipole bzw. der polarisierten Felder ist ein weiterer Faktor, der die Potentialamplitude an der Kopfoberfläche beeinflusst. Ein ausgedehntes Feld erzielt im Vergleich zu einer fokalen Quelle etwa die 25-fache Potentialstärke. DC-Potentiale entstehen durch Summation vieler hochgradig parallel angeordneter Dipolquellen (s. 2.1.1), nämlich dicht vernetzter und korreliert aktiver Pyramidenzellen (Freeman 1975). Die Anordnung besitzt dadurch eine flächige Ausdehnung, was bei der Überlagerung der Einzelpotentiale, wie sie sich als Lösung der Differentialgleichung ergeben, berücksichtigt werden muß: Die  $r^{-2}$ -Abhängigkeit in Gl. 2.2 gilt nur für einzelne – punktförmige – Dipole. Mit zunehmendem vertikalen Abstand über einem Dipolfeld ändert sich  $r$  für entferntere Dipole am Rand des Feldes nur unwesentlich. Für den durch lineare Superposition sich ergebenden Flächendipol gilt deshalb eine Entfernungsabhängigkeit des registrierten Summenpotentials, die deutlich

schwächer als reziprok quadratisch ausgeprägt ist (Freeman 1975). Bei stark synchronisierten  $\alpha$ - oder Schlafrythmen beispielsweise ist das an der Kopfhaut gemessene EEG nur um etwa 25-50 % gegenüber einem Elektrokortikogramm (Ableitung direkt von der Oberfläche des Kortex) abgeschwächt (Van Rotterdam et al. 1982). Diese Abschwächung geht nahezu vollständig auf die schlechte Leitfähigkeit des Schädels zurück; eine  $r^{-2}$ -Abhängigkeit gibt es also fast nicht. Bei DC-Quellen sind ähnliche Verhältnisse und damit relativ hohe Signalgüten zu erwarten (Gevins 1984).

Nachteilig wirkt sich die flächige Ausdehnung von DC-aktiven Arealen auf die Lösbarkeit des sog. Inversen Problems aus, d. h. auf die mathematische Umkehrung des obigen Prinzips der linearen Superponierbarkeit von Einzelquellen (Scherg 1990, Scherg & Berg 1991, Zhang et al. 1994, Cardenas et al. 1995). Kennt man alle Einzeldipole, ihren Ort, ihre Orientierung und ihre relative Stärke (kennt man also die  $\vec{J}_s(\vec{r}, t)$ ), so läßt sich der zu erwartende Meßwert des Skalppotentials für jede beliebige Stelle der Kopfhaut vorhersagen. Kennt man jedoch umgekehrt nur die komplette Verteilung der skalaren Meßwerte, so ist die inverse Berechnung prinzipiell unterbestimmt und nur durch die Annahme von Zusatzhypothesen über die Anzahl der Dipolquellen und einschränkende räumliche Bedingungen möglich. In anderen Worten: Für beliebig viele Parameterkonstellationen existieren Lösungen. Die zusätzlichen Erschwer-nisse bei einer vereinfachenden Behandlung von DC-Flächendipolen als punktförmige Quellen rücken einen Versuch der mathematischen Lösung des Inversen Problems an die Grenze zur Beliebigkeit (Awada et al. 1998).

Aus den oben genannten Modellrechnungen ergibt sich nach Lutzenberger et al. (1987), daß an der Kopfhaut gemessene Potentiale in der Größenordnung um  $10 \mu\text{V}$  ausgedehnte, oberflächennahe und in der Summe radial zur Schädeloberfläche ausgerichtete Dipolquellen besitzen müssen. Glücklicherweise wissen wir von den Generatoren kortikaler Gleichspannungspotentiale, daß sie (a) in der äußersten Hirnrinde lokalisiert sein müssen, (b) in vielen Fällen radiale Feldlinien erzeugen, da sie (c) über eine gewisse flächige Ausdehnung verfügen, so daß davon auszugehen ist, daß ein vollständiges „Verschwinden“ der Fläche an einer einzelnen Seitenwand eines Sulcus selten ist. Diese Überlegungen bieten eine angemessene Legitimation für die Annahme, daß bei DC-Potentialen die dazugehörigen Hirnrindengebiete sich tatsächlich an den Orten finden, wo die Potentiale in der Topographie eines Elektrodenarrays gemessen wurden.

## **2.2. Die Methoden – vom Meßwert zur Bildgebung**

### **2.2.1. Versuchspersonen**

Grundlage für die Auswertung interindividuell konstanter struktureller Muster sind Gruppenanalysen. Die zu untersuchenden Probanden sollten eine möglichst homogene Gruppe bilden. Deshalb waren bei der Auswahl der Versuchspersonen eine Reihe von Einschränkungen hinsichtlich Alter, Händigkeit, schulischer und musikalischer Vorbildung sowie Kooperationsfähigkeit erforderlich.

Die Versuchspersonen waren alle gesund, insbesondere lagen keine Hinweise auf eine Hörbeeinträchtigung vor. Zur Vermeidung von Artefakten mußten die Probanden in der Lage sein, pro Durchlauf jeweils 15-20 Sekunden mit dem Blick einen festen Punkt zu fixieren. Des weiteren mußte die Bereitschaft, über einen Zeitraum von 2 Stunden konzentriert an der EEG-Messung teilzunehmen, erkennbar sein. Die Teilnehmer an der Längsschnittstudie mußten überdies die deutliche Motivation zeigen, über mehrere Wochen hinweg zweimal wöchentlich die Institutsräume zu besuchen, um die Trainingssitzungen zu absolvieren. Aus diesem Grunde wurden vor der Teilnahme entsprechende Vorgespräche geführt; mit den Interessenten für die Längsschnittstudie wurde zusätzlich nach den Erfahrungen der ersten EEG-Sitzung die Bereitschaft zu weiteren Messungen geklärt.

*Kollektivumfang und Geschlecht.* In die Endauswertung gingen die Daten der Messungen an insgesamt 26 Probanden ein, verteilt auf 14 männliche und 12 weibliche Probanden:

**Studie 1 (Querschnittstudie)** umfaßte zwei Versuchsgruppen:

- **Gruppe 1 („Profis“)** bestand aus 9 Berufspianisten und Musikstudenten der Hochschule für Musik und Theater Hannover mit Hauptfach Klavier (5 ♂ , 4 ♀).
- **Gruppe 2 („Laien“)** bestand aus 9 Studenten nichtmusischer Hochschulen Hannovers ohne musikalische Vorbildung (5 ♂ , 4 ♀ , zur musikalischen Vorbildung s. u.).

**Studie 2 (Längsschnittstudie)** umfaßte zwei Versuchsgruppen ohne musikalische Vorbildung (s. u.):

- **Gruppe 1 („Lerner“)** bestand aus 9 Studenten nichtmusischer Hochschulen Hannovers (5 ♂ , 4 ♀). Die Gruppe ist identisch mit der Laiengruppe aus Studie 1.
- **Gruppe 2 („Kontrollen“)** bestand aus 8 Studenten nichtmusischer Hochschulen (4 ♂ , 4 ♀).

Alter, berufliche und musikalische Vorbildung und Erfahrungen im Umgang mit Musik wurden auf der Grundlage eines Fragebogens (s. Anhang 7.1) eruiert. Erfragt werden Details zur persönlichen Biographie sowie bei den professionellen Pianisten zum musikalischen Werdegang und zu den Übungsgewohnheiten am Instrument.

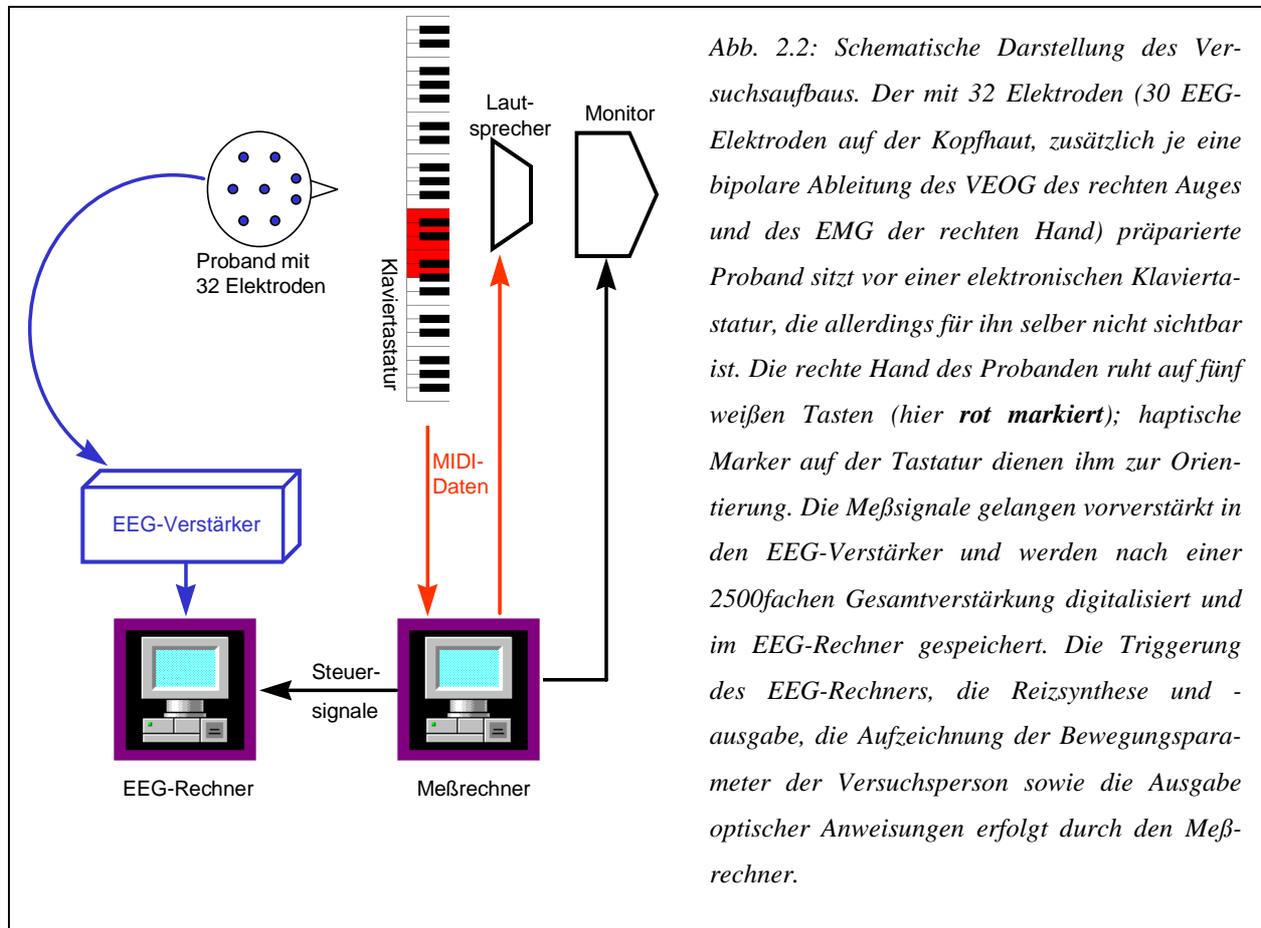
*Händigkeit.* Als Probanden wurden nur Rechtshänder akzeptiert (zur Uneinheitlichkeit der Lateralisierung bei Linkshändern siehe Reuter-Lorenz et al. 1983, Potter und Graves 1988). Die Prüfung auf 100%ige Rechtshändigkeit erfolgte mit Hilfe eines modifizierten Rechtshändigkeitstests nach Oldfield (Oldfield 1971; Testvorlage s. Anhang 7.1).

*Alter.* Die Probandengruppe sollte wegen der besseren Vergleichbarkeit auch hinsichtlich des Alters homogen sein. Das Durchschnittsalter der Probanden der Laiengruppen (9 ♂ , 8 ♀) lag bei  $26.2 \pm 5.3$  Jahren. Die Berufsmusiker waren aufgrund ihrer bereits abgeschlossenen Berufsausbildung etwas älter; zusammen mit den Klavierstudenten ergab sich für die Gruppe der professionellen Pianisten ein Durchschnittsalter von  $25.0 \pm 6.2$  Jahren.

*Schulbildung und musikalische Vorbildung.* Die schulische Vorbildung sollte einheitlich sein. Es wurden durchweg Studenten und Absolventen von Hannovers Hochschulen als Probanden gewählt. Um auch in musikalischer Hinsicht von einem homogenen Ausbildungsstand ausgehen zu können, wurden für die Laiengruppen nur Probanden gewählt, die weder zum Zeitpunkt der Messung noch zu irgendeiner früheren Zeit ihres Lebens das Spielen eines Musikinstruments erlernt oder ausgeübt haben. Die sieben professionellen Pianisten gaben eine akkumulierte Lebensübezeit von  $19.4 \pm 6.7$  Jahren bei täglichem mehrstündigem Üben an.

## 2.2.2. Meßdatenakquisition

### 2.2.2.1. Versuchsaufbau



Die Messungen wurden im EEG-Labor des Instituts für Musikphysiologie und Musiker-Medizin der Hochschule für Musik und Theater Hannover durchgeführt. Eine schematische Darstellung des Versuchsaufbaus gibt Abb. 2.2. Während der Versuche saßen die Probanden in einer visuell reizarmen Kammer (Wände und Decke mattschwarz) entspannt auf einem Stuhl mit Rücken- und Armlehnen. Vor ihnen befand sich ein computergesteuertes elektronisches Klavier (Abb. 2.3), das während sämtlicher Versuche die Erfassung von MIDI-Daten (siehe 7.3.3) und eine *Online*-Verhaltensanalyse, die den Verlauf und Erfolg der kurz- und mittelfristigen Übeprozesse dokumentiert, ermöglichte. Der Blick auf die Tastatur und die Finger der Versuchsperson war durch eine schwarze Blende ebenfalls eingeschränkt, um sicherzustellen, daß die zu untersuchende auditiv-sensomotorische Koordination nicht von der

Versuchsperson durch eine Auge-Hand-Koordination ersetzt werden konnte. Der einzige prominente visuelle Reiz in der Versuchskammer war ein auf einem schwarzen Computermotor foveal präsentiertes kleines Symbol, das zum einen als Fixierpunkt während der EEG-Ableitung okulomotorische Artefakte reduzieren sollte, zum anderen die Versuchsperson während der Aufgabe sowie während der vorausgehenden Pause über die Art der durchzuführenden Aufgabe (auditorisch, motorisch) unterrichtete. Die Hörreize wurden von der Soundkarte des Meßrechners (PC Pentium, 90 MHz, mit TerraTec™ Maestro-Soundkarte) erzeugt und über einen im Abstand von 90 cm vor der Versuchsperson befindlichen Lautsprecher (HiFi-Verstärker und Aktivlautsprecher der Firma Klein & Hummel) unter näherungsweise akustischen Freifeldbedingungen mit einem mittleren Schalldruckpegel von 73 dB(A) ausgegeben (die im Labor realisierbare „Stille“ betrug 39.8 dB(A)).

Die Bewegungsaufgaben konnten von der Versuchsperson mit den Fingern der rechten Hand auf fünf definierten weißen Tasten der Klaviertastatur (c', d', e', f', g') ausgeführt werden. Die komplette Versuchssteuerungssoftware, welche die Reizsynthese und -darbietung, die Ausgabe von Symbolen und Anweisungen auf dem Monitor, die Auswertung und Speicherung der MIDI-Dateien und der abgeleiteten Verhaltensdaten, ein interaktives adaptives Trainingsprogramm, sowie eine Echtzeit-Triggerung des externen EEG-Rechners (PC Pentium, 100 MHz) durch ein TTL-Signal implementiert, wurde im Rahmen des Projekts entwickelt.

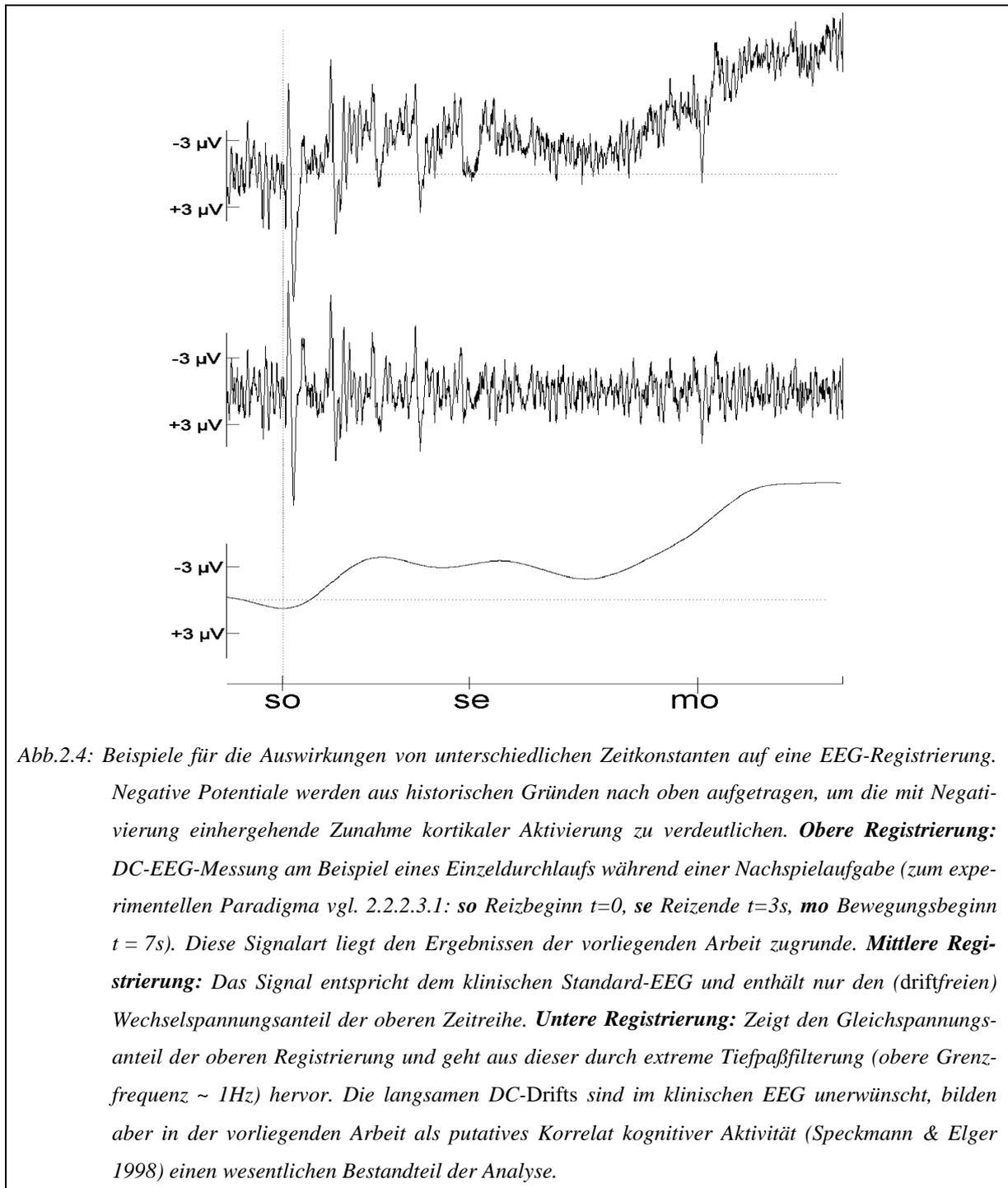


*Abb.2.3: Blick in die mattschwarze Versuchskammer über die Schulter eines Probanden. Man erkennt die blaue EEG-Haube, den EEG-Vorverstärker (**rechts unten**), die Klaviertastatur mit unmittelbar darüber befindlicher Sichtblende und den schwarzen Monitor mit angezeigtem grünen Fixationspunkt (**oben Mitte**). Der visuell reizarme „Schwarzeindruck“ der Fotografie in Blickrichtung der Versuchsperson entspricht den tatsächlichen Verhältnissen.*

## 2.2.2.2. Ableittechnik

### 2.2.2.2.1. Vorbemerkungen

In der klinischen Routineableitung des EEGs werden Verstärker eingesetzt, die durch einen Hochpaßfilter im Eingang Gleichspannungsanteile und langsame Spannungsschwankungen eliminieren. Zur Veranschaulichung sind in Abb. 2.4 die Auswirkungen von verschiedenen



Filtern auf ein EEG-Signal gezeigt. Die Einführung einer Zeitkonstante für die EEG-Ableitung geht bereits auf den Entdecker des menschlichen EEGs, Hans Berger (1929), zurück. Sie geschah aus technischen Gründen wegen der Störanfälligkeit von Gleichspannungsableitungen. Durch Einführung spezieller Ableitmethoden können diese Störquellen minimiert werden.

#### 2.2.2.2.2. *Elektrodenteknik*

Um den Einfluß extracerebraler Störquellen zu minimieren, wurde eine Modifikation der von Bauer und Mitarbeitern (1989) eingeführten Elektrodenteknik verwendet. Bei dieser Methode werden gesinterte Ag/AgCl-Elektroden, die keine Eigenpotentiale aufweisen, auf speziell angefertigte Elektrodensockel aufgesteckt. Der Hohlraum zwischen Elektrodenoberfläche und Kopfhaut hat eine Tiefe von ca. 10 mm und wird mit kommerziell erhältlichem luftblasenfreiem NaCl-Elektrodengel gefüllt. Elektrodennahe Einflüsse können durch Minimierung des Hautwiderstandes eliminiert werden. Dazu wird im Anschluß an die Befüllung der Sockel mit einem sterilen Wattestäbchen die Elektrodenpaste auf der Kopfhaut verrieben. Die Paste, die mit abrasiven Partikeln angereichert ist, trägt die obersten Hornschichten der Haut schonend ab und gewährleistet so Übergangswiderstände unter 1 k $\Omega$ .

Der wichtigste Vorteil dieser Ableittechnik liegt in der Stabilisierung des DC-Potentials. Dazu trägt vor allem der mit Elektrodenpaste gefüllte Hohlraum zwischen Elektrodenoberfläche und Kopfhaut bei (Bauer et al. 1989). Gleichspannungsableitungen können so über viele Minuten ohne spontane DC-Verschiebungen (*drifts*) durchgeführt werden.

#### 2.2.2.2.3. *Die Elektrodenpositionen*

Zur Messung der DC-Potentiale als Ausdruck kortikaler Prozesse bei sensomotorischen Lernprozessen waren folgende Gesichtspunkte zu berücksichtigen:

- Die Applikation der Elektroden sollte schnell und präzise erfolgen können, um angesichts der im Paradigma vorgesehenen Mehrfachsitzungen (siehe 2.2.2.3.2) für die Probanden ein mit minimalem Streß und maximaler Motivation verbundenes Ambiente schaffen zu können.
- Um lokalisatorische Rückschlüsse ziehen und Aktivierungsveränderungen über mehrere Sitzungen hinweg vergleichen zu können, mußten die Elektroden präzise und replizierbar, d. h. vor allem mit hoher intraindividuellere Ortskonstanz, positionierbar sein.

- Zwecks hoher räumlicher Auflösung sollten möglichst zahlreiche Ableitpunkte zur Verfügung stehen.

Die Vorgaben konnten durch die Verwendung einer neuartigen Elektrodenkappe (EasyCap™) in idealer Weise erfüllt werden. Sie stellt einen wesentlichen Fortschritt dar gegenüber der Applikation von Einzelelektroden. Korrektheit der Elektrodenpositionierung, Reproduzierbarkeit der Kappenpositionierung und Vergleichbarkeit mit konventionellen Elektroden gelten als hervorragend (Blom und Anneveldt 1982).

Die Elektroden sind in Anlehnung an das klassische 10-20-System (Jasper 1958) an einer elastischen Kunststoffhaube positioniert. Gemessen wurden die Potentialdifferenzen jeweils zwischen Skalpelektrode und den am Mastoid beidseitig fixierten Bezugselektroden. Die Mastoidelektroden dienen bei den monopolen Ableitungen als extracerebrale Referenz, da die Einstrahlung kortikaler Potentiale hier vernachlässigbar gering ist (Cooper et al. 1980). Als Erdungselektrode diente eine zwischen Nasion und der FP<sub>Z</sub>-Elektrode fixierte Stirnelektrode.

Die Auswahl der Elektrodenpositionen aus dem 10-20-Katalog entspricht nicht dem auf kommerziellen Elektrodenkappen vorgesehenen Standard für 32-Kanal-Ableitungen (vgl. ElectroCap™ oder EasyCap™). Die Fragestellungen dieser Arbeit lassen eine starke Beteiligung auditorischer Areale höherer Ordnung (sekundäre und tertiäre) sowie multimodaler kognitiver Repräsentationen erwarten. Die korrelierenden anatomischen Gebiete (superiorer, inferiorer und polarer Temporallappen, dorsolateraler und supraorbitaler Präfrontaler Kortex) sind durch Standard-32-Kappen nur teilweise abgedeckt. Verwendet wurde daher eine spezielle Kappe mit 8 zusätzlichen Elektrodensockeln in der subtemporalen Ebene auf Kosten einiger 10-20-Elektrodenpositionen in ohnehin relativ flächendicht bestückten parieto-okzipitalen und frontopolen Bereichen. Die verwendeten Elektrodenpositionen sind in Anhang 7.2 aufgelistet.

#### 2.2.2.2.4. Verstärkung

Die EEG-Signale wurden durch 32 rauscharme DC-Verstärker (NeuroScan™) mit einer Abtastrate von  $400 \text{ s}^{-1}$  2500-fach verstärkt (dazu trug der Vorverstärker eine 150-fache Verstärkung bei), anschließend digitalisiert und gespeichert. Sämtliche Signale konnten in Echtzeit sichtbar gemacht und auf Störungen des experimentellen Ablaufs hin kontrolliert werden.

### 2.2.2.3. Versuchsdurchführung

#### 2.2.2.3.1. Ablauf einer einzelnen EEG-Sitzung

Nach dem Ausfüllen des Fragebogens, der Anpassung der Elektrodenkappe und dem Anschließen der Elektroden startete der Versuchsleiter die automatisch angezeigten Erläuterungen zum Ablauf des Experiments. Um die Anzahl der Artefakte zu minimieren, waren die Probanden angewiesen, im oben beschriebenen Aufbau eine möglichst entspannte Haltung einzunehmen. Während der Aufgaben sollte die Blickrichtung fixiert sein. Allzu starre Vorgaben zur Körperhaltung wurden aber bewußt vermieden. Der Zeitpunkt des Beginns einer einzelnen Aufgabe konnte von der Versuchsperson durch Druck auf ein Fußpedal (mit dem *linken* Fuß, um intrahemisphärische motorische Wechselwirkungen zu unterdrücken) frei ge-

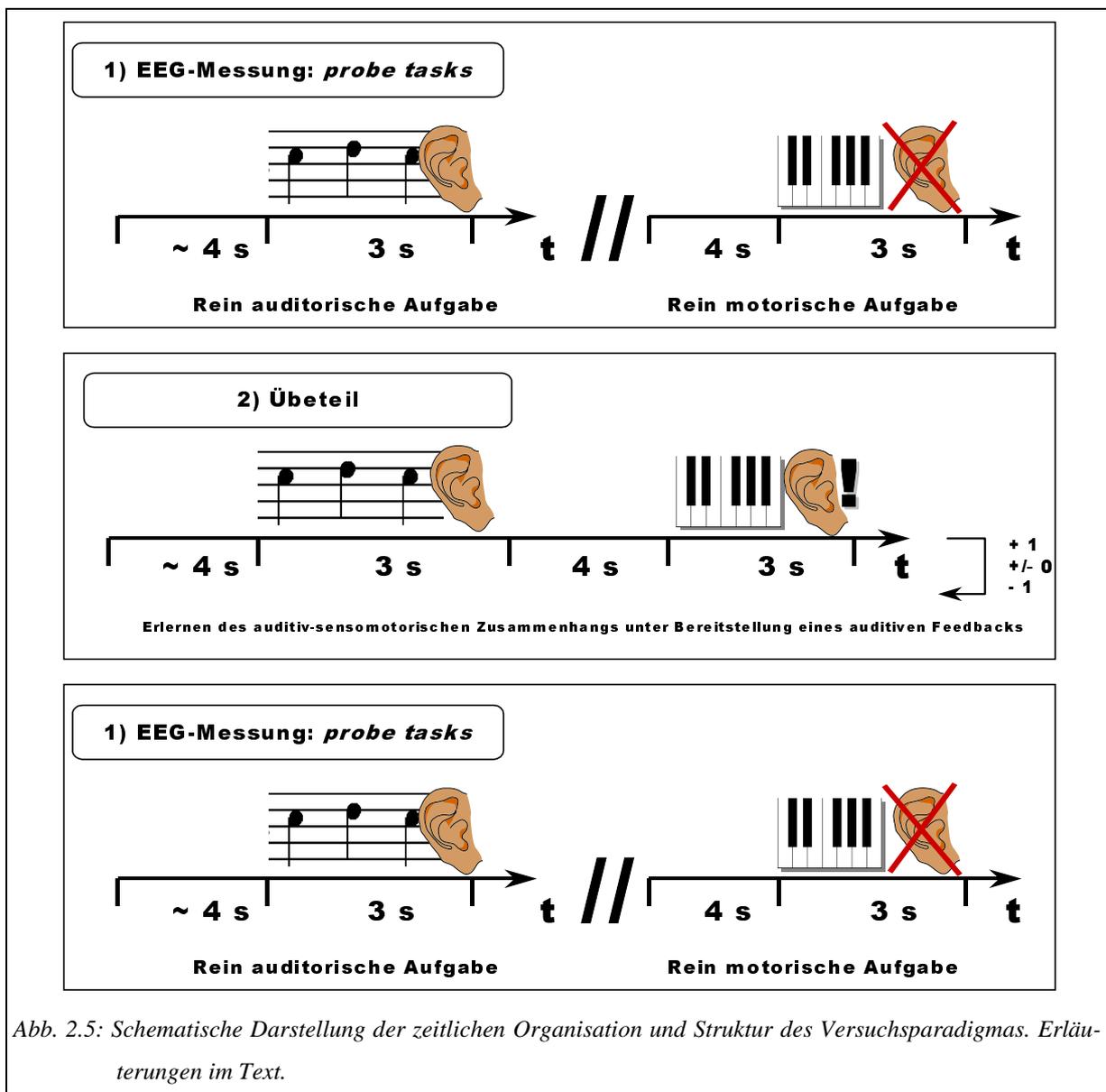


Abb. 2.5: Schematische Darstellung der zeitlichen Organisation und Struktur des Versuchsparadigmas. Erläuterungen im Text.

wählt werden. Nach einer randomisierten (um Synchronisierungseffekte auszuschließen) Vorperiode begann die eigentliche Aufgabe.

Mit jeder Versuchsperson wurden pro EEG-Sitzung drei experimentelle Aufgabenreihen durchgeführt (Abb. 2.5):

(1) Je 60 *rein auditorische* und *rein motorische* Aufgaben, die in randomisierter Abfolge präsentiert wurden.

- Die auditorischen Aufgaben (im folgenden *auditorische probe tasks* genannt) bestanden im passiven Hören kurzer einstimmiger computergenerierter Tonfolgen vom Klavier. Jede Einzelaufgabe bestand aus einer randomisierten Vorperiode von 4 s mittlerer Länge und dem auditiven Reiz von exakt 3 s Länge.
- Die Bewegungsaufgaben (im folgenden *motorische probe tasks* genannt) verlangten ein willkürliches Anschlagen der Finger der rechten Hand im 5-Tonraum auf der Klaviatur. Die Feedbackschleife war dabei unterbrochen, d. h. ein Tastendruck löst kein akustisches Ereignis aus. Jede Einzelaufgabe bestand aus einer randomisierten Vorperiode von 4 s mittlerer Länge und der anschließenden durch ein visuelles Zeichen gegebene Aufforderung, mit der Willkürbewegung zu beginnen. Exakt 3 s nach dem ersten Tastendruck (*movement onset*) wurde durch ein weiteres visuelles Zeichen die Aufforderung gegeben, die Bewegung sofort zu beenden.

Einzelheiten zur Reizsynthese finden sich im Anhang 6.3.

(2) eine Übephase mit adaptiv computergesteuertem *Staircase*-Verfahren (siehe 2.2.3.3.2). Hierbei sollten auditorisch präsentierte Tonfolgen nach dem Gehör auf dem Klavier nachgespielt werden, wobei im Gegensatz zu Versuchsteil (1) die Probanden direkt hören konnten, was sie spielten. Die Einzelaufgabe bestand aus einer randomisierten Vorperiode von 4 s mittlerer Länge (während welcher als Referenzfrequenz für Nicht-Absolut Hörer der Grundton  $c'$  mit 53 dB(A) präsentiert wurde), dem auditiven Reiz von exakt 3 s Länge, einer fixen Pause von 4 s Dauer, und der Aufforderung, das Tonmuster motorisch zu reproduzieren (je nach Akkuratess des Probanden mehr oder weniger genau 3 s). Nach dem Erreichen des Konvergenzkriteriums brach das Programm den Versuchsteil ab (s. 2.2.3.3.2). Die ersten und die letzten jeweils 10 Nachspielaufgaben dieses Versuchsteils unterschieden sich vom eigentlichen adaptiven Lernteil durch einen festen Schwierigkeitsgrad und durch die Unterdrückung des *Feedbacks*: Die so standardisierten Aufgaben

dienten der Ermittlung eines für alle Versuchspersonen vergleichbaren und vom individuell erreichten Schwierigkeitsgrad unabhängigen Fehlermaßes.

(3) Identisch mit (1); dadurch ist eine direkte Messung der Auswirkungen des Lernens auf das EEG während dieser passiven Aufgabenstellungen möglich.

Die EEG-Daten für die weitere Auswertung wurden aus den *probe tasks* der Versuchsteile (1) und (3) gewonnen; der Versuchsteil (2) lieferte die Verhaltens- und Leistungsdaten der Laien- und Profigruppen und diente den Laien natürlich als Trainingssitzung.

#### 2.2.2.3.2. *Design der beiden Studien*

Lernen kann definiert werden als der Prozeß, durch den ein Organismus von Erfahrungen in einer Weise profitiert, daß sein zukünftiges Verhalten sich von einem vergleichbaren Organismus, der die selbe Erfahrung nicht gemacht hat, unterscheidet. Typischerweise vergleichen Lernstudien deshalb das Verhalten zweier Subjekte oder Subjektgruppen zu mindestens zwei Zeitpunkten: Zur Zeit  $t_1$  teilen die beiden Gruppen dieselbe Erfahrung in bezug auf das interessierende Verhalten und sollten sich daher in ihrer Performanz nicht signifikant unterscheiden. Werden die Gruppen später ( $t_2$ ) wieder verglichen und war die Verum-Gruppe in der Zwischenzeit der fraglichen Erfahrung (meist die Präsentation eines oder mehrerer Reize) ausgesetzt, während die Kontrollgruppe eine irrelevante Behandlung erfahren hat, so quantifiziert sich der Effekt des Lernens als Differenz der Verhalten der beiden Gruppen.

#### *Studie 1: Transversale Studie*

Studie 1 bestand für jeden Probanden nur in einer einzelnen Sitzung, von der die EEG-Daten des Versuchsteil (1) von Interesse waren, da sie ohne Verfälschung durch den Übeteil (2) den initialen Status Quo der prämotorischen, perimotorischen und peristimulatorischen Aktivität der *probe tasks* widerspiegeln. Durch den statistischen Vergleich der Anfänger- und Profigruppe konnten die signifikanten Leistungsunterschiede (Verhaltensdaten aus (2)) und Verarbeitungsunterschiede (EEG-Daten aus Teil (1)) herausgearbeitet werden, die sich mit dem jahrelangen Erwerb von Expertise korrelieren lassen.

## Studie 2: Longitudinale Studie

Studie 2 wurde mit den beiden Laiengruppen (Lerner- und Kontrollgruppe) durchgeführt und bestand aus einem mehrwöchigen Trainingsprogramm mit der adaptiven Software, die unter 2.2.3.3.2 detailliert vorgestellt wird, mit zwei Übesitzungen pro Woche von je zwanzig Minuten Dauer (Abb. 2.6). Das kontrollierte Training umfaßte also pro Versuchsperson jeweils 11 Sitzungen mit dem Übeprogramm (2), wovon die 1., 6. und 11. von EEG-Messungen (1) und (3) flankiert waren (Abb. 2.6). Insgesamt wurden daher für die Längsschnittstudie (17 Versuchspersonen) 187 Meßtage benötigt, davon 136 Übetage mit Erfassung der Performanzdaten und 51 Übetage mit zusätzlicher EEG-Messung. Der gesamte Meßaufwand betrug etwa 320 Probandenstunden.

Betrachtet wurden Änderungen der Leistungsmaße und der prämotorischen, perimotorischen und peristimulatorischen EEG-Aktivität, die mit

- der kurzen Übephase (2) während der ersten EEG-Messung und
- dem gesamten fünfwöchigen Trainingszeitraum korrelierten.

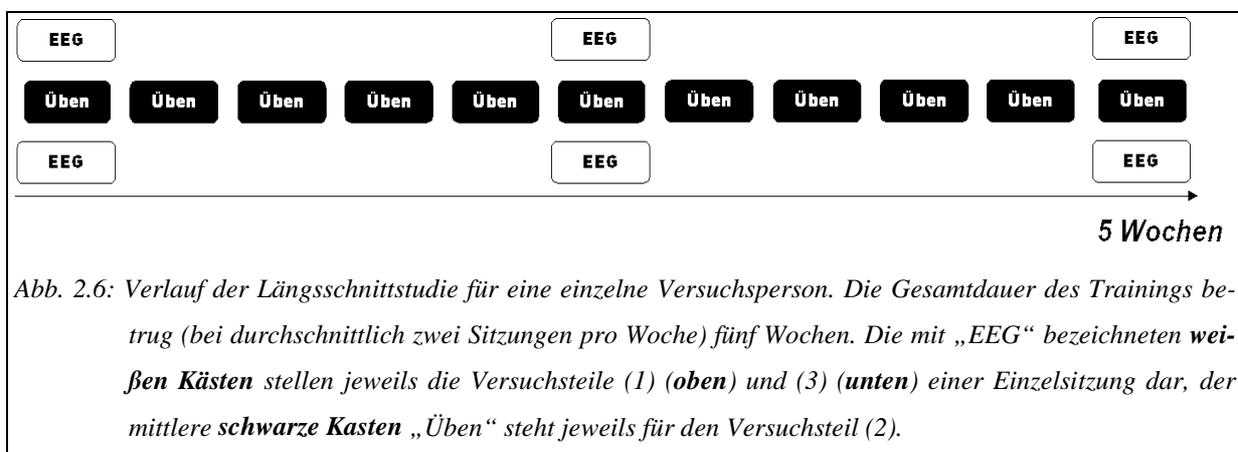
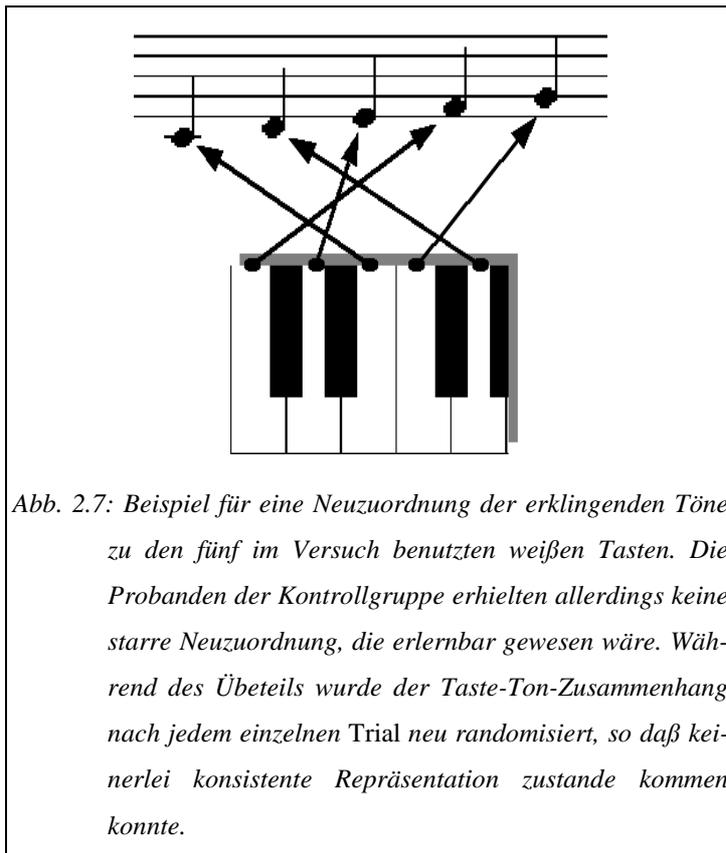


Abb. 2.6: Verlauf der Längsschnittstudie für eine einzelne Versuchsperson. Die Gesamtdauer des Trainings betrug (bei durchschnittlich zwei Sitzungen pro Woche) fünf Wochen. Die mit „EEG“ bezeichneten weißen Kästen stellen jeweils die Versuchsteile (1) (oben) und (3) (unten) einer Einzelsitzung dar, der mittlere schwarze Kasten „Üben“ steht jeweils für den Versuchsteil (2).

## Die Kontrollgruppe

Die acht Versuchspersonen der „Kontrollgruppe“ durchliefen dies gleiche Übeverfahren wie die „Lernergruppe“, allerdings mit einer entscheidenden Ausnahme: Die Taste-Tonhöhen-Beziehung der Klaviertastatur wurde gezielt manipuliert und somit unlernbar gemacht. Während des Übeteils (2) wurde die Zuordnung der fünf im Experiment benutzten Tasten (ent-



sprechend den fünf Fingern der rechten Hand) zu den fünf Tonhöhen c, d, e, f und g nach jedem einzelnen *Trial* verändert (Abb. 2.7). Die Kontrollgruppe konnte daher keinerlei interne „Kartierung“ zwischen dem verfügbaren Satz motorischer Aktionen und dem – im unmanipulierten Fall – korrespondierenden Satz akustischer Ereignisse erwerben. Die zeitliche Koinzidenz Taste-Ton sowie der Zusammenhang zwischen Kraftdosierung und Lautstärke blieben dabei von der Manipulation unberührt.

## 2.2.3. Performanzanalyse

### 2.2.3.1. Die akusto-mechanische Ambiguität der MIDI-Norm

Der konsequente Einsatz des MIDI-Protokolls (zur Definition siehe Anhang 7.3.3) sowohl für die Reizsynthese (siehe Anhang 7.3) als auch für die Registrierung der Performanz der Probanden erlaubte einfache und schnelle Prozeduren zum Vergleich der Leistungskenngrößen beim Nachspielen mit den synthetisierten Vorgaben. Parallel zur Grundidee der Studie, auditive und motorische Aspekte zu trennen, die unter unmanipulierten Bedingungen integriert werden, hat auch die MIDI-Datennorm per definitionem zwei Bedeutungen: Der Parameter *pitch* kann einerseits die Tonhöhe eines *erklingenden Tons* bezeichnen, andererseits aber auch die Ordnungsnummer einer *angespielten Taste* auf einer MIDI-fähigen Klaviertastatur. Genauso definieren die *note on-* und *note off-*Zeitpunkte je nach Zusammenhang gleichermaßen den Zeitverlauf einer  *klingenden Note* oder eines *Tastendrucks*, der *velocity*-Wert entsprechend die *Lautstärke* eines Tones oder, bei sonst identischer Verwendung, die *Anschlagsgeschwindigkeit* eines Tastendrucks.

### 2.2.3.2. Akquisition der Verhaltensdaten

MIDI war deshalb das ideale Format, um neben der Erzeugung der Hörreize auch die Performanz der Versuchspersonen am Klavier zu dokumentieren. Der Meßrechner im Versuchsaufbau, der die Stimuli synthetisierte, empfing bei den motorischen *probe tasks* der Versuchsteile (1) und (3) und bei den Nachspielversuchen der Probanden während der Überteile (2) über eine MIDI-Schnittstelle sämtliche Informationen über das Drücken der Klaviertasten, die in MIDI quantifizierbar sind. Die Auswertung der Daten (Vorgaben, Nachspielen und Erfolgskontrolle durch Vergleich der beiden erstgenannten) wurde deshalb in den Maßeinheiten der MIDI-Norm vorgenommen. Für die Erfassung von Tonhöhe und Zeit besteht kein Unterschied zu physikalischen Meßstandards, da die Tonhöhe am Klavier ohnehin nur in diskreten Werten auftritt und die MIDI-Zeit wie gewohnt in Millisekunden gemessen wird. Lediglich die Messung der Tastengeschwindigkeit bzw. Anschlagskraft wurde für die Auswertung in der MIDI-eigenen abstrakten dimensionslosen Meßgröße *velocity* belassen (diskrete Werte von 0 bis 127), da eine Eichung des Systems auf die entsprechenden physikalischen Einheiten  $\text{ms}^{-1}$  bzw. N außer eines skalierenden Faktors keinen Informationsgewinn hinsichtlich der Lernfortschritte der Probanden erbracht hätte.

### 2.2.3.3. Online-Datenaufbereitung zur Bereitstellung des indirekten Feedbacks

#### 2.2.3.3.1. Fehlermaße

Der mittlere Fehlerquotient setzte sich nach einem in den psychophysischen Pilotexperimenten optimierten Algorithmus aus folgenden gewichteten Komponenten zusammen:

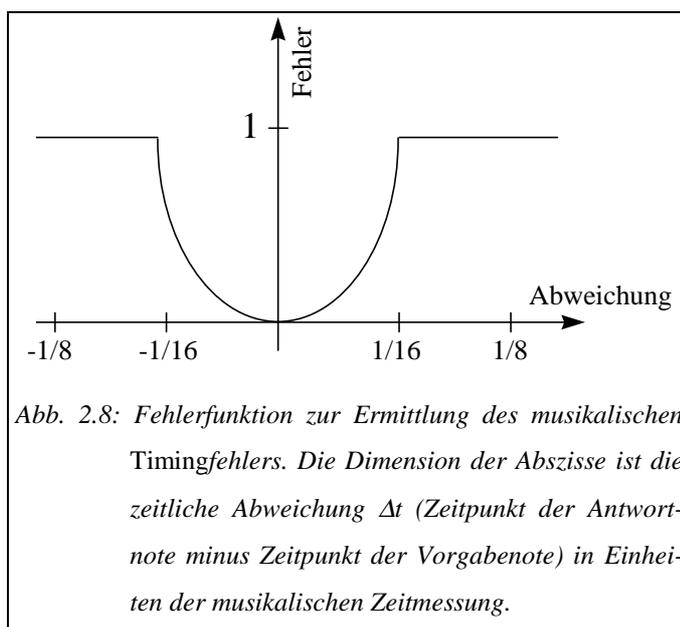
- Anordnungsfehler  
Eine Wiedergabe falscher Noten oder richtiger Noten in falscher Reihenfolge führt zur Erhöhung der Anordnungsfehlerzahl um 1. Der Vergleich zwischen Vorgabe und Antwort erfolgt hierbei Note für Note. Diese Form des Vergleichs ist sehr streng, da sie nicht translationsinvariant ist: Jede horizontale oder vertikale Verschiebung des motorischen Gesamtmusters führt zu einer Vervielfachung des Fehlers. Eine horizontale Translation ist zum Beispiel das versehentliche Einfügen oder Weglassen einer Note unmittelbar zu Beginn der Melodie. Jede weitere gespielte Note bekommt dadurch eine um 1 zu hohe/zur niedrigen Ordnungsnummer und kommt so im Vergleich bei einer benachbarten Note der Vorgabe zu liegen. Wenn also der Rest der gespielten Melodie im musikalischen Sinne richtig ist, so ermittelt das Trainingsprogramm trotzdem für jede Note einen Fehler.

Eine vertikale Translation ist zum Beispiel das an sich völlig richtige Wiedergeben der Melodiekontur, allerdings insgesamt auf der falschen Tonhöhe beginnend (diatonische Transposition), was wiederum zu einer Vervielfachung der Fehlerzahl führt.

Trotz dieser relativ strengen Kriterien war ein erfolgreiches Klavierüben möglich, wie im Kapitel 3 demonstriert werden wird.

- *Timingfehler*

Aus den Abweichungen der Anschlagszeiten einzelner Noten (gemessen vom Beginn der Antwort) von den Startzeitpunkten der korrelierenden Noten der Vorgabe (gemessen vom Beginn der Vorgabe), wurde der *Timingfehler* ermittelt. Psychophysische Vorversuche legten eine nichtlineare Fehlerfunktion nahe (Abb. 2.8): Weicht der Ist-Zeitpunkt eines Tastendruckes nur minimal vom Soll-Zeitpunkt ab, so ist die Abweichung (a) auf den normalen Rahmen von Ungenauigkeit des neuromuskulären Systems zurückzuführen und zusätzlich (b) vom Ohr unter Umständen gar nicht wahrnehmbar. Mit wachsender Abweichung  $\Delta t$  wächst auch die subjektive Einstufung des Anschlagszeitpunktes als fehlerhaft, und zwar quadratisch, unabhängig davon, ob der Ist-Zeitpunkt dem Sollwert vorseilt oder nachhinkt. Übersteigt  $\Delta t$  einen Wert, welcher der musikalischen Zeiteinheit von einem Sechzehntel entspricht, so wird nicht mehr eine Spielungengenauigkeit wahrgenommen, sondern ein qualitativ anderer Rhythmus und damit in jedem Fall ein Fehler. „Falscher als ein Sechzehntel“ ist subjektiv also nicht möglich, weshalb die quadratische Fehlerfunktion bei  $\Delta t = \pm 1/16$  in  $\text{const} = 1$  übergeht. Interessanterweise war die beschriebene Fehlerwahrnehmung nicht an absolute Zeiten gebunden, denn bei Aufgaben in doppeltem Tempo entspricht eine Sechzehntelabweichung der halben Zeit.



Die Messung des *Timingfehlers* erfolgte translationsinvariant (das Nachspielen der kompletten Aufgabe kann ohne Einfluß auf den Fehler auch mit einer Verzögerungszeit begonnen werden), aber nicht dehnungsinvariant: Skalierte der Proband versehentlich die Dauern aller Noten mit einem konstanten Faktor, führte dies zu einer

Summation des Fehlers, je weiter am Ende der Sequenz ein Ton sich befand. Der Umstand stellte aber keine Schwäche der Fehlerfunktion dar. Im Gegenteil floß auf diese Weise auch ein falsches *Tempo* beim Nachspielen der Melodie in den Gesamtfehler ein.

- **Dynamikfehler**

Erzeugt die Anschlagsstärke des Tastendrucks nicht die vorgegebene Lautstärke, so ergibt sich das kontinuierliche Fehlermaß direkt aus der quadratischen Differenz der beiden *MIDI-velocities*. Auch für diesen Beitrag zum Gesamtfehler wurden psychophysische Vorversuche durchgeführt, um die subjektive Gewichtung des *velocity*-Differenz zu ermitteln. Es ergab sich ein konstanter Skalierungsfaktor, so daß für den Dynamikfehler einer Note galt:

$$Fehler = \left( \frac{velocity_{Eingabe} - velocity_{Vorgabe}}{35} \right)^2, \quad (Gl. 2.5)$$

Der Faktor  $35^{-2}$  wurde in den Vorversuchen empirisch als Gewichtungskonstante relativ zu den beiden anderen Fehlersorten eingeführt.

Der Gesamt-Fehlerkoeffizient ergab sich schließlich als Summe der aufgeführten Einzelfehler (Anordnungsfehler + *Timing*fehler + Dynamikfehler), dividiert durch die Anzahl der in der Aufgabe enthaltenen Noten. Die Normierung des Fehlerkoeffizienten auf den mittleren Fehler pro Einzelnote ist sinnvoll, da der Fehlerkoeffizient ein Maß für die Leistung des Übenden sein und daher nicht proportional vom Schwierigkeitsgrad der Aufgabenstellung abhängen soll.

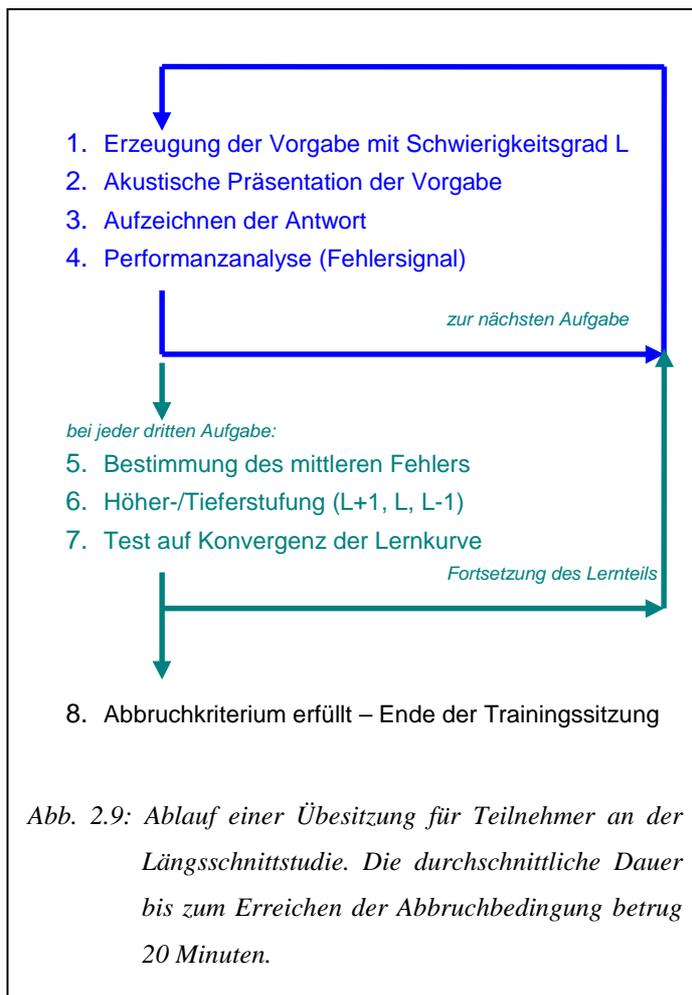
#### 2.2.3.3.2. *Der adaptive Lernalgorithmus für das Training am Computerklavier*

Eine Kernfrage der vorliegenden Arbeit war die Frage nach kurz- und mittelfristigen Änderungen kortikaler Reaktionen auf standardisierte *Test-Tasks*, die durch Klavierüben hervorgerufen werden. Das Training am Klavier sollte aber im Dienste der Reproduzierbarkeit der Ergebnisse

- unter möglichst kontrollierten Bedingungen erfolgen, und
- die Trainingsinhalte sollten insgesamt in einem möglichst ähnlichen sensorischen und motorischen Kontext erfolgen wie die eigentlichen *Test-Tasks*.

Die zu übende Aufgabe für die Versuchspersonen bestand im Nachspielen von einstimmigen Melodien nach dem Gehör. Ein – wie in Anhang 7.3 beschrieben – synthetisierter Hörreiz

wurde präsentiert und sollte so genau wie möglich nachgespielt werden. Strenge Kontrollierbarkeit des Trainings bedeutet unter anderem, daß auf einen menschlichen Anleiter/Trainer verzichtet und das komplette Training automatisiert wurde. Deshalb wurde innerhalb des Versuchssteuerungsprogramms eine computerüberwachte adaptive Trainingsprozedur eingerichtet, bei der nach einem *Staircase*-Verfahren für jede Versuchsperson ein individuelles Anforderungsprofil ermittelt werden konnte, mit dem Aufgabenstellungen erzeugt wurden, die von der Versuchsperson ein Höchstmaß an Aufmerksamkeit und Konzentration erforderten, ohne sie zu frustrieren. Bei diesem Verfahren wurde nach einer festgelegten Zahl von Einzelaufgaben vom Meßrechner die mittlere Momentanleistung der Versuchsperson ermittelt. Bei guter Leistung wurde der Schwierigkeitsgrad für die folgenden Aufgaben beibehalten, bei sehr guter Leistung erhöht, bei Überforderung der Versuchsperson wurden die Aufgaben wieder leichter. Die mittlere Momentanleistung ergab sich aus dem mittleren Fehlerquotienten pro Note einer Aufgabe. Das in Abb. 2.9 gezeigte Flußdiagramm verdeutlicht den Ablauf einer Übesitzung.



Trotz des Verzichts auf ein wertendes *Feedback* durch einen Lehrer sollte der Proband ein Fehlersignal erhalten, denn nur durch das *Feedback* eines Fehlersignals kann ein perzeptueller Abgleich des Istwertes mit dem Sollwert, also des Handlungsergebnisses mit dem Handlungs-*Target* erfolgen, und nur so ist dem Gehirn das Lernen möglich (Rescorla & Wagner 1972, Sutton & Barto 1981, Barto 1994). Im hier realisierten Lernparadigma gab es keinerlei explizites *Feedback* des Fehlermaßes, vergleichbar der Reaktion eines Klavierlehrers, sondern lediglich zwei implizite *Feedback*-signale:

Ein implizites, aber direktes *Feedback*-signal war die unmittelbare

Rückmeldung des Ohrs über das Ergebnis der motorischen Aktion „Nachspielen“. Im Gegensatz zu den EEG-Testaufgaben war während des Trainings die Klaviatur *nicht* stummgeschaltet, sondern der Proband hörte bei jedem Tastendruck einen Ton. Geht man davon aus, daß die Versuchsperson beim Hören der Melodievorgabe diese im Arbeitsgedächtnis als auditorisches *Target* für das auszuführende Motorprogramm speichert, so kann das auditorische *Feedback* beim Nachspielen als Afferenzkopie mit der gespeicherten Efferenzkopie verglichen werden. Das Szenario entsprach also nicht so sehr einer Unterrichtssituation im Beisein eines Lehrers als wertender Instanz, sondern eher der Situation des selbständigen Übens am Instrument.

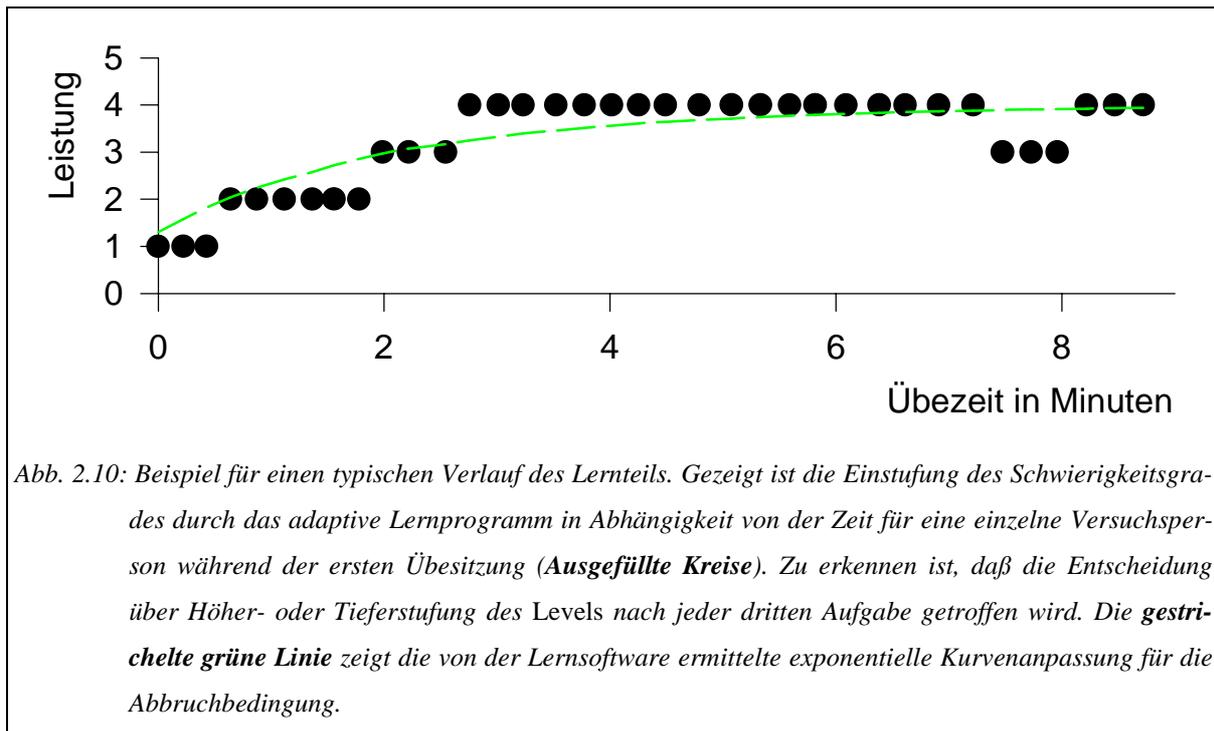
Das zweite implizite *Feedback* war die indirekte Wahrnehmung der Höher- oder Tieferstufung der Vorgaben vom Computer. Wurden die Aufgaben mit der Zeit spürbar komplizierter, so erhielt die Versuchsperson, die zu Beginn der Studie über den adaptiven Charakter der Aufgabenstellung aufgeklärt worden war, die Information, daß die bisherigen Aufgaben zufriedenstellend bewältigt worden waren.

#### *Kriterium für Höher-/Tieferstufung des Schwierigkeitsgrades*

Der sich ergebende mittlere Fehlerkoeffizient wurde über jeweils drei aufeinander folgende Einzel*trials* gemittelt. War der mittlere Fehler pro Note nach drei *Trials* kleiner oder gleich 0.3, erfolgte die automatische Höherstufung in den nächsthöheren *Level*. Wenn der mittlere Fehler pro Note 0.6 überschritt, wurde der Proband einen Schwierigkeitsgrad heruntergestuft (Abb. 2.9). Innerhalb dieses Intervalls [ $0.3 < \text{Fehler} < 0.6$ ], war also der Proband nicht zu schlecht und noch nicht zu gut für die aktuellen Anforderungen, wurde der *Level* beibehalten.

#### *Abbruchkriterium für den Lernteil: Konvergenz der Lernkurve*

Wie in Kapitel 1 dargelegt, hat eine Lernkurve im allgemeinen exponentiellen Verlauf der Form  $(1 - e^{-kt})$ . Wenn die Leistung der Versuchsperson auf einem bestimmten Schwierigkeitsgrad konvergierte, brach das Programm die Trainingsphase ab. Als Konvergenzkriterium diente das Unterschreiten der Differenz zwischen der Momentanleistung und dem exponentiell gewichteten Mittelwert der Leistung aus den letzten 10 Wertungsdurchgängen unter einen festgesetzten Wert. In aller Regel zeigte sich nach etwa 15-20 Minuten bei allen Teilnehmern in allen Sitzungen ausreichende Konvergenz der Lernkurve. Abb. 2.10 zeigt einen typischen Verlauf des Lernteils am Beispiel einer einzelnen Versuchsperson während der ersten Übesitzung.



#### 2.2.3.4. Offline-Analyse der Primär- und der Fehlerdaten

Die während der Messungen berechneten Fehlermaße Anordnungsfehler, *Timing*fehler, Dynamikfehler sowie der adaptive Schwierigkeitsgrad  $L$  im Verlauf einer Übesitzung wurden auf der Festplatte des Meßrechners abgespeichert und konnten später eingehender analysiert werden. Auf diese Weise konnte die zeitliche Entwicklung der Performanz sowohl während einer Einzelsitzung als auch über den gesamten Lernprozeß von fünf Wochen (durch Auftragung des am Ende jeder Übesitzung erreichten *Levels*) dokumentiert werden. Beim Vergleich der Lerner- und der Kontrollgruppe war überdies eine gezielte Differenzierung der Gesamtleistung in die miteinander interferierenden Parameter Notenanordnung, *Timing* und Kraftdosierung möglich.

In die Auswertung gingen zusätzlich zu den schon berechneten Fehlermaßen auch die Primärdaten ein, d. h. die während jedes einzelnen Tastendrucks gespeicherten Informationen über die Tonhöhe, den genauen Zeitpunkt und die eingesetzte Kraft. Diese Werte wurden unabhängig von den bei der *Online*-Analyse gemachten Annahmen und Einschränkungen statistisch ausgewertet hinsichtlich der auftretenden Standardabweichungen. Der Hauptvorteil der *Offline*-Auswertung war die Möglichkeit des Zugriffs auf die ersten zehn und die letzten zehn Durchgänge des Übeteils („Wertungsdurchgänge“), die ohne das akustische *Feedback* nachgespielt werden mußten, und damit eine Bestimmung des Einflusses des *Feedbacks* auf die Performanz in verschiedenen Phasen des Trainings.

Weiterhin konnten anhand der Primärdaten auch die Fingerbewegungen während des motorischen *probe tasks* der Versuchsteile (1) und (3) nachträglich gut kontrolliert werden, da die Anweisung an die Probanden hier sehr permissiv gehalten war und eine spätere Analyse dessen, was die Subjekte tatsächlich für Bewegungsmuster ausgeführt hatten, aufschlußreich sein konnte. Insbesondere wurde die Frage berücksichtigt, ob diese willkürlichen Bewegungsmuster unter dem Einfluß des Trainingsprogramms nachweisbaren Änderungen unterworfen waren.

## 2.2.4. Aufbereitung der elektrophysiologischen Daten

### *Epochierung*

Nach der Durchführung eines Experiments lagen die mit einer Abtastrate von  $400 \text{ s}^{-1}$  digitalisierten EEG-Daten als fortlaufende Folge von Meßwerten vor. Aus dieser gesamten Meßzeit wurden, bezogen auf die Triggersignale zum Zeitpunkt  $t = 0$  (Reizbeginn bei den auditorischen, Bewegungsbeginn bei den motorischen *probe tasks*), Sequenzen von  $-4000 \text{ ms}$  bis  $+6000 \text{ ms}$  herausgeschnitten.

### *Sortierung der Durchläufe*

In einem nächsten Schritt wurden alle je Proband und Messung vorliegenden Durchläufe sortiert. Während der Versuchsteile (1) und (3) einer jeden Messung waren auditorische und motorische *probe tasks* in randomisiertem Wechsel präsentiert worden; diese wurden nun in zwei getrennte Dateien sortiert, um später Mittelwerte ereigniskorrelierter Aktivierung für eine jeweils identische Aufgabensorte zu erhalten.

### *Baselinekorrektur*

Die segmentierten Daten wurden anschließend *Baseline*-korrigiert, indem in jeder Einzelepoch der *Offset* in einem gemittelten Fenster von  $1000 \text{ ms}$  während der Vorperiode subtrahiert und damit der Potentialwert unmittelbar vor Reiz-/Bewegungsbeginn per definitionem als  $0 \mu\text{V}$  gesetzt wurde (= *Baseline*). Damit geben die Potentialwerte hinter dem Triggersignal die ereigniskorrelierten Spannungsänderungen an. Das *Baseline*-Intervall lag für auditorische Aufgaben bei  $[-1000 \text{ ms}, 0]$  und für motorische Aufgaben bei  $[-1500 \text{ ms}, -500 \text{ ms}]$ , da bei willkürlicher Bewegung eine durch die motorische Vorbereitungsphase bedingte Gleichspannungsverschiebung bereits etwa  $500 \text{ ms}$  vor dem meßbaren Bewegungsbeginn einsetzt (s. u.).

## *Kontrolle von Störfaktoren*

Praktisch jede elektrophysiologische Messung ist anfällig für Artefakte. Folgende Quellen von Meßartefakten sind bei kortikalen DC-Potentialen besonders zu berücksichtigen:

- *Augenbewegungen.* Das corneo-retinale Potential bildet einen auf der gesamten Kopf-oberfläche meßbaren Gleichspannungsdipol, der bei ruhendem Augapfel als konstanter *Offset* leicht von den ereigniskorrelierten Meßwerten der Skalpelektroden subtrahiert werden kann. Verändert dieser Dipol jedoch seine Orientierung durch vertikale und horizontale Augenbewegungen oder durch Lidschlag, so wird der Messung eine Spannungsänderung aufgeprägt, dessen Leistung den maskierten EEG-Meßwert um bis zu einen Faktor 100 übertreffen kann. Die Kontrolle der Augenbewegungen erfolgt durch die bipolare Messung des HEOG (horizontales Elektrookulogramm) und des VEOG (vertikales Elektrookulogramm). Die Registrierung wird durch Elektroden an den lateralen Orbitaländern des linken und des rechten Auges sowie mittig ober- und unterhalb der rechten Orbita vorgenommen. Die Einflüsse der VEOG-Signale auf die kortikalen DC-Potentiale, die gerade in den frontalen, augennahen Regionen groß sind, können rechnerisch bis zu einem gewissen Grade korrigiert werden: Der Algorithmus (*EMCP* nach Gratton et al. 1983) sucht zunächst alle typischen *Peaks* im kontinuierlich aufgezeichneten VEOG-Signal, mittelt die übereinandergelegten Zeitfenster dieses und parallel dazu aller anderen EEG-Kanäle und nutzt den so erhaltenen „Prototypen“ eines Lidschlags, um die relative Abschwächung dieses Signalanteils in den anderen Kanälen abzuschätzen. Mit diesen Gewichtungsfaktoren werden anschließend alle Kanäle der gesamten EEG-Messung (d. h. zu jedem Zeitpunkt, auch außerhalb des Auftretens von Lidschlägen) subtraktiv vom VEOG-Anteil befreit. Zur Vermeidung augenbewegungsbedingter Artefakte wurden die Probanden aufgefordert, während der meßrelevanten Phasen einen ca. 0.9 m entfernten Punkt in Augenhöhe zu fixieren und dabei das Augenzwinkern zu vermeiden. Einzeldurchläufe, die durch langsame VEOG-*Drifts* oder horizontale Augenbewegungen gestört waren, wurden verworfen und nicht weiter ausgewertet.
- *Galvanischer Hautreflex.* Potentialschwankungen durch Aktivität der Schweißdrüsen entstehen vor allem bei zu hoher Beanspruchung der Probanden. Es wurde daher versucht, die Experimentalsituation entsprechend zu gestalten. Bei Sichtung der EEG-Kurven konnten eventuelle Schwitzartefakte erkannt werden. Die betroffenen Einzeldurchläufe wurden ebenfalls aus der weiteren Datenverarbeitung ausgeschlossen.

- *Störungen durch fasciale Muskelaktivitäten und Zungenbewegungen.* Durch Aktivität der Gesichts- und der Zungenmuskulatur können unerwünschte Potentiale entstehen. Diese ließen sich durch entsprechende Anweisungen an die Probanden weitgehend minimieren. Sämtliche Einzelableitungen wurden auf vorhandene Artefakte überprüft (je Experiment 240x30 Einzelableitungen, da schon ein Artefaktverdacht in einem einzigen der 30 Kanäle zum Ausschluß des gesamten Durchlaufs aus der weiteren Auswertung führte). Kontaminierte Durchgänge wurden verworfen.
- *Periphere motorische Aktivität.* Wie in der Zusammenstellung der Hypothesen bereits erwähnt, war ein Ziel der Arbeit der experimentelle Nachweis einer trainingsinduzierten Koaktivierung des motorischen Kortex bei auditorischer Stimulation. Für den Fall des Eintretens dieses Effekts sollte kontrolliert werden, ob er auf die kortikale Repräsentation beschränkt bleibt oder mit peripheren Effekten (unwillkürliches Bewegen der Finger) einhergeht, oder ob er gar durch absichtliches Bewegen der Finger während der Beschallung der Versuchsperson ausgelöst wird. Deshalb wurden zwei zusätzliche Elektroden zur Registrierung des Oberflächenelektromyogramms der oberflächlichen Fingerflexoren der rechten Hand (*Mm. flexores digitorum superficiales*) appliziert.

### 2.2.5. Analysestrategien

Neuroelektrische und neuromagnetische ereigniskorrelierte Aktivierungen sind meist sehr klein verglichen mit der Summe aus nichtkorrelierten Aktivierungen und Rauschen. Das Problem der Extraktion der interessanten Information aus dem Hintergrundsignal ist mit einer Vielzahl von Ansätzen bearbeitet worden (Übersicht bei Glaser & Ruchkin 1996). Als bewährte Methode hat sich die Mittelung über viele Einzeldurchläufe/Meßepochen/Zeitfenster etabliert. Anwendbar ist dieser Ansatz bei fast allen Arten phasenkonstanter Körpersignale, im ZNS speziell bei evozierten (EP) und ereigniskorrelierten (EKP) Potentialen (Donchin & Heffley 1978, Hunt 1985, Nunez 1990).

Eine Reihe anderer Methoden betrachtet auch die zur Zeitabhängigkeit duale Domäne, die Frequenz, bzw. hybride Zeit-Frequenz-Analysen. Darunter fallen Fourier-Transformationen (Scherg et al. 1989), Hilbert-Transformationen (Witte et al. 1990), *Wavelet*-Transformationen (Bertrand et al. 1994) und Wigner-Funktionen (Cook et al. 1993).

Bei *Multi-Channel*-Messungen können auch räumliche Filtermethoden eingesetzt werden (Nunez 1988). Hier besonders zu erwähnen sind die *Principal Component Analysis* (PCA) und Eigenwertverfahren (Horn & Johnson 1985, Golub & Van Loan 1989, Chapman & McCrary 1995, Achim & Marcantoni 1997).

Die Quellenanalyse basiert auf einer Idee von Henderson und Mitarbeitern (1975) und versucht das inverse Problem der Ortsabschätzung der beteiligten Dipole (Scherg 1990, Scherg & Berg 1991, Zhang et al. 1994, Cardenas et al. 1995) bzw. Stromquellen (Scherg & Ebersole 1993, Fuchs et al. 1995) zu lösen. Das Verfahren liefert aber nur bei genauester Modellierung sämtlicher Gewebestrukturen des Kopfes reliable Ergebnisse, was in der Regel nicht zu erreichen ist (Awada et al. 1998).

Auch nichtlineare Verfahren können bei bestimmten Problemstellungen erfolgreich zur Signaldetektion beitragen. Erwähnt seien Neuronale Netzwerke, vor allem mit *Backpropagation*-Lernalgorithmen (Kosko 1992) oder anderen Optimierungsverfahren wie Genetischen Algorithmen (Carpenter & Grossberg 1991, Haykin 1991), aber auch statistische und chaostheoretische Ansätze (Ingber 1995).

Die Ergebnisse dieser Arbeit wurden im wesentlichen durch etablierte Zeit- und Frequenzanalysen gewonnen und durch zwei eigene Ansätze zur statistischen Quantifizierung und zur bildgebenden Aufbereitung (s. 2.2.6.2 und 2.2.6.3) weiter verfeinert.

### **2.2.5.1. Phänomenologie und Quantifizierung transienter EEG-Signale**

Im Gegensatz zu den im klinischen EEG häufig analysierten *periodischen* hirnelektrischen Vorgängen lassen sich bei allgemeinen psychisch-kognitiven Vorgängen mit definiertem, d. h. meßbarem Beginn, sog. ereigniskorrelierte Potentiale (EKPs) registrieren. Die EKPs treten als mono- oder biphasische Potentiale mit typischer Latenz nach einem Reizbeginn bzw. vor einem Handlungsbeginn auf. Das Bereitschaftspotential (Kornhuber und Deecke 1965), ein EEG-Signal, das der Initiation von Willkürhandlungen um etwa 0.5 - 1.5 s vorausseilt, und die CNV (*Contingent Negative Variation*; Walter et al. 1964, Brunia 1999), die als sensomotorische Erwartungswelle und als Korrelat motorischer Vorbereitung auf Bewegungsinitiation durch einen externen Auslöser gedeutet wird (Goldberg 1985, Passingham 1987, 1993), sind nicht Gegenstand der hier durchgeführten Analyse und seien daher nur der Vollständigkeit halber erwähnt. Die in dieser Arbeit interessierenden ereigniskorrelierten Signale waren die

im folgenden vorgestellten EKPs im engeren Sinne und stimulusbegleitende Gleichspannungsverschiebungen (DC-Potentiale).

### 2.2.5.1.1. Ereigniskorrelierte Potentiale

Beispiele für EKP-Komponenten nach einem akustischen Stimulus gibt die Abb. 2.11. Eine typische EKP-Welle ist z. B. die N100-Welle<sup>4</sup> infolge einer Orientierungsreaktion. EKP-Wellen mit Latenzen größer als 300 ms werden als rein endogene Reaktionspotentiale angesehen und sind abzugrenzen von

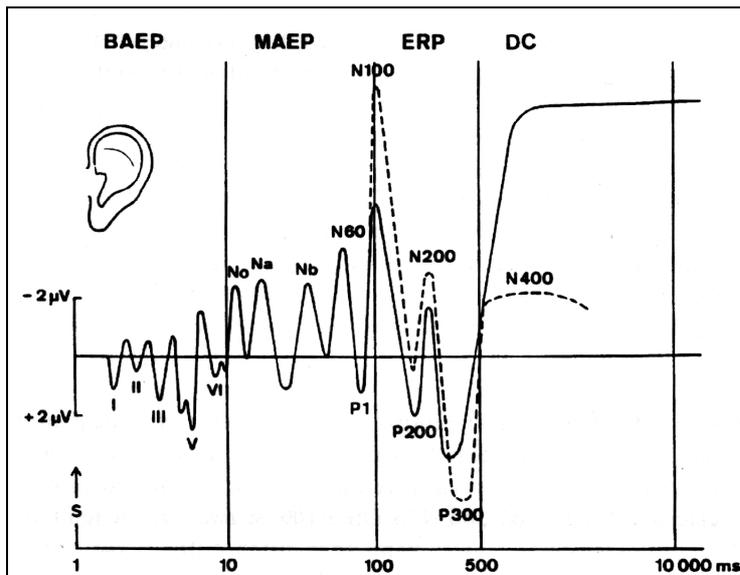


Abb. 2.11: Beispiel einer ereigniskorrelierten Antwort auf einen akustischen Stimulus. Die Zeitachse ist logarithmisch. Negative Potentiale werden aus historischen Gründen nach oben aufgetragen. Die Bezeichnung der einzelnen Peaks erfolgt in der üblichen Nomenklatur. **BAEP**: Auditorisch evozierte Hirnstammpotentiale (frühe Wellen I bis VI; Latenz < 10 ms); **MAEP**: Auditorisch evozierte Mittelhirnpotentiale ( $N_0$  bis P1; zwischen 10 und 100 ms), **ERP**: (=EKP) Ereigniskorrelierte Potentiale i.e.S. (die Komponenten > 100 ms, also N1 bzw. N100, P2, N2, P3 bzw. P300, werden als „endogene“ Komponenten betrachtet); **DC**: Gleichspannungspotentiale (man erkennt die charakteristische Rampenform mit anschließendem Plateau). (Modifiziert nach: Altenmüller 1993).

evozierten exogen ereigniskorrelierten Potentialen mit Latenzen < 300 ms (Rugg & Coles 1995). Exogene Potentiale sind im wesentlichen durch die Eigenschaften des Reizes determiniert und daher nicht sensitiv gegenüber dem mentalen Zustand der Versuchsperson, während endogene Potentiale stark von der Bearbeitung und Bewertung abhängen (Rugg & Coles 1995).

Die EEG-Daten der vorliegenden Arbeit wiesen während der Präsentation der auditorischen *probe tasks* eine ausgeprägte N100- und eine P200-Welle bei jeder einzelnen Note der melodischen Sequenz auf. In die statistische Auswertung gingen deshalb als unabhängige Variablen ein:

<sup>4</sup> Zur Nomenklatur von EKP-Wellen: Der vorangestellte Buchstabe N oder P gibt die Polarität der gemessenen Spannung an; die darauf folgende Zahl bezeichnet die typische Latenz der Welle nach Stimulusbeginn in ms bzw. Vielfachen von 100 ms. „N1“ bzw. „N100“ ist also ein negatives Potential nach 100 ms.

- Die absoluten *Peak*-Potentialwerte der durch die erste Note evozierten N100- und P200-Komponenten;
- die zugehörigen Latenzen nach Reizbeginn;
- der Quotient aus den *Peak-to-Peak*-Potentialwerten des ersten und zweiten N1-P2-Komplexes, d. h. das relative Amplitudenverhältnis der beiden ersten EKP-Reaktionen.<sup>5</sup>

#### 2.2.5.1.2. DC-Potentiale

Kortikale Gleichspannungspotentiale (DC-Potentiale) stellen eine Sonderform der EKPs dar. Zeitlich ausgedehnte kognitive Leistungen führen zu Änderungen extrazellulärer kortikaler Feldpotentiale. Dabei entstehen als Korrelate der kortikalen Aktivierung (Rockstroh 1989) nach Reizdarbietung und aufgabenbezogener Informationsverarbeitung die sog. langsamen Gleichspannungspotentiale mit einer Latenz von ca. 500 - 1000 ms nach Reizbeginn.

Die Analyse der Gleichspannungspotentiale im EEG bildet den Schwerpunkt der vorliegenden Studie. Als etablierte und extern validierte Methode (Altenmüller 1992) ermöglicht sie eine Quantifizierung kortikaler Erregungszustände mit hoher zeitlicher und (bei entsprechender Elektrodendichte) guter räumlicher Auflösung, ist dabei kostengünstig, nicht invasiv und beliebig replizierbar (zur hohen Datenkonstanz vgl. Altenmüller 1992). Die Messung kortikaler DC-Potentiale datiert zurück bis 1875 (Caton 1875) und wurde damit als elektrophysiologischer Parameter schon lange vor Berger (1929) erkannt.

#### 2.2.5.2. Zeitmittelung ereigniskorrelierter Potentiale

Neuroelektrische und neuromagnetische ereigniskorrelierte Aktivierungen sind meist viel kleiner als die Summe aus nichtkorrelierten Aktivierungen und Rauschen (bei Ableitung kortikaler Gleichspannungspotentiale von der Kopfhaut betragen die Potentialamplituden des DC-Potentials zwischen 1  $\mu$ V und maximal 50  $\mu$ V). Das Problem der Extraktion der interessanten Information aus dem Hintergrundsignal ist mit einer Vielzahl von Ansätzen bearbeitet worden (Übersicht bei Glaser & Ruchkin 1996). Die Mittelung über eine ausreichende Anzahl

---

<sup>5</sup> Vor dem Hintergrund der Orientierungsreflex-Interpretation der N1 ließe sich eine zunehmende Unterdrückung der Folgenoten-EKPs gegenüber dem *Peak* zu Beginn des Gesamtreizes als Fähigkeit deuten, durch *binding* der Einzelnoten zu einer Repräsentation des Gesamtreizes die Orientierungsreaktion einer *Top-Down*-Modulation zu unterwerfen.

von Einzeldurchläufen verstärkt den gewünschten Signalanteil bei gleichzeitiger Reduzierung der Hintergrundaktivität. Auf diese Weise sind auch sehr geringe Potentialverschiebungen zu erkennen. Geht man von den zwei Grundannahmen aus, daß das interessierende ereigniskorrelierte Potential  $s(t)$  eine feste Latenzkopplung zum Reiz hat, und daß das Rauschen  $n(t)$  (bestehend aus nichtkorrelierter Gehirnaktivierung und meßbedingtem Rauschen) stationär und nicht reizgekoppelt ist, so läßt sich das aufgezeichnete stochastische Signal  $\underline{x}(t)$  unter der Annahme einfacher Additivität als Summe

$$\underline{x}(t) = s(t) + \underline{n}(t) \quad (\text{Gl. 2.6})$$

darstellen. Der Erwartungswert von  $\underline{n}(t)$  ist Null. Der Mittelwert von  $\underline{x}(t)$  über  $N$  Einzelepochen ist definiert als

$$\bar{x}(t) = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N x_i(t). \quad (\text{Gl. 2.7})$$

Der Erwartungswert des Mittels ist dann

$$E[\bar{x}(t)] = E\left[\frac{1}{N} \sum_{i=1}^N x_i(t)\right] = s(t) \quad (\text{Gl. 2.8})$$

[da  $E(\underline{n}(t))=0$ ]. Die Varianz von  $\bar{x}(t)$  lautet

$$\text{var}[\bar{x}(t)] = E\left[\left(\frac{1}{N} \sum_{i=1}^N n_i(t)\right)^2\right] = \frac{1}{N} \text{var}[\underline{n}(t)], \quad (\text{Gl. 2.9})$$

da  $s(t)$  invariant angenommen wird. Daraus folgt, daß das Signal-Rausch-Verhältnis (SNR) wie die Quadratwurzel der Gesamtanzahl unabhängiger Einzelmessungen  $\sqrt{N}$  wächst. Bei einer Zahl unabhängiger Darbietungen der *probe tasks* pro Versuchsdurchgang im vorliegenden Paradigma zwischen 45 und maximal 60 (abhängig von der Anzahl der artefaktbedingt verworfenen Durchgänge) entspricht das einer Verbesserung der Signalgüte um einen Faktor 6.7 - 7.7 gegenüber einer Einzeldurchlaufanalyse.

Eine allgemeinere Formulierung des Ansatzes sollte natürlich davon ausgehen, daß auch das gesuchte Signal  $s(t)$  stochastisch ist, daß also gilt

$$\underline{x}(t) = \underline{s}(t) + \underline{n}(t), \quad (\text{Gl. 2.10})$$

jedoch liefert bei fast allen Arten phasenkonstanter Körpersignale die vereinfachte Annahme gute Ergebnisse (Donchin & Heffley 1978, Hunt 1985, Nunez 1990).

Für die Zeitdarstellung der experimentellen Daten wurden also alle artefaktfreien EEG-Epochen eines Versuchsteils und einer *probe task*-Sorte punktweise gemittelt. Auf eine Filtrung und Glättung von Einzelepochen vor dem Mitteln wurde den Empfehlungen von Mocks und Mitarbeitern (1986) entsprechend verzichtet.

### **2.2.5.3. Grand Average: Gruppenmittelwerte ereigniskorrelierter Signale**

Die Individualität der dielektrischen Eigenschaften des Kopfes führt bei sonst gleichen elektrokortikographischen Signalamplituden zu stark variablen EEG-Amplituden. Die Bildung eines Gruppenmittels, so argumentieren McCarthy und Wood (1985), sei deshalb nur nach vorheriger topographischer Normierung der individuellen Epochenmittel möglich: Die Elektrode mit der kleinsten Aktivierungsamplitude soll Null und die mit dem höchsten Ausschlag soll Eins sein. Wie einfache Modellrechnungen zeigen, können durch diese Skalierung jedoch wesentliche Informationen über die tatsächlichen kortikalen Verarbeitungsmuster verlorengehen und erhebliche Artefakte eingeführt werden (Haig et al. 1997). Außerdem verzerrt das Vorhandensein von Inhibitionen, also oberflächenpositiven Potentialen, das Skalierungsergebnis zusätzlich, da der Ort stärkster Inhibition auf Null skaliert würde und damit der normierte Wert einer neutralen (d. h. nicht aktiv am reizkorrelierten Geschehen beteiligte) Elektrode bei verschiedenen Probanden unterschiedlich wäre, abhängig vom Auftreten inhibitorischer Prozesse. Informationen über die tatsächliche Physiologie bleiben erhalten, wenn das Maximum der Oberflächennegativität auf Eins und die wahre elektrische Nulllinie auf Null normiert wird, so daß der resultierende Wert nach wie vor vorzeichenbehaftet ist.

In der vorliegenden Studie wurden Gruppenmittel folgendermaßen gehandhabt:

- Gruppenmittel von ereigniskorrelierten DC-Nettoaktivierungen wurden für die Gruppenstatistik (ANOVA) vorzeichenkonservativ normiert, ebenso für die topographische Bildgebung außer in den Fällen, in denen eine Angabe von Mikrovoltwerten von Interesse war.
- Differenzen der kortikalen Aktivierungsmuster zweier verschiedener Zustände (wie beispielsweise vor und nach einem Plastizitätsprozeß) wurden *nicht* normiert, da die induzierte Nettoänderung (Größenordnung 0.5-1  $\mu\text{V}$ ) gegenüber der reizkorrelierten Bruttoaktivität (Größenordnung 10-50  $\mu\text{V}$ ) als klein angesehen werden konnte (Haig et al. 1997).

#### 2.2.5.4. Kreuzkorrelation

Wenn das ein System durchlaufende Signal an mindestens zwei Punkten erfaßbar ist, ist die Quantifizierung des Systemverhaltens auf dem Übertragungsweg zwischen je zwei dieser Punkte möglich. Eine mathematische Funktion, die diese Bedingung erfüllt, ist die Kreuzkorrelationsfunktion, die eine Aussage über die inneren statistischen Bindungen zwischen Eingangs- und Ausgangssignalen gestattet (Hesselmann 1987). Sie ist der Kohärenzfunktion ähnlich, allerdings liegt hier der Wertebereich in der Zeit- anstatt in der Frequenzdomäne vor.

Seien  $V_1(t)$ ,  $V_2(t)$  die Zeitverläufe der an zwei Ableitelektroden  $e_1$ ,  $e_2$  gemessenen Potentiale. Die Kreuzkorrelationsfunktion zwischen diesen Elektroden ist definiert zu

$$\Phi_{1,2}(\tau) = \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_{-T/2}^{T/2} V_1(t) V_2(t + \tau) dt . \quad (\text{Gl. 2.11})$$

Das Hauptanwendungsgebiet der Kreuzkorrelationsfunktion liegt in der Detektion systembedingter Signallaufzeiten. Dies liegt nahe, da ein um eine Latenz  $t = \Delta\tau$  verzögertes Systemeingangssignal  $V_1(t)$  am Empfangsort als  $V_2(t) = a V_1(t - \Delta\tau)$  auftritt ( $a$  ist die Amplitudendämpfung). Setzt man das in die obige Beziehung (Gl. 2.11) ein, wird deutlich, daß die Kreuzkorrelationsfunktion für  $\tau = \Delta\tau$  ein Maximum annimmt.

Bei EEG-Signalen ist natürlich allgemein weder vorauszusetzen, daß ein an zwei Elektroden zeitversetzt auftretendes Signal tatsächlich einer ursächlichen Kopplung unterliegt, noch daß sich dieses wirklich von  $e_1$  nach  $e_2$  fortpflanzt (anstatt vielmehr Produkt einer einzigen gemeinsamen subkortikalen Quelle oder auch nur eines Artefakts zu sein). Jedoch kann eine adäquate Auftragung der Kreuzkorrelationen aller Elektrodenpaare bei gleichzeitigen einschränkenden Prämissen (siehe 2.2.6.2) durchaus Anhaltspunkte zur funktionellen Befundung des ereigniskorrelierten EEG-Signals liefern. Bei Einzelzelleableitungen wurde die Kreuzkorrelationsanalyse erfolgreich angewandt (Nakajima & Homma 1987).

Aus den gemessenen Signalen wurden Fenster von 1024 Abtastpunkten Breite zur Berechnung der Kreuzkorrelationen zwischen allen Elektrodenpaaren ausgeschnitten. Die Fenster wurden so gewählt, daß 20 % der Fensterbreite vor dem Triggersignal und 80% der Fensterbreite nach dem Triggersignal lagen.

## 2.2.6. Bildgebung: Kortikale Aktivierungsmuster

### 2.2.6.1. Interpolierte Oberflächenkarten

Noch anschaulicher lassen sich die räumlichen Verteilungsverhältnisse durch farbige Karten zeigen. Die farblich kodierten Amplituden werden je nach räumlicher Lokalisation auf ein zweidimensionales Kopfbild projiziert. Zwischenwerte werden interpoliert.

Für *Einzelkarten* ereigniskorrelierter Aktivitätsverteilungen gingen über den Zeitabschnitt von 1000-3000 ms nach Triggerzeitpunkt gemittelte Werte in die Auswertung ein. *Bildersequenzen* (sog. „*cartoons*“) mit Zeitfenstern vorgegebener Fensterbreite liefern sehr anschauliche Informationen über die Entwicklung der Aktivierungsverläufe und über den Vergleich der Aktivierungen jeweils bei Hör- und Bewegungsaufgaben. Als Fensterbreite für *cartoons* wurde 1000 ms gewählt.

Für die Projektion der topographischen Aktivierungsmuster auf eine zweidimensionale Schablone (in der die Elektrodenpositionen fest eingetragen sind; siehe Abb. 2.12) wurde eine distanzgewichtete globale Interpolation verwendet. Global bedeutet, daß für jeden interpolierten Punkt die gewichteten Meßwerte aller  $N = 30$  Elektroden berücksichtigt wurden. Die Interpolationsfunktion  $g(\mathbf{x}, \mathbf{y})$  hat die Form

$$g(x, y) = \mathbf{w}^T(x, y)\mathbf{W}^{-1}\mathbf{v}, \quad (\text{Gl. 2.12})$$

wobei  $g(\mathbf{x}, \mathbf{y})$  der interpolierte Potentialwert an den Koordinaten  $x$  und  $y$  der zweidimensionalen Schablone,  $\mathbf{w}(\mathbf{x}, \mathbf{y})$  ein  $N$ -dimensionaler Vektor ( $N = \text{Anzahl der Elektroden/Kanäle}$ ) mit abstandsabhängigen Gewichten zwischen Schablonenkoordinate und den Elektroden,  $\mathbf{W}$  eine symmetrische  $N \times N$ -Matrix mit entsprechenden Abstandsgewichten für alle Elektrodenpaare, und  $\mathbf{v}$  ein  $N$ -dimensionaler Vektor ist, der die Meßwerte an den  $N$  Elektrodenpositionen zum gewählten Zeitpunkt/ im gewählten Zeitfenster enthält. Das hochgestellte  $T$  symbolisiert die Transpositionsoperation. Das Ergebnis der Multiplikation aus Spaltenvektor, quadratischer Matrix und Zeilenvektor ergibt den skalaren Wert  $g(\mathbf{x}, \mathbf{y})$ .

Die  $i$ -te Komponente des Gewichtungsvektors  $\mathbf{w}(\mathbf{x}, \mathbf{y})$  ergibt sich aus

$$w_i(x, y) = \left( (x - x_i)^2 + (y - y_i)^2 + a \right)^{-1}. \quad (\text{Gl. 2.13})$$

$x_i$  und  $y_i$  sind die Koordinaten der  $i$ -ten Elektrode (d. h. die Koordinaten auf der zweidimensionalen Projektionsschablone, die nicht mit den Koordinaten der Elektrodenpositionen auf der Kopfoberfläche identisch sind); und  $a$  ist eine positive Konstante zur Vermeidung von

Singularitäten bei  $x = x_i$  und  $y = y_i$ . Für  $a$  wurde der mittlere Inter-Elektroden-Abstand gewählt. Die Gewichtungsfunktion mit dem Kehrwert der Abstandskquadrate erinnert an Coulombs Gesetz für die elektrostatische Kraft zwischen zwei Ladungen.

Die Elemente der symmetrischen Matrix  $\mathbf{W}$  erhält man aus

$$W_{ij} = \left( (x_i - x_j)^2 + (y_i - y_j)^2 + a \right)^{-1}, \quad (\text{Gl. 2.14})$$

wobei  $i$  und  $j$  wieder die Elektrodenindizes sind.

Der resultierende Potentialwert  $g(\mathbf{x}, \mathbf{y})$  wird farbkodiert in das Flächendiagramm eingetragen. Dabei bedeutet blaue Einfärbung eine hohe Aktivierung (d. h. negative Potentialwerte bzw. Werte nahe Eins nach Normierung), rote Einfärbung steht für Neutralität oder Inhibition (d. h. Positivierung bzw. Werte nahe Null nach Normierung). Bei den Differenzkarten, die dem Gruppenvergleich und der Darstellung der trainingsbedingten Änderungen dienen, wird analog verfahren: Blau bedeutet auch bei den Differenzkarten eine Zunahme der kortikalen Aktivität.. Bei Neutralität (also keine Änderung) oder wenn die Änderungen positiv waren (wenn also eine Abnahme der Aktivierung bzw. eine zunehmende Inhibition in diesem Areal zu verzeichnen ist) erscheint die rote Färbung.

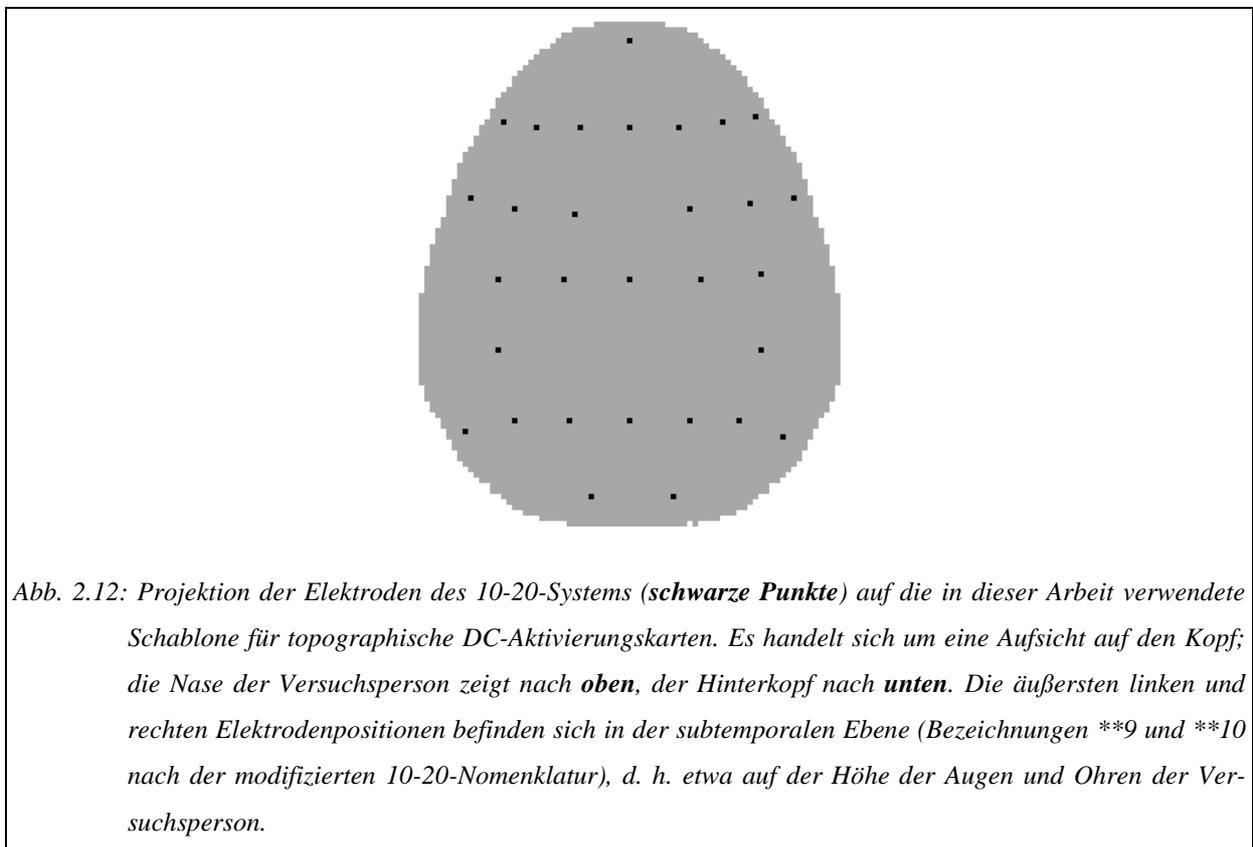


Abb. 2.12: Projektion der Elektroden des 10-20-Systems (**schwarze Punkte**) auf die in dieser Arbeit verwendete Schablone für topographische DC-Aktivierungskarten. Es handelt sich um eine Aufsicht auf den Kopf; die Nase der Versuchsperson zeigt nach **oben**, der Hinterkopf nach **unten**. Die äußersten linken und rechten Elektrodenpositionen befinden sich in der subtemporalen Ebene (Bezeichnungen **\*\*9** und **\*\*10** nach der modifizierten 10-20-Nomenklatur), d. h. etwa auf der Höhe der Augen und Ohren der Versuchsperson.

### 2.2.6.2. Kreuzkorrelationsverteilungen

Ein vielversprechendes Werkzeug zur übersichtlichen Visualisierung großer Kreuzkorrelationsmatrizen wurde im Verlauf der Studie mit sog. *CCLD maps* (*Cross Correlation Lag Distributions*) erarbeitet. Als Ausgangsdatenmaterial dienten die nach 2.2.5.4 gewonnenen Kreuzkorrelationsmatrizen, in denen jedes Matrixelement den Zeitverlauf der Kreuzkorrelation zwischen je zwei Elektroden enthält. Daraus wurden die *CCLD maps* nach einer einfachen Idee in sieben Schritten berechnet:

1. Für jedes Matrixelement einer einzelnen EEG-Epoche, d. h. für jeden Kreuzkorrelationsverlauf, wurde zunächst das lokale Maximum gesucht, das der Latenz  $\Delta t = 0$  am nächsten lag.
2. Die  $\Delta t$ -Werte, an dem das Maximum gefunden wurde, ergaben wieder eine 30x30-Matrix aller möglichen Elektrodenpaare.
3. Diese Matrix wurde auf einen Vektor heruntertransformiert. Unter den stark vereinfachenden Annahmen, daß (a) genau eine „Information“ reizkorreliert evoziert wird und sich über den Kortex ausbreitet, (b) die Latenz des lokalen Maximums aus (1.) den Zeitunterschied des Auftauchens der reizinduzierten neuronalen Information an zwei Elektrodenpositionen repräsentiert, und (c) die Information genau eine kortikale Quelle hat und sich nur entlang der Rindenfläche bewegt, kann ein Transitivitätsgesetz der Zeitpunkte des Auftauchens der Information formuliert werden:  $t_A < t_B \wedge t_B < t_C \Rightarrow t_A < t_C$ . Daraus folgt für die Latenzen die Dreiecksungleichung  $|\Delta t_{AB}| + |\Delta t_{BC}| \geq |\Delta t_{AC}|$ . Für jede Elektrode wurde der Mittelwert aller Maximumslatenzen über alle möglichen Partner Elektroden berechnet.
4. Von jeder sich so ergebenden mittleren Latenz wurde die kleinste vorkommende mittlere Latenz subtrahiert. Die kleinste Latenz sollte bei Gültigkeit der oben gemachten Vereinfachungen bei der Elektrode erscheinen, an der die Information „zuerst“ ist. Nach der *Offsetsubtraktion* hätte demnach die Quellelektrode den Zeitpunkt 0, alle anderen entsprechend spätere.
5. Die Werte wurden anschließend für jeden Probanden über alle Epochen einer Aufgabenkategorie gemittelt.
6. Der letzte Schritt der Berechnung war die Bildung eines *Grand Averages* über alle Probanden einer Gruppe.

7. Die graphische Darstellung erfolgte nach einer Interpolation über die vier nächsten Nachbarn. Als Gewichtungsfunktion der Abstände zu den benachbarten Elektroden wurde eine Mittelung des Wertes für  $t$  aus

$$\frac{t - t_a}{r_a} = \frac{t_b - t}{r_b} \quad \Leftrightarrow \quad t = \frac{t_a r_b + t_b r_a}{r_a + r_b} \quad (\text{Gl. 2.15})$$

über alle sechs möglichen Paare der vier nächsten Nachbarn gewählt ( $t_a$  berechnete Latenz an der Elektrode  $a$ ;  $t_b$  berechnete Latenz an der Elektrode  $b$ ;  $r_a$ ,  $r_b$  Abstand zu den Elektroden  $a$ ,  $b$  auf der Interpolationsschablone) unter der Annahme konstanter Ausbreitungsgeschwindigkeit über Kortex bzw. über Kopfhaut.

Im Ergebnis entstanden auf diese Weise einfache und mit einem Blick erfassbare Topographien von farbkodierten Zeitpunkten, die keine Auskunft über die Amplitude hirnelektrischer Aktivierung, sondern lediglich über das „Wann“ des prominentesten Signalanteils lieferten. Der Ansatz ähnelt im Prinzip der Auftragung der Phase der Kohärenzspektren aller Elektrodenpaare, erfordert jedoch nicht die Beschränkung auf ein bestimmtes Frequenzband.

### 2.2.6.3. Muster-Ähnlichkeitsanalyse

Die meisten kortikalen Neurone sind spezifisch, d. h. der semantische Schlüssel der Information, die sie senden und empfangen, liegt einzig in der Tatsache, daß sie da sind, bzw. genauer in ihrem Ort und ihrer Verschaltungsstruktur. Allgemein wird ein Neuron nicht abhängig von der Entladungsrate auditorische und gleichzeitig visuelle Information kodieren können – vielmehr ist ein auditorisches Neuron immer ein auditorisches Neuron, ein multimodales Neuron ist immer ein multimodales Neuron usw., deren Aktionspotentialzeitpunkte und -raten oft quantitative Parameter (z. B. Reizamplituden) kommunizieren, aber hinsichtlich ihres qualitativen Informationsgehalts ihre Spezifität beibehalten. Für die Messung kortikaler Aktivierung bedeutet das: Spezifische Reize, die nach spezifischen kognitiven Strategien verarbeitet werden, schlagen sich im *Multi-Channel-EEG* in typischen topographischen Mustern nieder, während die produzierten Zeitverläufe (Latenzen) und Amplituden durchaus variabel und bei gleicher Aufgabenstrategie von Aufmerksamkeitsfaktoren, Reizstärke, Distraktoren, Motivation und Aufgabenkomplexität abhängen können.

Die Einführung eines Maßes zur Quantifizierung der qualitativen Eigenschaften des reizkorrelierten topographischen *Musters* der DC-Aktivierung schien daher zweckmäßig. Von be-

sonderem Interesse war der Versuch, Aussagen über die Ähnlichkeit der typischen Aktivierungsmuster der beiden *probe tasks* treffen zu können, um unabhängig von der Höhe und interindividuellen Differenzen des Aktivierungsgrades beurteilen zu können, inwieweit zur Verarbeitung der auditorischen Aufgabe ähnliche kortikale Ressourcen bereitgestellt werden wie zur Verarbeitung der motorischen Aufgabe.

Zu diesem Zweck wurden drei strukturell ähnliche, aber formal und inhaltlich nicht äquivalente Verfahren zur Ähnlichkeitsabschätzung eingesetzt: Der Pearsonsche Korrelationskoeffizient und zwei vektorielle Ansätze, der Euklidische Abstand und das normierte Skalarprodukt.

Der *Pearsonsche Korrelationskoeffizient* stellt ein normiertes Maß zur Quantifizierung eines linearen Zusammenhanges dar (Weiß 1999). Der lineare Zusammenhang ergibt sich im vorliegenden Fall aus der Nullhypothese. Für auditorische *probe tasks* werden exakt dieselben Hirnstrukturen aktiviert wie für motorische *probe tasks*. Seien an den  $N = 30$  Skalpelektroden  $e_i$  ( $i = 1, \dots, N$ ) während der auditorischen *probe tasks* die reizkorrelierten DC-Potentiale  $V_{a,i}$  und während der motorischen *probe tasks* die Potentiale  $V_{m,i}$  gemessen worden. Nach der Nullhypothese besteht zwischen den  $V_{a,i}$  und den  $V_{m,i}$  eine lineare Beziehung. Der Pearsonsche Korrelationskoeffizient  $r$  ist der Quotient aus der Kovarianz  $s_{am}$  und den beiden Standardabweichungen  $s_{aa}$  und  $s_{mm}$ :

$$r = \frac{s_{am}}{s_{aa} \cdot s_{mm}} = \frac{\sum_{i=1}^N (V_{a,i} - \bar{V}_a)(V_{m,i} - \bar{V}_m)}{\sqrt{\sum_{i=1}^N (V_{a,i} - \bar{V}_a)^2 \sum_{i=1}^N (V_{m,i} - \bar{V}_m)^2}}. \quad (Gl. 2.16)$$

Hierbei sind  $\bar{V}_a$  und  $\bar{V}_m$  die über alle Elektroden gemittelten Gesamtaktivierungen der auditorischen und motorischen *probe tasks*. Der Wertebereich von  $r$  liegt zwischen -1 und 1.

Zur Bestimmung des *Euklidischen Abstands*  $e$  ist zunächst die Darstellung des Elektrodenarrays in einem  $N$ -dimensionalen Vektorraum nötig. Dieser abstrakte Vektorraum ist in Abb. 2.13 anhand eines dreidimensionalen Subraums veranschaulicht. Es ergeben sich für die beiden Aufgabensorten zwei Aktivierungsvektoren  $\vec{A}$  und  $\vec{M}$  mit

$$\vec{A} = \begin{pmatrix} V_{a,1} \\ V_{a,2} \\ \dots \\ V_{a,N} \end{pmatrix} \quad \text{und} \quad \vec{M} = \begin{pmatrix} V_{m,1} \\ V_{m,2} \\ \dots \\ V_{m,N} \end{pmatrix}. \quad (Gl. 2.17)$$

Der Euklidische Abstand zwischen den beiden Vektorspitzen ist dann:

$$e = \|\vec{A} - \vec{M}\| = \sqrt{\sum_i (V_{a,i} - V_{m,i})^2}. \quad (\text{Gl. 2.18})$$

Das normierte Skalarprodukt  $\underline{S}$  ergibt sich durch skalare Multiplikation der auf Einheitslänge normierten Vektoren der beiden *probe tasks*:

$$\underline{S} = \frac{\vec{A} \cdot \vec{M}}{\|\vec{A}\| \cdot \|\vec{M}\|} = \frac{\sum_i^N V_{a,i} V_{m,i}}{\sqrt{\sum_i (V_{a,i})^2} \sqrt{\sum_i (V_{m,i})^2}}. \quad (\text{Gl. 2.19})$$

Der Euklidische Abstand wurde in der EEG-Analyse in ähnlicher Form bereits angewandt von Tatsuno und Mitarbeitern (1988). Problematisch bei dieser Berechnungsmethode ist, ge-

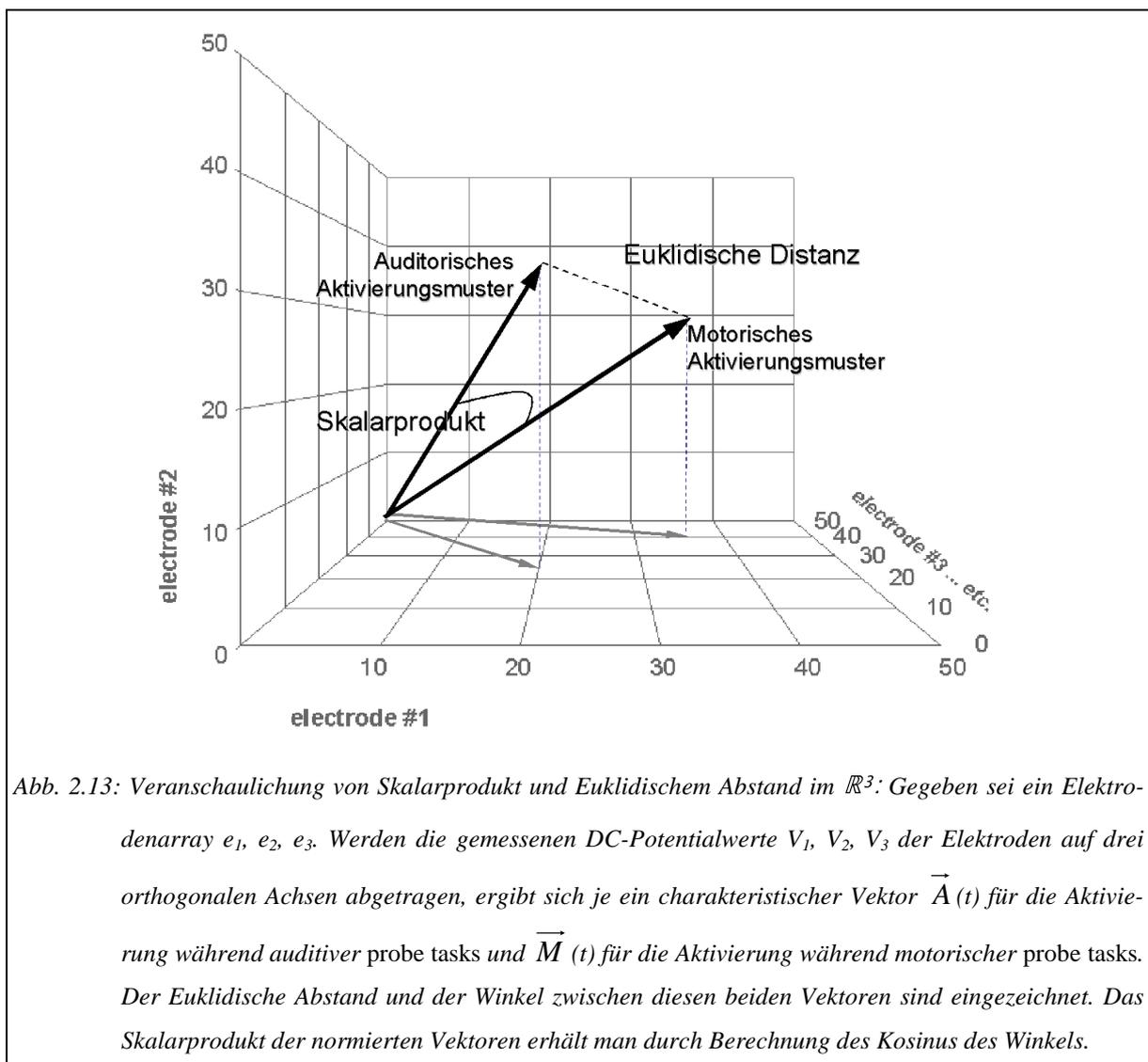


Abb. 2.13: Veranschaulichung von Skalarprodukt und Euklidischem Abstand im  $\mathbb{R}^3$ : Gegeben sei ein Elektrodenarray  $e_1, e_2, e_3$ . Werden die gemessenen DC-Potentialwerte  $V_1, V_2, V_3$  der Elektroden auf drei orthogonalen Achsen abgetragen, ergibt sich je ein charakteristischer Vektor  $\vec{A}(t)$  für die Aktivierung während auditiver probe tasks und  $\vec{M}(t)$  für die Aktivierung während motorischer probe tasks. Der Euklidische Abstand und der Winkel zwischen diesen beiden Vektoren sind eingezeichnet. Das Skalarprodukt der normierten Vektoren erhält man durch Berechnung des Kosinus des Winkels.

rade bei schwach ausgebildeten Potentialen, die Abhängigkeit von nicht verarbeitungsspezifischen Effekten. Während der Wert des Euklidischen Abstands von der Länge der Vektoren und damit von der Aktivierungshöhe abhängt, geben Korrelationskoeffizient und normiertes Skalarprodukt Auskunft über die „qualitative Form“ des Verteilungsmusters selbst.

Das normierte Skalarprodukt, das nichts anderes ist als der Kosinus des von den beiden Vektoren  $\vec{A}$  und  $\vec{M}$  im  $\mathbb{R}^{30}$  eingeschlossenen Winkels, bietet bei der Interpretation der Musterähnlichkeit gewisse Vorteile gegenüber dem Korrelationskoeffizienten. Darauf soll im Kapitel 4 näher eingegangen werden. Das Skalarprodukt kommt in dieser Arbeit erstmalig in der Analyse weitverzweigter EEG-Topographien zum Einsatz; für kleine lokal begrenzte Zellpopulationen wurde es bereits erfolgreich angewandt von Rolls und Mitarbeitern (1997).

## 2.2.7. Statistik

### 2.2.7.1.1. Allgemeines

Mit allen erhobenen und weiterverarbeiteten EEG-Daten wurde eine varianzanalytische Statistik (ANOVA) unter Verwendung des Softwarepakets STATISTICA durchgeführt. Die unabhängigen Variablen (Merkmale) des Paradigmas waren:

- In Studie 1:     Elektrodenposition mit 30 möglichen Ausprägungen;  
                  Gruppenzugehörigkeit mit den Ausprägungen LAIE und PROFI;  
                  Versuchsteil mit den Ausprägungen (1) und (3);  
                  Modalität des *probe task* mit den Ausprägungen AUDITORISCH und MOTORISCH.
- In Studie 2:     Elektrodenposition mit 30 möglichen Ausprägungen;  
                  Gruppenzugehörigkeit mit den Ausprägungen LERNER und KONTROLLE;  
                  Versuchsteil mit den Ausprägungen (1) und (3);  
                  Sitzung mit den Ausprägungen 1, 6, 11 (bzw. 1-11 bei Verhaltensdaten)  
                  Modalität des *probe task* mit den Ausprägungen AUDITORISCH und MOTORISCH.

Alle Signifikanzniveaus, die aus multiplen Tests hervorgingen, wurden Bonferroni-korrigiert. Die abhängigen Variablen sind im folgenden kurz zusammengefaßt:

#### 2.2.7.1.2. *DC-Potentiale*

In die Auswertung der während der Wahrnehmungs- und Bewegungsdauer gemessenen Aktivierungspotentiale gingen über den Zeitabschnitt von 1000-3000 ms nach Triggerzeitpunkt gemittelte Werte ein. Unberücksichtigt blieb die erste Sekunde, da während dieser allerersten Phase nach Reizung das DC-Potential noch ansteigt, um dann nach etwa einer Sekunde in ein Plateau überzugehen. Noch vor der Mittelwertbildung über die jeweils 45-60 artefaktfreien Durchläufe eines Versuchsteils wurde bei jedem Probanden eine Intra-Elektroden-Statistik durchgeführt. Dabei wurden nur die Elektroden in die weitere statistische Auswertung einbezogen, bei denen die Mittelwerte als tatsächlich reizkorreliert angesehen werden konnten, d. h. nur die Elektroden, deren Aktivierung über alle Durchgänge eines Versuchsteils signifikant reproduziert wurde. Der Ausschluß unkorreliert aktivierter Elektroden diente der Herausarbeitung der an der kortikalen Verarbeitung der *probe tasks* sozusagen strategieresistent beteiligten Hirnareale. Dieses Verfahren kann die Güte der Statistik verbessern, wenn beim untersuchten Paradigma Verdacht auf ein erhöhtes Maß interindividueller Variabilität besteht, und begünstigt auf diese Weise die Suche nach dem „kleinsten gemeinsamen Nenner“ des zugrundeliegenden kognitiven Prozesses. Der Ausschluß nichtsignifikant reizkorrelierter Elektroden vor der Mittelung bezog sich allerdings nicht auf die in die Bildgebung einfließenden Daten.

Die Gruppenstatistik der trainingsbedingten Effekte zwischen Lerner- und Kontrollgruppe wurde anhand der Differenzdatensätze der Gruppen berechnet. Ein Differenzdatensatz ergab sich beim Kurzzeitlernen durch Subtraktion der Aktivierungsmittelwerte des Versuchsteils (1) der ersten Sitzung von denen des Versuchsteils (3) derselben Sitzung, beim Langzeitlernen durch Subtraktion der Aktivierungsmittelwerte des Versuchsteils (1) der ersten Sitzung von denen des Versuchsteils (1) der elften Sitzung.

#### 2.2.7.1.3. *Ereigniskorrelierte Potentiale (EKP)*

Die ereigniskorrelierten Daten wiesen für die Präsentation der auditorischen *probe tasks* eine ausgeprägte N100-Welle bei jeder einzelnen Note der melodischen Sequenz auf. In die statistische Auswertung gingen deshalb ein: Die absoluten *Peak*-Potentialwerte der durch die erste und die zweite Note evozierten N100-Komponenten, die zugehörigen Latenzen und das relative Amplitudenverhältnis der beiden N100-Komponenten.

#### 2.2.7.1.4. *Kreuzkorrelation*

Die statistische Behandlung war prinzipiell analog. Allerdings basierte die Ortsstatistik hier nicht auf unabhängigen Variablen „Elektrodenposition“, sondern auf der Variable „Elektrodenpaar“ mit allen 900 möglichen Kombinationen zweier Elektrodenpositionen und entsprechender Bonferroni-Korrektur.

### 3. Ergebnisse

#### *Vorbemerkung zur logischen Struktur des Kapitels*

In diesem Abschnitt sollen die mit den in Kapitel 2 vorgestellten Methoden gewonnenen Ergebnisse der Studien zur kortikalen Repräsentation auditorischer und motorischer melodischer Aufgaben vorgestellt werden. Aus Gründen der Übersichtlichkeit der Resultate ist eine Gliederung in die verschiedenen methodischen Hauptansätze zweckmäßig; daher wurde auf eine strenge formale Trennung von Studie 1 und Studie 2 zugunsten besserer Vergleichbarkeit verzichtet. Das Hauptaugenmerk für die einzelnen Analyseansätze lag bei folgenden Auszügen aus dem experimentellen Paradigma:

1. Kortikale Aktivierungsmuster der **naiven Laien**, d. h. während der *probe tasks* vor dem ersten Training: Sitzung 1, Versuchsteil 1 (im folgenden 1-1 abgekürzt). Diese Aktivierungsmuster bilden die experimentelle Nulllinie der Verarbeitung der *Tasks* bei Probanden, die bisher keinerlei Instrumentalbildung erhalten haben, und erlauben überdies eine grobe Lokalisation der interessierenden kortikalen Areale innerhalb des Flächenrasters der Elektrodenpositionen (unter der Annahme, daß ein bei Laien registriertes und mit Fingerbewegungen der rechten Hand korreliertes lokales Aktivierungsmaximum den Ort der Handrepräsentation in der sensomotorischen Rinde, ein mit der Höraufgabe korreliertes lokales Maximum den Ort der auditorischen Melodieverarbeitung angibt). Die ermittelten Loci dienen in späteren Phasen des Trainings der funktionellen Interpretation der Aktivierungsmuster. Zusätzlich wurden für jede Analysemethode, soweit im folgenden nicht explizit dargestellt, ein Vergleich der beiden Laiengruppen „Lerner“ und „Kontrollen“ durchgeführt, um die prinzipielle Generalisierbarkeit und Reproduzierbarkeit des jeweiligen Verfahrens zu bestätigen.
2. Aktivierungsmuster der Laien unmittelbar **nach dem ersten Training**, d. h. im Versuchsteil 3 der Sitzung 1 (im folgenden 1-3 abgekürzt). Durch Vergleich bzw. Differenzbildung mit der Nulllinie des Versuchsteils 1 werden kurzfristige Trainingseffekte sichtbar.

3. Aktivierungsmuster der Laien **nach mehreren Trainingssitzungen**, d. h. im Versuchsteil 1 der Sitzungen 6 bzw. 11 (im folgenden 6-1 und 11-1 abgekürzt). Vergleich bzw. Differenzbildung mit Sitzung 1-1 gibt Auskunft über längerfristige Trainingseffekte. Es wurde jeweils der Versuchsteil 1 der Sitzungen verglichen, da hierdurch eine bessere Vergleichbarkeit der Muster hinsichtlich unspezifischer Phänomene gewährleistet ist. Im Versuchsteil 1 sind die Probanden ausgeruht, motiviert und haben überdies einen Zeitraum von mindestens zwei Tagen seit dem letzten Training hinter sich, so daß eine Überlagerung der kortikalen Aktivierung mit zusätzlichen Kurzzeiteffekten (wie unter Punkt 2 ausgewertet) unwahrscheinlich ist.
4. Vergleich der **gruppenspezifischen lerninduzierten Differenzen** nach Abschluß des Trainings, d. h. im Versuchsteil 1 der Sitzung 11 (11-1). Versuchsteil 1 wurde wiederum aufgrund der unter 3. angeführten Überlegungen gewählt. Es wurde also nach Subtraktion der individuellen experimentellen Nulllinie vom Status nach dem Training (Sitzung 11-1 minus Sitzung 1-1 für jeden einzelnen Teilnehmer) die Differenz „Lernergruppe - Kontrollgruppe“ statistisch ausgewertet bzw. graphisch aufgetragen.
5. Vergleich der Aktivierungsmuster der **professionellen Pianisten** der Studie 1 mit der Laiengruppe als Anhaltspunkt für Effekte eines langfristigen Trainings. Subtraktive Verfahren zum Vergleich mit der untrainierten oder später trainierten Laiengruppe müssen allerdings vermieden werden, da es sich (a) um kleine und nicht *punktgematchte* Gruppen handelt und (b) die vereinfachte und streng kontrollierte Übeprozedur der Studie 2 nur eine winzige Untermenge der Lerninhalte eines Klavierstudiums darstellt. Auch wenn also die Messungen „naive Laien“, „Laien nach einmaligem Training“, „Laien nach wiederholtem Training“ und „hochtrainierte Pianisten“ im folgenden in quasi-aufsteigender Reihe angeordnet sind, sollten direkte Querschnittsvergleiche nur mit entsprechender Vorsicht angestellt werden.

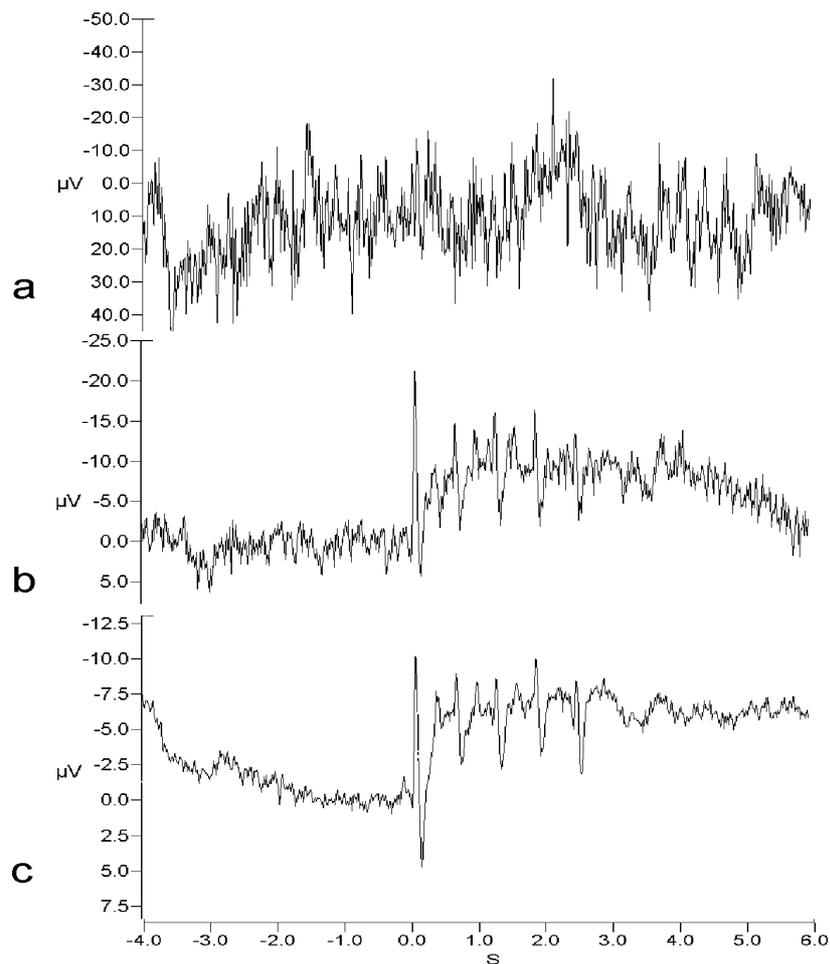


Abb. 3.1: Veranschaulichung der Verbesserung des Signal-Rausch-Verhältnisses durch Zeitmittelung des EEG-Signals. **a:** An Elektrode FC3 registrierter Einzeldurchlauf während der akustischen Präsentation eines Melodiereizes. Reizbeginn  $t = 0$ , Reizende  $t = 3$  s. **b:** Mittelung über die 60 Reizpräsentationen eines Versuchsdurchganges. Der interessierende Signalanteil tritt gegenüber dem Hintergrund (um einen Faktor von theoretisch  $\sqrt{60} = 7.7$ ) hervor, so daß die reizkorrelierte DC-Potentialauslenkung sowie die jede Einzelnote des Reizes begleitenden schnellen Wellen (Peaks) sichtbar werden. **c:** Gruppenmittel der in (b) gezeigten Individualmittel über alle Versuchspersonen einer Gruppe ( $n = 9$ ). Rauschen wird weiter unterdrückt (je nach Zahl der verworfenen Artefaktdurchläufe ist ein Faktor bis  $\sqrt{540} = 23.2$  möglich); die interindividuell reproduzierbaren EKP-Wellen und das DC-Potential bleiben erhalten. Negative Potentiale werden aus historischen Gründen nach oben aufgetragen, um die mit Negativierung einhergehende Zunahme kortikaler Aktivierung zu verdeutlichen.

## 3.1. EEG-Zeitsignale

### 3.1.1. Mittelung der Potentiale

Getrennt nach Meßsitzung, Versuchsteil, Gruppenzugehörigkeit und *probe task*-Sorte wurden zunächst Individual- und anschließend Gruppenmittelwerte gebildet. Der Einfluß des Mittelungsprozesses auf die Signalgüte ist in Abb. 3.1 illustriert.<sup>6</sup>

### 3.1.2. DC-Potentiale

In Abb. 3.2 sind die aufgabenspezifischen DC-Aktivierungen von Laien- und Profigruppe synoptisch zusammengestellt. Die EEG-Messungen erfolgten unmittelbar vor und nach der ersten, sechsten und elften Übesitzung. Die Messung vor dem ersten Üben (Sitzung 1, Versuchsteil 1) diente deshalb für jede Versuchsperson der Laiengruppen als individuelle Nulllinie und reflektiert den Grundzustand der „naiven“ kognitiven Bearbeitung der *probe tasks*. Abb. 3.2 b-e zeigt Potentialdifferenzen direkt nach dem ersten Üben (Sitzung 1-3), vor dem sechsten (Sitzung 6-1), und vor dem elften Üben (Sitzung 11-1). Das subtraktive Verfahren gewährleistet, daß nur die Areale zu sehen sind, die plastizitätsbedingt stärker oder zusätzlich aktiviert werden.

#### *DC-EEG: Auditorischer probe task*

Die Verarbeitung des auditorischen *probe task* findet sich in der linken Spalte von Abb. 3.2. Die größten Potentialwerte bzw. -differenzen fanden sich wie folgt:

Abb. 3.2 b: Im untrainierten Grundzustand führte das passive Anhören der Reize im wesentlichen zu einer Aktivierung frontaler und zentraler Areale.

Abb. 3.2 c: Erste Veränderungen der kortikalen Aktivierung ergaben sich bereits nach 20 Minuten Übezeit: Das passive Hören führte zu einer weitverzweigten zusätzlichen Aktivierung frontaler (SMA), zentraler und parietaler Areale, im Bereich des Sulcus centralis mit deutlicher Lateralisation nach links. Der Vergleich mit Abb. 3.2 b (rechte Spalte) macht deutlich, daß das primärmotorische Areal der rechten Hand einbezogen ist.

---

<sup>6</sup> Anmerkung: Die Auftragung von Potentialen gegen die Zeit erfolgt bei sämtlichen gezeigten Graphen aus historischen Gründen an der t-Achse gespiegelt. Negative Potentiale werden also nach oben aufgetragen, um die mit *Negativierung* einhergehende *Zunahme* kortikaler Aktivierung zu verdeutlichen.

Da die folgenden Messungen (Abb. 3.2 d,e links) *vor* der sechsten/elften Übesitzung durchgeführt wurden, sind Anspannungs- oder Aufmerksamkeitseffekte im Vergleich mit Abb. 3.2 b nicht zu erwarten. Das vorhergehende Training lag etwa  $3.9 \pm 2.9$  Tage zurück. Die auftretenden Änderungen sind daher wahrscheinlich deutlich stabiler als diejenigen direkt nach dem ersten Üben (ausführliche Diskussion im folgenden Kapitel).

Abb. 3.2 d: Die Koaktivierung der linken sensomotorischen Rinde fokussierte sich nach  $20.5 \pm 7.9$  Tagen in zunehmendem Maße in ihrer räumlichen Ausdehnung auf SMA und die linke sensomotorische Rinde.

Abb. 3.2 e: Die Fokussierung der reizbegleitenden zusätzlichen motorischen Aktivierung auf ein engumschriebenes Gebiet setzte sich bis zur elften Sitzung fort ( $38.7 \pm 11.6$  Übetage). Abschließend war eindeutig das handmotorische Areal der rechten Hand und die SMA koaktiv. Die Aktivierung des Parietallappens hatte abgenommen. Zusätzlich war eine Aktivierung rechtsanteriorer Bereiche zu verzeichnen.

In keiner der auditorischen Versuchsbedingungen wurde elektromyographische Aktivität der rechten Hand registriert – die Aktivierung des kortikalen Handareals war also nicht mit einer tatsächlichen Fingerbewegung korreliert (Abb. 3.3).

#### *DC-EEG: Motorischer probe task*

Die Verarbeitung der Bewegungsaufgabe auf der stummgeschalteten Klaviertastatur ist in der rechten Spalte von Abb. 3.2 gezeigt. Die größten Potentialwerte bzw. -differenzen ergaben sich hier wie folgt:

Abb. 3.2 b: In der „naiven“ Bedingung war die Fingerbewegung begleitet von einer Negativierung im Bereich der SMA und des kontralateralen sensomotorischen Kortex bei leichter Mitaktivierung des ipsilateralen (rechten) sensomotorischen Kortex.

Abb. 3.2 c: Nach den ersten 20 Übeminuten war die ipsilaterale Mitaktivierung deutlich abgeschwächt.

Abb. 3.2 d: Nach fünf Übesitzungen ist die Abschwächung der ipsilateralen Aktivierung nach wie vor vorhanden und sogar noch prononcierter.

Abb. 3.2 e: Am Ende der Trainingsphase ist die ipsilaterale Inhibition weiterhin sichtbar; zusätzlich erscheint eine ausgeprägte Aktivierung eines rechtsanterioren Gebietes.

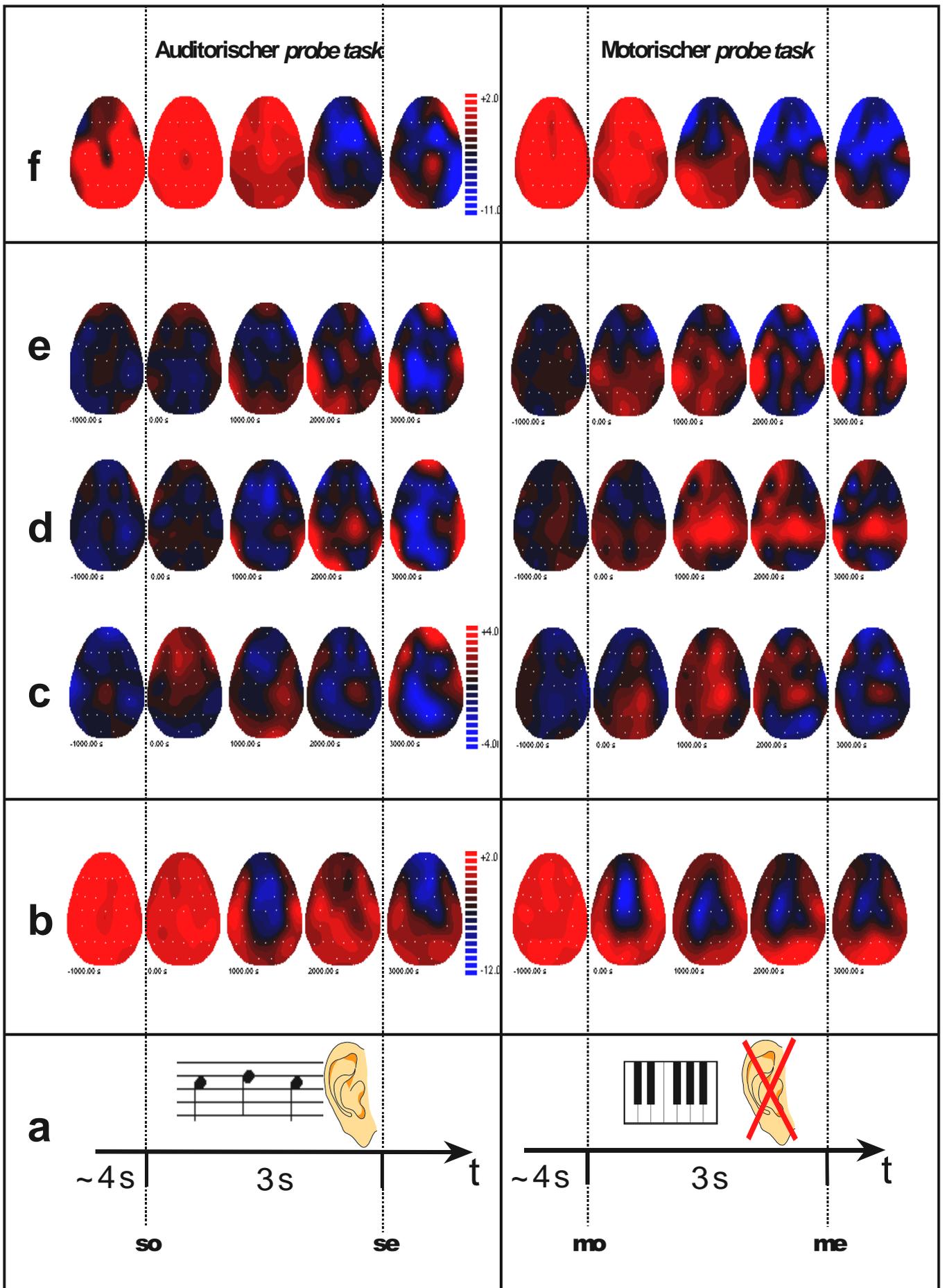


Abb. 3.2 (vorhergehende Seite): Zusammenfassung der Analyse der DC-Aktivierungsmuster. Zeitverlauf der Aktivierungsmuster bei geübten Pianisten und Anfängern (Lernergruppe). Die abgebildeten „Kopfdiagramme“ sind gemittelte Hirnaktivierungsmuster jeweils aller Versuchsteilnehmer einer Gruppe. Sie stellen Aufsichten auf das Gehirn dar: Die Nase ist auf den Abbildungen nach oben weisend gedacht, der Hinterkopf nach unten, die linken und rechten Ränder der Karten erstrecken sich bis zu den subtemporalen Elektroden, d. h. etwa bis zu der Horizontalebene, die Augen und Ohren enthalten. Jede Einzelkarte ist Ergebnis einer Mittelung über ein Intervall von 1000 ms, so daß jeweils eine Reihe von vier Karten den Verlauf der Aktivierung im Zeitraum von 1 s vor Reiz-/Bewegungsbeginn bis Reiz-/Bewegungsende illustriert. **Blaue Färbung** = reizkorrelierte lokale Depolarisation, **rote Färbung** = reizkorrelierte lokale Abnahme der Negativierung (bzw. Positivierung). Die weißen Punkte markieren die Elektrodenpositionen. **so**: Reizbeginn, **se**: Reizende, **mo**: Bewegungsbeginn, **me**: Bewegungsende. **Linke Spalte**: Passive auditorische Aufgabe, **rechte Spalte**: Motoraufgabe auf der stummen Tastatur.

**a**: Experimentelles Paradigma, **b**: Sitzung 1-1, **c-e**: Differenzen (Änderungen) der Aktivierungsverteilungen, verglichen mit (b), **c**: Sitzung 1-3 (Lernzeit 20 Minuten), **d**: Sitzung 6-1 (Lernzeit  $20.5 \pm 7.9$  Tage), **e**: Sitzung 11-1 (Lernzeit  $38.7 \pm 11.6$  Tage). **f**: DC-EEG der Gruppe der professionellen Pianisten (Trainingszeit  $19.4 \pm 6.7$  Jahre). Bei den Potentialwerten handelt es sich um Grand Averages aller Versuchspersonen jeweils einer Gruppe, wobei für jede einzelne Versuchsperson etwa 50-60 einzelne EEG-Registrierungen gemittelt wurden.

**Sitzung 1-1** = Sitzung 1 (Versuchsteil 1); **Sitzung 1-3** = Sitzung 1 (Versuchsteil 3); **Sitzung 6-1** = Sitzung 6 (Versuchsteil 1); **Sitzung 11-1** = Sitzung 11 (Versuchsteil 1).

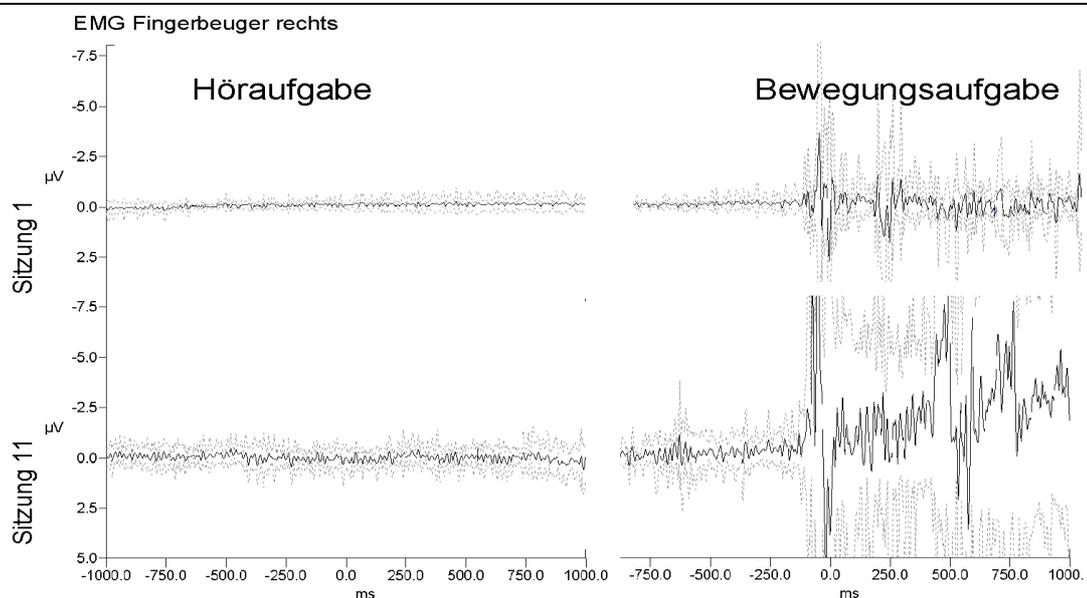


Abb. 3.3: Elektromyographische Kontrolle der Muskelbewegungen an den Flexoren der Finger der rechten Hand. Die nach dem Training der Lernergruppe gemessene Negativierung neuronaler Ensembles im Motorkortex ist nicht auf eine tatsächliche Fingerbewegung während des passiven Anhörens der Melodien zurückzuführen. Für die Gruppe der professionellen Pianisten (nicht gezeigt) gilt entsprechendes. Die gepunkteten Linien geben die Standardabweichung des Gruppenmittelwertes an.

Ähnlich wie bei der Höraufgabe (linke Spalte) war auch bei der Bewegungsaufgabe eine Aktivität parietaler Bezirke nur im Anfangsstadium des Trainings sichtbar.

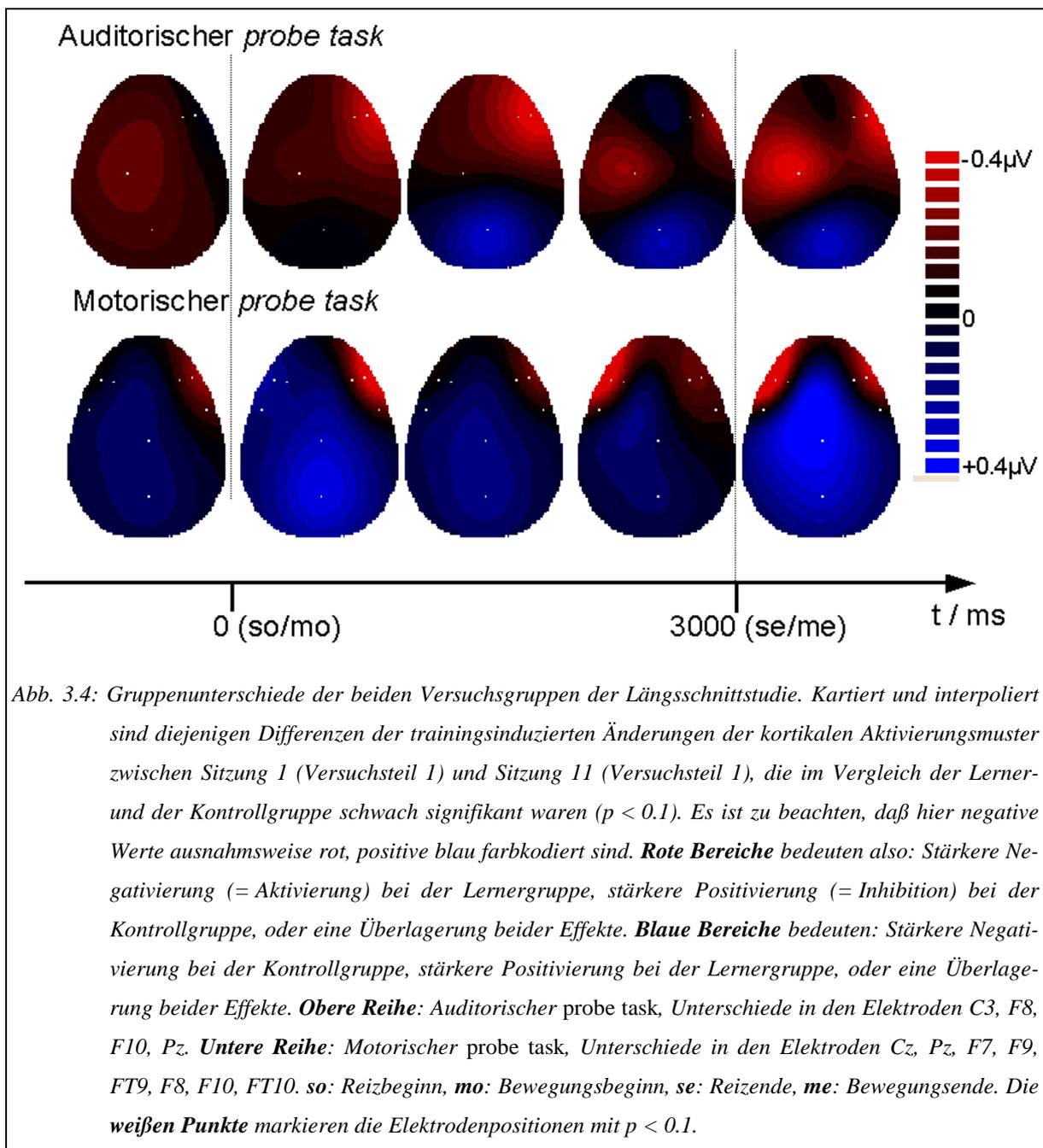
Im Vergleich der linken und rechten Spalte der Abb. 3.2 e fällt besonders die rechtsanteriore Aktivierung auf, die bei beiden Aufgabensorten auftritt.

### 3.1.2.1. Gruppenunterschiede

Die Kontrollgruppe der Längsschnittstudie, die das gleiche fünfwöchige Lernprogramm wie die Lernergruppe absolvierte, ohne dabei eine Zuordnung bestimmter Tasten zu bestimmten Tonhöhen erlernen zu können, zeigte einen im wesentlichen ähnlichen Verlauf der Veränderungen der EEG-Topographien, weshalb diese hier nicht explizit visualisiert worden sind. Dennoch gab es eine Reihe von Unterschieden zur Lernergruppe, die in Abb. 3.4 dargestellt sind.

Schwach signifikante Gruppendifferenzen fanden sich für den auditorischen *probe task* in den Potentialen der Elektroden C3, F8, F10 (bei der Lernergruppe negativer) sowie Pz (bei der Kontrollgruppe negativer). Elektrode C3 liegt dem primär handmotorischen Areal der rechten Hand am nächsten. Die oben beschriebene motorische Mitaktivierung beim Melodiehören trat also bei der Kontrollgruppe nicht auf. F8 und F10 entsprechen dem oben erwähnten rechtsanterioren Areal. Auch dieses wird bei der Kontrollgruppe nicht aktiv. Pz ist median über dem Parietallappen gelegen, der offenbar bei der Kontrollgruppe, nicht aber bei der Lernergruppe nach fünf Wochen (noch) mitaktiviert wird. Der Parietallappen wird allgemein (s. Kapitel 1) mit kognitiver Repräsentation des Raumes in Zusammenhang gebracht. C3 und F10 sind die Elektroden, bei denen der Gruppenunterschied hochsignifikant war ( $p < 0.01$ ).

Für den motorischen *probe task* ergaben sich schwach signifikante Gruppendifferenzen in den Potentialen der Elektroden F7, F9, FT9, F8, F10, FT10 (bei der Lernergruppe negativer) sowie Cz und Pz (bei der Kontrollgruppe negativer). F7, F9 und FT9 deuten auf ein zusammenhängendes linkstemporales Gebiet hin (F8, F10, FT10 entsprechend rechtstemporal), das bei der Lernergruppe während der Fingerbewegung aktiviert wird. Eine bilaterale Aktivierung der Temporallappen ist ein charakteristisches Anzeichen auditiver Verarbeitung (s. Kapitel 1). Cz und Pz belegen wie bei der Höraufgabe auch bei der Bewegungsaufgabe vermuten, daß die Kontrollgruppe verstärkt parietale Areale aktiviert.



Bei genauerer Betrachtung der Abb. 3.4 fällt auf, daß es nur zwei Elektroden gibt, die in beiden Aufgabenbedingungen als Gruppendifferenz auftauchen: F8 ( $p < 0.1$ ) und F10 ( $p < 0.01$ ), beide über dem frontotemporalen Übergangsbereich der rechten Hemisphäre gelegen. Es handelt sich um dasselbe Areal, das sich schon in der Topographie der plastischen Veränderungen bei der Lernergruppe (s. Abb. 3.2 e) durch Auftreten bei beiden Aufgabenbedingungen ausgezeichnet hatte.

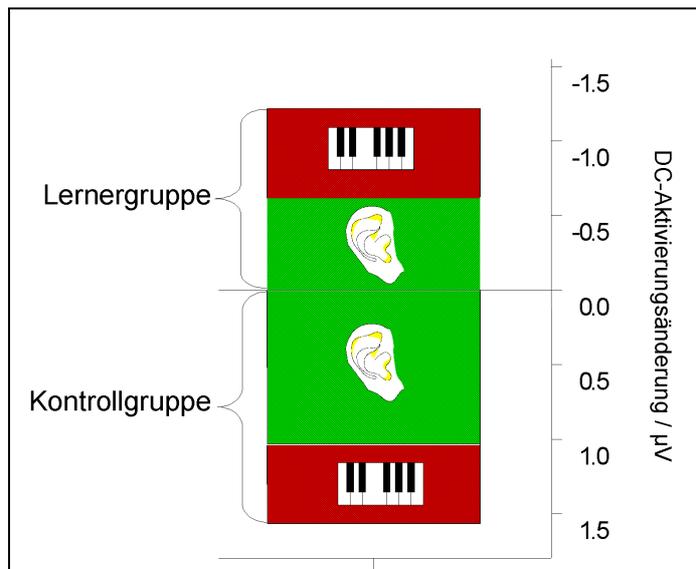


Abb. 3.5: Mittlere trainingsinduzierte Aktivierungsänderung bei Gruppe 1 („Lernergruppe“) und Gruppe 2 („Kontrollgruppe“) für ein ausgewähltes Elektrodenarray (F8, F10, FT8, FT10, T8) im Bereich des rechten Temporallappens und dorsolateralen Frontallappens. Die **grünen Balken** sind den auditorischen probe tasks zugeordnet, die **roten Balken** den motorischen probe tasks. Für das ausgewählte Areal ergeben sich nach Abschluß des Trainingsprogramms bei der Lernergruppe negative Werte (das entspricht einer Zunahme der Negativierung), bei der Kontrollgruppe positive Werte, und zwar jeweils für beide Aufgabensorten. Grundlage der Differenzbildung sind Sitzung 11 (Versuchsteil 1) und Sitzung 1 (Versuchsteil 1)

Zur Klärung des Zustandekommens des Signifikanzniveaus im Gruppenvergleich ist deshalb in Abb. 3.5 die mittlere lerninduzierte Aktivierungsänderung für eine ausgewählte rechte frontotemporale Region (unter den Elektroden F8, F10, FT8, FT10, T8) aufgetragen. Die Differenz zwischen den Teilnehmergruppen beruht auf einem doppelten Effekt: In der Lernergruppe führte das Training zu einer vermehrten Aktivierung in diesem Areal (für Elektrode F10:  $\Delta V = -3.95 \mu V$  in der auditorischen Bedingung), in der Kontrollgruppe zu einer (verglichen mit dem naiven Zustand) *verringerten* rechts-frontotemporalen Aktivierung (für Elektrode F10:  $\Delta V = +3.37 \mu V$  in der auditorischen Bedingung). Der Effekt ist systematisch und kann mit dem einzigen paradigmatischen Unterschied zwischen den Gruppen korreliert werden: dem Erlernen bzw. Nichterlernen einer konsistenten Taste-Ton-Karte.

### 3.1.2.2. Auswirkungen eines jahrelangen Klaviertrainings: DC-Aktivierungsmuster der professionellen Pianisten

Die oberste Reihe der Abb. 3.2 (f) zeigt die aufgabenkorrelierten DC-EEG-Topographien der Gruppe professioneller Pianisten beim passiven Anhören von Klaviermelodien (links) und bei Fingerbewegungen auf der stummgeschalteten Tastatur (rechts). Man erkennt eine charakteristische Aktivierung eines verzweigten Netzwerks bestehend aus zentralen Bezirken, frontalen Bezirken links, parietalen Bezirken rechts und wiederum dem auch bei den Laien der Lerner-

gruppe nach dem Üben aufgetretenen frontotemporalen Areal. Die zentral beteiligten Rindenerfelder weisen während der Höraufgabe eine Lateralisation nach links auf, d. h. in Richtung der Repräsentation der rechten Hand. Dies ist bei den Profis, die im Gegensatz zu den Laiengruppen kein auf die rechte Hand beschränktes Übeprogramm durchlaufen haben, weniger eine Trainingswirkung als viel wahrscheinlicher ein sensorischer Kontexteffekt. Die Tonlage der verwendeten auditorischen Reize ist im Erfahrungshintergrund der Pianisten ganz unzweideutig der pianistischen Lage der rechten Hand zuzuordnen.

Insgesamt zeichnen sich die Aktivierungsmuster bei den Musikern für so unterschiedliche Aufgaben wie auditorische Reizverarbeitung auf der einen und lautloses Bewegen auf der anderen Seite durch ein hohes Maß an Ähnlichkeit aus. Die beiden Sequenzen von Hirnpotentialverteilungen in Abb. 3.2 f sind auf den ersten Blick kaum zu unterscheiden.

Um allerdings solch subjektive Aussagen über Musterähnlichkeiten wie im vorhergehenden Satz vermeiden zu können, wurden Möglichkeiten der Quantifizierung der Verteilungsstruktur hirnelektrischer Meßwerte gesucht. Drei mögliche Ansätze sollen im folgenden Abschnitt verwendet und verglichen werden.

### **3.1.3. Vektorieller Ansatz, Muster-Ähnlichkeitsanalyse**

Zur Abschätzung, inwieweit die kortikalen Aktivierungsmuster für die beiden verschiedenen *probe tasks* „lautloses Bewegen“ und „passives Zuhören“ einander möglicherweise ähneln, wurden folgende Analysen eingesetzt: Der Pearsonsche Korrelationskoeffizient, das normierte Skalarprodukt und der Euklidische Abstand jeweils zwischen den beiden experimentellen Konditionen und über den Satz von 30 zeitlich veränderlichen Kopfelektroden. Die ersten beiden Methoden sind invariant gegenüber der Gesamtaktivierung und systematischen interindividuellen Differenzen wie z. B. der Impedanz des Schädels und der Hirnhäute. Für die beiden letzteren Ansätze wird das Abbild des kortikalen Zustands als 30-dimensionaler Vektor aufgefaßt (s. Kapitel 2).

Die Visualisierung der zeitlichen Entwicklung der reizkorrelierten Aktivierung einer Untergruppe des Elektrodenarrays über die Gesamtdauer des Reizes soll als Vorbereitung für die Ergebnisse der umfassenden numerischen Auswertung dienen (Abb. 3.6). Die Lernergruppe (erste drei Tafeln der Abbildung) läßt folgende Entwicklung erkennen: Während die qualitati-

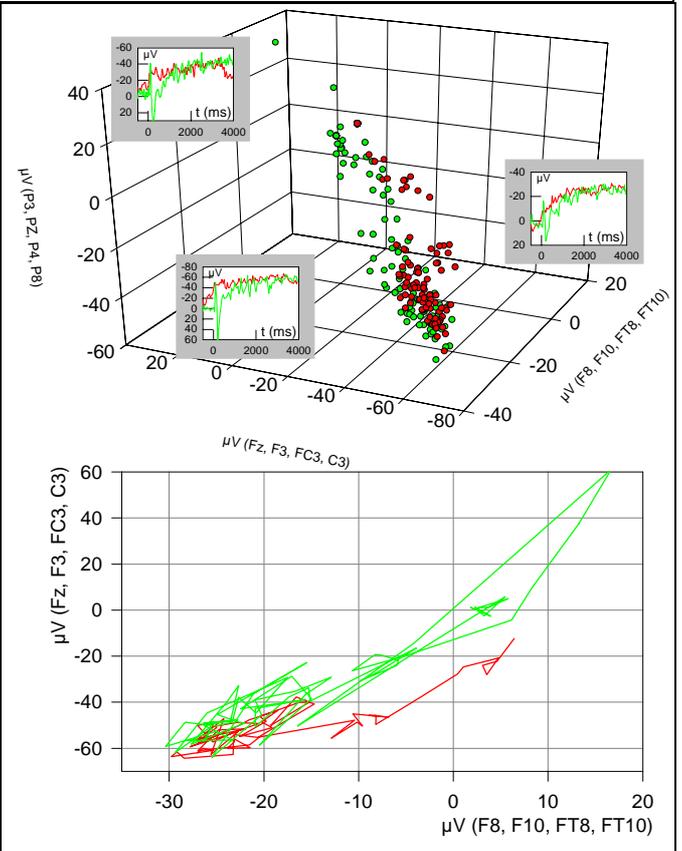
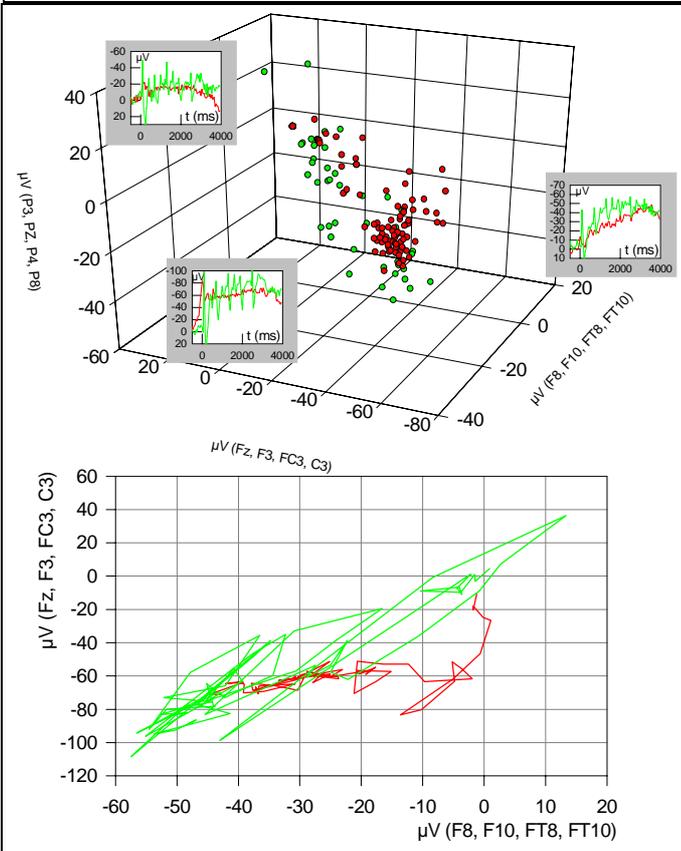
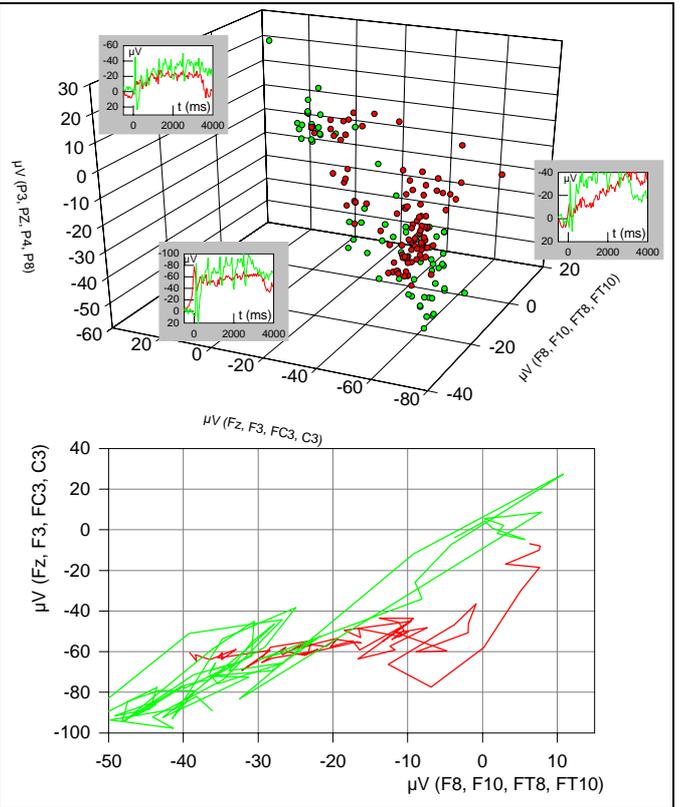
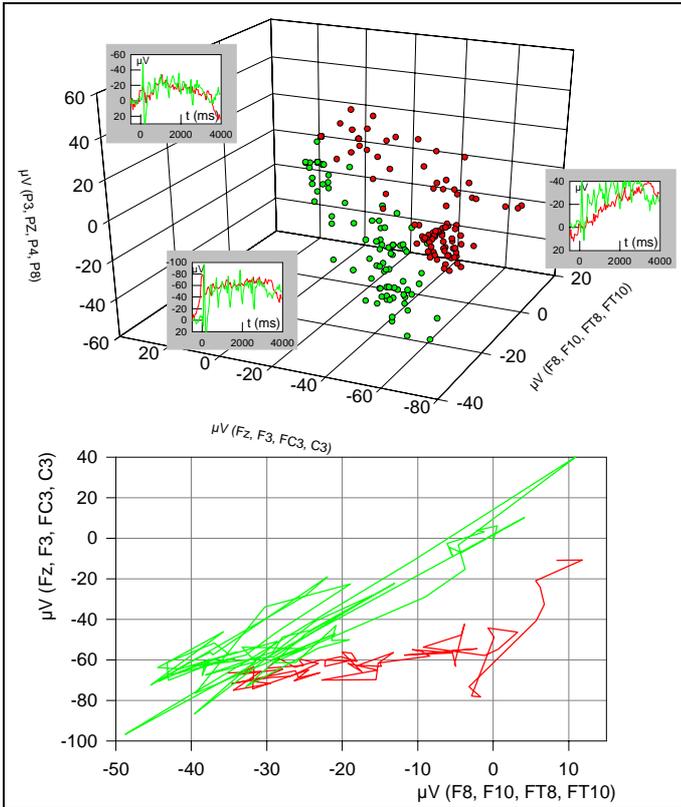
ve Form der Trajektorie auch nach fünf Wochen in etwa gleichbleibend ist (ein Zeichen für die gute Reproduzierbarkeit der Analyse), so überlappen doch die Gebiete, in dem der Punkt (d. h. die Vektorspitze) nach Abklingen der schnellen EKP-Auslenkungen schließlich „verweilt“, für die motorische Aufgabe und für die auditorische Aufgabe in zunehmendem Maße.

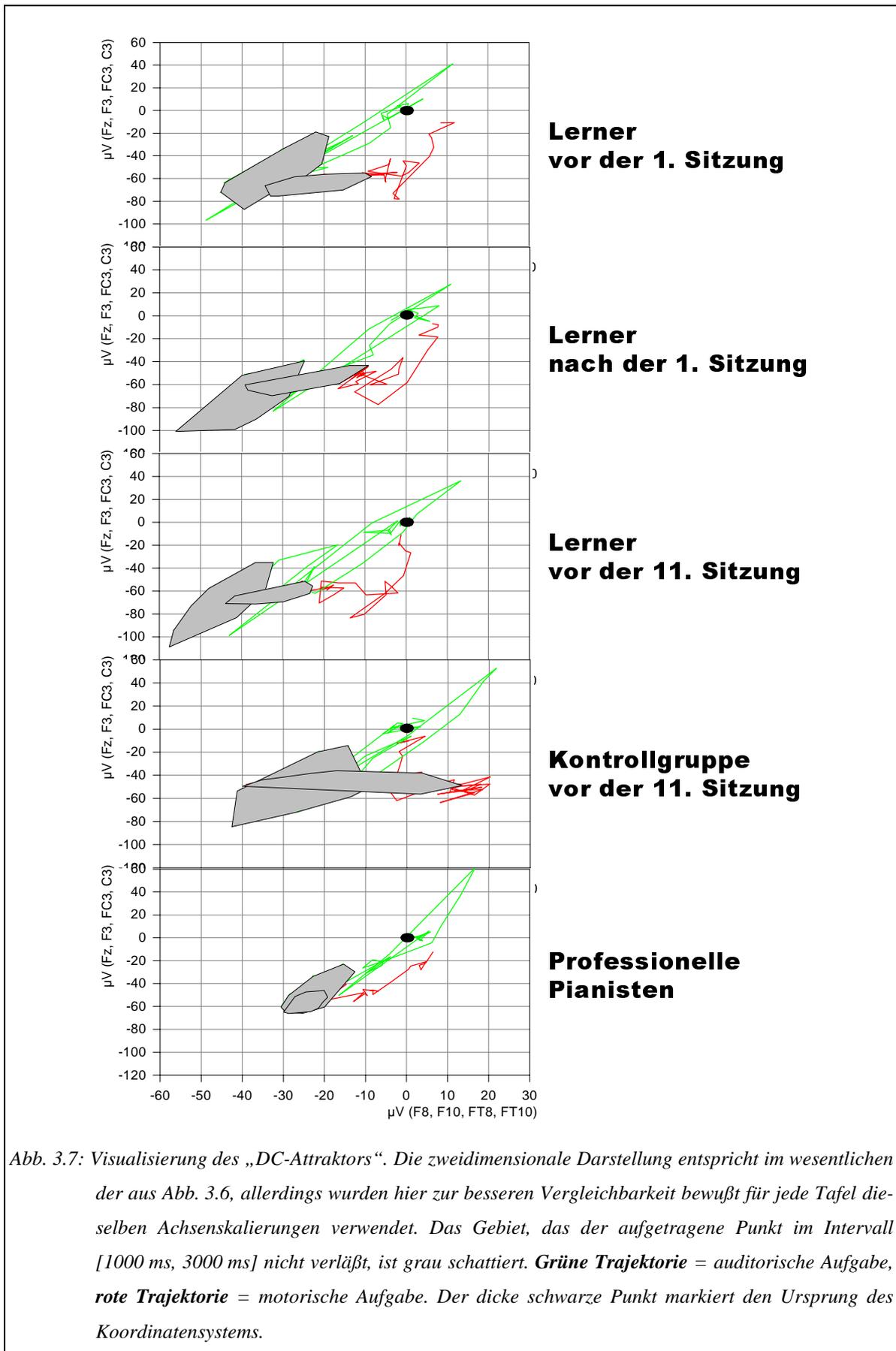
In grober Analogie zur Auftragung stationärer und quasi-stationärer Zustände dynamischer Systeme im Phasenraum soll im folgenden das Gebiet, das zwischen 1000 ms und 3000 ms nach Reizbeginn (also vom Erreichen des DC-Plateaus bis zum Reizende) nicht mehr verlassen wird, als „Attraktor“ bezeichnet werden.

Abb. 3.6 (folgende Seite): Veranschaulichung der vektoriellen Analysen an den DC-EEG-Daten. **Oben links:**

*Lernergruppe bei Sitzung 1-1, oben rechts: Lernergruppe bei Sitzung 1-3, unten links: Lernergruppe bei Sitzung 11-1, unten rechts: Professionelle Pianisten. Grüne Graphen:* Aktivierung während des auditorischen probe tasks, *rote Graphen:* Aktivierung während des motorisch probe tasks. Zur Numerierung der Sitzungen vgl. Legende zu Abb. 3.2.

**Oberer Teil jeder Tafel:** Projektion eines Subsets von 12 Elektroden auf drei Dimensionen. Auf jeder Achse sind die Zeitverläufe des EEG-Signals von je vier gemittelten Elektroden abgetragen (graue Kästen). Die Vierergruppen sind dabei nach den Regionen maximaler DC-Aktivierung in den Topographien von Abb. 3.2 ausgewählt und entsprechen den Hauptkomponenten des Aktivierungsmusters: Fz/F3/FC3/C3 = Linke prämotorisch-motorische Region, F8/F10/FT8/FT10 = Rechte dorsolaterale frontotemporale Region, P3/Pz/P4/P8 = Mediane und rechtslaterale Parietalregion. Die 3-D-Darstellung selbst enthält zwei Punktwolken, deren einzelnen Punkte die momentanen Meßwerttripel im Abstand von 50 ms repräsentieren. Beachte von oben links nach unten rechts zunehmende Verdichtung und Überlagerung der Wolken. **Unterer Teil jeder Tafel:** Projektion nur zweier Achsen der jeweils oberen Tafel. Die Meßwerte sind wieder im Abstand von 50 ms aufgetragen, aber durch Linien verbunden. Man erkennt für jede Aufgabensorte eine gute Reproduzierbarkeit des qualitativen Verlaufs der Trajektorie, die aus den Potentialverläufen zunächst nicht erkennbar ist. Aufgrund der prästimulatorischen Baselinekorrektur aller Kanäle beginnt die Trajektorie annähernd im Ursprung (der Offset der roten motorischen Trajektorie ist auf das zum Bewegungsbeginn bereits bestehende motorische Bereitschaftspotential zurückzuführen). Die großen Ausschläge zu Beginn der Aufgabe resultieren aus den EKPs; beim Übergang des Signals in das DC-Plateau verengt sich der Aufenthaltsraum des Meßpunktes, wobei der Abstand dieses Gebietes vom Koordinatenursprung Auskunft über die mittlere Gesamtaktivierung gibt. **Diese Darstellungen dienen nur der Veranschaulichung** – die mathematischen Analysen wurden nicht an 2x4 oder 3x4, sondern am kompletten System von 30 Dimensionen vorgenommen.





Bei der Profigruppe sind im Vergleich mit den Laien folgende Merkmale besonders auffällig: Die Gesamtaktivierung, also der Abstand des Attraktors vom Ursprung, ist insgesamt deutlich geringer (etwa halb so groß). In der auditorischen Trajektorie ist nur der erste N1-P2-Komplex (vgl. 3.1.4) deutlich ausgeprägt, während die motorische Trajektorie zwar der entsprechenden Trajektorie der Laien ähnlich sieht, aber trotz der charakteristischen „Schleifen“ viel gerader in Richtung des Attraktors läuft. Alle diese Merkmale führen zusammengenommen dazu, daß sowohl die auditorische als auch die motorische Trajektorie ihren spezifischen Attraktor in wesentlich kürzerer Zeit „erreichen“ kann.

Noch augenfälliger werden die Unterschiede der Attraktoren in der Darstellung der Abb. 3.7: Hier ist das Gebiet, in dem sich die DC-Trajektorie bis zum Reizende sozusagen „festläuft“, grau schattiert. Man erkennt, daß es bei Laien für auditorische und motorische Verarbeitung der entsprechenden Aufgaben zwei verschiedene Attraktoren gibt, die allerdings leicht überlappen. Im Verlauf des Trainings verkleinern diese Attraktoren ihre Fläche leicht ( $p = 0.22$ ) und rücken insgesamt vom Koordinatenursprung weg ( $p = 0.13$ ); die Überlappung bleibt bestehen.

Die Attraktoren der Kontrollgruppe, denen das Erlernen eines auditorisch-motorischen Zusammenhangs nicht möglich war, sind am Ende des Trainings zwar stark überlappend, aber im Gegensatz zur Lernergruppe „ausgefranst“ und weisen insgesamt nur kleine Potentialwerte auf.

Von beiden Gruppen signifikant verschieden ( $p = 0.03$ ) sind die Attraktoren der professionellen Pianisten, die sehr nah am Ursprung und gleichzeitig sehr engumschrieben sind. Vor allen Dingen aber kann man hier nicht mehr nur von einem Berühren oder Überlappen des auditorischen und des motorischen Attraktors sprechen – sie sind nahezu deckungsgleich.

Die auf dem vollständigen 30-dimensionalen Raum berechneten zeitabhängigen Vergleichsmaße sind in der Abb. 3.8 gegenübergestellt. Der Euklidische Abstand zwischen den charakteristischen Aktivierungsmustern der reizkorrelierten auditiven Melodieverarbeitung und der lautlosen Fingerbewegung nimmt, beginnend von den naiven Laien der Lernergruppe bis zu den professionellen Pianisten, immer weiter ab. Das kann zwei Ursachen haben: Sowohl Zunahme der Musterähnlichkeit (Verkleinerung des von den Vektoren eingeschlossenen Winkels) als auch einfach Abnahme der Länge der Vektoren könnte eine Verkleinerung der Euklidischen Distanz zur Folge haben. Wie ein Vergleich mit der Attraktordarstellung oben

zeigt, trifft auf die Laien der Längsschnittstudie nur der Ähnlichkeitseffekt, auf den Vergleich Laien-Profis Ähnlichkeits- und Längeneffekt zu.

Der Vorteil des normierten Skalarprodukts ist, daß es unabhängig von der Vektorlänge nur Information über den Winkel zwischen auditorischem und motorischem Vektor bereitstellt. In Abb. 3.8 Mitte ist eine graduelle Zunahme des Skalarprodukts von den naiven Laien bis zu den Profis zu erkennen. Da es sich hier um Gruppenmittel handelt, kommt für das Skalarprodukt der Berufspianisten ein Wert von „nur“ etwa 0.9 zustande. Ein einzelnes 38 Jahre altes Mitglied der Gruppe mit einer instrumentalpraktischen Biographie von 32 Jahren erreichte einen Wert von 0.98 (gemittelt im Intervall [0, 2000 ms]). Ein Wert so nahe an 1 läßt sich nur erreichen, wenn die beiden an sich verschiedenen Aufgabenstellungen zur Aktivierung eines identisch verzweigten kortikalen Netzwerkes führt.

Der Korrelationskoeffizient  $r$  liefert qualitativ ähnliche Ergebnisse wie das normierte Skalarprodukt, die aber nicht ganz so stabil gegenüber Schwankungen der Gesamtaktivierung sind (Abb. 3.8 unten).

Eine statistische Gruppenanalyse wurde anhand aller Vergleichsmaße und zusätzlich anhand des hyperbolischen Arkustangens des Skalarprodukts durchgeführt. Es erwies sich als zweckmäßig, statt der unmittelbaren Werte des normierten Skalarprodukts  $\underline{S}$ , die aufgrund ihrer Beschränkung auf Werte  $\leq 1$  eine nichtkonstante Varianz aufweisen (vgl. dazu die Überlegungen von Brockwell & Davis 1991, Halliday et al. 1995), den hyperbolischen Arkustangens  $\tanh^{-1}(\underline{S})$  zu verwenden. Die so transformierten Werte weisen näherungsweise konstante Varianzverteilungen auf; für  $\underline{S} < 0.6$  ist die Transformation fast linear. Für höhere Werte sind transformierte Skalarprodukte zwar weniger leicht interpretierbar als untransformierte Skalarprodukte (Andres et al. 1999), eignen sich aber besser für varianzanalytische Statistik.

Mit dem Euklidischem Abstand und dem Korrelationskoeffizienten konnten keine signifikanten Gruppenunterschiede nachgewiesen werden. Im Gegensatz dazu erwies sich das normierte Skalarprodukt als durchaus brauchbare Methode zur empfindlichen Detektion von Musterähnlichkeiten: Die Zunahme der Musterähnlichkeit im Verlauf der Trainingsphase war als Trend ( $p < 0.2$ ) erkennbar. Der Gruppenunterschied Laien-Profis entpuppte sich als schwach signifikant im Skalarprodukt ( $p < 0.1$ ) und signifikant im hyperbolischen Arkustangens des Skalarprodukts ( $p < 0.05$ ).

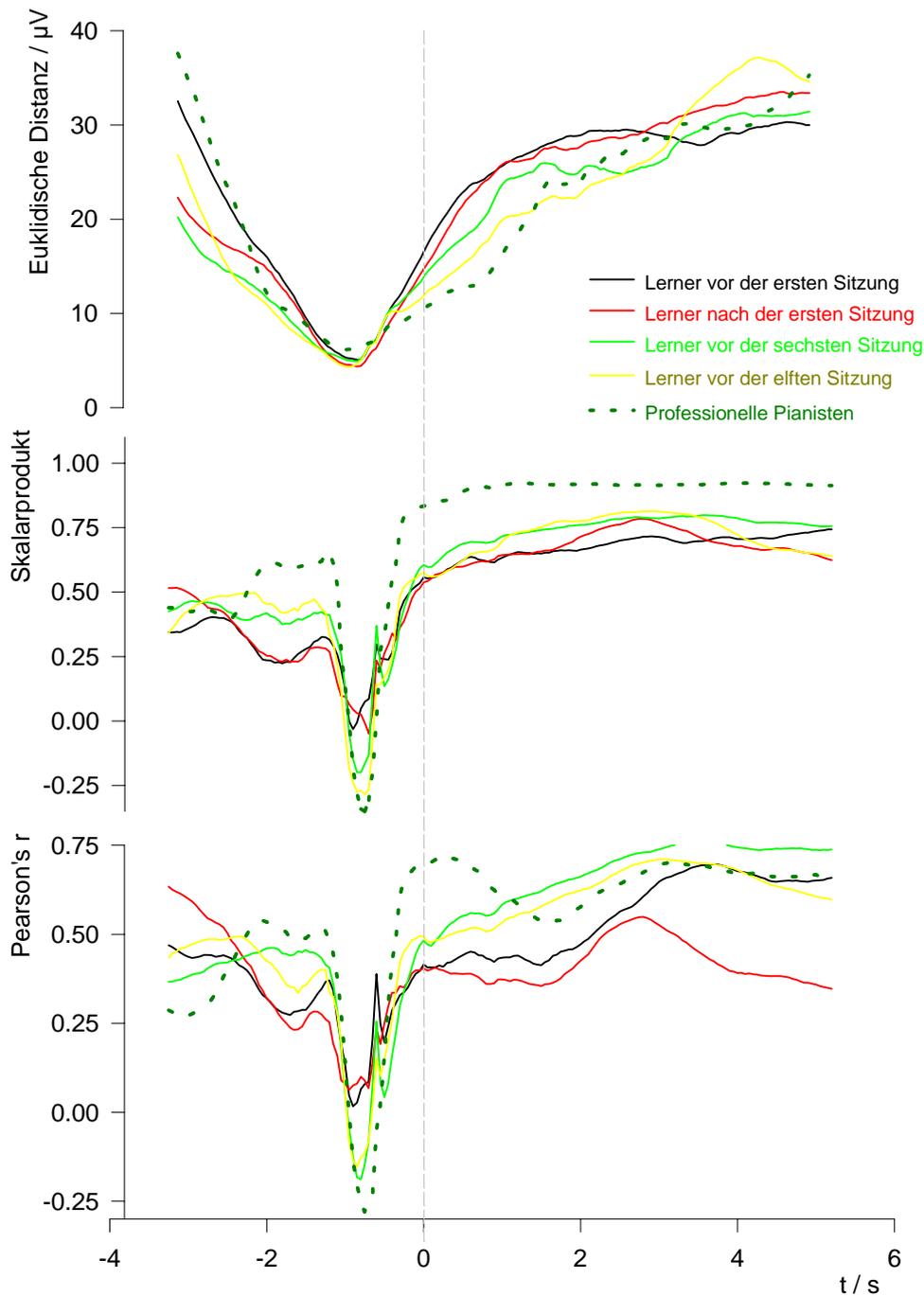


Abb. 3.8: Zeitlicher Verlauf der Musterähnlichkeitsmaße zwischen auditorischem und motorischem Aktivierungsmuster. Die je 30 Kanäle mit den Zeitsignalen wurden so übereinandergelegt, daß der Stimulusbeginn des auditorischen probe task dem Bewegungsbeginn des motorischen probe task entsprach ( $t = 0$ ), geglättet und anschließend punktweise der Vergleichstransformation unterzogen. **Oben:** Euklidische Distanz, **Mitte:** normiertes Skalarprodukt, **unten:** Korrelationskoeffizient. Der Einbruch bei  $t \approx -500$  ms ist ein Nulllinienartefakt: In diesem Zeitabschnitt wurde die Baselinekorrektur des EEG-Signals durchgeführt, wodurch der DC-Aktivierungsvektor völlig in periodischen Signalanteilen und Rauschen (Rauschen ist zufällige „Rotation“ des Aktivierungsvektors im Raum) mit Frequenzen  $> 1$  Hz verschwand (zwischen zwei sehr kurzen Vektoren mit hohem Rauschanteil ist zwangsläufig der Abstand klein, der Winkel im Mittel groß und die Korrelation klein.).

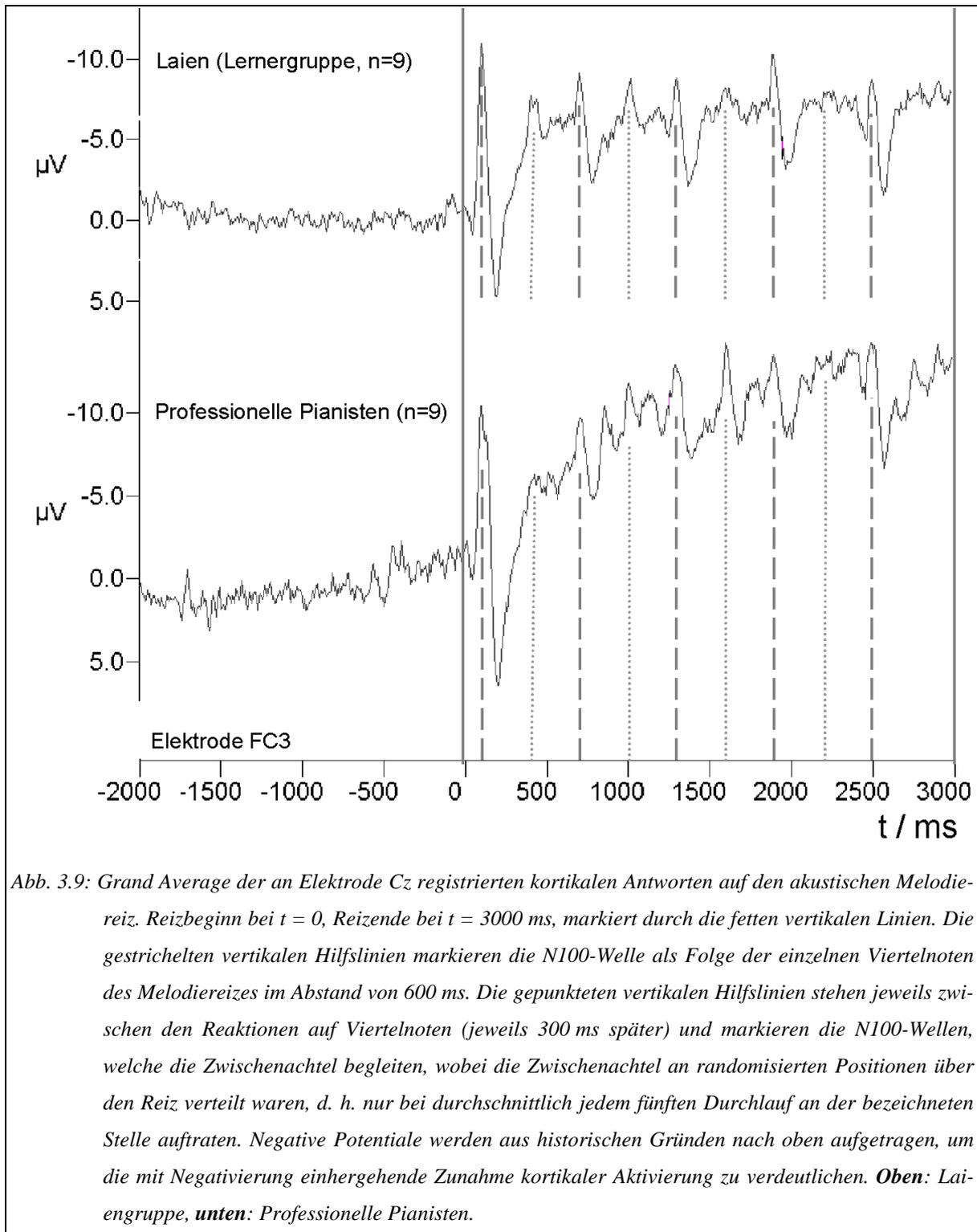
Während  $\underline{S}$  und  $\tanh^{-1}(\underline{S})$  äquivalente Darstellungen sind, besteht zwischen dem Euklidischen Abstand und dem normierten Skalarprodukt auf dem vorliegenden Datensatz keine Korrelation ( $r = -0.0085$ ). Aufgrund des bekannten Zusammenhanges zwischen dem Abstand zweier Vektorspitzen und dem Kosinus des von den Vektoren eingeschlossenen Winkels impliziert der niedrige Wert von  $r$ , daß zwischen der Form und Struktur des Aktivierungsmusters auf der einen Seite und der Summenaktivierung auf der anderen Seite keine Korrelation besteht. Die beiden Befunde, daß sich Laien und Profis in der Gruppenverteilung der Summenaktivierung nicht, in der Gruppenverteilung der Musterstruktur jedoch signifikant unterscheiden ( $p < 0.05$  für  $\tanh^{-1}(\underline{S})$ ), erlauben die Schlußfolgerung, daß allein das Aktivierungsmuster, nicht aber die Potentialamplituden, Indikator für kognitive Strategie und Expertise ist. Im vorliegenden Fall gilt dies für den Verschmelzungsgrad aufgabenspezifischer sensorischer und motorischer Prozesse im Kortex.

### 3.1.4. Ereigniskorrelierte Potentiale (EKP)

Bei allen Versuchsteilnehmern zeigte sich konsistent ein N1-P2-Komplex (negative Welle mit 100 ms Latenz, gefolgt von einer positiven Welle bei 200 ms Latenz) während jeder einzelnen Note (Viertel und Zwischenachtel) der akustischen Reizdarbietung (Abb. 3.9). Spätere EKP-Anteile wie z. B. eine P300 traten aufgrund der schnellen Abfolge der Noten nicht auf bzw. wurden von der jeweils nächsten Note maskiert: Das *Inter-Onset*-Intervall zwischen zwei Achtelnoten betrug bei den verwendeten Reizen 300 ms.

Für beide Gruppen sind interessanterweise Reaktionen auf *Zwischenachtel* in Abb. 3.9 (hellgraue Hilfslinien) auch bei den Zwischenachteln  $t = 300$  ms und  $t = 2100$  ms (entsprechend den negativen EEG-Ausschlägen bei  $t = 400$  ms und  $t = 2200$  ms) zu sehen, obwohl an diesen beiden Positionen das Auftreten einer Note von der Reizsoftware *unterdrückt* wurde.

Die Statistik der unabhängigen Variablen wurde an allen Elektrodenpositionen erhoben. Die im folgenden graphisch dargestellten Werte beziehen sich auf die nach 3.1.2 besonders interessierenden Elektroden Cz (da exogene EKPs wie die N100 in der Regel in zentralen Elektroden die höchsten Ausschläge aufweisen), C3 und F10 (da in diesen beiden Elektroden signifikante Gruppenunterschiede der DC-Potentiale aufgetreten waren).



### 3.1.4.1. Höhe der EKPs

Signifikante Veränderungen der Höhe der N100 (Abb. 3.10 – gelbe Balken) waren weder im Verlauf des Trainings bei den Laien noch im Querschnittsvergleich mit den Experten zu beobachten.

Die P200-Welle (Abb. 3.10 – blaue Balken) erwies sich als deutlich empfindlicher gegenüber den Versuchsparametern. Zwischen dem Versuchsteil (1 und 3 jeweils derselben Sitzung, in Abb. 3.10 gezeigt für Sitzung 1) und der P200-Amplitude bestand eine signifikante und leicht negative Korrelation ( $p < 0.05$ ). D. h., daß die Amplitude der auditorisch evozierten P200 jeweils unmittelbar nach dem Üben kleiner war als vor dem Üben. Im Querschnittsvergleich zeigten sich keine Unterschiede zwischen Laien und Profimusikern.

Wie aus Abb. 3.9 zu entnehmen ist, ist die jeweils erste N100 gegenüber den N100-Reaktionen auf alle folgenden Noten des Reizes meßbar vergrößert. Der relative Ausschlag des zweiten N1-P2-Komplexes (*Peak-to-Peak*, normiert auf den Spitzenwert des ersten) wurde daher einer statistischen Auswertung unterzogen. Jedoch ergaben sich weder im Längsschnitt noch im Laie-Profi-Vergleich statistisch robuste Unterschiede.

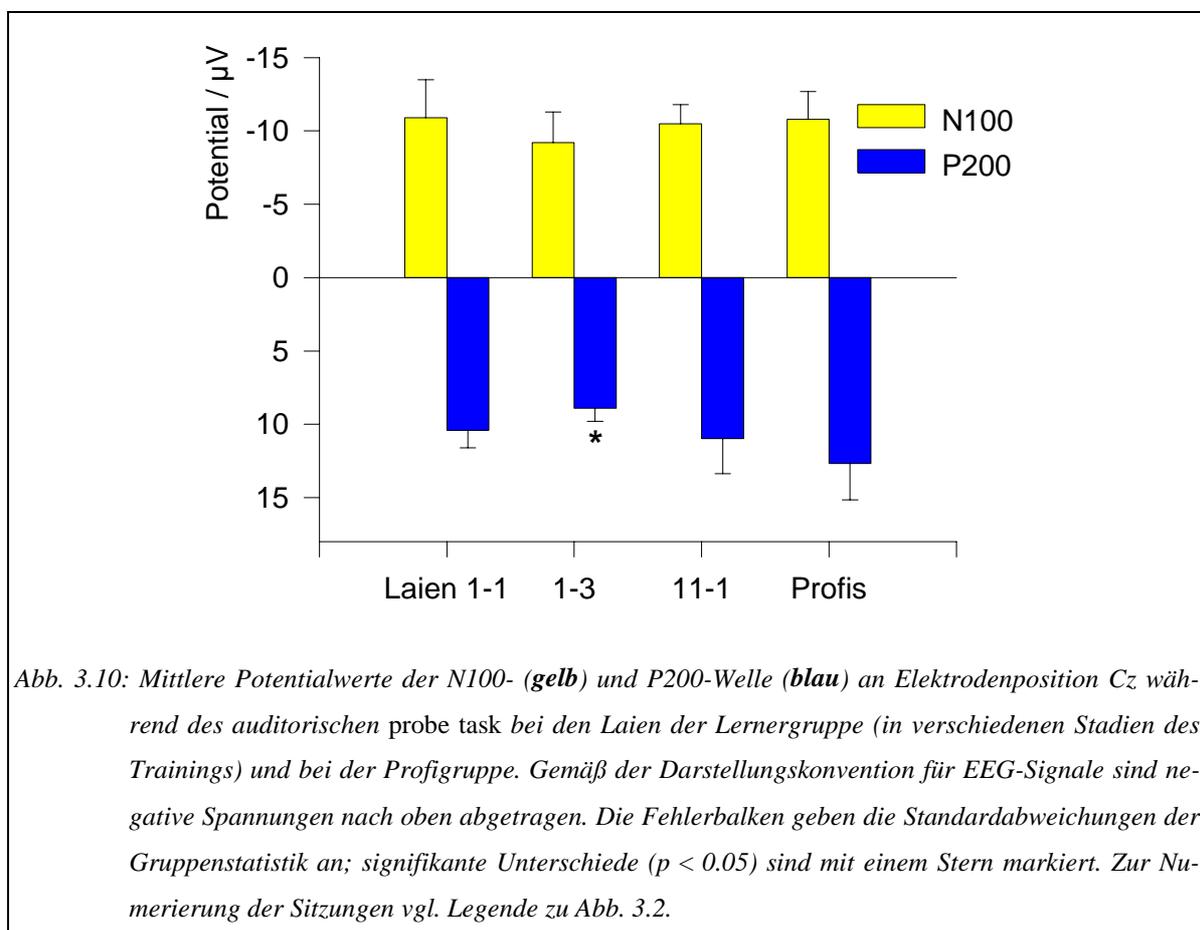


Abb. 3.10: Mittlere Potentialwerte der N100- (gelb) und P200-Welle (blau) an Elektrodenposition Cz während des auditorischen probe task bei den Laien der Lernergruppe (in verschiedenen Stadien des Trainings) und bei der Profigruppe. Gemäß der Darstellungskonvention für EEG-Signale sind negative Spannungen nach oben abgetragen. Die Fehlerbalken geben die Standardabweichungen der Gruppenstatistik an; signifikante Unterschiede ( $p < 0.05$ ) sind mit einem Stern markiert. Zur Nummerierung der Sitzungen vgl. Legende zu Abb. 3.2.

### 3.1.4.2. Latenzen der EKPs

Auch bei der Latenz der N100 (Abb. 3.11 – gelbe Balken) waren keine Unterschiede im Verlauf des Trainings bei den Laien zu beobachten – die Latenzdifferenzen und Standardabweichungen lagen in der Größenordnung des Abtastintervalls. Auch im Querschnittsvergleich Laien-Profis zeigten sich keine signifikanten Unterschiede. Eine Trainingssensitivität dieses Signalanteils ist allerdings auch nicht zu erwarten, da die N100 allgemeine Orientierungsreaktionen reflektiert (*startle reactions*; *startle* [engl.] = „aufschrecken“) und damit zu den exogenen EKP-Anteilen gehört.

Die P200-Welle scheint jedoch, wie Abb. 3.11 (blaue Balken) zu entnehmen ist, Latenzen mit ausgeprägter Gruppenspezifität aufzuweisen: Nach Abschluß des Trainings war die Latenz der auditorisch evozierten P200 der Lernergruppe im Vergleich zur Kontrollgruppe verkürzt. Die Gruppe der professionellen Pianisten hatte gegenüber der Anfängergruppe eine hochsignifikant verkürzte P200-Latenz (in Abhängigkeit von der Elektrodenposition bis zu 50 ms).

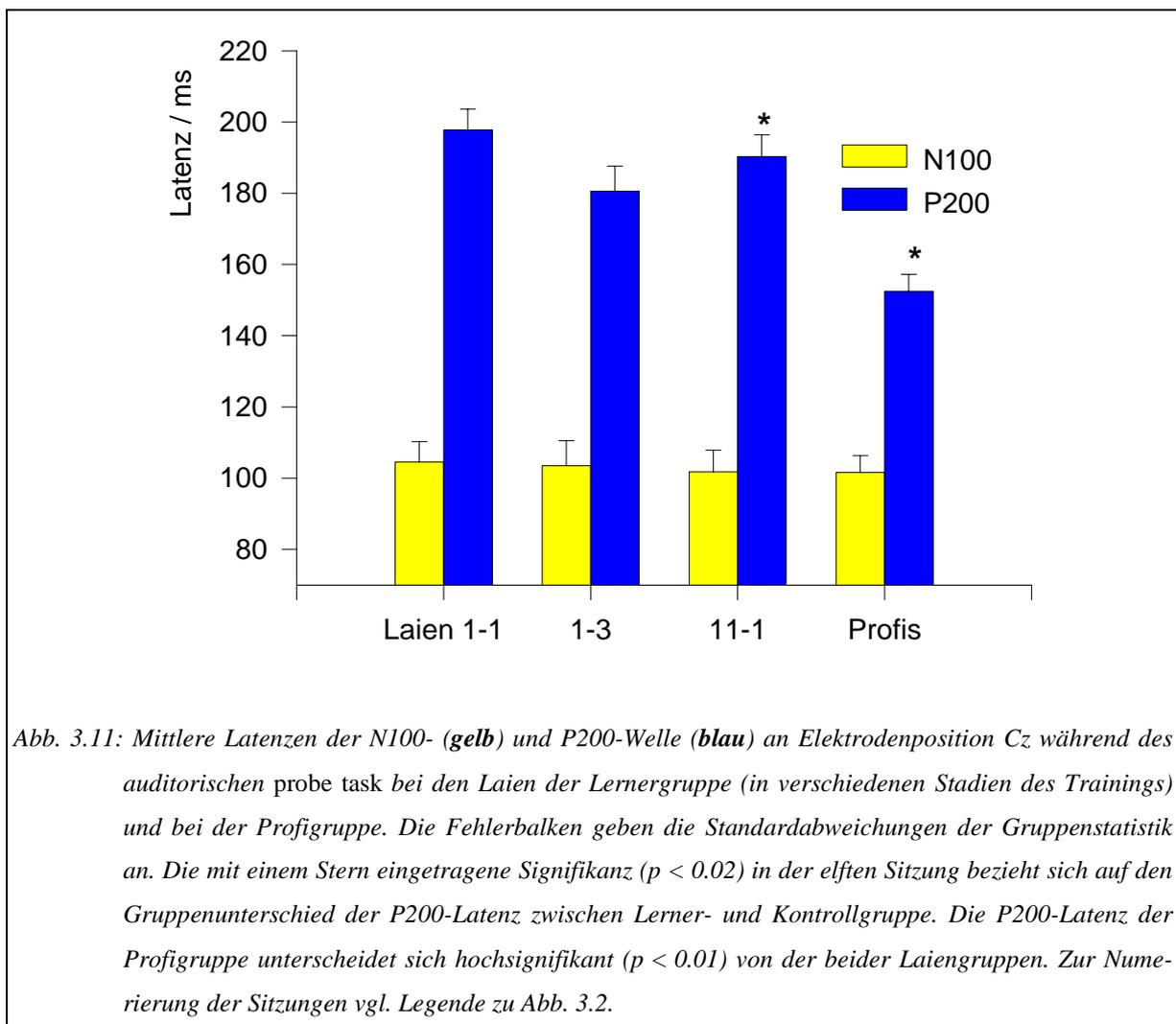


Abb. 3.11: Mittlere Latenzen der N100- (gelb) und P200-Welle (blau) an Elektrodenposition Cz während des auditorischen probe task bei den Laien der Lernergruppe (in verschiedenen Stadien des Trainings) und bei der Profigruppe. Die Fehlerbalken geben die Standardabweichungen der Gruppenstatistik an. Die mit einem Stern eingetragene Signifikanz ( $p < 0.02$ ) in der elften Sitzung bezieht sich auf den Gruppenunterschied der P200-Latenz zwischen Lerner- und Kontrollgruppe. Die P200-Latenz der Profigruppe unterscheidet sich hochsignifikant ( $p < 0.01$ ) von der beider Laiengruppen. Zur Nummerierung der Sitzungen vgl. Legende zu Abb. 3.2.

### 3.1.4.3. Zur Topographie der N100- und P200-Welle

*Potentialverteilung.* Die topographische Verteilung der Amplitude der N100-Komponenten in interpolierten Oberflächenkarten erbrachte keine signifikanten Gruppenunterschiede. Laien und professionelle Musiker zeigten ein für die N100 typisches globales Aktivierungsmuster mit maximalen Potentialwerten in den zentralen Elektroden. Die Höhe der P200-Welle dagegen (Abb. 3.12) war an der Elektrodenposition F10 bei professionellen Pianisten selektiv vergrößert – bei ansonsten (an den übrigen betrachteten Elektrodenpositionen) gleichen Werten wie bei der Gruppe der Anfänger.

*Ortsabhängigkeit der Latenz.* Wie aus Abb. 3.13 zu entnehmen ist, ist bei den Laien beider experimenteller Gruppen der Querschnittstudie vor Beginn des Trainings die Latenz der au-

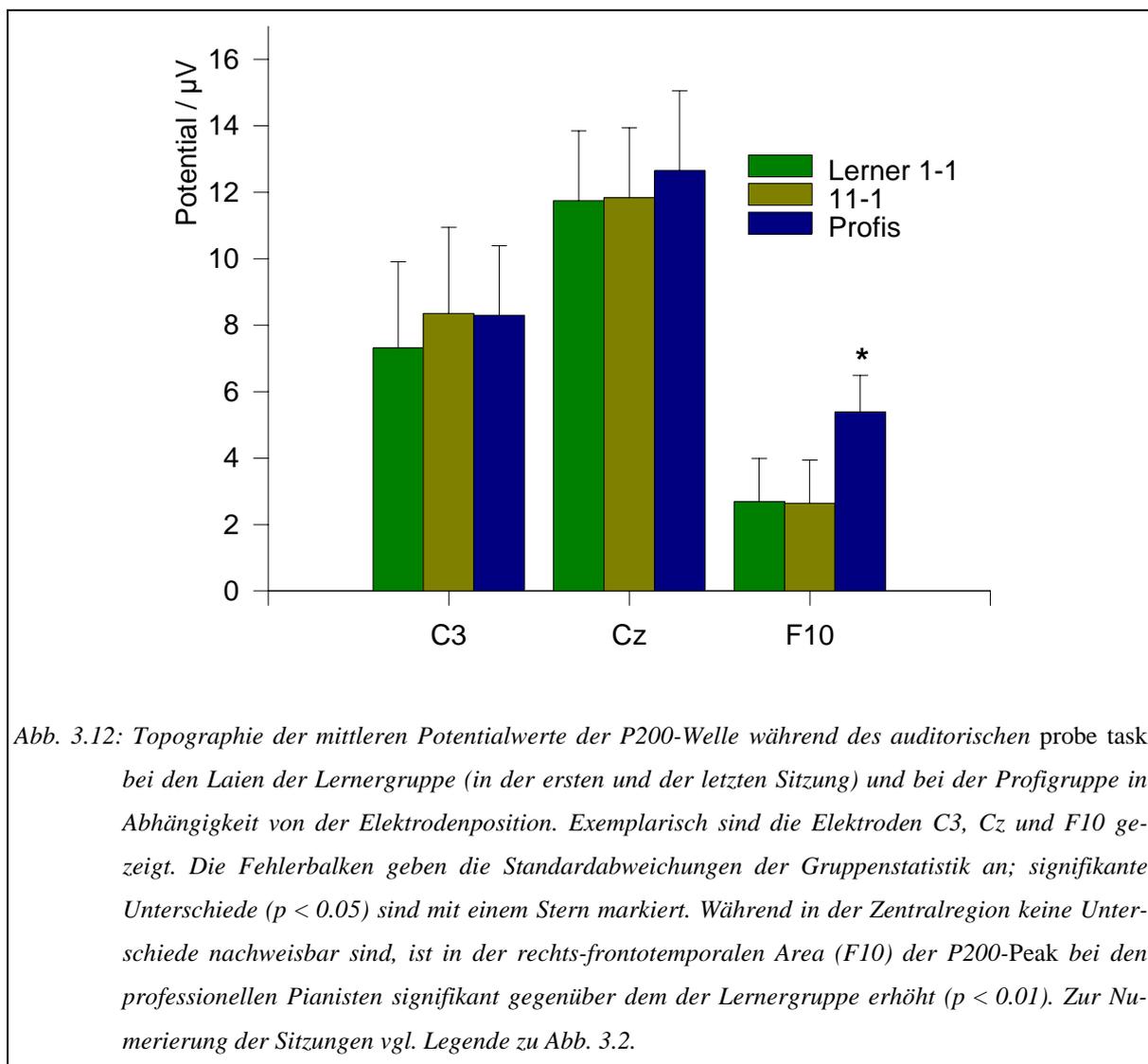


Abb. 3.12: Topographie der mittleren Potentialwerte der P200-Welle während des auditorischen probe task bei den Laien der Lernergruppe (in der ersten und der letzten Sitzung) und bei der Profigruppe in Abhängigkeit von der Elektrodenposition. Exemplarisch sind die Elektroden C3, Cz und F10 gezeigt. Die Fehlerbalken geben die Standardabweichungen der Gruppenstatistik an; signifikante Unterschiede ( $p < 0.05$ ) sind mit einem Stern markiert. Während in der Zentralregion keine Unterschiede nachweisbar sind, ist in der rechts-frontotemporalen Area (F10) der P200-Peak bei den professionellen Pianisten signifikant gegenüber dem der Lernergruppe erhöht ( $p < 0.01$ ). Zur Nummerierung der Sitzungen vgl. Legende zu Abb. 3.2.

ditorisch evozierten P200-Welle in der Elektrode F10 um ~20 ms kürzer als in zentralen Elektroden. Nach Abschluß des Trainings sind alle Latenzen tendenziell verkürzt, allerdings ist dieser Effekt nicht signifikant. Auch nach dem Training erscheint das P200-EKP im rechts-frontotemporalen Übergangsbereich um etwa 20 ms früher als in der Zentralregion. Dieser Effekt fehlt völlig bei den professionellen Pianisten. Zusätzlich zu dem Phänomen, daß die Latenz der P200 insgesamt (an allen Elektrodenpositionen) deutlich kürzer ist als die der Laien (siehe 3.1.4.2), sind die Latenzen an den Elektrodenpositionen F10, Cz, und C3 statistisch identisch. Die auditorisch evozierte P200-Welle taucht demnach nicht wie bei den Laien zunächst frontotemporal und anschließend zentral, sondern in all diesen Regionen nahezu zeitgleich auf.

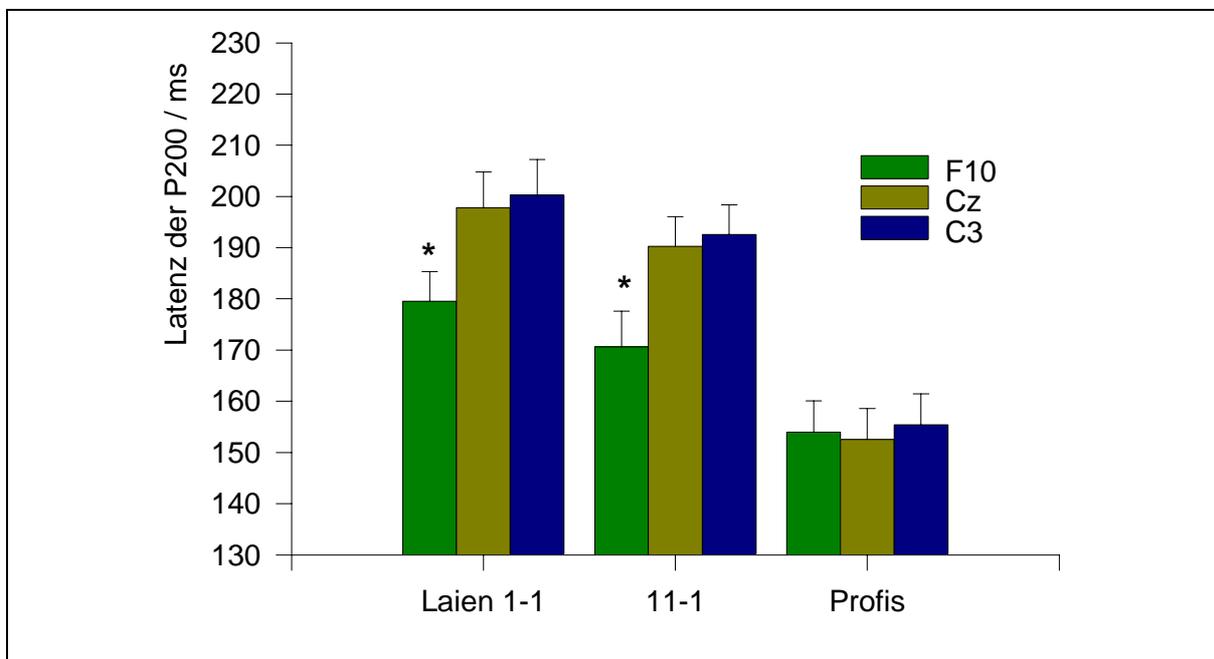


Abb. 3.13: Topographie der Latenzen der P200-Welle während des auditorischen probe task bei den Laien der Lernergruppe (in der ersten und der letzten Sitzung) und bei der Profigruppe in Abhängigkeit von der Elektrodenposition. Exemplarisch sind die Elektroden C3, Cz und F10 gezeigt. Die Fehlerbalken geben die Standardabweichungen der Gruppenstatistik an. Während bei den Laien sowohl vor als auch nach dem Training die P200 in der Elektrode F10 mit kürzerer Latenz (d. h. ~20 ms früher) erscheint als in den zentralen Elektroden C3 und Cz ( $p < 0.05$ , markiert mit Stern), sind bei der Expertengruppe die Latenzen für die drei Elektrodenpositionen statistisch ununterscheidbar. Insgesamt sind die Latenzen bei den Profis signifikant kürzer als bei den Laien (um 20-50 ms;  $p < 0.02$ ; hier nicht markiert). Zur Numerierung der Sitzungen vgl. Legende zu Abb. 3.2.

### 3.1.5. Kreuzkorrelation

Die in dieser Arbeit besonders interessierende Interaktion kortikaler Areale ist die Kopplung auditorischer und motorischer Areale. Abb. 3.14 zeigt deshalb die 1024-Abtastwert-Kreuzkorrelationen zwischen den Elektrodenpositionen F10 und C3. F10 ist die dem an der Verarbeitung auditorisch präsentierter Tonfolgen maßgeblich beteiligten Areal nächstgelegene Elektrode. C3 ist die dem primären sensomotorischen Areal der rechten Hand nächstgelegene Elektrode.

Allen zwischen zwei Elektroden ermittelten Kreuzkorrelationen weisen bei Vorhandensein eines Stimulus im untersuchten Zeitfenster ein ausgeprägtes Maximum bei  $\tau = 0$  auf, das durch den N1-P2-Komplex bei Reizbeginn zustande kommt. Da diese EEG-Welle subkortikal ausgelöst wird (unter der Annahme eines homogenen sphärisch-symmetrischen Kopfes annähernd in der Kopfmittle), erreicht das dazugehörige elektrische Feldpotential die Kopfoberfläche an allen Punkten nahezu gleichzeitig.

Der auffälligste Unterschied zwischen der Lernergruppe in den verschiedenen Trainingsstadien und der Gruppe der professionellen Pianisten ist die starke Verbreiterung des gesamten *Peaks* um  $\tau = 0$  bei den Laien. Das hat im wesentlichen zwei Ursachen: 1. die insgesamt größeren Werte der Gleichspannungspotentiale im Vergleich zur EKP-Komponente bei Stimulusbeginn und 2. die größere interindividuelle Variabilität des Zeitverlaufs der Aktivierung (Abb. 3.14 wurde durch Gruppenmittelung im Anschluß an die Einzeldurchlauf-Berechnung der Kreuzkorrelation gewonnen).

Ein weiterer Unterschied besteht im periodischen Auftreten von Nebenmaxima bei den Laien alle 100 ms. Diese Periodizität ist möglicherweise ein Indiz für eine  $\alpha$ -Oszillation (10 Hz) in beiden Kanälen, die bei den professionellen Musikern völlig fehlt. Eine sehr schwache mögliche Periodizität, die aufgrund dieses Fehlens zum Vorschein kommt, besitzt ein von  $\tau = 0$  verschiedenes Nebenmaximum bei  $\tau \approx 40$  ms.

Die topographische Darstellung des *Delays* des ersten Nebenmaximums (Abb. 3.15) gibt Aufschluß über mögliche neuronale Ausbreitungswege im Kortex. Besonders die frühen Zeitpunkte (grün) des Auftretens eines vergleichbaren Signals an verschiedenen Elektrodenpositionen liefert Anhaltspunkte zur Lokalisation der wichtigsten aufgabenspezifischen Verarbeitungsstrukturen – unabhängig von den dort meßbaren Signalamplituden.

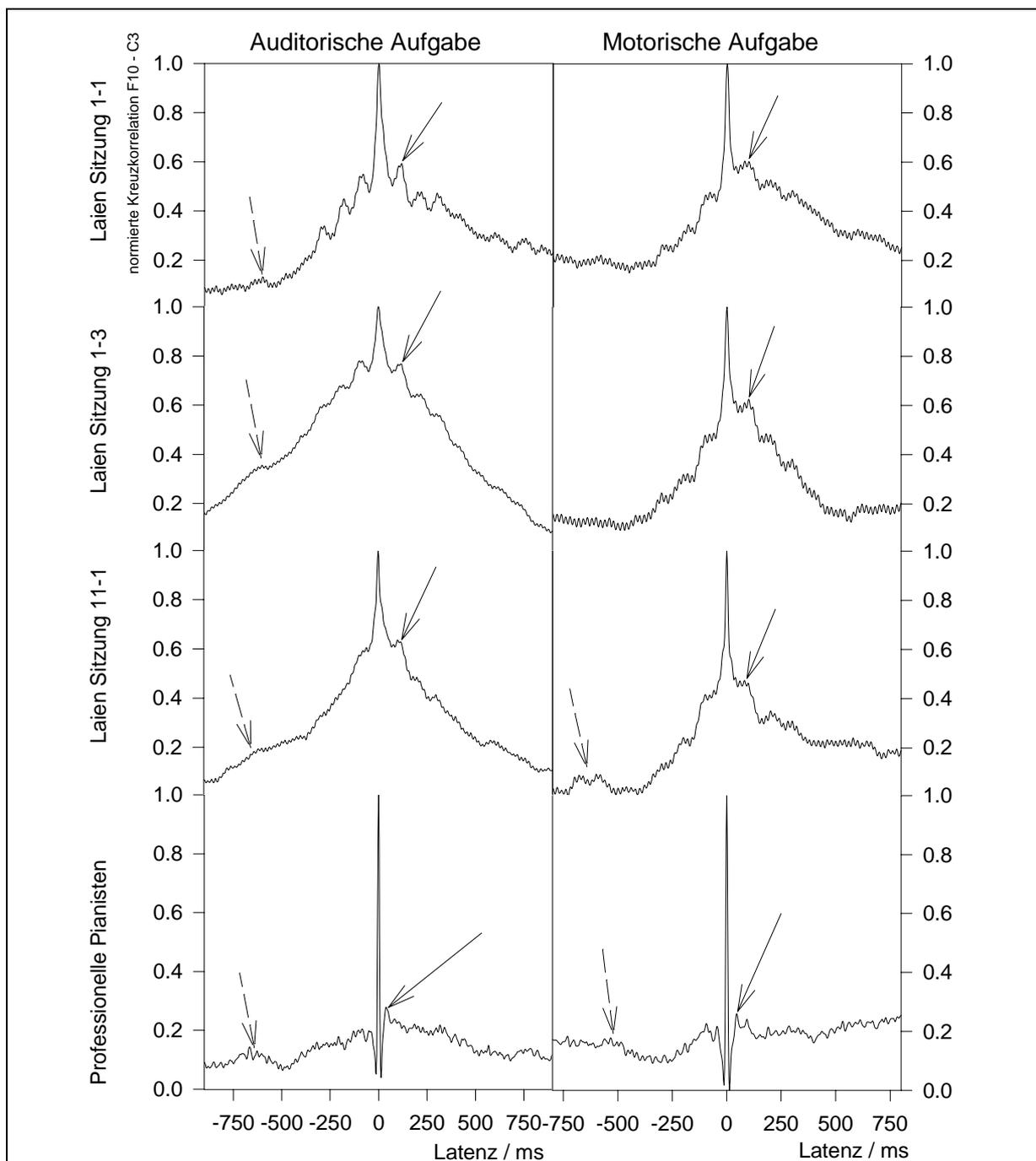


Abb. 3.14: 1024-Punkte-Kreuzkorrelationen zwischen den Elektrodenpositionen C3 und F10 für den auditorischen (**links**) und den motorischen probe task (**rechts**) bei der Lernergruppe in verschiedenen Phasen des Trainings sowie bei der Gruppe der hochtrainierten Pianisten. Zur Numerierung der Sitzungen vgl. Legende zu Abb. 3.2. **Normierte Werte.** Der **durchgezogene Pfeil** markiert das zeitliche Delay des ersten von Null verschiedenen Maximums der Kreuzkorrelation. Dieser  $\tau$ -Wert wurde durch automatische Analyse gewonnen und für die topographische Visualisierung weiterverwendet. Der **gestrichelte Pfeil** markiert das schwach ausgeprägte Nebenmaximum, das beim Hörreiz durch die regelmäßige Abfolge von Vierteln im Abstand von 600 ms erzeugt wird. Bei der motorischen Aufgabe (**rechts**) entsteht ein ähnliches Nebenmaximum – ein Zeichen dafür, daß die willkürliche Bewegungssequenz in etwa demselben Tempo ausgeführt wurde wie die Melodiereize.

Der auditorische *probe task* führt bei den naiven Laien zu einer Aktivierung, die zuerst bilateral-temporal mit Schwerpunkt in der rechten Hemisphäre auftritt. Die motorische Versuchsbedingung führt zum frühesten Auftreten der fraglichen Signalkomponente in bilateral-frontotemporalen Arealen und im Frontalpol mit unmittelbar nachfolgenden Zentralgebieten. Unmittelbar nach der ersten Übesitzung erweitert sich bei beiden Aufgabensorten das Muster nach kaudal. Diese parietale Beteiligung bildet sich aber bis zum Ende des Trainings nach fünf Wochen wieder zurück. Nach Abschluß des Trainingsprogramms scheinen die Muster für auditorische und motorische Verarbeitung quasi vertauscht zu sein.

Bei den professionellen Pianisten tritt erstaunlicherweise während des Melodiehörens die Aktivierung prämotorischer und motorischer Areale der linken Hemisphäre nahezu zur selben Zeit auf wie die des rechten frontotemporalen Areals. Aufgrund dieses zu 3.1.4.3 parallelen Ortseffekts ist zu vermuten, daß die topographische Auftragung der Kreuzkorrelation im Falle des auditorischen *probe tasks* vor allem durch die P200-Komponente des Signals dominiert wird.

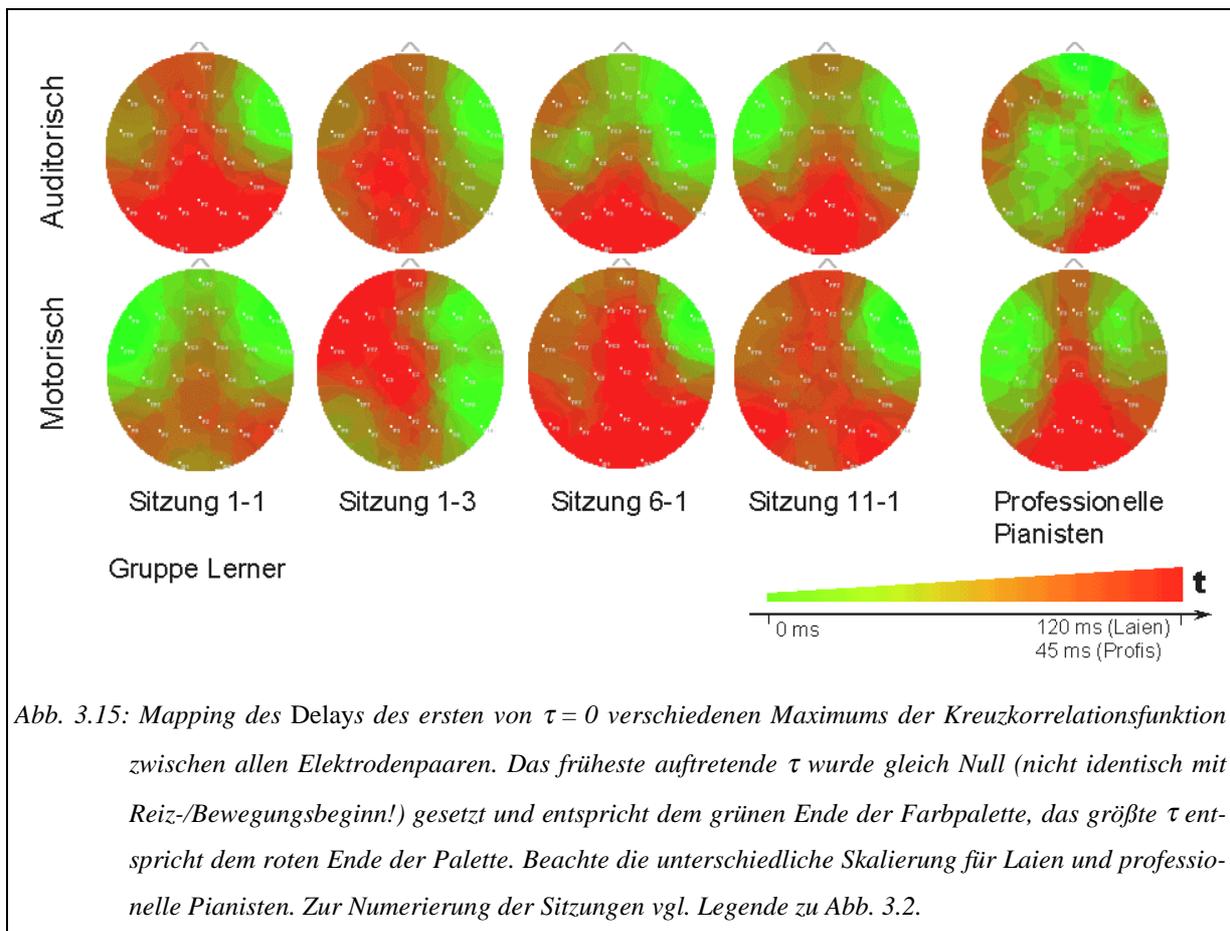


Abb. 3.15: Mapping des Delays des ersten von  $\tau = 0$  verschiedenen Maximums der Kreuzkorrelationsfunktion zwischen allen Elektrodenpaaren. Das früheste auftretende  $\tau$  wurde gleich Null (nicht identisch mit Reiz-/Bewegungsbeginn!) gesetzt und entspricht dem grünen Ende der Farbpalette, das größte  $\tau$  entspricht dem roten Ende der Palette. Beachte die unterschiedliche Skalierung für Laien und professionelle Pianisten. Zur Numerierung der Sitzungen vgl. Legende zu Abb. 3.2.

Abb. 3.16 zeigt die Latenz, bei der in der Kreuzkorrelationsfunktion der Kanäle F10 und C3 das erste Nebenmaximum auftritt. Im Verlauf des Trainings scheint die Latenz leicht abzunehmen; allerdings läßt sich dieser Effekt nicht statistisch absichern. Die bei der Gruppe der professionellen Pianisten gefundenen Maximumlatenzen sind im Vergleich mit der Lernergruppe deutlich geringer ( $p < 0.05$ ).

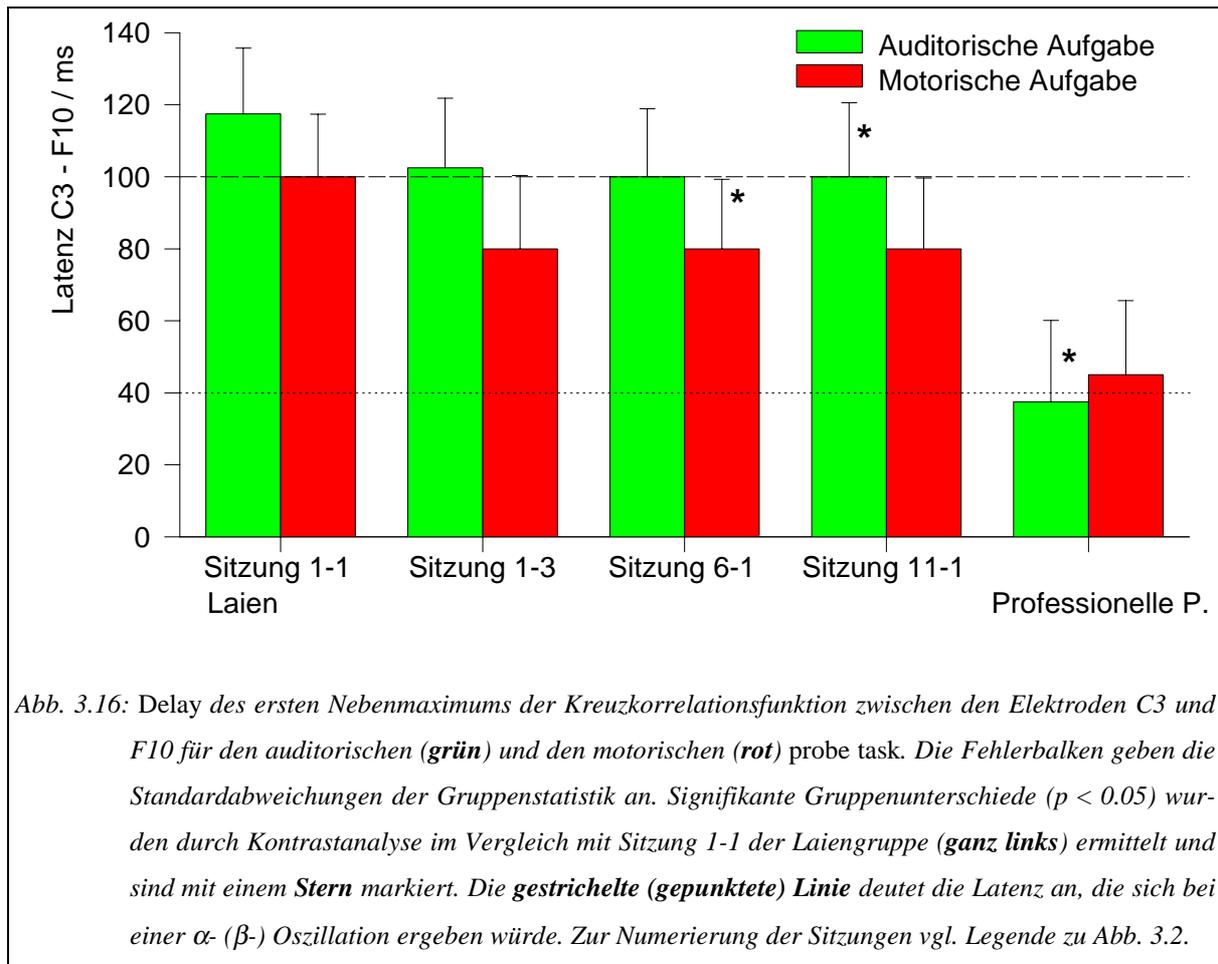


Abb. 3.16: Delay des ersten Nebenmaximums der Kreuzkorrelationsfunktion zwischen den Elektroden C3 und F10 für den auditorischen (**grün**) und den motorischen (**rot**) probe task. Die Fehlerbalken geben die Standardabweichungen der Gruppenstatistik an. Signifikante Gruppenunterschiede ( $p < 0.05$ ) wurden durch Kontrastanalyse im Vergleich mit Sitzung 1-1 der Laiengruppe (**ganz links**) ermittelt und sind mit einem **Stern** markiert. Die **gestrichelte (gepunktete) Linie** deutet die Latenz an, die sich bei einer  $\alpha$ - ( $\beta$ -) Oszillation ergeben würde. Zur Numerierung der Sitzungen vgl. Legende zu Abb. 3.2.

## 3.2. Performanzanalyse

### 3.2.1. Performanz während der Übesitzungen

Die Übesitzungen bestanden zum einen aus dem eigentlichen adaptiv-interaktiven Training mit der Übesoftware unter direktem auditiven *Feedback*, zum anderen aus vor und nach dem Training geschalteten Zehnerblöcken von Nachspielaufgaben mit identischem Paradigma, jedoch auf einem fixierten Schwierigkeitsgrad („10“) und ohne Rückmeldung der Tastenanschläge (vgl. Kapitel 2). Die stummen Zehnerblöcke dienten der Ermittlung der trainingsinduzierten Änderungen der Gleichmäßigkeit der Bewegung auf vergleichbarem Anforderungsniveau.

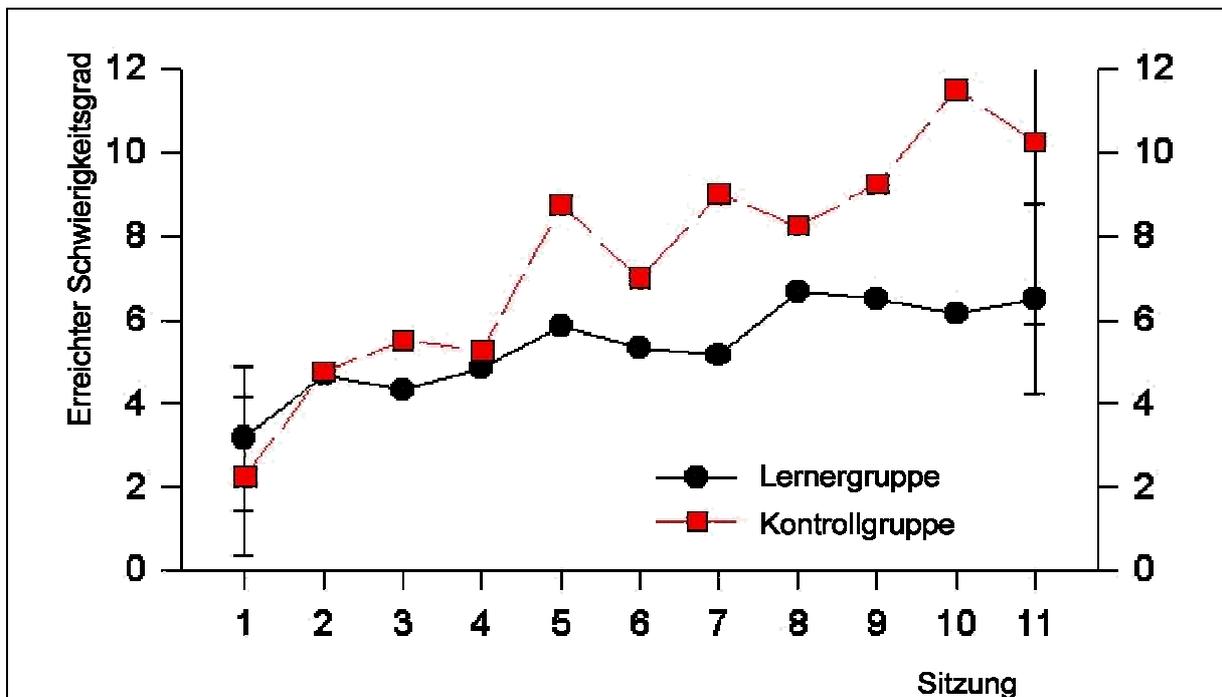


Abb. 3.17: Am Ende einer Übesitzung maximal erreichter Schwierigkeitsgrad (Sättigungswert der adaptiven Übe-prozedur) in Abhängigkeit von der Übesitzung. **Schwarze Kreise:** Lernergruppe, **rote Quadrate:** Kontrollgruppe. Die Fehlerbalken geben die Standardabweichungen der Gruppenstatistik an. Obwohl die Effekte statistisch nicht signifikant sind, ist ein Trend der stetigen Verbesserung der Teilnehmer im Verlauf des Trainings zu erkennen. Die höheren erreichten End-Schwierigkeitsgrade der Kontrollgruppe sind auf den Umstand zurückzuführen, daß die Trainingssoftware bei dieser Gruppe die Anordnungsfehler nicht in die Berechnung des momentanen Schwierigkeitsgrades einbezog (denn durch die Manipulation der Taste-Ton-Zuordnung hatten die Versuchspersonen keinerlei Einfluß auf den Wert des Anordnungsfehlers).

### 3.2.1.1. Adaptive Übephase mit auditivem Feedback

Die Übephase selbst unterschied sich für die Lerner- und die Kontrollgruppe einzig in der Tatsache, daß letztere einer ständigen randomisierten Neuordnung von Klaviertasten und erklingenden Tonhöhen ausgesetzt war, so daß der Erwerb einer internalisierten Repräsentation einer konsistenten Zuordnung ausgeschlossen war. Wie aus Abb. 3.17 zu ersehen ist, waren beide Gruppen in der Lage, durch das wiederholte Üben im Laufe der Wochen den erreichten Schwierigkeitsgrad (die Sättigungsasymptote der exponentiellen Lernkurve einer einzelnen „Übestunde“) immer weiter zu verbessern.

Zum Vergleich der Verhaltensdaten unterzogen sich auch einige Mitglieder der Profigruppe ( $n = 4$ ) dem adaptiven Übeteil. Sie erzielten erwartungsgemäß im Mittel die besseren Leistungen, wiesen allerdings eine erhebliche Streuung auf (erreichter Schwierigkeitsgrad =  $13.0 \pm 4.1$ ).

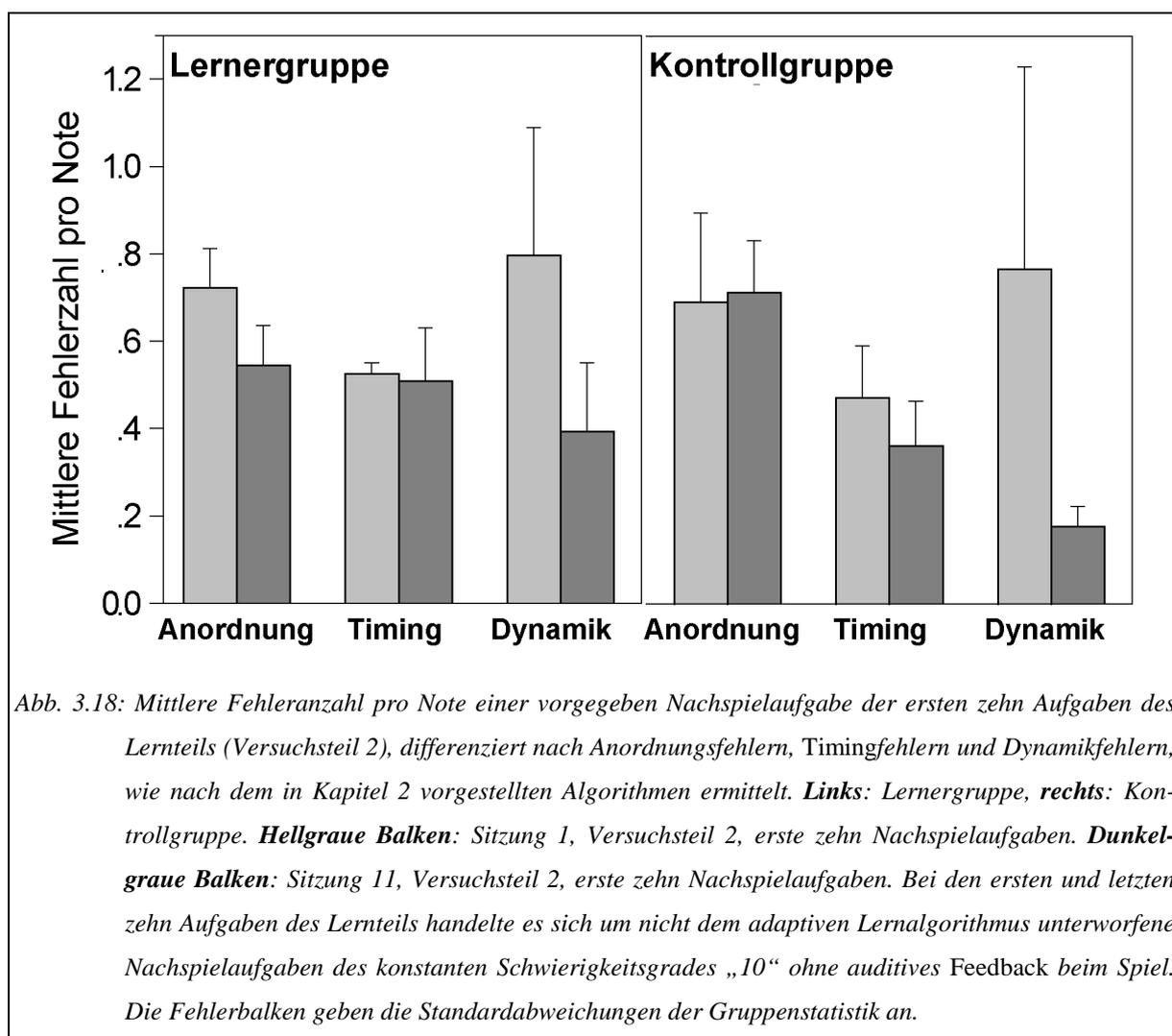


Abb. 3.18: Mittlere Fehleranzahl pro Note einer vorgegeben Nachspielaufgabe der ersten zehn Aufgaben des Lernteils (Versuchsteil 2), differenziert nach Anordnungsfehlern, Timingfehlern und Dynamikfehlern, wie nach dem in Kapitel 2 vorgestellten Algorithmen ermittelt. **Links:** Lernergruppe, **rechts:** Kontrollgruppe. **Hellgraue Balken:** Sitzung 1, Versuchsteil 2, erste zehn Nachspielaufgaben. **Dunkelgraue Balken:** Sitzung 11, Versuchsteil 2, erste zehn Nachspielaufgaben. Bei den ersten und letzten zehn Aufgaben des Lernteils handelte es sich um nicht dem adaptiven Lernalgorithmus unterworfenen Nachspielaufgaben des konstanten Schwierigkeitsgrades „10“ ohne auditives Feedback beim Spiel. Die Fehlerbalken geben die Standardabweichungen der Gruppenstatistik an.

### 3.2.1.2. Ermittlung der Tagesperformanz ohne auditives Feedback

Die eingehende Analyse der übebedingten Veränderungen der Verhaltensmaße wurde anhand der Zehnerblöcke bei konstantem *Level* vorgenommen (die Aufgabe bestand im lautlosen Nachspielen vorgegebener Melodiefolgen). Abb. 3.18 faßt die Ergebnisse für beide Gruppen zusammen.

Die Lernergruppe hatte von der ersten bis zur elften Sitzung den Anordnungsfehler pro Note deutlich verkleinert, also offensichtlich eine Zuordnungskarte der gewünschten auditorischen *Target*-Töne zu den erforderlichen Fingerbewegungen gelernt. Beim *Timing* zeigte sich keine Verbesserung, was nach den sich an die Übesitzungen anschließenden introspektiven Kurzinterviews durch eine Interferenz mit der Tonanordnung zu erklären ist: Merkten die Probanden erst während des Nachspielens, daß die gerade gedrückte Taste nicht die gewünschte ist, so kam es zu einem unwillkürlichen Zögern vor dem Fortsetzen der geplanten Bewegungssequenz. Dieses Zögern schlug sich dann nachteilig im *Timing*fehler nieder. Die Tatsache, daß ein reales auditorisches *Feedback* während dieses Versuchsabschnittes nicht bestand, impliziert wichtige funktionelle Schlußfolgerungen, die im folgenden Kapitel eingehend besprochen werden. Die Dynamik, also die Fähigkeit, Tasten so anzuschlagen, daß die produzierte Lautstärke der akustischen Vorgabe entspricht, ist bei der Lernergruppe nach Abschluß des Trainings ebenfalls deutlich verbessert.

Die Kontrollgruppe (rechte Tafel von Abb. 3.18) verzeichnete nach den fünf Wochen des Übens am unentwegt randomisiert kartierten Klavier erwartungsgemäß keinerlei Änderungen des Anordnungsfehlers. Das Spielen der richtigen Töne in der richtigen Reihenfolge würde schließlich eine Kenntnis über den Ort der zugehörigen Tasten erfordern. Der Erwerb einer solchen Kenntnis war der Kontrollgruppe aber unmöglich. Der Einwand, ein solches „Würfeln“ der Klaviatur entziehe einem musikalischen Training im eigentlichen Sinne die Grundlage, kann leicht entkräftet werden, wenn man sich die Performanzparameter *Timing* und *Dynamik* der Kontrollgruppe ansieht. Die korrekte rhythmische Wiedergabe der Aufgaben sowie das präzise Dosieren der Fingerkraft beim Tastendruck wurde auch von dieser Gruppe wiederholt geübt. Mehr noch: Wie sich in Abb. 3.18 andeutet, werden diese beiden Aspekte des Instrumentalspiels am Ende von der Kontrollgruppe deutlich besser beherrscht als von der Lernergruppe.

In der ersten Sitzung machten beide Gruppen (zusammengefaßt,  $n = 17$ ) im Mittel  $0.72 \pm 0.09$  Anordnungsfehler pro Note,  $0.53 \pm 0.02$  *Timing*fehler und  $0.80 \pm 0.29$  Dynamikfehler. In der elften Sitzung erzielte die Lernergruppe im Mittel  $0.54 \pm 0.09$  Anordnungsfehler (zum Ver-

gleich: Professionelle Pianisten (n = 4) machten nur  $0.20 \pm 0.13$  Fehler pro Note),  $0.51 \pm 0.12$  *Timing*fehler und  $0.39 \pm 0.16$  Dynamikfehler. Die Kontrollgruppe erreichte in der elften Sitzung im Mittel  $0.71 \pm 0.12$  Anordnungsfehler,  $0.36 \pm 0.10$  *Timing*fehler und  $0.18 \pm 0.05$  Dynamikfehler.

### 3.2.2. Performanz während der *probe tasks*

Die Versuchsteile 1 und 3 der EEG-Sitzungen dienten vor allem der Akquisition der physiologischen Rohdaten. Da jedoch auch hier sämtliche Bewegungsfolgen der Versuchspersonen während der motorischen *probe tasks* über die MIDI-Schnittstelle mitregistriert wurden, ist eine Analyse der Verhaltensdaten möglich – und interessant, da die *probe tasks* mit keinerlei

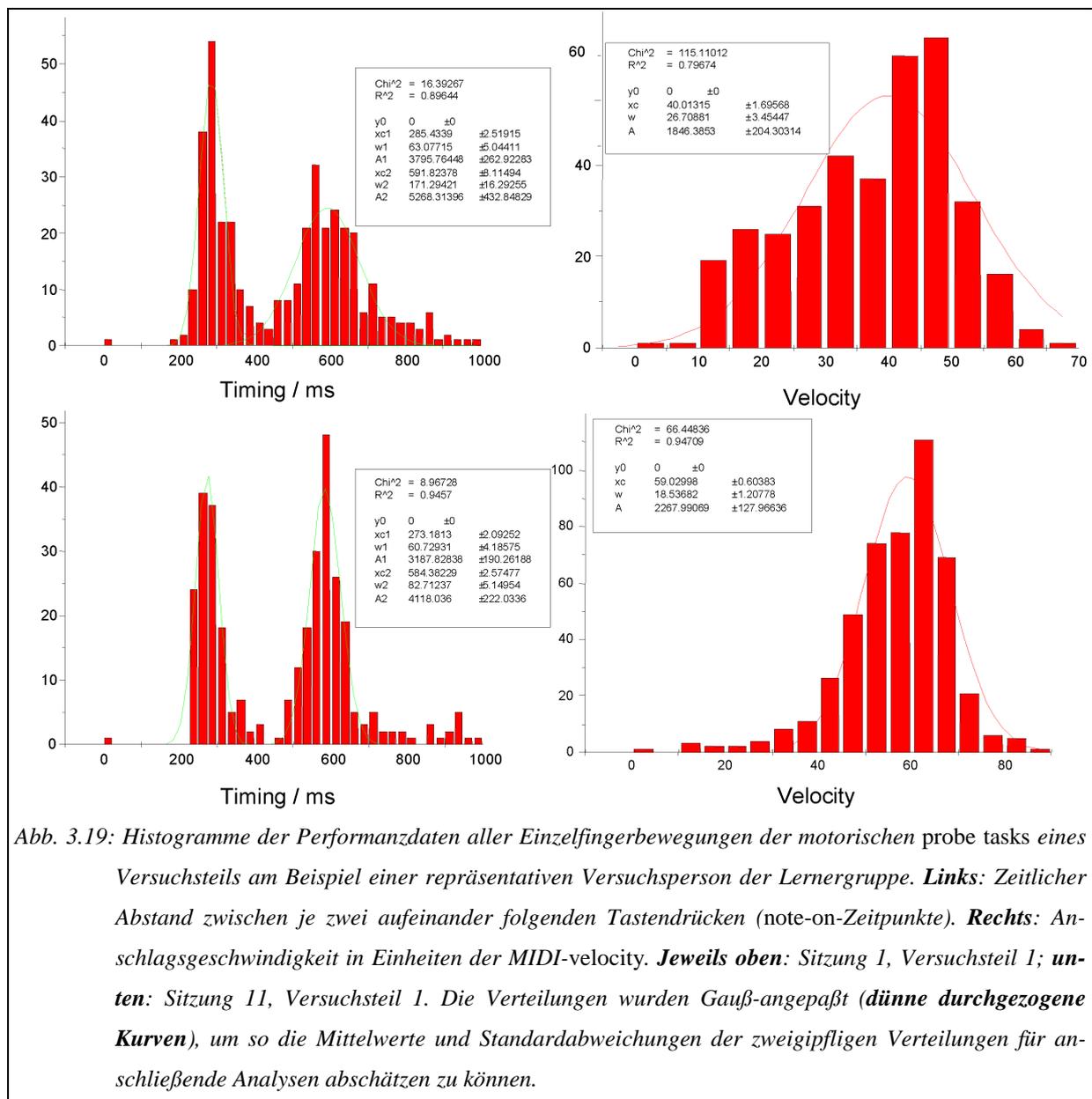
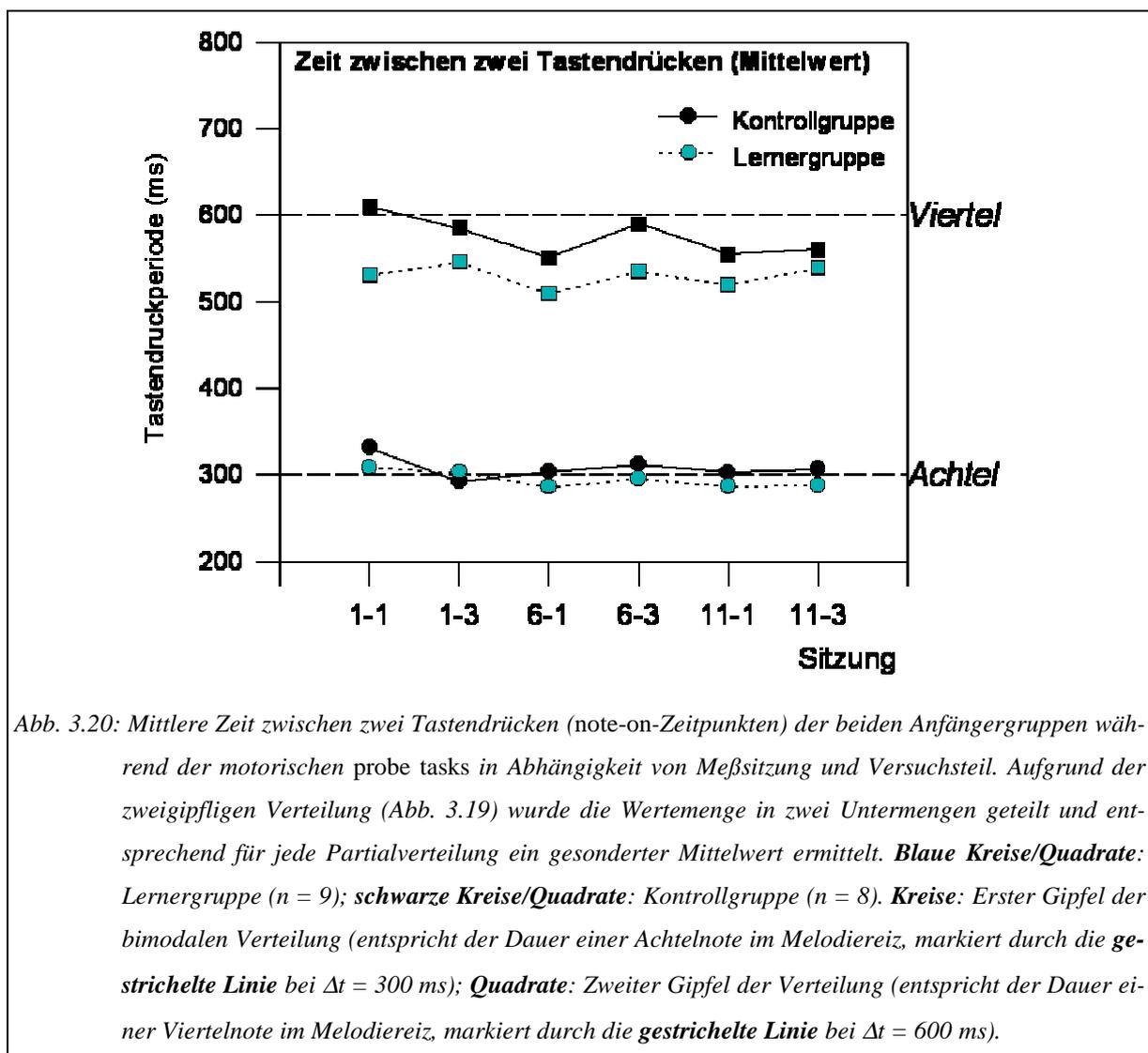


Abb. 3.19: Histogramme der Performanzdaten aller Einzelfingerbewegungen der motorischen *probe tasks* eines Versuchsteils am Beispiel einer repräsentativen Versuchsperson der Lernergruppe. **Links:** Zeitlicher Abstand zwischen je zwei aufeinander folgenden Tastendrücken (note-on-Zeitpunkte). **Rechts:** Anschlagsgeschwindigkeit in Einheiten der MIDI-velocity. **Jeweils oben:** Sitzung 1, Versuchsteil 1; **unten:** Sitzung 11, Versuchsteil 1. Die Verteilungen wurden Gauß-angepaßt (*dünne durchgezogene Kurven*), um so die Mittelwerte und Standardabweichungen der zweigipfligen Verteilungen für anschließende Analysen abschätzen zu können.

spezieller Aufgabenstellung verknüpft waren. Bei den auditorischen *probe tasks* war lediglich passives Zuhören gefordert, und bei den motorischen *probe tasks*, denen im folgenden unsere Aufmerksamkeit gilt, lautete die Anweisung schlicht, drei Sekunden lang die Finger auf dem stummen Manual zu bewegen – ohne weitere Vorgaben hinsichtlich Tempo, Kraft, Repetition oder Komplexität der Sequenz.

In der linken Spalte der Abb. 3.19 sind Histogramme der bei einer Versuchsperson gemessenen Zeitabstände zwischen je zwei aufeinander folgenden Tastenanschlägen zu sehen. Es fällt auf, daß diese Verteilungen zwei Maxima haben, und zwar bei etwa 300 ms und bei etwa 600 ms. Die willkürlichen Bewegungssequenzen besitzen offenbar eine definierte rhythmische Struktur. Diese Struktur ist die gleiche, die bei den Höraufgaben auftritt: Eine Kette von musikalischen Viertelnoten, unterbrochen von gelegentlichen Zwischenachteln, mit einem Tempo von 600 ms pro Viertel. Obwohl also die Art der Bewegung freigestellt war, bestand



die starke Tendenz, die motorischen *probe tasks* so zu gestalten, daß sie den während der EEG-Messung in randomisiert abwechselnder Folge präsentierten auditorischen *probe tasks* hinsichtlich ihrer Zeitstruktur stark ähneln. Diese Tendenz bestand nicht erst am Ende des Trainings (Abb. 3.19 links unten), sondern bereits in der allerersten Sitzung bei den noch völlig untrainierten Laien (Abb. 3.19 links oben).

Die Gruppenmittelwerte der beiden Gipfel der *Timing*-verteilung sind in Abb. 3.20 gezeigt. Der *Bias*, die willkürlichen motorischen *probe tasks* ähnlich zu strukturieren wie die auditorischen, ist für alle Teilnehmer der beiden Gruppen systematisch. Der Trend, die Bewegungssequenzen etwas „zu schnell“ auszuführen (Datenkurve verläuft unterhalb der 600 ms-Linie), ist nicht spezifisch für die Lernergruppe, da sie bereits während der ersten Sitzung auftritt (zufällige Folge der Gruppenzusammensetzung). Bei genauerer Betrachtung ist auffallend, daß bei beiden Gruppen eine Tendenz besteht, jeweils im Versuchsteil 1 einer EEG-Sitzung (d. h. vor dem Üben) schneller zu spielen als im Versuchsteil 3 (nach dem Üben), wofür freilich ein allgemeiner Ermüdungseffekt der peripheren Muskulatur verantwortlich sein kann.

Die rechte Spalte der Abb. 3.19 stellt Histogramme der gemessenen MIDI-*velocities* für alle im Laufe eines EEG-Meßdurchgangs ausgeführten Tastenanschläge in der ersten (oben) und letzten Sitzung (unten) für eine einzelne Versuchsperson gegenüber. Zwei Aspekte der Verteilungen sind von Interesse: Zum einen nimmt die Breite der Verteilung zwischen Beginn und Ende des Trainingsprogramms ab, ein Indikator für die zunehmende Gleichmäßigkeit der Fingerkraftdosierung. Zum anderen rückt das Maximum der Verteilung von anfänglich 40 zu dem höheren Wert 60. Die Tasten werden nach den fünf Wochen des Trainings systematisch kräftiger angeschlagen. Grund hierfür könnte neben möglichen peripheren Effekten (Kräftigung der Handmuskulatur durch das Training) vor allem (nach anfänglich von einigen Probanden berichteten „Berührungsängsten“) ein zunehmend sicherer und souveräner Umgang mit der Klaviertastatur sein.

Die Gruppenmittelwerte der Dynamikverteilung sind in Abb. 3.21 (links), die korrespondierenden Standardabweichungen in Abb. 3.21 (rechts) gezeigt. Die kontinuierliche Mittelwertzunahme und die Streuungsabnahme sind auf alle Probanden der beiden Anfängergruppen verallgemeinerbar.

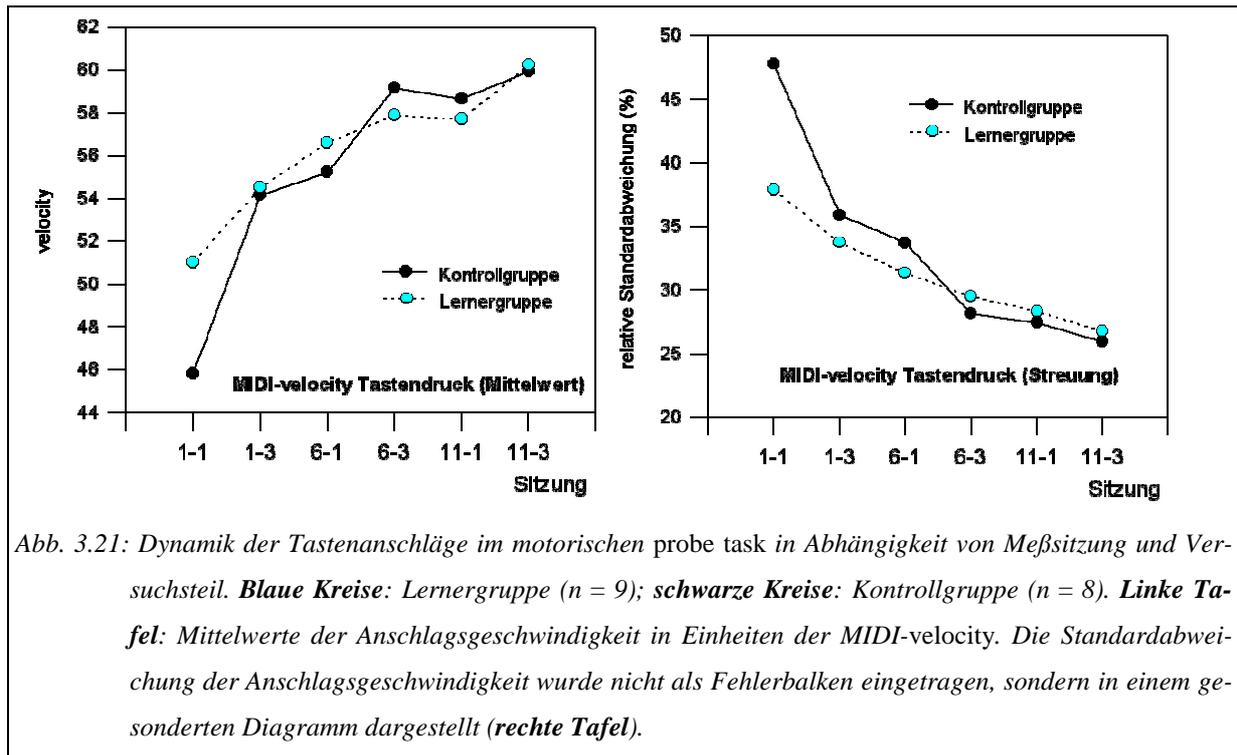


Abb. 3.21: Dynamik der Tastenanschläge im motorischen probe task in Abhängigkeit von Meßsitzung und Versuchsteil. **Blaue Kreise:** Lernergruppe (n = 9); **schwarze Kreise:** Kontrollgruppe (n = 8). **Linke Tafel:** Mittelwerte der Anschlagsgeschwindigkeit in Einheiten der MIDI-velocity. Die Standardabweichung der Anschlagsgeschwindigkeit wurde nicht als Fehlerbalken eingetragen, sondern in einem gesonderten Diagramm dargestellt (**rechte Tafel**).

## 4. Diskussion

### 4.1. *Diskussion der Methoden*

#### 4.1.1. Das Paradigma

Die Perzeption von Musik gehört zweifelsohne zu den komplexeren auditorischen Wahrnehmungsleistungen. Sie findet auf einer hohen Hierarchieebene der Verarbeitung statt und ist wahrscheinlich sui generis der menschlichen Spezies vorbehalten (selbst bei höheren nicht-menschlichen Primaten geht die melodische Kompetenz nicht über die Oktavengeneralisation hinaus; Wright et al. 2000). Die aktive Produktion von Musik ist noch um ein Vielfaches komplexer, da ein Gemisch aus unwillkürlichen und willkürlichen, nicht starr programmierten (sondern auf multiplen strategischen Verarbeitungspfaden realisierbaren) und nicht zuletzt affektiv aufgeladenen Prozessen auf verschiedenen kognitiven Hierarchieebenen vorliegt.

Die experimentelle Auseinandersetzung mit einem so komplexen kognitiven Prozeß ist dazu verurteilt, rein phänomenologisch-deskriptiv zu bleiben, solange nicht für eine paradigmatische Vereinfachung gesorgt wird. Eine Versuchsreihe zur kognitiven Musikverarbeitung ist nur dann erfolgversprechend, wenn alle möglichen Parameter, die beim Verarbeitungsprozeß eine Rolle spielen könnten, konstant gehalten werden und nur ein einziger der Parameter die unabhängige Variable für die Korrelation mit den elektrophysiologischen Meßwerten bildet. Und selbst dann ist noch eine beträchtliche interindividuelle Variabilität der Daten zu erwarten, die sich in großen Streubreiten im Gruppenmittel niederschlagen wird.

Der Ansatz der vorliegenden Studie bestand folgerichtig in einer Vereinfachung der Aufgabenstellung auf eine möglichst niedrige Ebene: Dem passiven, d. h. nicht an weitere perzeptuelle Anforderungen gebundenen, Anhören einstimmiger Melodien bzw. dem Ausführen beliebiger Bewegungssequenzen. Sollte es einen für die Musikperzeption und -produktion kleinsten gemeinsamen Nenner geben, der unabhängig von der Verarbeitungsstrategie quasi obligatorisch beteiligt sein muß, so ist diese einfachst mögliche Aufgabenstellung die vermutlich fruchtbarste.

Ein großer Vorteil des hier verwendeten Versuchsparadigmas ist eine eindeutige Abgrenzung der untersuchten Parameter trotz der Komplexität der zugrundeliegenden Perzeptionsleistung: Die von den übenden Laien erlernte Fähigkeit erfordert weder den Abruf bekannter oder neu-gelernter Melodien aus dem Langzeitgedächtnis noch das Einüben starrer Motorprogramme (Dominey et al. 1995, Sakai et al. 1998, Hikosaka 1999). Jede Übungsaufgabe ist zufallsgeneriert, so daß die Probanden implizit lediglich das „Übersetzen“ einer gegebenen auditorischen Zielsequenz in ein korrespondierendes Motorprogramm üben.

Ein Querschnittsvergleich mit Experten ist generell problematisch, da der Abruf erlernter Verhaltensäußerungen immer den Abruf eines Endergebnisses individueller neuromodulatorischer Biographien bedeutet, die in der Regel nicht quantifizierbar und nicht mehr nachvollziehbar sind (auch für den betreffenden Experten selbst). Welche Effekte trainingsbedingt und welche prädisponiert sind, ist nicht feststellbar.

Während also die Vergleiche mit geübten Musikern in der vorliegenden Arbeit bewußt deskriptiv und interpretatorisch zurückhaltend angestellt werden, bietet die Trainingsarbeit mit zunächst (instrumentalpraktisch) naiven Laien ein fruchtbares Feld für funktionelle Analysen kortikaler Funktion. Bei allen Teilnehmern wurde unter streng kontrollierten Bedingungen und vor allen Dingen nach Kenntnis des *Pretest*-Zustandes eine artifizielle „Mikrobiographie“ erzeugt, mit deren Verlauf alle quantifizierbaren Änderungen kausal korrelierbar waren. Des weiteren wurden die den beiden Versuchsgruppen der Längsschnittstudie verabreichten Prozeduren streng parallelisiert, so daß am Ende der Studie auftretende signifikante Gruppendifferenzen zweifelsfrei dem einzigen veränderten Parameter des Versuchsparadigmas zugeordnet werden konnten. Neurophysiologische Unterschiede waren so einer unmittelbaren funktionellen Einordnung zugänglich.

Die biomathematischen Voraussetzungen einer Gruppenvergleichsstudie können als weitgehend erfüllt gelten: Die Gruppenauswahl erfolgte randomisiert, die Durchführung kontrolliert und weitgehend automatisiert (Anweisungen kamen vom Computer und nicht vom Versuchsleiter). Die Forderung nach Einfachblindheit der Prozedur war nicht realisierbar, da die meisten Teilnehmer der Kontrollgruppe natürlich früher oder später bemerkten, daß ein Zusammenhang zwischen Tastenanordnung und erklingenden Tonhöhen nicht bestand. Es war jedoch gewährleistet, daß keine der Gruppen von der anderen wußte und insbesondere nicht, daß verschiedene Versuchsbedingungen vorlagen.

## 4.1.2. Das 32-Kanal-Gleichspannungs-EEG

Die neurophysiologischen Grundlagen der verwendeten Methode wurden bereits in Kapitel 2 ausführlich besprochen. Im folgenden Abschnitt sollen besonders die methodischen Grenzen und (in Abgrenzung gegen andere Werkzeuge zur Erfassung kortikaler Aktivität) die besondere Eignung für die behandelten Fragestellungen beleuchtet werden.

### 4.1.2.1. Artefaktquellen

Biologische Artefakte sind auch bei optimaler Elektrodentechnik nicht zu vermeiden. Gleichspannungselektroenzephalographie ist besonders empfindlich gegen bestimmte Artefaktquellen, deren konkrete experimentelle Kontrolle in Kapitel 2 schon beschrieben ist.

Die größte praktische Bedeutung bei Ableitungen von DC-Potentialen haben Artefakte, die durch horizontale und vertikale Augenbewegungen sowie durch Lidschläge entstehen. Das Auge bildet mit seinem negativ geladenen retinalen Bestandpotential und der positiv geladenen Cornea einen starken elektrischen Dipol. Augenbewegungen mit Verschiebung dieses Dipols beeinflussen die Potentialverteilung an der Kopfoberfläche beträchtlich. Dies wirkt sich vor allem in den augennahen frontalen und temporalen Ableitungen aus. Auf die Bedeutung des durch Schweißdrüsenaktivität entstehenden Galvanischen Hautreflex wurde bereits hingewiesen. Die Kontrolle dieses Parameters ist besonders wichtig, da Überforderung bei kognitiven Aufgaben einen typischen Auslösemodus darstellt und der Frequenzbereich des GSR mit 0.1 - 1 Hz dem des Nutzsignals (kortikales DC-Potential) sehr ähnlich ist. Zungenbewegungen und Aktivität der laryngealen Muskulatur sind eine weitere Artefaktquelle. Zungenbewegungen führen zu intraoralen Ladungsverschiebungen, die auch an der Schädeloberfläche ableitbar sind (Grözinger et al. 1975). Sprechen, (im Falle der vorliegenden Studie möglicherweise relevantes) Singen und Summen führt bereits etwa 1 sec vor der Vokalisation zu Muskel- und Zungenpotentialen (Grözinger et al. 1975), welche die EEG-Ableitungen stören. Daher ist die Messung von DC-Potentialen unmittelbar vor und während des Sprechens nicht möglich. Atmung führt zu atmungssynchronen langsamen Hirnpotentialen, deren Ursprung noch nicht geklärt ist. Nach Untersuchungen von Szirtes und Vaughan (1977) können diese sog. R-Potentiale (R= Respiration) asymmetrisch verteilt sein und so die Lateralisierung langsamer Hirnpotentiale beeinflussen. Wichtiger scheinen uns die durch die Atmung entstehenden vertikalen Kopfbewegungen zu sein. Sie führen bei Aufgaben, die Augenfixation des Probanden erfordern, zur relativen Verschiebung des corneo-retinalen Dipols und dadurch zu langsamen vertikalen EOG-Artefakten. Bei den Aufgabenstellungen der *probe tasks* ist keine

systematische zeitliche Kopplung der Respiration zu erwarten; eine mögliche subvokalisatorische Unterstützung (lautloses Mitsummen, siehe 4.3.5) der Bewegungsaufgabe wurde zwar nicht kontrolliert, die Probanden wurden jedoch instruiert, dies nach Möglichkeit zu vermeiden.

#### **4.1.2.2. Methode der Wahl?**

Alle Methoden, die auf der Messung kortikal induzierter Ströme basieren, haben den Vorteil einer exzellenten zeitlichen Auflösung. Die Zeitauflösung des DC-EEG wurde für die vorliegende Studie durch die Wahl des Abtastintervalls auf 2.5 ms begrenzt. Theoretisch ist die Erfassung von Intervallen von Bruchteilen von Millisekunden bis hin zu Dauerableitungen von mehreren Stunden möglich. Damit deckt die EEG-Methode einen Bereich ab, der sonst nur durch Kombination verschiedener bildgebender Verfahren erzielt werden könnte: Das typische Zeitfenster der Magnetoenzephalographie (MEG) liegt im Bereich Millisekunden bis Sekunden<sup>7</sup>, das der funktionellen Kernspintomographie (fMRI) im Bereich Sekunden bis Minuten. Funktionell bildgebende Verfahren auf Basis der Durchblutung bzw. des O<sub>2</sub>-Stoffwechsels im Hirngewebe (regionale Hirngewebedurchblutung rCBF, Positronen-Emissionstomographie PET, SPECT-Techniken) sind aus methodischen Gründen träger, erlauben zeitliche Aussagen im Minuten- bis Stundenbereich und sind daher ungeeignet für ereigniskorrelierte Analysen.

Die räumliche Auflösung bleibt unterhalb der Möglichkeiten der bildgebenden Verfahren (z. B. erlaubt PET eine Lokalisation im Millimeterbereich), ist aber dank neuer 64- oder sogar 128-Kanal Ableitungen in den letzten Jahren erheblich verfeinert worden und erlaubt daher zumindest in der zweidimensionalen Abbildung eine präzise Topographie aktivierter kortikaler Bereiche. Aufgrund der interindividuellen Variabilität der Hirnstrukturen sind die Elektroden keinen eindeutig definierbaren Strukturen zuzuordnen („anatomische Varianz“, Homann et al. 1987). Nach Homann liegen bei Fixierung von Einzelelektroden mehr als 80% der Markierungen über entsprechenden Arealen. Aufgrund der präziseren Platzierung der Elektroden bei Anpassung von Elektrodenkappen liegen die Werte hier jedoch eher höher (Blom & Anneveldt 1982). Der wesentliche Nachteil der nichtinvasiven Messung elektrischer Felder mit dem EEG gegenüber der Messung des magnetischen Dipol-Summenfeldes besteht darin, daß

---

<sup>7</sup> Die von lokalen elektrischen Stromquellen im Gehirn erzeugten Magnetfelder superponieren gemäß den Maxwellschen Gesetzen auch außerhalb des Schädels, wo sie mit supraleitenden Quanteninterferenzelementen (SQUIDs) registriert werden können (Brenner et al. 1975, Teyler et al. 1975). Extrakraniale Feldstärken bewegen sich im Bereich von Femtotesla.

elektrische Felder durch die dielektrischen Eigenschaften des Gewebes (Blut, Nervengewebe, Haut, Schädel, siehe Pfurtscheller & Cooper 1975, Nunez 1981) verzerrt werden (Purcell 1965). Die meßtechnisch beste realisierbare Flächenauflösung aufgrund der tangentialen Leitungseigenschaften des Liquors, der Kopfhaut (Leitfähigkeiten siehe Kapitel 2) und nicht zuletzt der Elektrodenpaste beträgt nicht unter 2 cm (Srinivasan et al. 1999). Das entspricht einer Ableitung mit etwa 120 Skalpelektroden. Das verwendete 30-Kanal-Elektrodenarray erreicht daher einen Faktor  $\sqrt{\frac{30}{120}} = \frac{1}{2}$  der Auflösbarkeitsgrenze. Das anatomische Lokalisationspotential mag hinter dem anderer Methoden zurückbleiben; in Verbindung mit der exzellenten zeitlichen Auflösung des Signals ist die Möglichkeit *funktionell*-anatomischer Aussagen indes unübertroffen.

Die raumzeitliche Auflösung betreffend, wären MEG oder fMRI als Alternativen denkbar. Das MEG verbietet jedoch motorische Aufgabenstellungen an Klaviertastaturen, weil diese ferromagnetische Bestandteile besitzen, während das fMRI für auditorische musikalische Stimuli zu laute Eigengeräusche verursacht. Für beide Probleme gibt es inzwischen technische Lösungen, die sich jedoch zum Zeitpunkt der Anfertigung der vorliegenden Arbeit noch in der Entwicklung befanden.

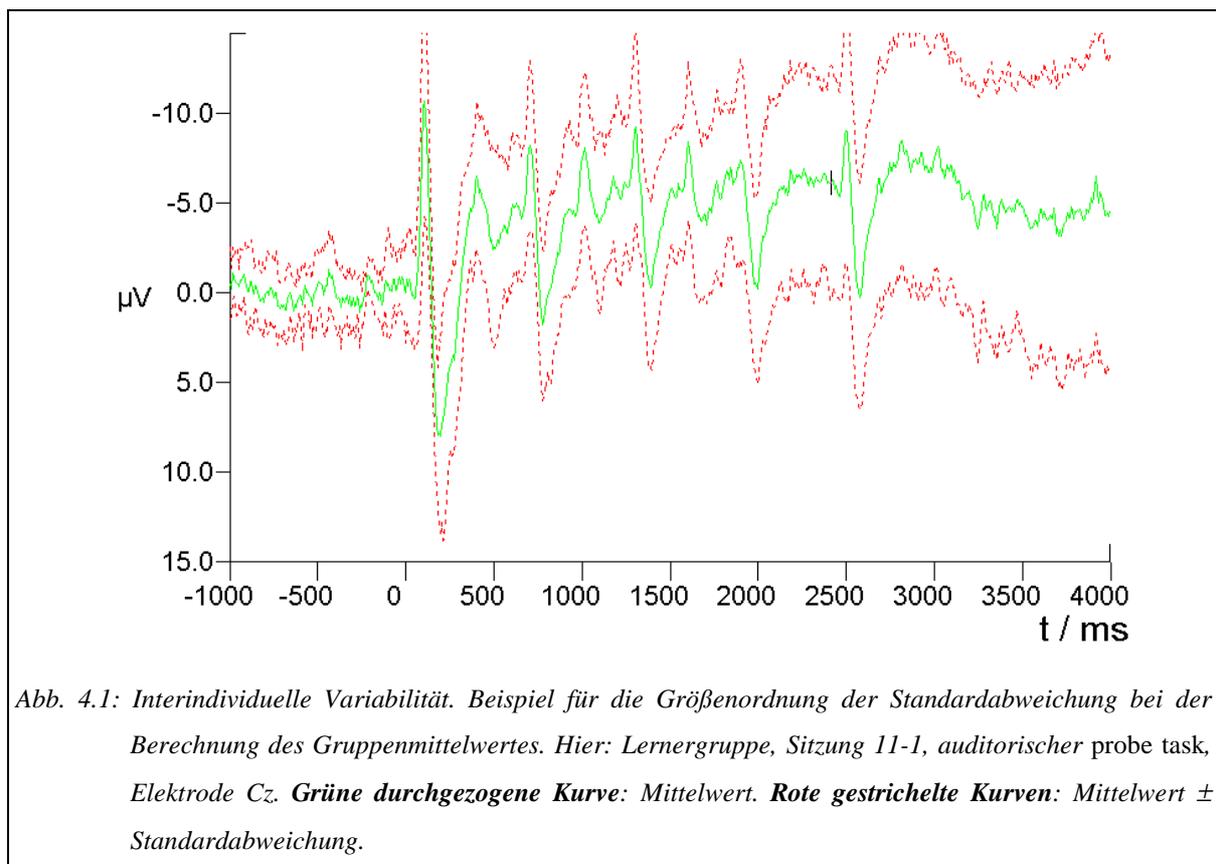
Unter Berücksichtigung aller genannter Randbedingungen kann das EEG mit seiner Kombination aus guter raumzeitlicher Auflösung, Nicht-Invasivität und guter Reproduzierbarkeit bei longitudinalen Versuchsdesigns und nicht zuletzt günstigen Kosten zur meßtechnischen Annäherungen an die Fragestellung als die Methode der Wahl angesehen werden.

### **4.1.3. Analyseverfahren**

#### **4.1.3.1. Interindividuelle Variabilität**

Die Komplexität der Kognitionsleistung der auditiven und motorischen Musikverarbeitung läßt erwarten, daß eine ausgeprägte Biographie- und Strategieabhängigkeit der kortikalen Aktivierungsmuster besteht. Selbst nach der strengen Reduktion des möglichen wechselwirkenden Parametersatzes auf einen einzigen wohlkontrollierten Effekt im Gruppenvergleich (siehe 4.1.1) kann es neben der Aktivierung eines „gemeinsamen Nenners“ zu individuell verzweigten Aktivierungsmustern kommen. Die Folge ist eine relativ große Streuung der Daten, wie in Abb. 4.1 exemplarisch gezeigt. Große Werte der Varianz traten vor allem bei den DC-

Aktivierungen und davon abgeleiteten Analysen (Ähnlichkeitsmaße) auf. Das ist auch der Grund dafür, daß die varianzanalytische statistische Bewertung der Daten nur in wenigen Tests signifikant wurde. Diejenigen Kanäle freilich (und damit die Areale), die sich im Gruppenvergleich als statistisch robust herauskristallisierten, sind damit Kandidaten für strategieinvariante, obligatorische Verarbeitungsmodulare im untersuchten Hypothesenkomplex. Die Gruppe der professionellen Pianisten wies ebenfalls interindividuell variable Aktivierungsmuster auf. Die Variabilität ist angesichts der Vielzahl verschiedener impliziter und expliziter Kenntnisse hochtrainierter Musiker, die beim Klavierspiel abgerufen werden könnten, nicht verwunderlich. Trotzdem fiel bei der Profigruppe eine verblüffende Einheitlichkeit der Ergebnisse aus der Kreuzkorrelationsanalyse auf, so daß es möglicherweise bei der divergierenden Vielfalt verschiedener Strategien dennoch konvergente Effekte gibt. D. h., daß es viele Wege geben könnte, das Musizieren zu lehren und zu erlernen, aber neuropsychologisch nur eine einzige oder wenige Arten, das Instrument tatsächlich zu spielen.



#### 4.1.3.2. Erstmalig eingesetzte Analysen

Die Anwendung des Skalarprodukts als Ähnlichkeitsmaß kortikaler Aktivierungsmuster bei verschiedenen Aufgabenstellungen und die pseudotopographische Auftragung von Abszissenwerten der Kreuzkorrelation (*CCLD*) sind im Rahmen der Arbeit am Projekt eingeführte Analyseideen.

Für beide liegt deshalb in der Literatur bis jetzt kein validierendes Material vor. Im kleineren Maßstab (Zellensembles) wurden sowohl vektorielle Verfahren als auch die Kreuzkorrelation erfolgreich eingesetzt (Nakajima & Homma 1987, Tatsuno et al. 1988). Für den Einsatz des Skalarprodukts und für ein *Mapping* von Kreuzkorrelationen konnte jedoch keine Quelle in der bekannten Literatur gefunden werden.

Eine Validation beider Methoden im Sinne einer klar psychometrisch kontrollierten Zuordnung zu kognitiven Korrelaten steht daher noch aus. Beide Verfahren waren, wie während der Vorarbeiten zu dieser Arbeit verifiziert werden konnte (Bangert & Altenmüller, in Vorbereitung), an Modelldaten in der Lage, Ergebnisse zu liefern, die den Hypothesen hinsichtlich Empfindlichkeit, Reproduzierbarkeit und Aussagekraft entsprachen. Physiologisch wurde eine Teilvalidation der Reproduzierbarkeit durch den Gruppenvergleich der beiden naiven Laiengruppen und durch eine zufällige Aufteilung der Profigruppe in zwei vergleichbare Subgruppen erbracht. Bei der funktionellen Deutung der *CCLD*-Topographien im Hinblick auf kognitive Funktionen ist allerdings größte Vorsicht geboten, da beispielsweise nicht eindeutig entschieden werden kann, ob auftretende Signallaufzeiten tatsächlich neuronalen oder rein oberflächenelektrischen Ursprungs sind (d. h. tangentielle Ausbreitung des EEG-Potentials auf der Kopfhaut). Hier sind im Einzelfall Abschätzungen der Ausbreitungsgeschwindigkeiten anhand der nach Geddes und Baker (1967) tabellierten spezifischen Impedanzen der verschiedenen Kopfgewebe notwendig.

Für die Zukunft ist eine intensive weitere Testung der Verfahren vorgesehen, insbesondere der Frage, ob die Analysen Zusatzinformationen zu möglichen Kombination bestehender Auswerteverfahren liefern können – ob es sich also um eine sinnvolle Ergänzung der EEG-Werkzeugsammlung handelt.

## 4.2. Diskussion der Ergebnisse

### 4.2.1. Studie 1: Transversaler Vergleich hochtrainierter Pianisten mit Nichtmusikern

#### 4.2.1.1. Verhaltensdaten

Der Versuchsteil (2), der dem kontrollierten Üben der Laien diene, wurde gleichwohl mit einigen der Profis durchgeführt. Obwohl dieser Versuchsteil für geübte Pianisten sicherlich keine echte Lernphase darstellt, also nicht zu einem Neuerwerb auditiv-sensomotorischer Kopplung führt, sind die Verhaltensdaten dennoch aufschlußreich. Wie man Abb. 4.2 entnehmen kann, ist eine Zuordnung des instrumentalen Ausbildungs- und Leistungsstandes durchaus nicht am Absolutwert der im Übeteil erreichten Leistung (*Level*) ablesbar, sondern eher am Zeitverlauf der Leistungskurven (relatives Verhältnis von zunächst linearem Anstieg und anschließendem exponentiellem Anwachsen).

Während beim Anfänger (schwarz) echtes Lernen vorliegt (exponentielle Sättigungskurve), zeigt der Berufspianist (grün) eine konstante Leistung mit einem durch die, vom kleinsten

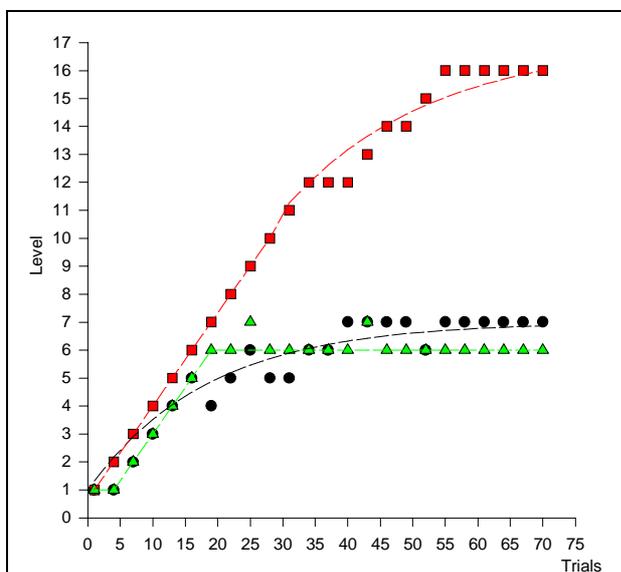


Abb. 4.2: Beispiel zur Unterscheidung von „Lernertypen“ anhand der Leistungskurven aus der Trainingsphase. **Schwarze Punkte:** Laie; **rote Quadrate:** Klavierstudentin aus dem ersten Hochschulsesemester; **grüne Dreiecke:** examinierter Hochschulabsolvent. Weitere Erläuterungen siehe Text.

Schwierigkeitsgrad beginnende, sukzessive Höherstufung des Versuchsalgorithmus bedingten „Knick“ mit anschließend konstanter Leistung. Die Studentin aus dem ersten Semester (rot) erreicht mühelos zunächst etwa *Level* 12 in linearem Anstieg, um dann sogar noch Übeverbesserungen zu zeigen (*Level* bleibt nicht konstant, sondern steigt quasi-exponentiell weiter). Auffallend ist hier, daß die Leistung des Profipianisten mit abgeschlossenen Hochschulstudium nicht notwendigerweise die der Studienanfängerin übertrifft – im Gegenteil schneidet er bei dieser speziellen Aufgabenstellung nicht einmal besser ab als der Laie. Die extremen Unterschiede der erreichten Gesamtleistung lassen sich auf die spezifischen Anforderun-

gen des experimentellen Paradigmas zurückführen: Gute Fähigkeiten in Gehörbildung und Improvisation verschaffen dem Probanden bei den auditiv präsentierten Vorgaben größere Vorteile als beispielsweise hochentwickelte Fähigkeiten im Literaturspiel, sei es vom Blatt oder auswendig. Die Streuung beruht also auf individuellen Übegewohnheiten.

#### **4.2.1.2. Elektrophysiologie**

Hören ohne Bewegen und Bewegen ohne Hören sind physisch völlig verschiedene Leistungen und erfordern unabhängige periphere sensorische und motorische Systeme. Auch auf kortikaler Ebene werden bei Nichtmusikern dissoziierte Verarbeitungspfade bereitgestellt, wie anhand der beiden *probe tasks* des Versuchsdesigns sowohl aus den DC-EEG-Daten als auch aus der Ähnlichkeitsanalyse und der Kreuzkorrelation ersichtlich ist.

Bei Menschen, die über Jahre hinweg täglich einige Stunden am Klavier üben, ist die Situation längst nicht so eindeutig. Der rein auditorische *probe task* löste bei den Teilnehmern der Profigruppe keineswegs nur die für auditorische Verarbeitung typischen kortikalen Aktivierungen aus. Vielmehr ließ sich in den DC-Topographien und in den *CCLD-Maps* eine Beteiligung solcher Areale erkennen, die normalerweise insbesondere mit motorischen Prozessen in Verbindung gebracht werden. Umgekehrt führte das willkürliche Niederdrücken von Tasten auf der stummen Klaviertastatur nicht zu einer alleinigen Aktivierung motorischer Hirnregionen, sondern in den DC-Daten wiederum zur Aktivierung eines verzweigten Netzwerks, das auch Areale einschloß, denen perzeptuelle Aufgaben zuzuordnen sind. Mehr noch: Die Aktivierungsmuster der Gleichspannungselektroenzephalographie sehen für beide *probe tasks* verblüffend ähnlich aus: ein Befund, der durch das normierte Skalarprodukt und weitere Mustervergleiche quantitativ gestützt wird. Im Gegensatz zu untrainierten, aber auch zu trainierten Laien (s. Studie 2) sind die Aktivierungsmuster für das „Nur-Hören“ und für das „Nur-Bewegen“ nahezu deckungsgleich, wie die eingeführte „Attraktor“-Darstellung zeigt. Außerdem erscheint das reiz- bzw. aktionsgetriggerte Aktivierungsmuster kaum variabel, denn die „Attraktor“-Flächen sind im Gegensatz zu denen der Laien auch im Gruppenmittel eng begrenzt. Auch in den Zeitreihen der Kreuzkorrelation zwischen den Elektroden C3 und F10 ist überraschend wenig Varianz in der Profigruppe erkennbar. Das völlige Fehlen einer  $\alpha$ -Oszillation, die bei Laien während der experimentellen Aufgaben auftritt, ist ein Indiz für den insgesamt hohen Grad an Desynchronisation und das somit hohe kognitive Vigilanzniveau.

Insbesondere ein Areal im frontotemporalen Übergangsbereich der rechten Hemisphäre, das weder primär auditorischen noch primär motorischen Funktionen zuzuordnen ist, wird bei beiden experimentellen Aufgabenstellungen reproduzierbar mitaktiviert. Dieses rechte frontotemporale Areal soll (entsprechend Kapitel 1) „rFTA“ abgekürzt werden.

Die Analyse der ereigniskorrelierten Potentiale N100 und P200, die systematisch von den Einzelnoten der auditorischen *probe tasks* evoziert wurden, erbrachte einige aufschlußreiche Ergebnisse. Für alle Gruppen waren interessanterweise Reaktionen auf *Zwischenachtel* in Abb. 3.9 auch bei denjenigen *Zwischenachteln* zu sehen, bei denen das Auftreten einer Note von der Reizsoftware *unterdrückt* wurde. Dieses Auftreten einer N1 trotz Fehlens des physischen Auslösers könnte auf das Vorhandensein interner Taktgeber bei der auditiven Verarbeitung repetitiver Zeitstrukturen deuten. Bei den professionellen Pianisten waren in manchen EEG-Kanälen sogar Sechzehntelpulsationen zu erahnen, wenn diese auch von phasenfesten  $\alpha$ -Oszillationen nicht zu unterscheiden wären. Erstmals beschrieben wurde das Phänomen einer ereigniskorrelierten Antwort auf das *Fehlen* eines erwarteten Ereignisses von Klinke und Mitarbeitern („*missing stimulus*“, Klinke et al. 1968, Picton & Hillyard 1974).

Die Gruppe der professionellen Pianisten hatte gegenüber der Anfängergruppe eine auf bis zu ~150 ms verkürzte Latenz der P<sub>200</sub>-Welle. Ob die Latenz von 150 ms speziell mit dem gewählten Notenabstand von 300 ms und der repetitiven rhythmischen Struktur der Melodien korreliert, kann nicht abgeschätzt werden, da als auditorische *probe tasks* nur Melodien mit dem konstanten Tempo von einem Achtel pro 300 ms vorlagen. Daher sind keine Aussagen darüber möglich, ob hier u. U. eine neuronale Oszillation (bestehend aus negativer N100 und positiver P200) vorliegt, die ihre Periodendauer der Repetitionsfrequenz eines akustischen Reizes anzupassen vermag. Bei den Laien erschien das P200-EKP im rechts-frontotemporalen Übergangsbereich um etwa 20 ms früher als in der Zentralregion. Dieser Effekt fehlte bei den professionellen Pianisten. Zusätzlich zu dem Phänomen, daß die Latenz der P200 bei ihnen insgesamt deutlich kürzer war als bei den Laien, tauchte die auditorisch evozierte P200-Welle nicht wie bei den Laien zunächst frontotemporal und anschließend zentral, sondern in all diesen Regionen nahezu zeitgleich auf.

Die Konstanz der Höhe und Latenz der N100 in allen Gruppen und in allen experimentellen Bedingungen ist, wie bereits im vorangegangenen Kapitel angesprochen, nicht überraschend, da es sich bei der N100 um das neuroelektrische Korrelat einer allgemeinen automatischen Orientierungsreaktion handelt, die unabhängig von Intensität, Qualität und sogar Modalität eines Reizes ausgelöst wird. Warum aber ausgerechnet die unmittelbar folgende P200-

Komponente empfindlich für eine auffällige Abhängigkeit vom Grad der Expertise im Klavierspiel sein soll, wird im Lichte der Erforschung von EKPs in den letzten Jahrzehnten verständlich: Es konnte gezeigt werden, daß die typischen Komponenten des ereigniskorrelierten Potentialverlaufs bestimmte Stufen der Reizverarbeitung widerspiegeln (Übersicht bei Rugg & Coles 1995): Die P1-Welle (bei ~50 ms) reflektiert die „Initialisierung“ und die N100-Welle (100 ms) die Weiterleitung der Stimulusinformation zu den kortikalen Zielstrukturen und unspezifische Orientierung (s. o.). Die P200-Komponente wird mit der eigentlichen Perception und das P300-Potential mit der kognitiven Auswertung des semantischen Informationsgehaltes des Reizes in Verbindung gebracht (Rugg & Coles 1995). Ist die Latenz der P200 also ein Indikator für die Geschwindigkeit und Effizienz der auditorischen Perzeptionsleistungen, so könnten diese Verarbeitungsleistungen durch Training stark verbessert werden, wie die vorliegenden Ergebnisse nahelegen. Es muß jedoch angenommen werden, daß diese optimierten Prozesse hochspezifisch nur bei akustischen Stimuli mit der Klangfarbe von Klaviertönen funktionieren. Im Rahmen dieser Arbeit wurden zwar an den Profipianisten keine EKPs auf weitere Klangfarben zusätzlich zum Klavierklang untersucht, aber in den Experimenten von Pantev und Mitarbeitern (2001) wurde die Spezifität der Hörverarbeitung für den Klangcharakter des jeweiligen über lange Jahre gespielten Instrumentes bereits in der primären auditorischen Rinde eindrucksvoll nachgewiesen.

Bei der Analyse der zeitabhängigen Kreuzkorrelation zwischen den Elektrodenpositionen F10 und C3 ergaben sich ebenfalls Gruppenunterschiede zwischen Anfängern und Profis: Bei den Laien traten periodische Nebenmaxima alle 100 ms auf. Diese Periodizität ist ein Indiz für eine  $\alpha$ -Oszillation (10 Hz) in beiden Kanälen, die bei den professionellen Musikern völlig fehlt. Eine sehr schwache mögliche Periodizität, die aufgrund dieses Fehlens zum Vorschein kommt, besitzt ein von  $\tau = 0$  verschiedenes Nebenmaximum bei  $\tau \approx 40$  ms. Handelt es sich um einen transienten Vorgang, so ist dies möglicherweise Ausdruck eines einmaligen (evtl. sensomotorischen) Signaltransfers von F10 nach C3. Sollte Periodizität vorhanden sein, so entspräche das *Delay* einer Oszillation im  $\beta$ -Band (25 Hz). Die erstgenannte Interpretation ist jedoch die wahrscheinlichere, da der Wert für  $\tau$  ausgezeichnet zu dem bei der EKP-Auswertung gefundenen Latenzunterschied der ereigniskorrelierten P200-Welle zwischen diesen beiden Elektrodenpositionen paßt. Nimmt man die verschiedenen Analyseverfahren zusammen, ergibt sich das wahrscheinliche Bild eines echten auditorisch-sensomotorischen Koaktivierungsprozesses, der bei professionellen Pianisten, nicht aber bei Nichtmusikern auftritt.

## 4.2.2. Studie 2: Auswirkungen eines fünfwöchigen Klaviertrainings – Vergleich von Lerner- und Kontrollgruppe

### 4.2.2.1. Verhaltensdaten

Die meßtechnische Auftrennung der komplexen Leistungsdaten beim Nachspielen der Melodieaufgaben in die MIDI-Parameter Tonhöhe, *Timing* und Anschlagsdynamik ist eine mehr oder weniger künstliche und findet sich im Gehirn offensichtlich nicht so eindeutig wieder. Zur Verhaltensleistung „Instrumentalspiel“ gehört zwar ohne Zweifel zumindest die Fähigkeit, den richtigen Ton zur richtigen Zeit in der richtigen Lautstärke zu spielen; bei der kognitiven Vorbereitung und Durchführung des motorischen Plans kann es indes zu Interferenzen zwischen der parallelen Verarbeitung dieser physikalisch unabhängigen, neuropsychologisch aber allem Anschein nach wechselwirkenden Parameter kommen. Schon die rein perzeptuelle Verarbeitung der melodischen Information musikalischer Phrasen wird stark durch ihre rhythmische Struktur beeinflusst (Nittono et al. 2000).

Im Nachspieltraining der longitudinalen Studie erzielten die Probanden der Kontrollgruppe deutlichere Verbesserungen als die Lernergruppe, was die Performanzparameter *Timing* und Dynamik betraf – vor allem sicherlich deshalb, weil sie sich, nachdem sie implizite oder explizite Kenntnis darüber erlangt hatten, daß ihnen ein tonhöhenkorrektes Nachspielen gar nicht möglich war, voll und ganz auf eben diese Aspekte *Timing* und Dynamik konzentrieren konnten. Die schlechteren Werte speziell bei der Reproduktion des korrekten *Timings*, die bei der Lernergruppe auftraten, gingen vor allen Dingen auf eine wahrscheinliche Interferenz mit dem *Feedback* der Tonhöhen zurück. Zu erklären ist dieser Effekt mit der zusätzlichen Verarbeitungszeit, die zum Tragen kommt, wenn der Abgleich mit einer Efferenzkopie ein Fehler-signal liefert. Vernimmt der Proband die Rückmeldung darüber, daß der unmittelbar zuvor gespielte Ton nicht die dem *Target* entsprechende Tonhöhe hat, so muß er das verbleibende Motorprogramm für den Rest der Sequenz anpassen; er muß sozusagen sein internes Kontextmodell an den veränderten Kontext adaptieren, was sich als ein „Stutzen“ oder Zögern vor der nächsten Note manifestiert. Dieses Zögern schlägt sich dann nachteilig im *Timing*fehler nieder. Im Bereich der Sprachproduktion finden sich direkte Parallelen zu diesem Interferenzeffekt bei Neumann (1982).

Auf eine Dissoziation von *Timing* und Abfolgeauswahl einer motorischen Sequenz deutet auch eine jüngere Studie von Sakai und Mitarbeitern hin (Sakai et al. 2000). Ein elegantes Paradigma ermöglichte ihnen den Nachweis, daß die Antwortselektion – in der vorliegenden Arbeit mit der Wahl vergleichbar, welche Klaviertaste als nächste zu drücken ist – in der Prä-

SMA und das Antwort*timing* im posterioren Cerebellum kontrolliert wird. Sind Selektion *und Timing* relevant, so ist zusätzlich der laterale prämotorische Kortex aktiv und damit ein Kandidat für die Integratorstruktur zwischen dem „Was“ und „Wann“ der Bewegung.

Das wirklich Bemerkenswerte an dem Interferenzeffekt ist aber, daß er auch in denjenigen Blöcken von Durchläufen auftrat, die der Ermittlung des Leistungsniveaus dienten (die jeweils ersten und letzten 10 Einzelaufgaben des Übeteils) – denjenigen Blöcken, in denen *kein* auditives *Feedback* präsentiert wurde. Könnte also der Interferenzeffekt nicht nur durch tatsächliches Hören, sondern auch durch sog. *Audiation* (eine aktive mentale auditive Repräsentation) ausgelöst werden?

Zwei Argumente sind zu bedenken. Erstens: Es dürfte sich dabei nicht um das imaginierte auditorische *Target* handeln, denn dieses entspräche ja genau der Efferenzkopie, so daß es beim Abgleich nicht zur Interferenz kommen sollte. Zweitens: Die Interferenz mit dem *Timing* (das Zögern) würde dann und nur dann auftreten, wenn das hypothetische innere Hören erst im Moment des Niederdrückens der Taste manifest würde. Stünde eine geeignete Information (ein Korrelat der Reafferenz) zum Vergleich mit der akustischen Vorgabe erst zum Zeitpunkt des Tastendrucks zur Verfügung, könnte der Interferenzeffekt induziert werden. Die Probanden „hören“ den Ton, wenn die Taste gedrückt wird, aber das Drücken der Taste ist notwendige Bedingung für die Evokation des mentalen auditorischen Bildes. Obwohl das Design des Experimentes ursprünglich nicht auf die Überprüfung einer solchen Hypothese ausgelegt war, zeigt sich hier ein starkes, wenn auch indirektes, experimentalpsychologisches Argument für ein Phänomen interner motorisch-auditorischer Integration. Vor allem die Hypothese, daß in zentralnervösen sensorischen und motorischen Systemen multiple unabhängige Modelle vorhanden sind, die Eigenschaften des Körpers und der Umwelt „simulieren“ können (Blakemore et al. 1998a, Wolpert & Kawato 1998, Wolpert et al. 1998), paßt zu dem gefundenen Interferenzeffekt. Offenbar kann hier ein auditorisches Reafferenzmodell der *Bewegungsausführung* (sog. „Werkzeugtransformation“; Houk 1980, Kalveram 1983, Wolpert & Kawato 1998) Fehler detektieren, die ein zweites, *bewegungsvorbereitendes* internes Modell, das vermutlich auf der Verarbeitung inverser Kinematik beruht, nicht meldet. Hier wäre allerdings eine vertiefende experimentelle Annäherung notwendig.

#### 4.2.2.2. Elektrophysiologie

Anfänger zeigten vor dem Training wie erwartet statt einer *Koaktivierung* isolierte aufgabenspezifische *Lokalaktivierungen*, und zwar bei den auditorischen *Tasks* eine überwiegende Aktivierung lateral-temporalen, zentraler und rechtsprävalenter frontaler Hirnrindengebiete und bei den fingermotorischen *Tasks* eine auf das engumschriebene linkshemisphärische handmotorische Feld sowie supplementäre Areale begrenzte Aktivitätszunahme.

Diese Muster waren bereits nach der ersten zwanzigminütigen Übesitzung nachweisbar moduliert. Die übebedingten Änderungen in der Aktivität des Parietallappens gingen bei der Lernergruppe im Verlauf der folgenden Wochen zurück, bei der Kontrollgruppe jedoch nicht. Umgekehrt verstärkte sich bei der Lernergruppe die Aktivität in frontalen Arealen. Diese Beobachtung bestätigt die Untersuchungen von Deiber und Mitarbeitern (1997), die nachweisen konnten, daß das zunehmende Internalisieren einer Repräsentation, die einen Satz von diskriminierbaren Stimuli (hier: Tonhöhen) eindeutig auf einen Satz von Antwortmöglichkeiten (hier: Tasten) abbildet, zu einer fortschreitenden Verlagerung der anfänglichen frontoparietalen Aktivierung in Richtung frontal führt. Bei der Kontrollgruppe, die bis zum Schluß bemüht war, eine solche Repräsentation der (allerdings nicht vorhandenen) Zuordnung zu etablieren, konnte ein Internalisierungsprozeß nicht in Gang kommen – daher die starke Beteiligung des Parietallappens auch am Ende der Trainingsphase. Bei der stummen Bewegungsaufgabe der rechten Hand war vor allem eine zunehmende Inhibition der sensomotorischen Rinde für die (nichttrainierte) linke Hand zu verzeichnen. Bei beiden Aufgabentypen stellte sich im Laufe der fünf Wochen eine gemeinsame, vor dem Training noch nicht oder nur schwach vorhandene rechtsanteriore Aktivierung ein, die auch in Studie 1 bei den professionellen Pianisten zu verzeichnen war.

Als eine weitere Folge des Trainings ist aus der Abb. 3.2 eine Abnahme der perimotorischen Negativierung im Bereich der supplementärmotorischen Area (SMA) zu ersehen. Dafür lassen sich zwei Gründe angeben: Die SMA ist eng beteiligt an der Speicherung und am Abruf komplexer Motorprogramme (vgl. Kapitel 1). Die ständig wechselnden Aufgabenstellungen des Übeprogramms erforderten aber nicht das dauerhafte Einspeichern einer immer wieder geübten festen Bewegungsabfolge, sondern vielmehr die Fähigkeit, immer neue *Targetsequenzen* schnell in korrespondierende Folgen von Muskelbefehlen zu „übersetzen“. Ein Abruf vorhandener fixierter Programme ist also im vorliegenden Fall gar nicht aufgabenrelevant. Der zweite Grund ist eine Erweiterung des ersten Arguments: Für auditorisch-motorische Prozesse bei der Sprachproduktion fanden Hirano und Mitarbeiter (1997) mit der PET-Technik, daß

beim Abruf vorprogrammierter Vokalisationssequenzen die SMA einbezogen wird (s. o.), bei *Feedback*-kritischen Vokalisationen jedoch nicht. Der hohe Stellenwert des *Feedback* im Klavierversuch steht demnach nicht im Widerspruch zum Fehlen einer signifikanten SMA-Aktivität.

Auch die Mitaktivierung des ipsilateralen (rechten) sensomotorischen Kortex (Abb. 3.2 b), welche die Bewegungsaufgabe vor dem Training noch begleitet hatte, wurde mit fortschreitendem Training zunehmend unterdrückt. Im Falle der ersten Einzelsitzung kann es sich um einen reinen Faszilitierungseffekt handeln, da die rechte Hand während des unmittelbar vorhergehenden Übens verstärkt und die linke überhaupt nicht bewegt worden war. Nach fünf Übesitzungen war die Abschwächung der ipsilateralen Aktivierung aber nach wie vor vorhanden und sogar noch prononcierter. Da ein Kurzzeitphänomen im Versuchsteil 1 der sechsten Sitzung unwahrscheinlich ist, könnte es sich hier um eine aktive Inhibition des ipsilateralen primären Motorkortex bei der Ausführung motorischer Sequenzen handeln, die kontextselektiv an der Klaviertastatur auftritt. In der Literatur wird verschiedentlich argumentiert, daß feinmotorisch trainierte und trainierende Versuchspersonen allgemein niedrigere primär- und supplementärmotorische Aktivierungswerte bei komplexen motorischen Aufgaben haben, weil aufgrund ihrer Fertigkeiten die gestellten Aufgaben für sie weniger komplex sind als für Kontrollpersonen eines ungeübten Normkollektivs (Pascual-Leone et al. 1995; speziell für Musiker: Jäncke et al. 2000, Krings et al. 2000). Der allgemeine Zusammenhang zwischen Komplexitätsgrad und motorischer Aktivierungsstärke ist bekannt (Niemann et al. 1992).

Beide Gruppen zeigten während der *probe tasks* eine  $\alpha$ -Oszillation, die den professionellen Pianisten fehlte. Mögliche Erklärungsansätze für das Phänomen hängen davon ab, ob es sich um eine interregionale (Kopplung von Rindengebieten) oder eine globale Oszillation (allgemeine Aufmerksamkeit) handelt. Die topographische Dominanz der  $\alpha$ -Aktivität im Okzipitallappen bei den Laien (ohne Abb.) unterstützt letztere Interpretation. Offensichtlich verarbeiten die Laien die passiven *probe tasks* im Gegensatz zu den Profis tatsächlich passiver und mit einem geringeren Maß an attentiver Hinwendung. Bei den Aufgaben der Übesitzungen (in Kapitel 3 nicht gezeigt) war die spektrale  $\alpha$ -Leistung übrigens vermindert, was diese Deutung unterstützt.

Die Hauptunterschiede der DC-Aktivierungsmuster zwischen den Gruppen ( $p < 0.01$ ) finden sich in den Elektroden C3 und F10. Die korrespondierenden Kortexareale kommen als Kandidaten für eine Beteiligung an sensomotorischer Integration in Frage – es sind die Areale, die bei den naiven Probanden während des Hörens (F10) und während des Bewegens (C3) aktiv

waren. Diese signifikanten Gruppendifferenzen nach dem Training spiegeln daher vermutlich genau die Fähigkeit wider, welche die Lernergruppe erlernt und die Kontrollgruppe nicht erlernt hatte.

Während sich bei der Lernergruppe eine deutliche Koaktivierung des sensomotorischen Handareals (beim Melodiehören) entwickelt hatte, fehlte diese bei der Kontrollgruppe. Obwohl die Kontrollpersonen ebenso extensiv (einige Tausend Male während der fünf Wochen) erfahren hatten, daß jeder Tastendruck ein akustisches Ereignis auslöst, bildete sich keine gemeinsame auditorische und motorische Repräsentation.

Es ist daher denkbar, daß eine „Semantik“, eine sinnvolle Organisation perzeptueller und motorischer Ereignisse eine Voraussetzung für die Entwicklung sensomotorischer Korepräsentation ist. Es ist bekannt, daß ein motorisches Programm nur unter eindeutiger Rückmeldung verbessert werden kann. Bei mehrdeutiger Rückmeldung können Bewegungsparameter nur dann adäquat adaptieren, wenn vorher unter eindeutiger Rückmeldung geübt wurde (Kalveram 1983). Bei der Kontrollgruppe war die Rückmeldung von Anfang an mehrdeutig. Eine physiologische Erklärung dafür bietet das sog. „*adaptive critic model of reinforcement learning*“ (Sutton & Barto 1981, Barto 1994), eine Erweiterung der Hebbschen Lernregel (vgl. 1.2.1). Dem Modell zufolge findet Hebbsches Lernen an neokortikalen und cerebellären Synapsen nur dann statt, wenn ein Fehlersignal eintrifft. Ist die Rückmeldung mehrdeutig, kann kein Fehlersignal ermittelt werden.

Bemerkenswert bleibt allerdings die Tatsache, daß die an Elektrode F10 gemessene Aktivierung bei der Kontrollgruppe nach der Trainingsphase sogar *zurückgegangen* war. Kann Training den Grad der Beteiligung eines kortikalen Areals an einer kognitiven Aufgabe verringern? Es stellt sich die Frage, ob die Kontrollprobanden im naiven Zustand tatsächlich naiv waren, oder ob latentes Vorwissen über das Klavier (sei es nur das Wissen, daß sich die Klaviertasten für die hohen Töne rechts und die für die tiefen links befinden) vorlag, das dann systematisch „verlernt“ wurde. Eine Antwort ist allerdings im Rahmen dieser Arbeit nicht möglich. Eine einfache und einleuchtende Interpretation der starken *Nicht*-Beteiligung des Areals ist vor dem Hintergrund des *selection-for-action*-Prinzips (vgl. 1.1.4.3) möglich und wird unten (s. 4.2.3.2) vorgestellt.

Die Elektrode F10 befindet sich unmittelbar über dem als „rFTA“ bezeichneten Areal, jenem Areal, das bei den professionellen Pianisten und bei der Lernergruppe nach dem Training sowohl in den perzeptuellen als auch in den motorischen *probe tasks* aktiviert wird. Es gibt zahlreiche Evidenzen dafür, daß rFTA-Komponenten von entscheidender Bedeutung für per-

zeptuelle Verarbeitung (Zatorre & Halpern 1993, Zatorre et al. 1994, Zatorre et al. 1996, Griffiths et al. 1998, Liégeois-Chauvel et al. 1998, Samson & Zatorre 1988, Tervaniemi et al. 1999a), Gedächtniskodierung (Zatorre & Samson 1991, Samson & Zatorre 1992, Zatorre et al. 1994), Imagination von Tonsequenzen bei musikalischen Laien (Zatorre & Halpern 1993, Halpern & Zatorre 1999, Halpern et al. 1999) und für imaginiertes Instrumentalspiel bei Berufsmusikern sind (Langheim et al. 1998).

Das gibt Anlaß zu folgender Überlegung: Warum ist die rFTA während imaginiertem Spiel bei professionellen Musikern aktiv? Könnte dieses Areal also, zusätzlich zu seiner Rolle bei der Perzeption musikalischer Sequenzen, an motorischer Programmierung, d. h. an der Vorbereitung von Bewegungssequenzen der Finger beteiligt sein?

Das technische Beherrschen eines Musikinstruments erfordert, die beabsichtigte Taste (bzw. Saite, o. ä.) zum richtigen Zeitpunkt mit der adäquaten Kraft (bzw. dem adäquaten Impuls, Luftdruck usw.) zu betätigen. Die Kontrollgruppe der Längsschnittstudie konnte, wie die Verhaltensdaten belegen, hohe zeitliche Akkuratess bei der Wiedergabe schneller komplexer rhythmischer Sequenzen (aus bis zu 12 Noten innerhalb von drei Sekunden) und ein genaues Gespür für die einzusetzenden Fingerkräfte entwickeln, ohne die rFTA zu aktivieren. Deshalb ist zu vermuten, daß die eigentliche Funktion der rFTA in der Verarbeitung lediglich der *sequentiellen Abfolge* von Tonmustern besteht, und daß die zeit- und kraftabhängigen Parameter der Musikproduktion an anderer Stelle im Gehirn verarbeitet werden (Penhune et al. 1998a). Das scheint zum Teil Läsionsbefunden zu widersprechen, die eine Beteiligung des rechten STG an der Perzeption rhythmischer Strukturen nahelegen (Peretz & Morais 1993). Allerdings betrafen diese Läsionen posteriore Anteile des Temporallappens, und es liegen einige Indizien für eine melodisch-zeitliche Dissoziation innerhalb des Temporalkortex vor (Peretz & Morais 1993, Liégeois-Chauvel et al. 1998).

#### **4.2.3. Anatomische Zuordnung der rechtsanterioren Aktivierung: Funktionelle Argumente**

Ob die zugrundeliegende Arbeitsweise der rFTA primär perzeptuellen, primär motorischen oder von Anfang an integrativen audiomotorischen Charakter hat, läßt sich aufgrund der Grenzen der räumlichen EEG-Auflösung im vorliegenden Experiment nicht eindeutig abgrenzen, da die gemessene Aktivität im Übergangsbereich zwischen dorsolateral-supraorbitalem Frontalkortex und Temporalpol auftritt. Wenn der Ursprung der Aktivität der Temporalpol ist,

handelt es sich wahrscheinlich um sekundäre oder tertiäre auditorische Verarbeitung; wenn die Quelle präfrontal (lateral-supraorbital) ist (wofür in den Daten ein leichter Trend zu erkennen ist), handelt es sich möglicherweise um ein *Interface*; ist die Aktivität aber rein dorsalen frontalen Ursprungs, könnte sie auch genuin motorisch sein. Für jede dieser Möglichkeiten finden sich Argumente in der Literatur<sup>8</sup>.

#### 4.2.3.1. Augenartefakt

Die dem angesprochenen Bezirk zugeordnete Elektrode F10 (und benachbarte) liegt sehr nahe am rechten Augapfel. Zudem sind in diesem Gebiet die Nettoamplituden des Skalppotentials oft sehr klein. Bei Aufgaben mit Sprachverarbeitung ist die Kontrolle der horizontalen Augenbewegungen besonders wichtig, da systematische Abweichung der Augen in eine Richtung auch bei sehr geringer Amplitude der Augenbewegung eine Hemisphärenlateralisation von negativen Gleichspannungspotentialen vortäuschen kann. In diesem Zusammenhang ist darauf hinzuweisen, daß nach einigen Studien Sprachverarbeitung zu vermehrten spontanen Augenbewegungen nach rechts führen soll (Raine et al. 1988). Andere Untersucher waren allerdings nicht in der Lage, diesen Effekt nachzuweisen (O'Gorman und Siddle 1981). Als Ursache der vermehrten Augenbewegungen nach rechts bei Sprachverarbeitung wurde von Kinsbourne (1972) ein Übergreifen der linksfrontalen Aktivität auf das linke Augenfeld vermutet. Sollte es einen analogen, aber spiegelverkehrten Effekt bei der Musikverarbeitung geben, so würden konjugierte Augenbewegungen nach links in DC-Ableitungen zu einer Zunahme der Oberflächennegativität in rechtsfrontalen und temporalen Ableitungen führen. Allerdings wäre in diesem Falle aufgrund der Dipoleigenschaften der Augäpfel nicht nur die

---

<sup>8</sup> Anmerkung zur Lokalisation: Der hochsignifikante Haupteffekt betrifft eine einzelne Elektrodenposition. Die Grenzen des räumlichen Auflösungsvermögens des EEG erlauben eine Eingrenzung der Anatomie nur über den Umweg funktioneller Überlegungen. Kortikale Gleichspannungspotentiale haben im Gegensatz zu fMRI- und PET-„Aktivierungen“ den Vorteil, daß sie nicht nur für Neuronenverbände empfindlich sind, die Aktionspotentiale erzeugen, sondern auch für massierte, unter der Entladungsschwelle bleibende Depolarisationen. Bedenkt man die umfangreichen kortiko-kortikalen Verbindungen zwischen Präfrontalem Kortex (dorsolateral und orbital) und Temporallappen – z. B. den Fasciculus uncinatus – ist die Annahme nicht abwegig, daß, wo fMRI neuronale Aktivität an einem Ende einer bestehenden Projektion mißt, das EEG auch elektrische Potentiale am anderen Ende detektieren kann. Im Falle melodischer Verarbeitung gibt es Hinweise auf ein verzweigtes fronto-temporales Netzwerk, in dem 1. der rechte STG an der perzeptuellen Analyse beteiligt ist, während 2. der rechte PFC Tonhöhenvergleiche anstellt, in dem aber 3. das aktive Melodiegedächtnis mit Interaktionen beider Strukturen einhergeht (Zatorre et al. 1994).

beobachtete Negativierung zu erwarten, sondern zusätzlich eine gegenüberliegende Positivierung (d. h. am „Wiedereintrittspunkt“ der Feldlinien in den Schädel). Da die Anzeichen für ein geschlossenes elektrisches Dipolfeld hier fehlen, ist die Annahme eines Augenartefakts zu verwerfen – das gemessene Oberflächenpotential ist tatsächlich kortikalen Ursprungs.

#### **4.2.3.2. Mögliche Beteiligung des Frontallappens**

Als entwicklungsgeschichtlich jüngster Teil des Zentralnervensystems insgesamt erfüllt das Stirnhirn ein breites Spektrum verschiedenster Aufgaben auf hoher Komplexitätsebene. Fortgeschrittene kognitive Konzepte vom Erlebnis des Ichbegriffs bis zu sozialer Kompetenz sind unter massiver Beteiligung des Frontallappens verwirklicht.

*Inferiorer Teil.* Die gelernten Melodieaufgaben mußten für die Dauer der Pause zwischen akustischer *Target*präsentation und Abfrage der Nachspielsequenz in Form einer auditorischen Kontur (abstrakte Ton-“Höhe“), einer Fingerabfolge oder einer visuell vorgestellten Tastenfolge gemerkt werden. Auf die genaue Art der Repräsentation wird im folgenden Abschnitt eingegangen. Wichtig ist hier die notwendige Beteiligung des Arbeitsgedächtnisses für die erlernte Fähigkeit. Der inferiore Abschnitt des *rechten* Frontallappens wird mit dem *räumlichen* Arbeitsgedächtnis in Verbindung gebracht (Courtney et al. 1998) und käme daher als Generatorstruktur für die registrierte rechtsanteriore Aktivität in Frage. Allerdings muß bedacht werden, daß auch die Aufgaben der Kontrollgruppe ohne Arbeitsgedächtnis-Enkodierung nicht lösbar gewesen wären. Die Melodieinformation war zwar irrelevant, aber die rhythmische Struktur mußte auf jeden Fall gespeichert werden.

Erinnern wir uns an den von Allport (1989) eingeführten Begriff der „*selection for action*“ (vgl. 1.1.4.3) und an die Erkenntnisse von Yingling und Skinner (1977), so läßt sich die auffallende *Nicht*-Aktivierung der rFTA (bzw. ihre immer schwächer werdende Aktivierung im Training) während der *probe tasks* bei der Kontrollgruppe einleuchtend erklären. Demnach besteht eine der Aufgaben des orbitalen Präfrontalen Kortex in der Unterdrückung aller irrelevanten Information im Sinne einer Inhibition bereits etablierter Handlungsalternativen (Fuster 1997). Eine Inhibition von irrelevanten Handlungsalternativen (falschen Tasten) war während des Trainings nicht nötig, denn da es auf die Tonhöhe nicht ankam, waren in der Nachspielübung alle Tasten gleichermaßen zulässig. Für die Lernergruppe jedoch war eine Inhibition derjenigen Tastendruckalternativen, die nicht der Vorgabe entsprachen, relevant. Auf synaptischer Ebene ist aktive Inhibition energetisch ebenso aufwendig wie Exzitation; eine massive inhibitorische Aktivität ist als Ursache des rFTA-Potentials bei den Lernern zumin-

dest in Betracht zu ziehen (auch wenn der letztlich effektive Generatormechanismus des DC-Potentials natürlich auf EPSPs beruht, s. Kapitel 2).

*Dorsolateraler Teil.* Der Hauptunterschied des Trainings der beiden Gruppen bestand darin, daß der Erwerb einer internalisierten Taste-Ton-Zuordnung für die Lernergruppe bedeutsam und für die Kontrollgruppe völlig irrelevant war. Die Vermutung liegt daher nahe, daß sich diese hochspezifischen erlernten und nur mit dem Parameter „interne Karte“ korrelierbaren Potentiale auf neuronale Aktivierung im dorsolateralen Präfrontalen Kortex (dPFC) zurückführen lassen, einen Hirnteil, der vermutlich bei vielen multisensorischen und sensomotorischen Integrationsprozessen eine Rolle spielt (tierexperimentelle Studien siehe z. B. Rizzolatti & Arbib 1998, Eiermann & Esser 1999, 2000). Eine aktuelle Untersuchung belegt die Bedeutung dieses Areals bei der Verarbeitung auditorischer Zielreize, wenn diese auf spezifische Antworten abgebildet werden müssen, wenn also eine abstrakte Karte angelegt werden muß (Hinton et al. 1999). Folgt man dieser Interpretation, so hätte die der rFTA-Aktivität zugrundeliegende Repräsentation sowohl auditorische als auch motorische Facetten.

*Dorsaler Teil.* Auch die Möglichkeit, daß die rFTA in erster Linie motorisch ist, läßt sich anhand bisheriger Literatur unterstützen, wenn die Ausdrücke Musikperzeption und Musikimagination einmal spekulativ durch *Sprach*perzeption und *Sprach*imagination substituiert werden. Hier kann ein Blick in die linke Hemisphäre durchaus erhellend sein: Auf dieser gegenüberliegenden Seite des Kortex befindet sich die Broca-Area, das Hauptgebiet sprachmotorischer Prozesse. Eine selektive Aktivierung der Broca-Area führt zu einer den vorliegenden Aktivierungsmustern sehr ähnlichen, jedoch spiegelverkehrten Topographie. Eine Zuordnung läßt sich für die beiden Studien dieser Arbeit nicht eindeutig vornehmen, da die rFTA-Aktivität bei den professionellen Pianisten weniger lateral erscheint als bei den fertig trainierten Laien. Funktionelle Analogien zur Sprachverarbeitung werden in 4.3.1 behandelt.

#### **4.2.3.3. Mögliche Beteiligung des Temporallappens**

Der Temporallappen, insbesondere der STG, wird reproduzierbar bei perzeptueller auditorischer Verarbeitung aktiv (Zatorre & Halpern 1993, Zatorre et al. 1994, Zatorre et al. 1996, Griffiths et al. 1998, Samson & Zatorre 1988). Dasselbe Gebiet beteiligt sich offenbar auch an musikalischer Imagination wie dem mentalen Absuchen von vorgestellten Melodien nach einem bestimmten Ton oder dem Gedächtnisabruf musikalischen Materials (Zatorre & Samson 1991, Zatorre & Halpern 1993, Zatorre et al. 1994, Zatorre et al. 1996, Halpern & Zatorre

1999, Halpern et al. 1999). Dies paßt zu der Hypothese, daß mentale Bilder von denselben Strukturen erzeugt werden, die auch für die Perzeption von Reizen derselben Modalität zuständig sind (Kosslyn 1980, 1987, Farah 1985, 1987, Finke 1985, Finke & Shepard 1986), auch wenn diese Ansicht nicht allgemein akzeptiert ist (Pylyshyn 1984, Chambers & Reisberg 1985). Handelt es sich um vorwiegend frequenzkritische Verarbeitung (Melodiefolgen), so ist reproduzierbar der rechte Temporallappen beteiligt (Zatorre 2000). Die rFTA ist ebenfalls beteiligt an mentalem Instrumentalspiel und – in der vorliegenden Arbeit – an lautlosem Spiel. Das widerspricht nicht notwendigerweise der Annahme, daß die rFTA vorwiegend sensorischen Charakter hat. Eine solche Aktivierung, die stilles oder vorgestelltes Spiel begleitet, könnte die Vorbereitung eines auditorischen Analysators auf das zu erwartende *Feedback*, also die Enkodierung einer Efferenzkopie, widerspiegeln.

### **4.3. Allgemeine Diskussion und Einordnung in die Literatur**

#### **4.3.1. Parallelen zur Neurophysiologie der Sprachproduktion**

Es mag überraschend erscheinen, daß auf den folgenden Seiten wiederholt wissenschaftliche Arbeiten aus dem Feld der Neurolinguistik zitiert werden. Bei intensiver Beschäftigung mit den neurophysiologischen und kognitionspsychologischen Grundlagen des Musizierens ist es fast nicht möglich, die Parallelen zur Artikulation zu übersehen. Schon ein rein phänomenologischer Vergleich offenbart Analogien: Sowohl das Sprechen als auch das Musizieren

- erfordern eine präzisionsmotorische Steuerung,
- stehen unter unmittelbarer auditorischer Kontrolle.

Die Theorien der Sprechartikulation sollen daher kurz umrissen werden.

Ein phonetischer Plan ist ein Motorprogramm auf einer noch sehr abstrakten Ebene, auf der die zu sprechende Silbenreihe nach rhythmischen und prosodischen Variablen, nach Rate und Lautstärke usw. parametrisiert ist (Gallistel 1980). Wie kann nun der phonetische Plan in koordinierte Aktivität der Effektorstrukturen umgesetzt werden? Die einfachste Vorstellung (MacNeilage 1970) ist die vom Motorprogramm als einer Folge von **Zielpositionen für die Muskulatur**, die nacheinander möglichst schnell realisiert werden. Die Hypothese impliziert

allerdings das Fehlen von intrinsischem *Timing* und Kontextunempfindlichkeit der Artikulation und steht damit im Widerspruch zu experimentellen Befunden.

Die **Masse-Feder-Theorie** (für Sprache: Lindblom 1963) versucht jeweils Agonisten und Antagonisten eines Gelenks wie Sprungfedern, die eine Ruhelage besitzen, zu behandeln. Hier werden nicht die Endstellungen der einzelnen Muskeln, sondern des gesamten Gelenks vorgegeben. Der Vorteil des Ansatzes gegenüber dem obigen besteht darin, daß nicht nur eine Vorgabemöglichkeit zum Erreichen einer bestimmten Stellung führen kann, sondern (durch antagonistisches Wechselspiel) eine ganze *Äquivalenzklasse*. Durch die Auswahlmöglichkeit läßt sich beliebiges Artikulations-*Timing* realisieren.

Kontextabhängige Kompensationsbewegungen sind aber erst möglich, wenn die motorischen Befehle abstrakter sind als muskuläre Zielvorgaben. Das Konzept der **Programmierung auditorischer Targets** geht davon aus, daß der Programmcode des Sprechers aus Abbildern der beabsichtigten *Lautstruktur* besteht (Nolan 1982, Stevens 1983). Die Theorie umgeht aber die Frage, wie im einzelnen die auszuführenden Bewegungen angesteuert werden und wie vor und während der Artikulation kompensatorische Anpassungen möglich sind.

Sprachsteuerung mit auditorischen *Targets* ist nur über **interne Referenzmodelle** (Arbib 1981) möglich, wie die folgende Überlegung zeigt. Kompensatorische Einstellungen des Artikulationsapparats (z. B. beim Sprechen mit einer Tabakpfeife zwischen den Zähnen) können bereits vor Beginn des Sprechens abgeschlossen sein, d. h. bevor ein *Feedback* über die akustischen Auswirkungen einer Kontextmanipulation verfügbar ist. Die Meldung über das veränderte Ansatzrohr erfolgt über orosensorische Propriozeption. Mithilfe eines internen Modells des gesamten Artikulationsapparats einschließlich aller physikalischer und besonders akustischer Parameter ist es dem Gehirn nun möglich, im voraus den Höreindruck zu „berechnen“, der entstehen würde, wenn dieses Ansatzrohr als Resonator benutzt würde. Dann kompensiert die Peripherie (z. B. Zungenstellung), worauf wiederum auf der Basis des propriozeptiven *Feedbacks* der Höreindruck abgeschätzt würde, und so weiter, bis eine zufriedenstellende Annäherung an das *Target* erreicht ist (Lindblom et al. 1979). Dann erst wird mit der Tonerzeugung begonnen. Dieses komplexe interne Modell muß durch jahrelanges Üben (indem man sich selbst beim Sprechen zuhört) erworben werden.

Die starke Verzahnung motorischer und korrelativer sensorischer Repräsentationen wird aus dem Gesagten deutlich. Aus der Theorie der Sprachproduktion durch mental modellierte auditorische *Targets* geht darüber hinaus die bekannte Motorthorie der Sprachwahrnehmung hervor (Lieberman 1995), die besagt, daß die Lautstruktur der Sprache nur verstanden werden

kann, wenn der Hörer ein Modell der artikulatorischen Bewegungen des Sprechers konstruiert und quasi mitspricht<sup>9</sup>. Die Parallelen zu den gefundenen Koaktivierungen im Klavierexperiment sind auffällig. Daher sollen bei der Deutung der Ergebnisse auch Quellen aus der experimentellen Erforschung des Sprechens berücksichtigt werden.

### 4.3.2. Hören ohne Schall – auditorische Imagination

Der im folgenden verwendete Begriff der Imagination soll nicht mit umgangssprachlichen und diffus definierten Konzepten wie „Vorstellung“, „Phantasie“, „Einbildungskraft“ usw. verwechselt werden. Gemeint ist das in der Experimentalpsychologie meist mit dem englischen *imagery* (nicht *imagination*) bezeichnete Konzept einer **internen Repräsentation, die perzept-ähnlich erfahren wird**. Imagination wird am häufigsten beim Abruf visueller Gedächtnisinhalte genutzt, die nicht gleichzeitig in explizit semantischer Form vorliegen bzw. nicht direkt aus anderen Fakten deduziert werden können. Visuelle Imagination tritt außerdem bei der Antizipation von Geschehnissen in der Umgebung und beim Entwurf von Handlungsplänen auf.

Allgemein gilt, daß Imagination die gleichen neurophysiologischen Substrate aktiviert, die auch an der Verarbeitung tatsächlicher Sinneseindrücke der entsprechenden Modalität beteiligt sind (Segal & Fusella 1970, Finke 1985). Kreiman und Mitarbeiter (2000) fanden bei Einzelzellableitungen am Menschen, daß fast alle visuell aktiven Neurone des Temporallappens, der Amygdala und des Hippocampus für reale und vorgestellte Bilder gleichermaßen selektiv sind. Janata (1999) konnte mit elektroenzephalographischen Methoden Hinweise auf eine Aktivierung des auditorischen Kortex bei der Imagination von Tönen sammeln.

Untersuchungen mit der Transkraniellen Magnetstimulation (Übersicht bei Halpern et al. 1999) belegen ebenfalls eine Beteiligung derselben Areale, die auch mit dem realen Hören verknüpft sind, an der bloßen Vorstellung von gesungenen Liedern: Bilaterale frontotemporale Areale bei Liedern mit verbalem Material (mit Text), und nur den rechten unilateralen Anteil bei Liedern, die keinen Text besitzen. Van Lare und Mitarbeiter (1999) erhoben fMRI-Daten in der Pause (!) zwischen zwei Stücken einer den Probanden wohlvertrauten CD. Die antizipatorische Imagination des folgenden Stückanfangs während der Pause führte zu einer

---

<sup>9</sup> Das Phänomen wird „Subvokalisation“ bzw. „Koartikulation“ genannt. Es handelt sich um eine Art „Analyse-durch-Synthese“-Prinzip und tritt nicht nur beim Verständnis *gesprochener*, sondern auch *gelesener* Sprache auf (Slowiaczek & Clifton 1980, Besner et al. 1981).

Aktivierung des rechten Temporalpols und des PFC, also der Areale, die auch in der vorliegenden Arbeit gefunden wurden. Auch der funktionelle Kontext (auditorische Imagination und antizipatorische Verarbeitung) weist Parallelen zur vorliegenden Studie auf.

Wie weit die Analogie zwischen vorgestelltem Objekt und real wahrgenommenen Objekt geht, wird deutlich an den Experimenten von Shepard und Metzler (1971) zur mentalen Rotation: Die Bearbeitungszeit für einen Perspektivenwechsel eines vorgestellten räumlichen Objekts ist um so größer, je größer der Winkel ist, um den das Objekt rotiert werden müßte. Das interne Modell eines Objekts scheint also auch mit den physikalischen Eigenschaften des realen Objekts (wie Ausdehnung im Raum, Trägheit usw.) ausgestattet zu sein, ohne daß sich diese für bestimmte Imaginationsaufgaben irrelevanten Eigenschaften bewußt umgehen ließen (Shepard & Cooper 1982). In der auditorischen Domäne existiert ein der mentalen Rotation analoger Effekt: Sollen Versuchspersonen aus der Erinnerung Aussagen über einen bestimmten Ton in einem ihnen bekannten Lied treffen, ist die Reaktionszeit um so länger, je später die Note im Lied vorkommt – gerade so, als müßte das gesamte Lied von Anfang an vor dem inneren Ohr im Originaltempo abgespielt werden (Halpern 1988).

Die Art und Weise, wie die präattentive bimodale Repräsentation von musikalischen Experten wahrgenommen wird, hat gewisse Parallelen zur mentalen Imagination von Musik. Die Repräsentationen physikalischer Stimuli, die eine bestimmte zeitliche Ausdehnung besitzen (Melodien), sind ihrerseits in der Zeit ausgedehnt. Diese allgemeine Regel gilt für auditorische Reize (Halpern 1988) genauso wie für visuelle (Shepard & Metzler 1971). Viele der teilnehmenden Probanden der Profigruppe berichten, daß das auditive Bild gleichsam vor dem inneren Ohr vorbeizieht, während gleichzeitig die mentalen Fingersätze ablaufen.

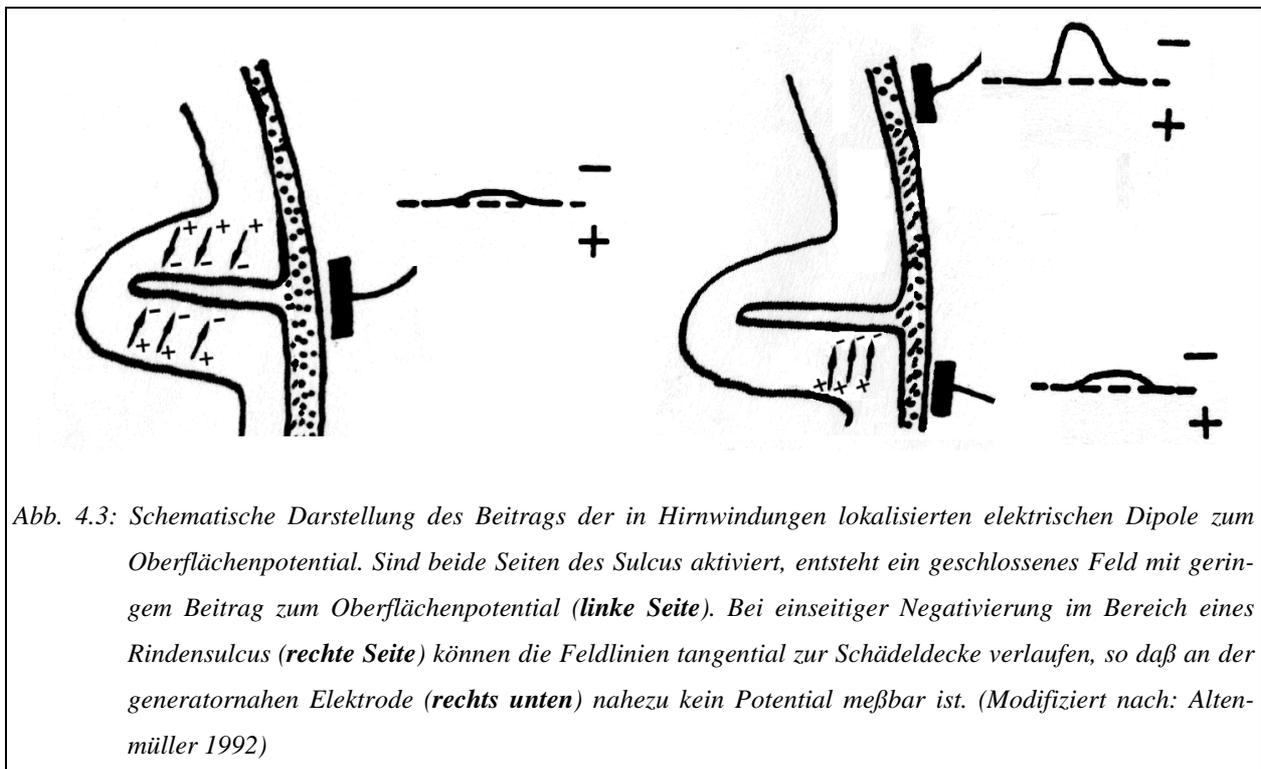
### **4.3.3. Auditorische Koaktivierung bei motorischen Leistungen**

Die trainingsinduzierte zunehmende Koaktivierung der rFTA bei lautlosen Bewegungsaufgaben am Klavier kann als Hinweis auf eine Beteiligung auditorischer Prozesse gelten, da das Areal im Zusammenhang mit sekundären und tertiären Verarbeitungsschritten auditorischer Musikverarbeitung steht (Zatorre und Samson 1991, Kölsch et al. 2000, Patel und Balaban 2000). Da sich bei der motorischen Koaktivierung während auditiver Reize die Aktivität in den *primären* Arealen gezeigt hatte (s. 4.3.5), stellt sich die Frage, warum in der umgekehrten Richtung nicht auch eine Beteiligung des *primären* auditorischen Kortex eindeutig nachweisbar ist.

Möglicherweise ist eine primärauditorische Koaktivierung durchaus vorhanden: Die während der Trainingswochen auftretenden Änderungen der perimotorischen Gleichspannungspotentiale in den temporalen Elektroden lassen einen Trend zu höherer Negativierung erkennen, sind aber nicht signifikant. Das schließt eine tatsächlich eintretende, möglicherweise massive auditorische Koaktivierung während der Bewegung aber nicht aus. Der Grund für das Fehlen eines robusten Effekts im DC-EEG kann rein methodischer Natur sein (Abb. 4.3): Die oberflächenelektrische Erfassung der Aktivierung des auditorischen Kortex stellt das EEG vor besondere Schwierigkeiten, da der größte Teil von AI und AII an der in die Lateralfurche des Neokortex einlaufenden Oberfläche des STG (Heschlsche Querwindung) gelegen ist, so daß flächennormal orientierte Dipole

- mit EEG-Elektroden aufgrund der Gewebetiefe schwächer registriert werden,
- an atypischen Elektrodenpositionen austretende Feldlinien besitzen und
- oft von transsulcal gegenüberliegenden aktiven Dipolen durch Feldsuperposition schlicht neutralisiert werden können (Kaufman et al. 1991).

Ob Koaktivierungsprozesse auch in der motorisch-auditorischen Projektionsrichtung vorhanden sind, läßt sich daher mit den Mitteln dieser Methode nicht zweifelsfrei belegen. Daß es aber für die Berichte aus dem persönlichen Erleben der meisten Konzertmusiker, die sehr



wohl „hören“, was sie lautlos oder mental „spielen“, ein neurophysiologisches Korrelat gibt, ist wahrscheinlich.

Das in diesem Zusammenhang von Paus und Mitarbeitern 1996 durchgeführte und in der Grundidee zu unserem völlig analoge PET-Experiment zur Sprachproduktion kann dafür als Indiz dienen: Das Produzieren von tonloser (geflüsterter) Sprache, die durch Meßgeräusche und zusätzliche Rauschmaskierung von den Versuchspersonen selbst nicht gehört werden konnte, führte trotzdem zu einer signifikanten Aktivierung des linken – sprachrelevanten – Planum temporale und des linken posterioren perisylvischen Kortex. Der Effekt wird nach Ansicht von Paus und Mitarbeitern ausgelöst durch motorisch-sensorischen Entladungen. Als weiteres, wenn auch schwächeres Indiz für die Möglichkeit des Auftretens motorisch-auditorischer Entladungen auf kortikaler Ebene kann die Reduktion des Habituationseffekts der auditorischen *Startle*-Reaktion während motorischer Präparationsphasen dienen (Valls-Solé et al. 1997).

#### **4.3.4. Bewegung ohne Mechanik – motorische Imagination**

Die Hypothese, daß praktisch alle Stufen neuronaler Bewegungskontrolle (mit Ausnahme der letzten, an die Effektoren ankoppelnden Stufe: der Pyramidenbahn) auch dann aktiv sind, wenn eine Bewegung nur mental simuliert wird, kann als experimentell belegt gelten (Beisteiner et al. 1995, Roth et al. 1996).

Für Musiker sind vergleichbare Effekte bei imaginiertem Spiel untersucht worden (Langheim et al. 1998, Vitouch et al. 1998). 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.

Mehr noch: Die beteiligten Bezirke werden bei motorischer Imagination nicht nur vergleichbar aktiviert, sondern sind darüber hinaus ebenso offen für plastische Veränderungen. Auch wenn Plastizitätseffekte bei tatsächlicher Bewegung stärker sind, sind sie bei imaginiertem Bewegung doch nachweisbar. 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).

Langheim und Mitarbeiter (1998) fanden bei Musikern im fMRI bei mentalem Instrumentalspiel gegenüber nicht-musikbezogener Audiation (Geräusche) bzw. nicht-musikbezogener imaginerter Bewegung eine zusätzliche Aktivität des rechten frontotemporalen Areals. Diese Beobachtung fügt sich gut in die Hypothesen und Ergebnisse der vorliegenden Arbeit ein.

#### **4.3.5. Motorische Koaktivierung bei auditiver Stimulation**

Im Klavierversuch zeigte sich (bei Pianisten und bei den Teilnehmern der Lernergruppe im Laufe des Trainings) eine Koaktivierung der sensomotorischen Rinde während der rein auditiven Stimuli. Die motorische Aktivierung ging nicht mit tatsächlichen neuromuskulären Entladungen einher, hatte also den Charakter einer das Hören begleitenden Bewegungsimagination. Die Analyse der perzeptionsbegleitenden evozierten P200-Welle während der Höraufgaben deutete zudem darauf hin, daß die motorische Koaktivierung bei den Klavier-Experten nahezu ohne Verzögerung gegenüber der Aktivierung der Hörareale auftritt, so daß sogar eine subkortikal abzweigende Projektion der auditorischen Information in Richtung der sensomotorischen Rinde in Betracht zu ziehen ist, wenn auch diese Hypothese nicht mit EEG-Techniken zu überprüfen ist.

Daß rein auditorisches, perzeptuelles Lernen die Performanz in einer dem Perzept zugeordneten motorischen Aufgabenstellung ohne direktes motorisches Üben verbessern kann (Meehan et al. 2000), ist ein Hinweis auf gemeinsame Enkodierung sensomotorischer Zusammenhänge.

Es erhebt sich die Frage, warum *motorische* Aktivität für Perzeption oder Imagination von Melodien überhaupt notwendig sein sollte. Seit Sokolov 1972 elektromyographische Reaktionen des Stimmapparats während mentaler Aufgaben und während des „inneren Monologs“ beobachtete, ist in der Neurolinguistik das Konzept der Subvokalisation populär. Smith und Mitarbeiter (1992) ließen ihre Versuchspersonen eine melodische Tonhöhendiskriminationsaufgabe (vgl. Halpern 1988) bei interferierendem irrelevanten auditorischen *Input* sowie bei blockierter Artikulation (durch sinnlose repetitive Kieferbewegungen bzw. experimentelle Knebelung; Hanley 1997) lösen. Ihre Ergebnisse unterstützen die Entdeckungen von Logie und Edworthy (1986) und belegen eine Art melodischer Subvokalisation, wobei in diesem Falle nicht subvokales Sprechen, sondern eher subvokales Singen gemeint ist.

Die motorische Koaktivierung, die in der vorliegenden Versuchsreihe im Anschluß an das Klaviertraining gefunden wurde, ist allerdings nicht rein stimmlicher Natur, weder in Bezug

auf die Artikulatoren noch auf die Broca-Area oder mögliche Broca-Analogien. Denn diese motorische Koaktivierung ist klar in der primären sensomotorischen Repräsentation der rechten Hand lokalisiert. Was hier also möglicherweise passiert, ist das Erstellen und Aufrechterhalten eines mentalen auditorischen Bildes nicht mittels subvokalem Singen, sondern vielmehr mittels *submotorischem* Spiel auf dem Klavier. Dies würde freilich ein sehr viel abstrakteres Konzept des Begriffs „Artikulatorstruktur“ erfordern, als bisher in der Erforschung des *phonologischen Loops*<sup>10</sup> üblich (MacKay 1992, Smith et al. 1992). Ein solches generalisiertes Modell wird allerdings unterstützt durch die Forschung von Wilson und Emmory (1997): Diese fanden Interferenzeffekte, wie sie typischerweise bei normalhörenden Probanden mit blockierter Artikulation auftreten (s. o.), auch bei geburtstauben Personen, wenn diese (z. B. durch repetitives Winken der Hände) daran gehindert wurden, submotorische Gebärdenzeichen auszuführen. In Falle der Taubstummen haben also die Hände alle experimentallypsychologisch nachweisbaren Aspekte von Artikulatoren übernommen. Die Vermutung liegt nahe, daß neben gesprochener Sprache nahezu jede Art überlernter audiomotorischer Leistung, die auf einem semantischen System beruht, in der Lage ist, ein neuronales Subsystem zu etablieren, das alle Merkmale auditorischer Imagination, eines *phonologischen Loops*, generalisierter Subvokalisation und motorisch unterstützter Perzeption aufweist. In dieser Betrachtungsweise wäre sogar bei Pianisten ein obligatorischer Zugang von Fingerbewegungen in den *phonologischen Loop* denkbar (bei Sprache gezeigt von Neisser 1967, Crowder & Morton 1969, Smith et al. 1992), der jedoch vermutlich auf eindeutig pianistische Kontexte beschränkt wäre. Die Hypothese ist sehr spekulativ, könnte aber getestet werden, indem man professionelle Pianisten einer melodischen Interferenzstudie aussetzt, bei der zusätzlich zu ihrem Stimmapparat auch ihre „artikulationsfähigen“ Hände blockiert würden (Bangert et al., in Vorbereitung).

---

<sup>10</sup> Das Konzept des *phonologischen Loops* stammt von Baddeley (1982, 1986, 1996). Der *phonologische Loop* dient zur vorübergehenden Aufrechterhaltung einer Information oder einer kleinen Anzahl von Informationen in mentaler lautsprachlich kodierter Form (inneres „Aufsagen“, z. B. Telefonnummern oder Einkaufslisten). Damit gilt der *phonologische Loop* als Komponente des Arbeitsgedächtnisses.

#### 4.3.6. Die Rolle der rFTA: Interface – Karte – Lexikon – Broca-Area?

Die rFTA ist, wie wir gesehen haben, nach einer angemessenen Übezeit sowohl beim Spiel ohne akustisches *Feedback* als auch beim reinen Melodiehören aktiv. Die Area scheint daher gleichermaßen an sensorischen und motorischen Zusammenhängen funktionell beteiligt zu sein. Es könnte sich also um ein Modul handeln, in dem sensomotorische Integration stattfindet.

Mit einem eleganten Interferenzparadigma bewies Kalakoski (1999), daß es unabhängig vom verbalen *phonologischen Loop* einen zweiten, musikalischen *phonologischen Loop* gibt. Die Relevanz des Arbeitsgedächtnisses für das Instrumentalspiel (s. o.) äußert sich in der Aufrechterhaltung des auditorischen *Targets* (das eigener Intention entstammen oder – wie hier – von außen vorgegeben sein kann) bis zur Vervollständigung des entsprechenden Motorprogramms. Das sensitive auditorische *Monitoring* der anschließenden motorischen Ausführung (und der Vergleich mit dem auditorischen mentalen *Target*-Bild im Arbeitsgedächtnis), das ein essentieller Mechanismus beim Erlernen eines Instruments ist, fördert wahrscheinlich eine starke Verknüpfung zwischen der internen Repräsentationen des „musikalischen Ohrs“ und der „musikalischen Hand“. Da die rFTA sowohl beim Hören als auch bei der Bewegung aktiviert wird, scheint das Areal 1. die Abfolge von Tonmustern zu verarbeiten, 2. diese im Arbeitsgedächtnis abzulegen und 3. zum Zwecke des Nachspielens aus dem Arbeitsgedächtnis abzurufen. Der wesentliche Punkt der Überlegung ist: Gespeichert wird ein Tonmuster. Abgerufen wird dagegen ein Motorprogramm. Das bedeutet, daß die rFTA wahrscheinlich Merkmale eines supramodalen (audiomotorischen) *Interface* aufweist.

Überdies wird diese Area bei der Kontrollgruppe offenbar nicht trainiert, so daß der Schluß naheliegt (s. 4.2.2.2), daß die Art der auditorisch-motorischen Zuordnung in einem abstrakten Raum entscheidend für die Etablierung des funktionellen Netzes ist. Ein solcher abstrakter „doppel-deutiger“ Raum, der einerseits durch Tonhöhen, andererseits durch die Geometrie der Klaviertastatur dimensioniert ist, braucht eine Abbildungsvorschrift, damit eine sensomotorische *Interface*-Funktion realisierbar ist. Eine solche Abbildung wäre, um im Bild des abstrakten Raumes zu bleiben, eine Vorschrift zur Koordinatentransformation zwischen der auditorischen und der sensomotorischen Repräsentation. Eine duale Repräsentation des abstrakten Raums sollte auch bei der Kontrollgruppe entstehen können – die Abbildungsvorschrift jedoch ist das Einzige, was dieser Gruppe vorenthalten bleibt. Die rFTA läßt sich folglich interpretieren als ein supramodales neuronales Netzwerk, das in der Lage ist, Musik in

Bewegung zu übersetzen. Die rFTA könnte der Sitz dessen sein, was je nach bemühter Analogie Abbildung, Transformation oder Landkarte genannt werden kann.

Jedes dieser Schlagwörter fällt in der Semiotik unter ein und dasselbe Konzept: das des Zeichenprozesses, d. h. das Konzept einer semantischen Belegung (Eco 1977). Mit funktionell bildgebenden Verfahren untersuchte kortikale Aktivierungen während sprachlicher lexiko-semantischer Aufgaben schließen den linken anterioren und inferioren Temporallappen und den linken inferioren Frontallappen ein (Übersicht bei Mummery et al. 1999). Die anatomische Eingrenzung deckt sich verblüffend mit den Ergebnissen des Klavierversuchs, wenn sie nicht die „falsche“ Hemisphäre beträfe. Allerdings ist die Überlegung legitim, ob homologe Areale der beiden Hirnhälften auch funktionelle Analogien aufweisen. Eine Zuschreibung lexiko-semantischer Funktion (Zuweisung von Ton-Bedeutungen zu Tasten-Zeichen) ist für die rFTA durchaus plausibel. Auch bei Kölsch (2000) findet sich eine Interpretation musikbezogener rechtsanteriorer Aktivierung im Sinne sprachparalleler semantischer Verarbeitung.

Wie weit läßt sich die Analogie zwischen rechtem und linken frontotemporalem Übergangsbereich strapazieren? Daß die rFTA auch das Gebiet einschließt, das in der linken Hemisphäre als Broca-Area bekannt ist, wurde bereits angesprochen. Auch das ist möglicherweise keine rein zufällige Parallele, was die folgende Tabelle (Tabelle 4.1) verdeutlichen soll:

<b>Sprache</b>	<b>Klavierspiel</b>
Sprachvorbereitung durch:	Motorprogrammierung durch:
Sequentielle Verkettung von Phonemen	Sequentielle Verkettung melodischer Elemente
Beteiligung der Broca-Area am Sprachverständnis	Sensomotorische Beteiligung der rFTA an der Melodieperzeption
Lexikalischer Zugriff	Taste-Ton-Abbildung
Zeitkritische auditive Verarbeitung	Melodische (≙ frequenzkritische) auditive Verarbeitung

*Tabelle 4.1: Parallelen zwischen sprach- und musikbezogener Perzeption und Motorik.*

Die Tabelle gibt außer den Parallelen auch Unterschiede an, die eine Erklärung für eine Hemisphärendissoziation der Verarbeitungsmodule liefern könnten.

Die bekannte „Motortheorie der Sprachperzeption“ (Lieberman 1995) postuliert, daß eine Analyse der akustischen Struktur der Sprache erst möglich ist durch Umkodierung in ein Motorprogramm, und findet experimentelle Bestätigung durch Arbeiten, die belegen können, daß Sprachverständnisprozesse nicht allein durch die klassische Wernicke-Area realisiert sind (Price et al. 1996, Aboitiz & Garcia 1997). Könnte also eine spekulative „rechte Broca-Area“

entsprechende abstrakte motorische Qualitäten besitzen? Pihan und Mitarbeiter (1997) konnten die Rolle des rFTA-Moduls bei der Perzeption der Sprachprosodie, also der affektiven verbalen Melodie, demonstrieren. Allgemein werden neueren Theorien zufolge auditorische Strukturen der linken kortikalen Hemisphäre als hochauflösende *Zeitanalysatoren* aufgefaßt, während *frequenzempfindliche* Analyse der rechten Hemisphäre zugeschrieben wird (Zatorre 2000).

Eine solche Dissoziation verknüpfter und gleichzeitig paralleler Module für die Dekomposition akustischen Materials könnte die Sensitivität von Sprach-/Tonhöhen-/Klangfarben-Interferenzstudien für das jeweilige experimentelle Design erklären (Murray 1968, Crowder & Morton 1969, Levy 1971, Salame & Baddeley 1982, 1989, Logie & Edworthy 1986, Jack 1990). Die „mentale Stimme“ des inneren Monologs ist keine einheitliche Entität, sondern kann in die unabhängigen Teilkomponenten Summen, Artikulieren usw. zerfallen (Smith et al. 1992). Es gibt also wahrscheinlich zwei Module mit „Broca-artiger“ Funktion, und es gibt wahrscheinlich sogar zwei neuronale Korrelate des *phonologischen Loop*. Sobald es jedoch zusätzlich zu den mentalen Prozessen zu physikalischen wie Vokalisation und Subvokalisation kommt, gibt es nur einen einzigen artikulatorischen Apparat, der dementsprechend empfindlich gegenüber Interferenzexperimenten ist.

#### **4.3.7. Automatische und präattentive Aktivierung**

Ein Punkt, auf den abschließend kurz eingegangen werden soll, ist der auffallende Automationscharakter der in der hier präsentierten Studie auftretenden Koaktivierungsphänomene. Die Kopplung auditorischer und motorischer Verarbeitung nach einigen Wochen des Trainings am Klavier stellt sich als so stark heraus, daß die experimentelle Anregung nur einer dieser beiden Teilrepräsentationen zu einer präattentiven Mitaktivierung der jeweils anderen führt. Das Auftreten der Koaktivierung hängt nicht vom Grad der attentiven Zuwendung zu den *probe tasks* ab; vielmehr werden die beteiligten Schaltkreise in jedem Fall reizkorreliert aktiv, auch unbewußt.

Ein möglicher Einwand, musikalisches Material sei viel zu komplex strukturiert, um auf vorbewußter Ebene erschöpfend neuronal ausgewertet zu werden, wäre ungerechtfertigt. Eine Vielzahl von Studien belegt, daß auf rein perzeptueller Ebene auch Klangreize hoher Komplexität automatisch und präattentiv vom menschlichen Gehirn analysiert werden können (Alho & Sinervo 1997, Tervaniemi et al. 1997, 1999a,b, Kölsch et al. 1999, 2000). Das läßt sich

im vorliegenden Experiment nicht zuletzt anhand der signifikant verkürzten Latenz der ereigniskorrelierten P200 bei den hochtrainierten Musikern belegen: Als rein exogene Komponente des Reaktionspotentials ist sie durch den Aktivationszustand des Gehirns nicht beeinflussbar und nur vom Reiz selber abhängig, wird also automatisch ausgelöst (Rugg & Coles 1995).

Der hohe Grad der Automatisierung der synchronen Aktivierung auditorischer und sensomotorischer Kortexareale deutet eine Antwort auf die Frage an, welcher Mechanismus die Ohr-Hand-Koordination so beschleunigen kann, daß die virtuosen technischen Leistungen konzertierender Pianisten möglich werden: Automatisation erlaubt Handeln, über das nicht mehr nachgedacht werden muß, und damit schnellere Motorik. Automatisierte Bewegungsabläufe implizieren jedoch nicht, daß zu ihrer Ausführung kein präzises und schnelles *Feedback* notwendig ist. Die letzte Instanz musikerzeugender Motorik ist die Musik selber, also die Beurteilung des Hörereignisses. Deshalb ist es plausibel, eine akustische und nicht eine kinästhetische Kodierung der Efferenzkopie des Klavierspiels anzunehmen (für Sprache vgl. Lackner 1974, Warren 1976, Zivin 1986, Reisberg et al. 1989).

Tatsächlich wurde bei den Berufsmusikern immer das gesamte integrierte Netzwerk aktiv, gleichgültig ob die gestellte Aufgabe rein auditorischer oder motorischer Natur war. Automatische Korepräsentation ist offenbar substantiell für die Musikausübung, denn sie erscheint ja nicht erst als Endresultat jahrelangen Übens. Im Gegenteil beginnt sie sich schon in den ersten Minuten des Trainings anzudeuten, ist nach wenigen Wochen konsolidiert und stellt möglicherweise die eigentliche Voraussetzung für jede Art von technischer Expertise dar, die über die Jahre erworben werden kann.

#### **4.3.8. Stabilität der Verknüpfungen**

Die Aussage, daß ein gewisser kognitiver Prozeß tatsächlich unbewußt abläuft, läßt sich auf der Grundlage physiologischer Daten niemals eindeutig treffen. Im vorliegenden Paradigma müssen neben den Anweisungen an die Teilnehmer und den nachträglichen introspektiven Aussagen der Versuchspersonen indirekte Hinweise für automatisierte Verarbeitung herangezogen werden. Eng verwoben ist die Frage nach Automatisierung mit der Frage nach der Stabilität der sich durch das Training herausbildenden Koaktivierungsprozessen. Handelt es sich um rein mental aufrechterhaltene Phänomene, oder liegt echte plastische Anpassung neuronaler Verbindungsstrukturen vor?

Die Effekte, die sich nach den ersten zwanzig Minuten des Übens einstellen, sind besonders schwierig zu interpretieren, da sich im Vergleich zum Zustand vor dem Üben mehrere Parameter geändert haben könnten: Die eine Meßreihe wurde zu Beginn, die andere am Ende einer EEG-Sitzung aufgenommen. Deshalb können Ermüdungsphänomene nicht ausgeschlossen werden. Umgekehrt ist durch die dazwischen liegende kognitiv fordernde Trainingseinheit auch eine Zunahme der allgemeinen Aufmerksamkeit denkbar. Es ist unter Umständen schwierig, Reize und Bewegungsmuster, die den gerade geübten gleichen, genauso unbeteiligt über sich ergehen zu lassen wie vor der intensiven Beschäftigung mit dem Übeteil. Daß es immerhin möglich ist, bei dem Zwanzig-Minuten-Effekt bereits mit dem *Einsetzen* plastischer Reorganisation zu tun zu haben, läßt sich vor dem Hintergrund vorhandener Arbeiten zur schnellen Plastizität nicht von der Hand weisen (Calford & Tweedale 1988, Allard et al. 1991, Calford et al. 1993, Nicoletis et al. 1993, Buchner et al. 1995, Classen et al. 1998).

Im letzten Abschnitt des Versuchsteils (2) des Experiments sollten die Versuchspersonen vorgespielte Melodien gleichbleibenden Schwierigkeitsgrades auf der stummen Tastatur wiedergeben. In dieser Bedingung zeigte sich bei den Anfängern ein Anstieg der Fehlerquote für Anordnungsfehler im Vergleich zu den professionellen Pianisten, offensichtlich aufgrund des fehlenden auditorischen *Feedbacks*<sup>11</sup>. Hier spiegelt sich möglicherweise die noch fehlende Stabilität der jetzt neu erworbenen auditorisch-sensomotorischen Kopplung wider. Schwierig ist auch die Beurteilung der Vorgänge zwischen zwei Übesitzungen, da in diesem Zeitfenster einerseits der experimentelle Zugriff nicht möglich ist, andererseits aber keineswegs vorausgesetzt werden darf, daß jetzt auch keine übebedingte Zustandsänderung des Gehirns erfolgt. Am Menschen ist dieser Effekt der motorischen Gedächtniskonsolidierung durch sechs Stunden des Nicht-Übens nach einer Übesitzung eindrucksvoll von Shadmehr und Holcomb (1997) demonstriert worden.

Ein direkter Beleg für die Vermutung, daß die Effekte einer einzelnen Trainingssitzung noch nicht stabil sind, und daß sich die Korepräsentation erst nach einigen Wochen konsolidiert, ist im Rahmen dieser Studie nicht zu erbringen, da sich keiner der Probanden am unmittelbar auf die erste Sitzung folgenden Tag einer EEG-Messung unterzog. Einige parallele Ergebnisse zur Plausibilität der Vermutung finden sich aber bei Liepert und Mitarbeitern (2000).

Karni und Mitarbeiter (1998) schlagen eine Erklärung für Diskrepanzen zwischen neurophysiologischen Daten und Verhaltensdaten vor: Ihre fMRI-Befunde zum langsamen und

---

<sup>11</sup> Für das *Timing* und die Anschlagdynamik war nach wie vor eine Rückkopplung möglich, und zwar über die somatosensorische Wahrnehmung.

schnellen Erwerb motorischer Fähigkeiten legen nahe, daß eine kurze und begrenzte Trainingserfahrung ausreichend sein kann, Performanzverbesserungen zu triggern, diese dann aber einige Zeit benötigen, um experimentell evident zu werden. Der Ansatz unterteilt den Erwerb motorischer Fertigkeiten in mehrere Stufen:

- Schnelles Lernen: eine anfängliche Verbesserung innerhalb einer einzigen Sitzung;
- Konsolidierungsperiode von mehreren Stunden (bis Tagen; Bjordahl et al. 1998) Dauer;
- Langsames Lernen: typischerweise mit inkrementellen, verzögerten Leistungsverbesserungen durch kontinuierliches Üben und Wiederholen.

Ist die Konsolidierung erreicht, bleiben die physiologischen Änderungen ohne weiteres Training für mehrere Monate erhalten (Karni et al. 1998). Zur Überprüfung der Hypothese, ob die Trainingsdauer von fünf Wochen ausreichend für das Erreichen des Konsolidierungsniveaus ist, wurde eine Versuchsperson der Lernergruppe nach Verstreichen eines Zeitraumes von 15 Monaten ohne weiteres Üben und ohne vergleichbare Beschäftigung mit musikalischen Trainingsinhalten erneut zur EEG-Messung im *probe task*-Paradigma eingeladen. Die im Vergleich zum naiven Zustand noch immer erhaltenen aufgabenkorrelierten Aktivierungen sind in Abb. 4.4 zu sehen. Tatsächlich kommt es während der Höraufgabe noch immer zu einer vorbewußten Koaktivierung kontralateraler prämotorischer und motorischer Areale (mit Potentialdifferenzen zwischen -10 und -15  $\mu\text{V}$ ) und in beiden *probe tasks* zu einer leichten Aktivierung im Bereich der rFTA.

Erstaunlicherweise konnten die Anfänger schon während der ersten Übesitzung nachweisbare auditorisch-sensomotorische Koaktivierungsprozesse erwerben. Diese sind jedoch noch nicht in stabilen neuronalen Schaltkreisen repräsentiert, wie die Analyse der Verhaltensdaten gezeigt hat. Sie scheinen also noch unter der Kontrolle stark aufmerksamkeitsgesteuerter kognitiver Strategien abzulaufen. Dennoch deutet das Auftreten der Korepräsentation bereits im frühesten Stadium des Erwerbs pianistischer Fähigkeiten 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.

Bei professionellen Pianisten zeigt sich eine so starke Verzahnung von Hörarealen und Motorkortex, daß schon die Reizung nur einer der beiden Strukturen ausreicht, um die jeweils andere automatisch mitzuaktivieren. Die an der Integration beteiligten Areale erstrecken sich dabei über sensorische, motorische und assoziative Hirnrindengebiete. Die Verteilungsmuster

der Aktivierung sind sehr ähnlich, unabhängig davon, ob es sich bei den Aufgabenstellungen um rein auditorische oder rein willkürmotorische Aufgaben handelt. Diese Koaktivierungsschaltkreise scheinen durch das jahrelange Training bereits weitgehend automatisiert.

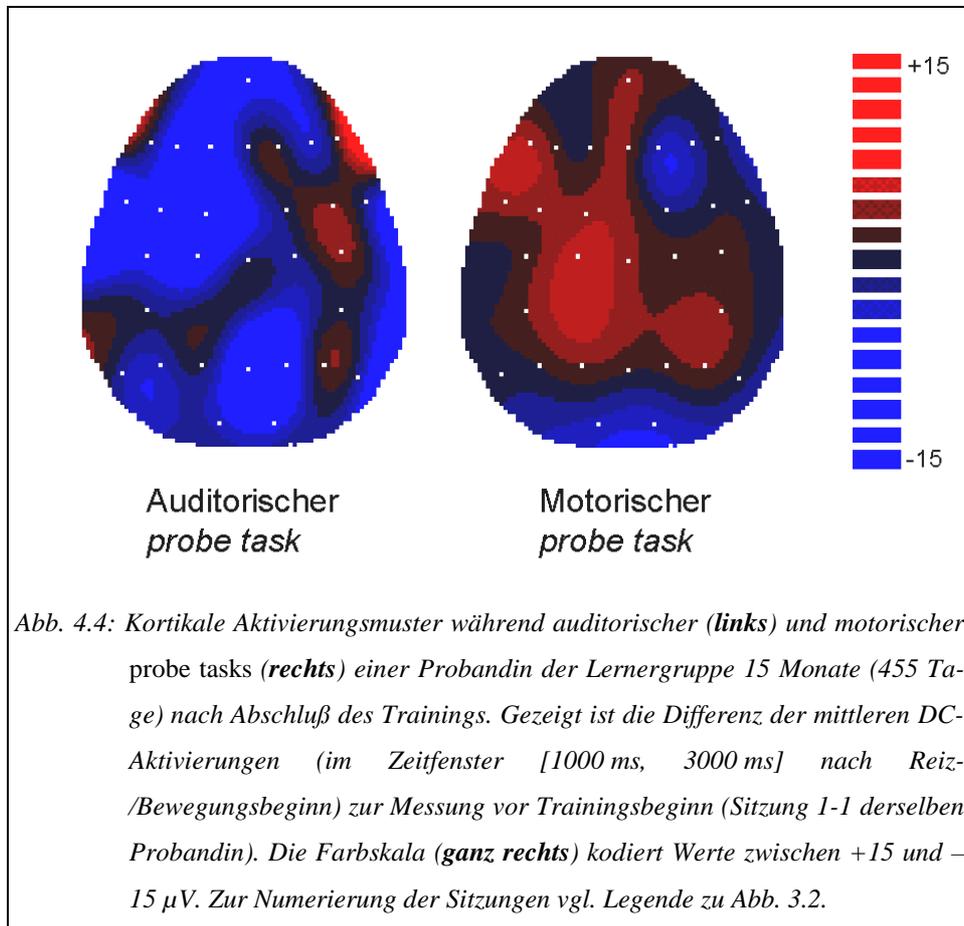


Abb. 4.4: Kortikale Aktivierungsmuster während auditorischer (**links**) und motorischer probe tasks (**rechts**) einer Probandin der Lernergruppe 15 Monate (455 Tage) nach Abschluß des Trainings. Gezeigt ist die Differenz der mittleren DC-Aktivierungen (im Zeitfenster [1000 ms, 3000 ms] nach Reiz-/Bewegungsbeginn) zur Messung vor Trainingsbeginn (Sitzung 1-1 derselben Probandin). Die Farbskala (**ganz rechts**) kodiert Werte zwischen +15 und -15  $\mu\text{V}$ . Zur Numerierung der Sitzungen vgl. Legende zu Abb. 3.2.



#### 4.4. *Schluß*

Die wesentlichen in diesem Kapitel entwickelten Schlußfolgerungen sollen noch einmal kurz zusammengefaßt werden. Die verschiedenen eingesetzten Analysemethoden führen zu einem konsistenten Gesamtbild, das eine widerspruchsfreie Interpretation der Befunde erlaubt. Die diskutierten Ergebnisse fügen sich gut in das zum Themenkomplex bestehende Schrifttum ein und tragen (am Modell der Musikverarbeitung) eine wesentliche Ergänzung zum funktionellen Verständnis allgemeiner sensomotorischer kortikaler Prozesse bei. Die in Kapitel 1 aufgestellten Arbeitshypothesen können auf der Basis des erhobenen Datenmaterials als verifiziert gelten.

1. Ein entscheidendes Merkmal der mentalen Repräsentation der auditorisch-motorischen Fertigkeiten bei Musikern scheint zu sein, daß die zugrundeliegenden kortikalen Strukturen in immer gleicher Weise und simultan aktiviert werden, auch wenn einer der Aspekte des Instrumentalspiels (Instrumentalklang, Willkürmotorik) physisch gar nicht vorhanden ist.
2. Das Phänomen der Koaktivierung gehört zu den in den frühesten Stadien des Übens implizit erworbenen Änderungen kortikaler Aktivität. Es ist nach bereits zwanzig Minuten nachweisbar und kann nach fünf Wochen als dauerhaft konsolidiert bezeichnet werden.
3. Über mehrere Jahre fortgesetztes Üben führt dazu, daß die kortikalen Muster, die beim Hören ohne Bewegung und beim Bewegen ohne Hören evoziert werden, nahezu identisch sind.
4. Die Verarbeitung der mentalen Transformation auditorischer in motorische Koordinaten (das „Taste-Ton-Interface“) findet wahrscheinlich in einem umschriebenen Areal im frontotemporalen Übergangsbereich der rechten Gehirnhälfte statt.

Heard melodies are sweet, but those unheard  
Are sweeter ; therefore, ye soft pipes, play on ;  
Not to the sensual ear, but, more endear'd,  
Pipe to the spirit ditties of no tone.

J. Keats, aus „Ode on a Grecian Urn“ (1820)



## 5. Zusammenfassung

Die vorgelegte Arbeit belegt Prinzipien kortikaler sensomotorischer Integration und der Dynamik kortikaler Plastizität bei deren Erwerb anhand des Klavierspiels als Modell für ein auditorisch kontrolliertes Motorsystem mit hohen Anforderungen an schnelle und präzise Koordination.

Neuere Erkenntnisse aus der bildgebenden Hirnforschung deuten auf eine Beteiligung frontaler und temporaler Kortexareale vor allem der rechten Gehirnhemisphäre an tatsächlicher und imaginiertes Perzeption und Produktion von Tonfolgen. Die bisherigen Studien bestanden allerdings zumeist in Querschnittsvergleichen zwischen Gruppen professionell Musikausübender und musikalischen Laien. Eine Aussage darüber, ob die gefundenen Gruppenunterschiede Folgen des jahrelangen Trainings sind oder bei übenden Anfängern bereits im Zeitfenster der Kurzzeitplastizität auftreten, ist in einem Querschnittsvergleich nicht möglich. Hauptziel der vorgelegten Arbeit war daher die Untersuchung der Veränderungen kortikaler elektrischer Aktivität, die sich (neben dem üblichen Vergleich zwischen Laien und Experten) im Verlauf der ersten Minuten und der ersten Wochen eines Klaviertrainings bei Anfängern ergeben. Das Experiment zielte besonders auf eine mögliche Integration von neuronalen Wahrnehmungs- und Handlungsrepräsentationen des Musikinstrumentes.

### *Methoden*

Kortikale Aktivierungsprozesse korrelieren mit einem Anstieg des oberflächennegativen Gleichspannungspotentials, welches nichtinvasiv mittels eines 32-Kanal-EEG-Verstärkers von der Kopfhaut abgeleitet werden kann. Das Design der Aufgabenstellungen für die Versuchspersonen (eine Profigruppe,  $n = 9$ , zwei Anfängergruppen: Lernergruppe,  $n = 9$ , Kontrollgruppe,  $n = 8$ ) beruhte auf einer künstlichen Dissoziation auditorischer und motorischer Parameter des Klavierspiels:

Versuchsteil (1): 120 Aufgaben, die entweder im passiven Anhören kurzer Melodiephrasen oder im willkürlichen Niederdrücken von Tasten auf einem stummgeschalteten Klavier bestanden.

Versuchsteil (2): Eine adaptive computerkontrollierte Trainingsphase, in der kurze auditorisch präsentierte Melodien nachgespielt werden sollten.

Versuchsteil (3): 120 dissoziierte Aufgaben, identisch zu (1).

Die beiden Laiengruppen arbeiteten über einen Zeitraum von fünf Wochen mit der Trainingssoftware. Die Kontrollgruppe unterschied sich in der experimentellen Behandlung von der Lernergruppe lediglich dadurch, daß eine Manipulation des Trainingsinstruments die Etablierung eines impliziten oder expliziten mentalen Zuordnungsrasters bestimmter Tonhöhen zu bestimmten Klaviertasten verhinderte.

Neben etablierten Verfahren zur Analyse von Multi-Channel-EEG-Zeitreihen (Ereigniskorrelierte Potentiale, DC-Topographien, Gruppenstatistik) wurden im Rahmen des Projekts zwei neue methodische Werkzeuge eingeführt: das normierte Skalarprodukt als Hilfsmittel zur quantitativen Ähnlichkeitsanalyse topographischer Aktivierungsmuster sowie ein Ansatz zur topographischen Interpolation von Signallaufzeiten aus der Kreuzkorrelationsanalyse. Zusätzlich wurden die am digitalen Klavier registrierten Verhaltensdaten einer detaillierten Auswertung unterzogen.

### *Ergebnisse*

a) *Querschnittsvergleich von Laien und professionellen Pianisten:* Die Hypothese, daß geübte Pianisten auf rein auditive Stimuli sensomotorische Aktivierungen zeigen und umgekehrt bei rein motorischen Übungen am stummen Klavier bereits auditorische Hirnareale mitaktivieren, konnte durch die Messungen bestätigt werden. Zusätzlich zur gleichzeitigen auditorisch-motorischen Aktivierung fanden sich ausgeprägte rechtslaterale anteriore DC-Potentiale (siehe b). Die kortikalen Aktivierungsmuster professioneller Pianisten bei Aufgaben mit pianistischem Kontext wiesen ein hohes Maß an Ähnlichkeit auf, gleichgültig ob die gestellten Aufgaben auf Wahrnehmung oder auf Handlung beschränkt waren.

b) *Längsschnittstudie an musikalischen Laien:* Klavierüben führte zu einem Anstieg des aufgabenkorrelierten Gleichspannungs-EEG bei den einfachen Hör- und Bewegungsaufgaben. Die Aktivierung zeigte sich vor allem in kontralateralen zentralen Arealen (bei Training mit der rechten Hand) und rechtsanterioren Arealen. Die beiden Aufgabensorten führten vor dem Training zu einer selektiven Aktivierung jeweils einer der beiden genannten Hirnregionen; nach dem Training wurden unabhängig von der Aufgabensorte beide Areale gemeinsam aktiviert. Der Effekt war bereits nach der ersten zwanzigminütigen Übesitzung zu beobachten und stabilisierte sich während des fünfwöchigen Trainings so weit, daß er ein Jahr nach Abschluß der Studie noch nachweisbar war, ohne daß inzwischen weiter trainiert worden war. Ein weiteres zentrales Ergebnis war die funktionelle Interpretation der rechtsanterioren EEG-Aktivität als Repräsentation der auditorisch-motorischen Zuordnungskarte von Tonhöhen zu Klaviertasten.

## 6. Literatur

- Aboitiz F, Garcia R (1997) The anatomy of language revisited. *Biol Res* 30(4): 171-83.
- Achim A, Marcantoni W (1997) Principal component analysis of event-related potentials: Misallocation of variance revisited. *Psychophysiology* 34: 597-606.
- Aertsen A, Preissl H (1991) *Dynamics of Activity and Connectivity in Physiological Neuronal Networks*. New York: VCH.
- Alho K, Sinervo N (1997) Präattentive processing of complex sound in th human brain. *Neurosci Lett* 233: 33-36.
- Allard T, Clark SA, Jenkins WM, Merzenich MM (1991) Reorganization of somatosensory area 3b representations in adult owl monkeys after digital syndactyly. *J Neurophysiol* 66: 1048-1058.
- Allport A (1989) Visual attention. In: Posner MI (ed) *Foundations of cognitive science*. Cambridge MA: MIT Press, 631-682.
- Altenmüller E (1986) Hirnelektrische Korrelate der cerebralen Musikverarbeitung beim Menschen. *Eur Arch Psychiatry Neurol Sci* 235(6): 342-54.
- Altenmüller E (1992) Kortikale Gleichspannungspotentiale als hirnelektrische Korrelate von Sprachfunktionen: Physiologie und Pathophysiologie. *Habil. Tübingen*.
- Altenmüller E (1993) Psychophysiology and the EEG. In: Niedermeyer E, Lopes da Silva F (eds) *Electroencephalography*. Baltimore: Williams & Wilkins, 597-613.
- Amunts K, Schlaug G, Jäncke L, Steinmetz H, Schleicher A, Dabringhaus A, Zilles K (1997) Motor Cortex and Hand Motor Skills: Structural Compliance in the Human Brain. *Human Brain Mapping* 5: 206-15.
- Andres FG, Mima T, Schulman AE, Dichgans J, Hallet M, Gerloff C (1999) Functional coupling of human cortical sensorimotor areas during bimanual skill acquisition *Brain* 122: 855-870.
- Arbib MA (1981) Perceptual structures and distributed motor control. In: Brooks V (ed) *Handbook of Physiology: The Nervous System 2: Motor control*. Bethesda: American Physiological Society.
- Asaad WF, Rainer G, Miller EK (1998) Neural activity in the primate prefrontal cortex during associative learning. *Neuron* 21: 1399-1407.
- Asaad WF, Rainer G, Miller EK (2000) Task-Specific Activity in the Primate Prefrontal Cortex. *J Neurophysiol* 84: 451-459.
- Awada KA, Jackson DR, Baumann SB, Williams JT, Wilton DR, Fink PW, Prasky BR (1998) Effect of conductivity uncertainties and modeling errors on EEG source localization using a 2-D model. *IEEE Trans Biomed Eng* 45(9): 1135-45.
- Baddeley AD (1986) *Working memory*. Oxford: Clarendon Press.
- Barto AG (1994) Reinforcement learning control. *Curr Opin Neurobiol* 4(6): 888-93.
- Bauer H, Korunka C, Leodolter M (1989) Technical requirements for high-quality scalp DC recordings. *Electroenc Clin Neurophysiol* 72: 545-547.
- Beisteiner R, Hollinger P, Lindinger G, Lang W, Berthoz A (1995) Mental representations of movements. Brain potentials associated with imagination of hand movements. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 96(2): 183-93.
- Berger H (1929) Über das Elektrenkephalogramm des Menschen, 1. Mitteilung. *Archiv f. Psychiatrie* 87: 527-570.
- Bertrand J, Bohoquez K, Pernier J (1994) Time-frequency filtering based on an invertible wavlet transform: An application to evoked potentials. *IEEE Trans Biomed Eng* 41: 77-88.
- Besner D, Davies J, Daniels S (1981) Reading for meaning. The effects of concurrent articulation. *Quart J Exp Psychol* 33: 415-437.
- Besson M, Fata F, Requin J (1994) Brain waves associated with musical incongruities differ for musicians and non-musicians. *Neurosci Lett* 168: 101-105.
- Bever TG, Chiarello RJ (1974) Cerebral dominance in musicians and nonmusicians. *Science* 185: 537-539.
- Binder JR, Frost JA, Hammeke TA, Cox RW, Rao SM, Prieto T (1997) Human brain language areas identified by functional magnetic resonance imaging. *J Neurosci* 17(1): 353-62.
- Bjardahl TS, Dimyan MA, Weinberger NM (1998) Induction of long-term receptive field plasticity in the auditory cortex of the waking guinea pig by stimulation of the nucleus basalis. *Behav Neurosci* 1998 112(3): 467-79.
- Blakemore SJ, Goodbody SJ, Wolpert DM (1998a) Predicting the consequences of our own actions: the role of sensorimotor context estimation. *J Neurosci* 18(18): 7511-7518.
- Blakemore SJ, Wolpert DM, Frith CD (1998b) Central cancellation of self-produced tickle sensation. *Nat Neurosci* 1: 635-640.
- Blom JL, Annefeldt M (1982) An electrode cap tested. *Electroenc Clin Neurophysiol* 54: 591-594.
- 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.
- Broadbent DE (1958) *Perception and Communication*. London: Pergamon.
- Brockwell PJ, Davis RA (1991) *Time series: Theory and Methods*. New York: Springer.

- Brodman K (1909) Vergleichende Localisationslehre der Großhirnrinde in ihren Prinzipien dargestellt auf Grund des Zellenbaues. Leipzig: JA Barth.
- Bronstein IN, Semendjajew KA. (1987) In: Grosche G, Ziegler V, Ziegler G (eds) Taschenbuch der Mathematik. Ffm: Harri Deutsch.
- Brooks VB (1981), ed. Motor control. Handbook of Physiology: The Nervous System II. Bethesda: American Physiological Society.
- Brosch M, Schulz A, Scheich H (1999) Processing of sound sequences in macaque auditory cortex: response enhancement. *J Neurophysiol* 82: 1542-1559.
- Brotchie P, Ianssek R, Horne MK (1991) Motor function of the monkey globus pallidus. 2. Cognitive aspects of movement and phasic neuronal activity. *Brain* 114: 1685-1702.
- Brugger P (1997) Variables that influence random generation: an update. *Percept Mot Skills* 84: 627-661.
- Brunia CH (1999) Neural aspects of anticipatory behavior. *Acta Psychol (Amst)* 101(2-3) 213-242.
- Büchel C, Coull JT, Friston KJ (1999) The predictive value of changes in effective connectivity for human learning. *Science* 283: 1538-1541.
- Buchner H, Kauert C, Radermacher I (1995) Short-term changes of finger representation at the somatosensory cortex in humans. *Neurosci Lett* 198(1): 57-59.
- Buonomano DV, Merzenich MM (1998) Cortical plasticity: from synapses to maps. *Annu Rev Neurosci* 21: 149-186.
- Calford MB, Tweedale R (1988) Immediate and chronic changes in responses of somatosensory cortex in adult flying-fox after digit amputation. *Nature* 332: 446-448.
- Calford MB, Rajan R, Irvine DR (1993) Rapid changes in the frequency tuning of neurons in cat auditory cortex resulting from pure-tone-induced temporary threshold shift. *Neuroscience* 55: 953-964.
- Cardenas VA, Yingling CD, Jewett D, Fein G (1995) a multi-channel, model-free method for estimation of event-related potential amplitudes and its comparison with dipole source localization. *J Med Eng Tech* 19: 88-89.
- Carpenter GA, Grossberg S (1991) Pattern Recognition by Self-Organizing Neural Networks. London: The MIT Press.
- Carpenter AF, Georgopoulos AP, Pellizzer G (1999) Motor cortical encoding of serial order in a context-recall task. *Science* 283: 1752-7.
- Caspers H (1959) Über die Beziehungen zwischen Dendritenpotential und Gleichspannungen an der Hirnrinde. *Pflügers Archiv* 269: 157-181.
- Caton R (1875) The electrical currents of the brain. *B M J* 2: 278.
- Chambers D, Reisberg D (1985) Can mental images be ambiguous? *Journal of Experimental Psychology. Hum Percept Perform* 11: 317-328.
- Chan AS, Ho YC, Cheung MC (1998) Music training improves verbal memory. *Nature* 396: 128.
- Chapman RM, McCrary JW (1995) EP component identification and measurement by principal component analysis. *Brain Cogn* 27: 288-310.
- Chertkow H, Murtha S (1997) PET activation and language. *Clin Neurosci* 4(2): 78-86.
- Cheyne D, Endo H, Takeda T, Weinberg H (1997) Sensory feedback contributes to early movement-evoked fields during voluntary finger movements in humans. *Brain Res* 771(2): 196-202.
- Clark SA, Allard T, Jenkins WM, Merzenich MM (1988) Receptive fields in the body surface map in adult cortex defined by temporally correlated inputs. *Nature* 332: 444-445.
- Classen J, Liepert J, Wise SP, Hallett M, Cohen LG (1998) Rapid plasticity of human cortical movement representation induced by practice. *J Neurophysiol* 79(2): 1117-1123.
- Cohen DH (1980) The functional neuroanatomy of a conditioned response. In: Thompson RF, Hicks LH, Shvyrovkov BV (eds) *Neural Mechanisms of Goal-Directed Behavior and Learning*. New York: Academic Press, 283-302.
- Cohen JD, Forman SD, Braver TS, Casey BJ, Servan-Schreiber D, Noll DC (1994) Activation of prefrontal cortex in a nonspatial working memory task with functional MRI. *Human Brain Mapping* 1: 293-304.
- Coker J (1997) Jerry Coker's Complete Method for Jazz Improvisation for All Instruments (revised edition). New York: Studio P.R., Inc.
- Conrad B, Matsunami K, Meyer-Lohmann J, Wiesendanger M, Brooks VB (1974) Cortical load compensation during voluntary elbow movements. *Brain Res* 71(2-3): 507-14.
- Cook DR, Flynn GW, Morehead JJ, Kaufman AN (1993) Phase-space action conservation for non-eikonal wave fields. *Physics Letters A* 174, 53.
- Cooper R, Osselson JW, Shaw JC (1980) EEG Technology. Boston: Butterworth.
- Courtney SM, Petit L, Maisog JM, Ungerleider LG, Haxby JV (1998) An area specialized for spatial working memory in human frontal cortex. *Science* 279: 1347-1351
- Crowder RG, Morton J (1969). Precategorical acoustical storage (PAS). *Perception and Psychophysics* 5: 365-373.
- 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.
- Cuffin BN, Cohen D (1979) Comparison of the magnetoencephalogram and electroencephalogram. *Electroenc Clin Neurophysiol* 47: 132-146.

- Dave AS, Yu AC, Margoliash D (1998). Behavioral state modulation of auditory activity in a vocal motor system. *Science* 282: 2250-4.
- Deiber MP, Wise SP, Honda M, Catalan MJ, Grafman J, Hallett M (1997). Frontal and parietal networks for conditional motor learning: a positron emission tomography study. *J Neurophysiol* 78(2): 977-991.
- Deutsch D (1978) Pitch memory: an advantage for the left-handed. *Science* 199: 559-60.
- Dominey PF, Ventre-Dominey J, Broussolle E, Jeannerod M (1995) Analogical transfer in sequence learning. Human and neural-network models of frontostriatal function. *Ann N Y Acad Sci* 15(769): 369-73.
- Donchin E, Heffley EF (1978) Multivariate analysis of event-related potential data: A tutorial review. In: Otto DA (ed) *Multidisciplinary perspectives in event-related brain potential research*. Washington DC: US Environmental Protection Agency, 555-572.
- Donoghue JP (1995) Plasticity of adult sensorimotor representations. *Curr Opin Neurobiol* 1995 5: 749-
- Donoghue JP, Hess G, Sanes G (1996) Substrates and mechanisms for learning in motor cortex. In: Bloedel J, Ebner T, Wise SP (eds) *Acquisition of Motor Behavior in Vertebrates*. Cambridge: MIT Press.
- Dunn AJ (1980) Neurochemistry of learning and memory: An evaluation of recent data. *Annu Rev Psychol* 31: 343-390.
- Eco U (1977) *Zeichen. Einführung in einen Begriff und seine Geschichte*. Frankfurt/Main: Suhrkamp.
- 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, Sterr A, Rockstroh B, Pantev C, Taub E (1998) Alteration of digital representations in somatosensory cortex in focal hand dystonia. *NeuroReport*. 9: 3571-3575
- Elbert T, Flor H, Birbaumer N, Knecht S, Hampson S, Larbig W, Taub E (1994) Extensive reorganization of the somatosensory cortex in adult humans after nervous system injury. *NeuroReport* 5: 2593-2597.
- 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.
- Elbert T, Sterr A, Flor H, Rockstroh B, Knecht S, Pantev C, Wienbruch C, Taub E (1997) Input-increase and input-decrease types of cortical reorganization after upper extremity amputation in humans. *Exp Brain Res* 117: 161-164.
- 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*.
- Eskandar EN, Assad JA (1999) Dissociation of visual, motor and predictive signals in parietal cortex during visual guidance. *Nat Neurosci* 2: 88-93.
- Evarts EV (1981) Role of the motor cortex in voluntary movements in primates. In: Brooks VB (ed.) *Handbook of Physiology: The Nervous System II. Motor control*. Bethesda: American Physiological Society. 1083-1120.
- Fabbro F, Brusaferrero A, Bava A (1990) Opposite musical-manual interference in young vs expert musicians. *Neuropsychologia* 28(8): 871-7.
- Farah MJ (1985). Psychophysical evidence for a shared representational medium for mental images and percepts. *Journal of Experimental Psychology: General*, 114, 91-103.
- Farah MJ (1988). Is visual imagery really visual? Overlooked evidence from neuropsychology. *Psychological Review*, 95, 307-317.
- 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.
- Finke RA (1985). Theories relating mental imagery to perception. *Psychol Bull* 98: 236-259.
- Finke RA, Shepard RN (1986). Visual functions of mental imagery. In K. R. Boff, L. Kaufman & J. P. Thomas (Eds.), *Handbook of perception and human performance*, 2: Cognitive processes and performance. New York: Wiley, 37.1-37.55.
- Flor H, Elbert T, Knecht S, Wienbruch C, Pantev C, Birbaumer N, Larbig W, Taub E (1995) Phantom-limb pain as a perceptual correlate of cortical reorganization following arm amputation. *Nature* 375: 482-484.
- Florence SL, Taub HB, Kaas JH (1998) Large-scale sprouting of cortical connections after peripheral injury in adult macaque monkeys. *Science* 282: 1117-21.
- Forsberg H, Kinoshita H, Eliasson AC, Johansson RS, Westling G, Gordon AM (1992) Development of human precision grip. II. Anticipatory control of isometric forces targeted for objects weight. *Exp Brain Res* 90: 393-398.
- Freeman WJ (1975) *Mass action in the Nervous System*. New York: Academic Press.
- Fuchs M, Wagner M, Wischmann HA, Dössel O (1995) Cortical current imaging by morphologically constrained reconstructions. In: Baumgartner C et al. (eds) *Biomagnetism: Fundamental Research and Clinical Applications*. Elsevier: Science IOS Press, 320-325.
- Fuller WA (1996) *Introduction to statistical time series*. New York: Wiley.
- Funahashi S, Inoue M, Kubota K (1997) Delay-period activity in the primate prefrontal cortex encoding multiple spatial positions and their order of presentation. *Behav Brain Res* 84: 203-23.
- Fuster JM (1980) *The Prefrontal Cortex*. New York: Raven Press.
- Fuster JM (1984) Behavioral electrophysiology of the prefrontal cortex. *Trend Neurosci* 7: 408-414.

- Fuster JM (1997) *The Prefrontal Cortex. Anatomy, Physiology, and Neuropsychology of the Frontal Lobe*. 3rd ed. Philadelphia: Lippincott Raven.
- Gallistel CR (1980) *The organization of action: A new synthesis*. Hillsdale: Lawrence Erlbaum.
- Gandolfo F, Mussa-Ivaldi FA, Bizzi E (1996) Motor learning by field approximation. *Proc Natl Acad Sci USA* 93: 3843-3846.
- Geddes LA, Baker LE (1967) The specific resistance of biological materials – a compendium of data for the biomedical engineer and physiologist. *Med Biol Eng* 5: 271-293.
- Georgopoulos AP, Ashe J, Smyrnis N, Taira M (1992) The motor cortex and the coding of force. *Science* 256: 1692-1695.
- Gerloff C, Grodd W, Altenmüller E, Kolb R, Naegel T, Klose U, Voigt K, Dichgans J (1996) Coregistration of EEG and fMRI in a Simple Motor Task. *Human Brain Mapping* 4: 199-209.
- Gevins AS (1984) Analysis of the electromagnetic signals of the human brain: Milestones, obstacles, and goals. *IEEE Trans Biomed Eng BME* 31: 833-850.
- Ghahramani Z, Wolpert DM (1997) Modular decomposition in visuomotor learning. *Nature* 386: 392-395.
- Glaser EM, Ruchkin DS (1996) *Principles of neurobiological signal analysis*. New York: Academic Press.
- Godde B, Stauffenberg B, Spengler F, Dinse HR (2000) Tactile coactivation-induced changes in spatial discrimination performance. *J Neurosci* 20(4): 1597-604.
- Goldberg G (1985) Supplementary motor area structure and function: Review and hypotheses. *Behav Brain Sci* 8: 567-616.
- Golub GH, Van Loan CF (1989) *Matrix Computations*. London: The Johns Hopkins University Press.
- Gordon AM, Westling G, Cole KJ, Johansson RS (1993) Memory representations underlying motor commands used during manipulation of common and novel objects. *J Neurophysiol* 69: 1789-1796.
- Gottlieb GL (1994) The generation of the efferent command and the importance of joint compliance in fast elbow movements. *Exp Brain Res* 97: 545-50.
- Gratton G, Coles MG, Donchin E (1983) A new method for off-line removal of ocular artifact. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 55(4): 468-84.
- Griffiths TD (2000) Musical hallucinosis in acquired deafness. *Brain* 123: 2065-2076.
- Griffiths TD, Büchel C, Frackowiak RS, Patterson RD (1998) Analysis of temporal structure in sound by the human brain. *Nature Neuroscience* 1: 422-427.
- Gross CG (1983) Visual functions of inferotemporal cortex. In: Jung R (ed) *Handbook of Sensory Physiology VIII/3*. New York: Springer.
- Grözinger B, Kornhuber HH, Kriebel J (1975) Methodological problems in the investigation of cerebral potentials preceding speech: determining the onset and suppressing artefacts caused by speech. *Neuropsychologia* 13(3):263-70.
- Haig AR, Gordon E, Hook S (1997) To scale or not to scale: McCarthy and Wood revisited. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 103(2): 323-5 .
- Halliday DM, Rosenberg JR, Amjad AM, Breeze P, Conway BA, Farmer SF (1995) A framework for the analysis of mixed time series/point process data – theory and application to the study of physiological tremor, single motor unit discharges and electromyograms. *Prog Biophys Mol Biol* 64: 237-278.
- Halpern AR (1988) Mental scanning in auditory imagery for songs. *Journal of Experimental Psychology. Learning Memory and Cognition*, 14(3): 434-43.
- Halpern AR, Pascual-Leone A, Maeda F, Schlaug G (1999) A Transcranial Magnetic Stimulation Study of Musical Imagery. *Proc CMI99 Oslo 1999*.
- Halpern AR, Zatorre RJ (1999) When that tune runs through your head: A PET investigation of auditory imagery for familiar melodies. *Cerebral Cortex* 9(7): 697-704.
- Hanley JR (1997). Does articulatory suppression remove the irrelevant speech effect? *Memory* 5(3): 423-431.
- Hartline PH (1985) Multimodal integration in the brain: Combining dissimilar views of the world. In: Brumwasser FS, Cohen M (eds) *Modes of Communication in the Nervous System*. New York: John Wiley and Sons.
- Hay JC, Pick HL (1966) Gaze-contingent prism adaptation: optical and motor factors. *J Exp Psych Hum Percept Perform* 72: 640-648.
- Haykin S (1991) *Adaptive Filter Theory*. New Jersey: Prentice-Hall.
- Hebb DO (1949) *The Organization of Behaviour*. New York: Wiley.
- Henderson CJ, Butler SR, Glass A (1975) The localization of equivalent dipoles of EEG sources by the application of electrical field theory. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 39(2): 117-30.
- Hesselmann N (1987) *Digitale Signalverarbeitung: Rechnergestützte Erfassung, Analyse und Weiterverarbeitung analoger Signale: Eine Einführung*. 2nd Ed. Würzburg: Vogel.
- Hikosaka O, Nakahara H, Rand MK, Sakai K, Lu X, Nakamura K, Miyachi S, Doya K (1999) Parallel neural networks for learning sequential procedures. *Trends Neurosci* 22(10): 464-71.
- Hinton SC, MacFall JR, McCarthy G (1999) Posterior and frontal activation by auditory targets and novel sounds: An event-related functional magnetic resonance imaging study. *Proc HBM99 Düsseldorf*.

- Hirano S, Kojima H, Naito Y, Honjo I, Kamoto Y, Okazawa H, Ishizu K, Yonekura Y, Nagahama H (1997) Cortical processing mechanism for vocalization with auditory verbal feedback. *Neuroreport* 8(9-10): 2379-82.
- Holst E, von Mittelstädt H (1950) Das Reafferenzprinzip. *Naturwissenschaften* 37, 464-476.
- Homann RW, Herman J, Purdy P (1987) Cerebral location of international 10-20 system electrode placement. *Electroenc Clin Neurophysiol* 66: 376-381.
- Horn E, ed (1983) Multimodal convergences in sensory systems. *Fortschr Zool* 28.
- Horn RA, Johnson CR (1985) *Matrix Analysis*. New York: Cambridge University Press.
- Houde JF, Jordan MI (1998) Sensorimotor Adaptation in Speech Production. *Science* 279: 1213-1216.
- Houk J (1980) Part III – Principles of system theory as applied to physiology. Chapter 7: Systems and models. Chapter 8: Homeostasis and control principles. In: Mountcastle V (ed) *Medical Physiology*, 14th ed., St.Louis: CV Mosby.
- Hreljac A (1993) The relationship between smoothness and performance during the practice of a lower limb obstacle avoidance task. *Biol Cybern* 68: 375-9.
- Hubel DH, Wiesel TN (1977) Ferrier lecture. Functional architecture of macaque monkey visual cortex. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 198(1130):1-59.
- 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.
- Hunt E (1985) Mathematical models of event-related potentials. *Psychophysiology* 22: 395-402.
- Iacoboni M, Woods RP, Mazziotta JC (1998) Bimodal (auditory and visual) left frontoparietal circuitry for sensorimotor integration and sensorimotor learning. *Brain* 121: 2135-43.
- Ingber L (1995) Statistical mechanics of multiple scales of neocortical interactions. In: Nunez PL (ed) *Neocortical Dynamics and Human EEG Rhythms*. New York: Oxford University Press.
- Ito M (1984) *The Cerebellum and Neural Control*. New York: Raven.
- Jack A (1990) Effects of instrumental music and environmental sounds on phonological short-term memory. Unpublished bachelor's thesis, University of Aberdeen, Aberdeen, Scotland.
- Janata P (1999) Neurophysiological Mechanisms Underlying Auditory Image Formation in Music. *Proc CMI99 Oslo*.
- Jäncke L, Schlaug G, Steinmetz H (1997) Hand skill asymmetry in professional musicians. *Brain Cogn* 34(3): 424-32.
- Jäncke L, Shah NJ, Peters M (2000) Cortical activations in primary and secondary motor areas for complex bimanual movements in professional pianaists. *Brain Res Cogn Brain Res* 2000 10: 177-183.
- Jasper HH (1958) The ten-twenty electrode system of the international federation. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 10, 371-375.
- Jeannerod M (1997) *The Cognitive Neuroscience of Action*. Oxford: Blackwell.
- Jenkins WM, Merzenich MM, Ochs MT, Allard T, Guic-Robles E (1990) Functional reorganization of primary somatosensory cortex in adult owl monkeys after behaviorally controlled tactile stimulation. *J Neurophysiol* 63: 82-104.
- Jenmalm P, Johansson RE (1997) Visual and somatosensory information about object shape control manipulative fingertip forces. *J Neurosci* 17: 4486-4499.
- Johnsrude IS, Penhune VB, Zatorre RJ (2000) Functional specificity in the right human auditory cortex for perceiving pitch direction. *Brain* 123: 155-163.
- Jones EG, Powell TPS (1970) An anatomical study of converging sensory pathways within cerebral cortex of the monkey. *Brain* 92: 477-502.
- Jones S (1998) Most complex sensorimotor task in existence. *The Daily Telegraph*, UK.
- Jonides J, Smith EE, Koeppel RA, Awh E, Minoshima S, Mintum MA (1993) Spatial working memory in humans as revealed by PET. *Nature* 363: 623-625.
- Kaas JH (1983) What, if anything, is SI? Organization of first somatosensory area of cortex. *Physiol Rev* 63: 206-231.
- Kaas JH (1995) The reorganization of sensory and motor maps in adult mammals. In: Gazzaniga MS (ed) *The cognitive neurosciences*. Cambridge, MA: MIT. 51-71.
- Kalakoski V (1999) Musical imagery and working memory. *Proc CMI-99 Oslo*.
- Kalaska J, Pomeranz B (1979) Chronic paw denervation causes an age-dependent appearance of novel responses from forearm in 'paw cortex' of kittens and adult cats. *J Neurophysiol* 42: 618-633.
- Kalveram KT (1983) Programmsteuerung und Parametervstellung bei einem sensumotorischen Lernvorgang. *Arch Psychol (Frankf)* 135(3): 245-55.
- Kamin LJ (1969) Predictability, surprise, attention, and conditioning. In Campbell BA, Church RM (eds) *Punishment and Aversive Behavior*. New York: Appleton-Century-Crofts.
- Karni A, Meyer G, Rey-Hipolito C, Jezzard P, Adams MM, Turner R, Ungerleider LG (1998) The acquisition of skilled motor performance: fast and slow experience-driven changes in primary motor cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A* 95(3): 861-8 .
- Kaufman L, Kaufman JH, Wang JZ (1991) On cortical folds and neuromagnetic fields. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 79(3): 211-26.

- Kawato M, Furawaka K, Suzuki R (1987) A hierarchical neural network model for the control and learning of voluntary movements. *Biol Cybern* 56: 1-17.
- Keele SW (1968) Movement control in skilled motor performance. *Psychol Bull* 70: 387-404.
- Kim J, Shadlen MN (1999) Neural correlates of a decision in the dorsolateral prefrontal cortex of the macaque. *Nat Neurosci* 2: 176-185.
- Kinsbourne M (1972) Eye and head turning indicates cerebral lateralization. *Science* 176(34):539-41.
- Klinke R, Frühstorfer H, Finkenzeller P (1968) Evoked responses as a function of external and stored information. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 25(2): 119-22.
- Knudsen EI, Esterly SD, Knudsen PF (1984) Monaural occlusion alters sound localization during a sensitive period in the barn owl. *J Neurosci* 4(4): 1001-11.
- Kohler I (1950) Development and alterations of the perceptual world: conditioned sensations. *Proc Aust Acad Sci* 227.
- Kölsch S, Schroger E, Tervaniemi M (1999). Superior pre-attentive auditory processing in musicians. *Neuroreport*, 10, 1309-1313.
- Kölsch S, Gunter T, Friederici AD, Schroger E (2000) Brain indices of music processing: „Nonmusicians“ are musical. *J Cogn Neurosci* 12(3): 520-41.
- Kornhuber HH, Deecke L (1965) Hirnpotentialänderungen bei Willkürbewegungen und passiven Bewegungen des Menschen: Bereitschaftspotential und reafferente Potentiale. *Pflügers Archiv* 284: 1-17.
- Kosko B (1992) *Neural Networks and Fuzzy Systems*. New Jersey: Prentice-Hall.
- Kosslyn SM (1980). *Image and mind*. Cambridge MA: Harvard University Press.
- Kosslyn SM (1987). Seeing and imaging in the cerebral hemispheres: A computational approach. *Psychological Review*, 94, 148-175.
- Kravitz JH, Yaffe F (1972) Conditioned adaptation to prismatic displacement with a tone as the conditional stimulus. *Percept Psychophys* 12: 305-308.
- Kreiman G, Koch C, Fried I (2000) Imagery neurons in the human brain. *Nature* 408: 357-361.
- Krings T, Töpper 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(3): 189-193.
- Kurata K, Tsuji T, Naraki S, Seino M, Abe Y (2000) Activation of the dorsal premotor cortex and pre-supplementary motor area of humans during an auditory conditional motor task. *J Neurophysiol* 84: 1667-1672.
- LaBerge D (1995) *Attentional processing*. Cambridge MA: Harvard University Press.
- Lackner J (1974) Speech production: Evidence for corollary discharge stabilization of perceptual mechanisms. *Percept Mot Skills*, 39, 899-902.
- Langheim FJ, Callicott JH, Mattav VS, Bertolino A, Frank JA, Weinberger DR (1998) Cortical systems activated during imagined musical performance. *Soc Neurosci Abstr* 24(1): 434.
- Lashley KS (1929) *Brain Mechanisms and Intelligence*. Chicago: University of Chicago Press.
- Levy B (1971) The role of articulation in auditory and visual short-term memory. *J Verb Learn Verb Beh* 10: 123-132.
- Lieberman A (1995) *Speech: A special code (learning, development, and conceptual change series)*. CIT Press.
- Liégeois-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.
- Liepert J, Graef S, Uhde I, Leidner O, Weiller C (2000) Training-induced changes of motor cortex representations in stroke patients. *Acta Neurol Scand* 101(5): 321-6.
- Lindblom B (1963) On vowel reduction. (Speech Transmission Laboratory Report 29). Stockholm: Royal Institute of Technology.
- Lindblom B, Lubker J, Gay T (1979) Formant frequencies of some fixed-mandible vowels and a model of speech motor programming by predictive simulation. *J Phonetics* 7: 147-161.
- Logie RH, Edworthy J (1986). Shared mechanisms in the processing of verbal and musical material. In: Russell DG, Marks D, Richardson J (eds) *Imagery II*. Dunedin, New Zealand: Human Performance Associates, 33-37.
- Lutzenberger W, Elbert T, Rockstroh B (1987) A brief tutorial on the implications of volume conduction for the interpretation of the EEG. *J Psychophysiol* 1: 81-89.
- MacKay DG (1992). Constraints of theories of inner speech. In Reisberg D (ed) *Auditory imagery*. Hillsdale: Lawrence Erlbaum Associates, 121-149.
- MacNeilage PF (1970) Motor control and serial ordering of speech. *Psych Rev* 77: 182-196.
- Marsden CD, Obeso JA (1994) The functions of the basal ganglia and the paradox of stereotaxic surgery in Parkinson's disease (with Comments). *Brain* 117: 877-897.
- McCarthy G, Wood CC (1985) Scalp distributions of event-related potentials: an ambiguity associated with analysis of variance models. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 62(3): 203-8.
- McCarthy G, Blamire AM, Puce A, Nobre AC, Bloch G, Hyder F, Goldman-Rakic P, Shulman RG (1994) Functional magnetic resonance imaging of human prefrontal cortex during a spatial working memory task. *Proc Natl Acad Sci* 91: 8690-8694.

- McGaugh JL (1987) Memory consolidation. In: Adelman G (ed) „Encyclopedia of Neuroscience“ Basel, Boston, Stuttgart: Birkhäuser, 636-7.
- McGaugh JL (2000) Memory--a century of consolidation. *Science* 287(5451):248-51.
- McKenna TM, Weinberger NM, Diamond DM (1989) Responses of single auditory cortical neurons to tone sequences. *Brain Res* 481(1): 142-153.
- Meegan DV, Aslin RN, Jacobs RA (2000) Motor timing learned without motor training. *Nat Neurosci* 3(9): 860-2.
- Merfeld DM, Zupan L, Peterka RJ (1999) Humans use internal model to estimate gravity and linear acceleration. *Nature* 398: 615-618.
- Merzenich MM, Nelson RJ, Stryker MP, Cynader MS, Schoppmann A, Zook JM (1984) Somatosensory cortical map changes following digit amputation in adult monkeys. *J Comp Neurol* 224: 591-605.
- Miall RC, Weir DJ, Wolpert DM, Stein JF (1993) Is the cerebellum a Smith predictor? *J Mot Behav* 25: 203-216.
- Miller GA (1956) The magical number seven, plus or minus two: Some limits on our capacity for processing information. *The Psychological Review* 63: 81-97.
- Milner AD, Goodale MA (1995) *The visual brain in action*. Oxford: Oxford University Press.
- Milner B (1962) Laterality effects in audition. In: Mountcastle VB (ed) *Interhemispheric relations and cerebral dominance*. Baltimore(MD): Johns Hopkins University Press, 177-95.
- Milner B (1974) Hemispheric specialization: scope and limits. In: Schmitt FO, Warden FG (eds) *The Neurosciences: Third Study Program*. Cambridge: MIT Press.
- Milner TE, Cloutier C (1993) Compensation for mechanically unstable loading in voluntary wrist movement. *Exp Brain Res* 94: 522-32.
- Mink JW, Thach WT (1991) Basal ganglia motor control. III. Pallidal ablation: normal reaction time muscle cocontraction, and slow movement. *J Neurophysiol* 65: 330-351.
- Mitzdorf U (1985) Current-source density method and application in cat cerebral cortex: Investigation of evoked potentials and EEG phenomena. *Biophys Rev* 65: 37-99.
- Mocks J, Gasser T, Kohler W, De Weerd JP (1986) Does filtering and smoothing of average evoked potentials really pay? A statistical comparison. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 64(5): 469-80.
- Mogdans J, Knudsen EI (1994) Site of auditory plasticity in the brain stem (VLVp) of the owl revealed by early monaural occlusion. *J Neurophysiol* 72(6): 2875-91.
- Mühlnickel W, Elbert T, Taub E, Flor H (1998) Reorganization of auditory cortex in tinnitus. *Proc Natl Acad Sci USA* 95: 10340-10343.
- Müller GE, Pilzecker A (1900) Experimentelle Beiträge zur Lehre vom Gedächtnis. *Z Psychol Ergänzungsband* 1: 1-300.
- Mummary CJ, Shallice T, Price CJ (1999) Dual-process model in semantic priming: A functional imaging perspective. *Neuroimage* 9(5): 516-525.
- Murray D (1968) Articulation and acoustic confusability in short-term memory. *J Exp Psychol* 78, 679-684.
- Mushiaki H, Inase M, Tanji J (1990) Selective coding of motor sequence in the supplementary motor area of the monkey cerebral cortex. *Exp Brain Res* 82: 208-210.
- Musso M, Weiller C, Kiebel S, Müller SP, Bülow P, Rijntjes M (1999) Training-induced brain plasticity in aphasia. *Brain* 122: 1781-1790.
- Nakada T, Fujii Y, Suzuki K, Kwee IL (1998) 'Musical brain' revealed by high-field (3 Tesla) functional MRI. *Cogn Neurosci* 9: 3853-3856.
- Nakajima Y, Homma S (1987) Cross-correlation analysis of neuronal activities. *Jpn J Physiol* 37(6): 967-77.
- Neisser U (1967) *Cognitive psychology*. New York: Appleton Century-Crofts.
- Nelson RJ (1996) Interactions between motor commands and somatic perception in sensorimotor cortex. *Curr Opin Neurobiol* 6(6): 801-10.
- Neumann O (1982) Sprechplanung als Erklärungskonzept, Überlegungen zum inneren Sprechen beim Lesen und zum Lee-Effekt. Bericht Nr. 25/1982. Psychologisches Institut der Ruhr-Uni Bochum, Arbeitseinheit Kognitionspsychologie. 1-29.
- Newman JD, Symmes D (1979) Feature detection by single units cells in squirrel monkey auditory cortex. *Exp Brain Res Suppl* 2: 140-145.
- Nicolelis MAL, Lin RCS, Woodward DJ, Chapin JK (1993) Induction of immediate spatiotemporal changes in thalamic networks by peripheral block of ascending cutaneous information. *Nature* 361: 533-536.
- Niedermeyer E, Lopes da Silva F (1998) *Electroencephalography: Basic Principles, Clinical Applications and Related Fields*. Baltimore: Urban & Schwarzenberg.
- Niemann J, Winker T, Jung R (1992) Changes in cortical negative DC shifts due to different motor task conditions. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 83(5): 297-305.
- Nittono H, Bito T, Haayashi M, Sakata S, Hori T (2000) Event-related potentials elicited by wrong terminal notes: effects of temporal disruption. *Biol Psychol* 52: 1-16.
- Nolan FJ (1982) The role of action theory in the description of speech production. *Linguistics* 20: 287-308.
- Nunez PL (1981) *Electric Fields of the Brain: The Neurophysics of EEG*. New York: Oxford University Press.
- Nunez PL (1988) Spatial filtering and experimental strategies in EEG. In: Samson-Dollfus D (ed) *Functional Brain Imaging*. Paris: Elsevier. 196-209.

- Nunez PL (1990) Physical principles and neurophysiological mechanisms underlying event-related potentials. In: Rohnbaugh J, Johnson R, Parasuraman R (eds) *Event-Related Potentials of the Brain*. New York: Oxford University Press.
- O'Gorman JG, Siddle DA (1981) Effects of question type and experimenter position on bilateral differences in electrodermal activity and conjugate lateral eye movements. *Acta Psychol (Amst)*. 49(1):43-51.
- Okanoya K, Yamaguchi A (1997) Adult Bengalese finches (*Lonchura striata* var. *domestica*) require real-time auditory feedback to produce normal song syntax. *J Neurobiol* 33(4): 343-56.
- Oldfield RC (1971) The Assessment and Analysis of Handedness: The Edinburgh Inventory. *Neuropsychologia* 9(1): 97-113.
- Owen AM (1997) The functional organization of working memory processes within human lateral frontal cortex: the contribution of functional neuroimaging. *Eur J Neurosci* 9(7): 1329-39.
- Pantev C, Oostenveld R, Engelien A, Ross B, Roberts LE, Hoke M (1998) Increased auditory cortical representation in musicians. *Nature* 392: 811-4.
- Pantev C, Roberts LE, Schulz M, Engelien A, Ross B (2001) Timbre-specific enhancement of auditory cortical representations in musicians. *Neuroreport* 12(1): 169-74.
- 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.
- Passingham RE (1987) Two cortical systems for directing movement. In: *Motor areas of the cerebral cortex*. Ciba Foundation Symposium 132. Chichester: Wiley, 151-161.
- Passingham RE (1993) *The Frontal Lobes and Voluntary Action*. Oxford: Oxford University Press.
- Patel AD, Balaban E (2000) Temporal patterns of human cortical activity reflect tone sequence structure. *Nature* 404: 80-84.
- Patel AD, Gibson E, Ratner J, Besson M, Holcomb PJ (1998a) Processing syntactic relations in language and music: an event-related potential study. *J Cogn NeuroSci* 10: 717-733.
- Patel AD, Peretz I, Tramo M, Labrecque R (1998b) Processing prosodic and musical patterns: a neuropsychological investigation. *Brain Lang* 61: 123-144.
- Paus T, Perry DW, Zatorre RJ, Worsley KJ, Evans AC (1996) Modulation of cerebral blood flow in the human auditory cortex during speech: role of motor-to-sensory discharges. *Eur J Neurosci* 8: 2236-46.
- Penfield W, Welch K (1949) The supplementary motor area in the cerebral cortex of man. *Neurol Assoc* 74: 179-184.
- 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, Evans AC (1998a). Cerebellar contributions to motor timing: A PET study of auditory and visual rhythm. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 10(6), 752-765.
- Penhune VB, Zatorre RJ, Feindel W (1998b). 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 (1990) Processing of local and global musical information by unilateral brain-damaged patients. *Brain* 113: 1185-205.
- Peretz I, Morais J (1979) A left-ear advantage for chords in non-musicians. *Percept Mot Skills* 49: 957-958.
- Peretz I, Morais J (1993). Specificity for music. In F. Boller & J. Grafman (Eds.), *Handbook of Neuropsychology*, 8. Elsevier Science Publishers BV, 59-89.
- Peters A, Jones EG (1984) (eds) *Cerebral Cortex*, Vol. 1. New York: Plenum Press.
- Petrides ME, Alivisatos B, Meyer E, Evans AC (1993) Functional activation of the human frontal cortex during the performance of verbal working memory tasks. *Proc Natl Acad Sci USA* 90: 878-882.
- 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, Cooper R (1975) Frequency dependence of the transmission of the EEG from cortex to scalp. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 38: 93-96.
- Pfurtscheller G, Neuper C (1997) Motor imagery activates primary sensorimotor area in humans. *Neurosci Lett* 239: 65-8.
- Philips CG, Porter R (1977) *Corticospinal Neurons: Their Role in Movement*. Monographs of the Physiological Society 34. London: Academic Press.
- Picton TW, Hillyard SA (1974) Human auditory evoked potentials. II. Effects of attention. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 36(2): 191-199.
- Pihan H, Altenmüller E, Ackermann H (1997). The cortical processing of perceived emotion: A DC-potential study on affective speech prosody. *Neuroreport* 8: 623-627.
- 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.
- Potter SM, Graves RE (1988) Is interhemispheric transfer related to handedness and gender? *Neuropsychologia* 26: 319-325.
- Price CJ, Wise RJ, Warburton EA, Moore CJ, Howard D, Patterson K, Frackowiak RS, Friston KJ (1996) Hearing and saying. The functional neuro-anatomy of auditory word processing. *Brain* 119: 919-31.

- Purcell EM (1965) *Electricity and Magnetism*. Berkeley Physics Course vol 2. New York: McGraw-Hill.
- Pylyshyn ZW (1984). *Computation and cognition*. Cambridge MA: MIT Press.
- Raine A, Christie M, Gale A (1988) Relationship of lateral eye movements recorded in the dark to verbal and spatial question types. *Neuropsychologia* 26(6):937-41.
- Rainer G, Miller EK (2000) Effects of visual experience on the representation of objects in the prefrontal cortex. *Neuron* 27:179-189.
- Rainer G, Rao SC, Miller EK (1999) Prospective coding for objects in primate prefrontal cortex. *J Neurosci* 19: 5493-5505.
- Recanzone GH, Merzenich MM, Jenkins WM, Grajski KA, Dinse HR (1992) Changes in the distributed temporal response properties of SI cortical neurons reflect improvements of performance on a temporally based tactile discrimination task. *J Neurophysiol* 67: 1031-1056.
- Reichenbach JR, Feiwell R, Kuppusamy K, Bahn M, Haacke EM (1998) Functional magnetic resonance imaging of the basal ganglia and cerebellum using a simple motor paradigm. *Magn Reson Imaging* 16: 281-287.
- Reisberg D, Smith JD, Baxter DA, Sonenshine M (1989) „Enacted” auditory images are ambiguous; „Pure” auditory images are not. *Quart J Exp Psychol* 41A: 619-641.
- Rescorla RA, Wagner AR (1972) A theory of Pavlovian conditioning: Variations in the effectiveness of reinforcement and nonreinforcement. In: Black AH, Prokasy WF (eds) *Classical Conditioning II: Current Research and Theory*. New York: Appleton Century Crofts, 64-99.
- Reuter-Lorenz PA, Givis RP, Moscovitch M (1983) Hemispheric specialization and the perception of emotion: Evidence from right-handers and from inverted and non-inverted left-handers. *Neuropsychologia* 21: 687-692.
- Ridding MC, Brouwer B, Nordstrom MA (2000) Reduced interhemispheric inhibition in musicians. *Exp Brain Res* 133(2): 249-53.
- Rijntjes M, Dettmers C, Buchel C, Kiebel S, Frackowiak RS, Weiller C (1999) A blueprint for movement: functional and anatomical representations in the human motor system. *J Neurosci* 19: 8043-8048.
- Rizzolatti G, Arbib MA (1998) Language within our grasp. *Trends Neurosci* 21: 188-194.
- Rockstroh B (1989) *Slow Cortical Potentials and Behaviour*. Zweite Aufl., Baltimore, München, Wien: Urban & Schwarzenberg.
- Rodman HR, Gross CG (1987) Temporal Cortex. In: Adelman G (ed) „*Encyclopedia of Neuroscience*“ Basel, Boston, Stuttgart: Birkhäuser, 1194-1196.
- Rolls E, Treves A, Tovee M (1997) The representational capacity of the distributed encoding of information provided by populations of neurons in primate temporal visual cortex. *Exp Brain Res* 114: 1149-62.
- Rosenbaum DA (1985) Motor programming: A review and scheduling theory. In: Heuer H, Kleinbeck U, Schmidt KH (eds) *Motor Behavior. Programming, Control and Acquisition*. Berlin: Springer, 1-33.
- Roth M, Decety J, Raybaudi M, Massarelli R, Delon-Martin C, Segebarth C, Morand S, Gemignani A, Decors M, Jeannerod M (1996) Possible involvement of primary motor cortex in mentally simulated movement: a functional magnetic resonance imaging study. *Neuroreport* 7: 1280-1284.
- Rowe JB, Toni I, Josephs O, Frackowiak RSJ, Passingham RE (2000) The Prefrontal Cortex: Response Selection or Maintenance Within Working Memory? *Science* 288: 1656-1660.
- 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.
- Rumsey JM, Andreason P, Zametkin AJ, King AC, Hamburger SD, Aquino T, Hanahan AP, Pikus A, Cohen RM (1994) Right frontotemporal activation by tonal memory in dyslexia, an O15 PET Study. *Biol Psychiatry* 36: 171-80.
- Sadato N, Pascual-Leone A, Grafman J, Ibanez V, Deiber MP, Dold G, Hallett M (1996b) Activation of the primary visual cortex by Braille reading in blind subjects. *Nature* 380:526-528.
- Sakai K, Hikosaka O, Miyauchi S, Takino R, Sasaki Y, Pütz J (1998) Transition of brain activation from frontal to parietal areas in visuo-motor sequence learning. *B J Neurosci* 18(5): 1827-40.
- Sakai K, Hikosaka O, Takino R, Miyauchi S, Nielsen M, Tamada T (2000) What and when: parallel and convergent processing in motor control. *J Neurosci* 20(7): 2691-700.
- Salame P, Baddeley AD (1982). Disruption of short-term memory by unattended speech: Implications for the structure of working memory. *J Verb Learn Verb Beh* 21: 150-164.
- Salame P, Baddeley AD (1989). Effects of background music on phonological short-term memory. *Quart J Exp Psychol* 41A: 107-122.
- Sale DG (1988) Neural adaptation to resistance training. *Med Sci Sports Exerc* 20: 135.
- Samson S, Zatorre RJ (1988). Melodic and harmonic discrimination following unilateral cerebral excision. *Brain Cogn* 7: 348-360.
- Samson S, Zatorre RJ (1991) Recognition memory for text and melody of songs after unilateral temporal lobe lesion: evidence for dual encoding. *J Exp Psychol Learn Mem Cogn* 17(4): 793-804.
- Samson S, Zatorre RJ (1992). Learning and retention of melodic and verbal information after unilateral temporal lobectomy. *Neuropsychologia*, 30, 815-826.
- Samson S, Zatorre RJ (1994) Contribution of the right temporal lobe to musical timbre discrimination. *Neuropsychologia* 32(2): 231-40.
- Scherg M (1990) Fundamentals of dipole source potential analysis. auditory evoked magnetic fields and electric potentials. In: Grandori F, Hoke M, Romani GL (eds) *Advances in Audiology* 6: 67-76.

- Scherg M, Berg P (1991) Use of prior knowledge in brain electric source analysis. *Brain Topography* 4: 143-150.
- Scherg M, Ebersole JS (1993) Models of brain sources. *Brain Topography* 4: 419-423.
- Scherg M, Hari R, Hämäläinen M (1989) Frequency-specific sources of the auditory N19-P30-P50 response detected by a multiple source analysis of evoked magnetic fields and potentials. In: Williamson SJ et al. (eds). New York: Plenum Publishing Corporation, 97-100.
- Schlaug G, Jäncke L, Huang Y, Staiger JF, Steinmetz H (1995a) Increased corpus callosum size in musicians. *Neuropsychologia* 33(8): 1047-1055.
- Schlaug G, Jäncke L, Huang Y, Steinmetz H. (1995b) In vivo evidence of structural brain asymmetry in musicians. *Science* 267(5198): 699-701.
- Schlaug G, Lee LHL, Thangaraj V, Edelman RR, Warach S (1998) Macrostructural adaptation of the cerebellum in musicians. *Soc Neurosci Abstr* 24(2): 2118.
- Schweiger A, Maltzman I (1985) Behavioural and electrodermal measures of lateralization for music perception in musicians and nonmusicians. *Biol Psychol* 20: 129-145.
- Segal SJ, Fusella V (1970). Influence of imaged pictures and sounds in detection of visual and auditory signals. *J Exp Psychol* 83: 458-474.
- Shadmehr R, Brashers-Krug T (1997) Functional stages in the formation of human long-term motor memory. *J Neurosci* 17: 409-19.
- Shadmehr R, Holcomb HH (1997) Neural Correlates of Motor Memory Consolidation. *Science* 277: 821-825.
- Shatz CJ, Lindstrom S, Wiesel TN (1977). The distribution of afferents representing the right and left eyes in the cat's visual cortex. *Brain Res* 131: 103-116.
- Shatz CJ, Stryker MP (1978) Ocular dominance in layer IV of the cat's visual cortex and the effects of monocular deprivation. *J Physiol* 281: 267-83.
- Shelhamer M, Robinson DA, Tan HS (1991) Context-specific gain switching in the human vestibuloocular reflex. *Ann NY Acad Sci* 656: 889-891.
- Shepard RN, Cooper LA (1982) *Mental Images and Their Transformation*. Cambridge: MIT Press.
- Shepard RN, Metzler J (1971). Mental rotation of three-dimensional objects. *Science* 171: 701-703.
- Sherrington CS (1906/1947) *The integrative action of the nervous system*. Yale University Press.
- Slowiaczek M, Clifton C (1980). Subvocalization and reading for meaning. *J Verb Learn Verb Beh* 19: 573-582.
- Smith JD, Reisberg D, Wilson M (1992). Subvocalization and auditory imagery: Interactions between the inner ear and inner voice. In D. Reisberg (Ed.), *Auditory imagery* (pp. 95-120). Hillsdale: Lawrence Erlbaum Associates.
- Sokolov EN (1963) Higher nervous functions: The orienting reflex. *Annu Rev Physiol* 25: 545-580.
- Sokolov YN (1972). *Inner speech and thought*. New York: Plenum.
- Spatt J, Goldenberg G (1993) Components of random generation in normal subjects and patients with dysexecutive syndrome. *Brain Cogn* 23: 231- 242.
- Speckmann EJ, Elger CE (1998) Introduction to the neurophysiological basis of the EEG and DC potentials. In: Niedermeyer E, Lopes da Silva F (Eds.), *Electroencephalography: Basic principles, clinical applications, and related fields* (pp. 15-27). Baltimore: Williams & Wilkins, Baltimore, 4th edition.
- Srinivasan R, Russell P, Edelman G, Tononi G (1999) Increased synchronisation of neuromagnetic responses during conscious perception. *J Neurosci* 19, 5435-5448.
- Sterr A, Müller MM, Elbert T, Rockstroh B, Pantev C, Taub E (1998) Changed perceptions in braille readers. *Nature* 391: 134-135.
- Stevens KN (1983) Design features of speech sound systems. In: MacNeilage PF (ed) *The production of speech*. New York: Springer.
- Sutton RS, Barto AG (1981) Toward a modern theory of adaptive networks: expectation and prediction. *Psychol Rev* 88(2): 135-70.
- Swanson LW, Teyler TJ, Thompson RF (1982) Hippocampal long-term potentiation: Mechanisms and implications for memory. *Neurosci Res Bull* 20: 613-769.
- Szirtes J, Vaughan HG. (1977) Characteristics of cranial and facial potentials associated with speech production. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 43(3):386-96.
- Tatsuno J, Ashida H, Takao A (1988) Objective evaluation of differences in patterns of EEG topographical maps by Mahalanobis distance. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 69(3) 287-90.
- 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*.
- Thompson RF (1987) The memory trace. In: Adelman G (ed) „*Encyclopedia of Neuroscience*“ Basel, Boston, Stuttgart: Birkhäuser, 637-9.
- Thompson RF, Berger TW, Madden J IV (1983) Cellular processes of learning and memory in the mammalian CNS. *Annu Rev Neurosci* 6: 447-491.

- Thompson RF, Spencer WA (1966) Habituation: A model phenomenon for the study of neuronal substrates of behavior. *Psychol Rev* 173: 16-43.
- Tramo MJ, Bharucha JJ (1991) Musical priming by the right hemisphere post-callosotomy. *Neuropsychologia* 29:313-25.
- Ungerleider LG, Mishkin M (1982) Two cortical visual systems. In: Ingle DJ, Goodale MA, Mansfield RJW (eds) *Analysis of Visual Behavior*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Valls-Sole J, Valldeoriola F, Tolosa E, Nobbe F (1997) Habituation of the auditory startle reaction is reduced during preparation for execution of a motor task in normal human subjects. *Brain Res* 751(1): 155-9.
- Van Lare JE, Zielinski BA, Rauschecker JP (1999) Anticipatory musical imagery: Functional MRI studies of the human brain. *Proc CMI-99 Oslo*.
- Van Rotterdam A, Lopes da Silva FH, Van den Elde J, Viergever MA, Hermans AJ (1982) A model of the spatial-temporal characteristics of the alpha rhythm. *Bull Math Biol* 44: 283-305.
- Vetter P, Wolpert DM (2000) Context estimation for sensorimotor control. *J Neurophys* 84: 1026-1034.
- Vitouch O, Lamm C, Bauer H, Vanacek E (1998) Functional mapping in time and space: a SPT investigation of piano playing. *Abstr Intl J Psychophysiol* 30: 95-271.
- 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.
- Walter WG, Cooper R, Aldridge VJ, McCallum WC, Winter, AL (1964) Contingent Negative Variation: an electric sign of sensori-motor association and expectancy in the human brain. *Nature* 203: 380-384.
- Wang X, Merzenich MM, Sameshima K, Jenkins WM (1995) Remodelling of hand representation in adult cortex determined by timing of tactile stimulation. *Nature* 378: 71-5.
- Warren RM (1976) Verbal transformation effect and auditory perceptual mechanisms. *Psychological Bulletin* 70: 261-270.
- Weiß C (1999) *Basiswissen medizinische Statistik*. Berlin, Heidelberg: Springer.
- Welch RB, Bridgeman B, Anand S, Browman KE (1993) Alternating prism exposure causes dual adaptation and generalisation to a novel displacement. *Percept Psychophys* 54: 195-204.
- Wilson FR (1998) *The Hand: How Its Use Shapes the Brain, Language, and Human Culture*. New York: Pantheon Books.
- Wilson M, Emmory K (1997) A visuospatial „phonological loop“ in working memory: Evidence from American Sign Language. *Memory and Cognition* 25(3): 313-320.
- Wise SP (1984) The nonprimary motor cortex and its role in the cerebral control of movement. In: Edelman G, Cowan WM, Gall E (eds) *The Dynamic Aspects of Neocortical Function*. New York: Wiley. 525-555.
- Wise SP (1987) Motor Cortex. In: Adelman G (ed) „*Encyclopedia of Neuroscience*“ Basel, Boston, Stuttgart: Birkhäuser, 697-699.
- Witte H, Stallknecht K, Ansorg J, Griessbach G, Petranek S, Rother M (1990) Using discrete Hilbert transformation to realize a general mathematical basis for dynamic EEG mapping. A methodical investigation. *Automedica* 13: 1-13.
- Wolpert DM, Kawato M (1998) Multiple paired forward and inverse models for motor control. *Neural Networks* 11: 1317-1329.
- Wolpert DM, Miall RC, Kawato M (1998) Internal models in the cerebellum. *Trends Cogn Sci* 2: 338-347.
- Woody CD, Gruen E, Birt D (1991) Changes in membrane currents during Pavlovian conditioning of single cortical neurons. *Brain Res* 539: 76-84.
- Wright AA, Rivera JJ, Hulse SH, Shyan M, Neiworth JJ (2000) Music perception and octave generalization in rhesus monkeys. *J Exp Psychol Gen* 129(3): 291-307.
- Yingling CD, Skinner JE (1977) Gating of thalamic input to the cerebral cortex by nucleus reticularis thalami. In: Desmedt JE (ed) *Attention, Voluntary contraction and Slow Potential Shifts*, Basel: Karger, 70-96.
- Young JZ (1978) *Programs of the Brain*. Oxford: Oxford University Press.
- 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. Presented at the NYAS conference ‘The biological foundations of music’, Rockefeller University, New York, NY, May 21, 2000.
- Zatorre RJ, Samson S (1991) Role of the right temporal neocortex in retention of pitch in auditory short-term memory. *Brain* 114: 2403-17.
- Zatorre RJ, Evans AC, Meyer E, Gjedde A (1992) Lateralization of phonetic and pitch discrimination in speech processing. *Science* 256: 846-9.
- Zatorre RJ, Halpern AR (1993) Effect of unilateral temporal-lobe excision on perception and imagery of songs. *Neuropsychologia* 31(3): 221-232.
- Zatorre RJ, Evans AC, Meyer E (1994) Neural mechanisms underlying melodic perception and memory for pitch. *J Neurosci* 14: 1908-1919.
- Zatorre RJ, Halpern AR, Perry DW, Meyer E, Evans AC (1996) Hearing in the mind's ear: A PET investigation of musical imagery and perception. *J Cogn Neurosci* 8: 29-46.
- Zhang Z, Jewett DL, Goodwill G (1994) Insidious errors in dipole parameters due to shell model misspecification using multiple item points. *Brain Topography* 6: 283-298.
- Zivin G (1986) Image or neural coding of inner speech and agency? *Behav Brain Sci* 9: 534-535.



# 7. Anhang

## 7.1. Fragebogen für die Probanden

- einschließlich des verkürzten Händigkeitstest (nach Oldfield 1971)

<b>Fragebogen</b> <i>zum EEG-Versuch „Sensomotorische Integration“</i>	
Versuchsdatum: _____	Versuchsnummer: _____
<b>1. Zur Person</b> Name: _____ Vorname: _____ Geburtsdatum: _____ Alter: _____ Geschlecht: _____ Beruf: _____	
<b>2. Ausbildung</b> Schulart und -abschluß: _____ Berufsausbildung (Studium oder Lehre, in welchem Fach?): _____	
<b>3. Musikalischer Ausbildungs- und Wissenstand</b> Spielen Sie (ein) Musikinstrument(e)? _____ Welche(s) und seit wann? _____ Haben Sie früher Instrumental- oder Gesangsunterricht bekommen? _____ Wann und für welche(s) Instrument(e)? _____ Bekommen Sie zur Zeit Instrumental- oder Gesangsunterricht? _____ Seit wann und für welche(s) Instrument(e)? _____	

#### 4. Für Musiker: Gewohnheiten des Instrumentalspiels

Wie oft spielen/üben Sie wöchentlich? \_\_\_\_\_

Wie lange jeweils? \_\_\_\_\_

Spielen/Singen Sie in einem Ensemble? Welcher Art? \_\_\_\_\_

Spielen Sie hauptsächlich: klassische Musik, moderne Musik, Jazz, andere?  
\_\_\_\_\_

Versuchen Sie bitte Ihre eigenen Fähigkeiten bei folgenden Aufgaben auf einer Skala von 1 bis 5 einzustufen (1 = "sehr gut"; 5 = "recht bescheiden")

Technik: \_\_\_\_\_

Gehörbildung: \_\_\_\_\_

Auswendigspiel: \_\_\_\_\_

Vom-Blatt-Spiel: \_\_\_\_\_

Improvisation: \_\_\_\_\_

#### 5. Für Nicht-Musiker: Feinmotorik der Hand

Versuchen Sie bitte Ihre eigenen Fähigkeiten beim Umgang mit folgenden Geräten auf einer Skala von 1 bis 5 einzustufen (1 = "sehr gewandt, 10-Finger-System"; 5 = "eher mühsam")

Schreibmaschine: \_\_\_\_\_

Computertastatur: \_\_\_\_\_

Zahlenblocktastatur (Taschenrechner, Registrierkasse): \_\_\_\_\_

Tastentelefon: \_\_\_\_\_

Haben Sie in Beruf oder Hobby mit Tätigkeiten zu tun, die große Fingerfertigkeit erfordern? Wenn ja, welche?

\_\_\_\_\_

## 6. Händigkeitstest

Bitte geben Sie in der folgenden Liste mit Tätigkeiten an, welche Hand Sie für die jeweilige Tätigkeit bevorzugen, indem Sie ein Kreuz (X) in die entsprechende Spalte machen. Wenn Sie in einem Fall keine Hand bevorzugen, tragen Sie bitte ein Kreuz in beide Spalten ein.

Versuchen Sie bitte, alle Fragen zu beantworten. Lassen Sie nur dann eine Lücke, wenn Sie mit einer der Tätigkeiten überhaupt keine Erfahrung haben.

	Links	Rechts
Schreiben	_____	_____
Zeichnen	_____	_____
Werfen	_____	_____
Schneiden	_____	_____
Zahnbürste	_____	_____
Messer (ohne Gabel)	_____	_____
Löffel	_____	_____
Besen (obere Hand)	_____	_____
Streichholz anzünden (Streichholz)	_____	_____
Schachtel aufmachen (Deckel)	_____	_____

Besitzen Sie linkshändige Angehörige und wenn ja, in welchen Verwandtschaftsverhältnis?

Sehr geehrte Versuchsperson,

Wir möchten um Ihre freiwillige Mitarbeit bei einer experimentellen Studie bitten, in der die Großhirnaktivierung beim Klavierspiel untersucht werden soll. Dabei werden Sie kurze Klaviersequenzen hören und bestimmte Bewegungsfiguren auf einer Klaviertastatur spielen. Sie werden zunächst diese zwei Aufgabentypen unabhängig voneinander durchführen, im zweiten Teil den Zusammenhang zwischen den Tonmustern und den Bewegungsmustern lernen, und im dritten und letzten Teil den Lernerfolg überprüfen.

Während der Untersuchungen möchten wir das Elektroenzephalogramm (EEG) ableiten. Diese Ableitung, die Sie vielleicht schon kennen, entspricht der Aufzeichnung der Hirnströme und ist für den Untersuchten vollständig ungefährlich.

Wir würden uns freuen, wenn Sie bereit wären, an der Untersuchung teilzunehmen und stehen Ihnen gerne für weitere Fragen zur Verfügung.

\_\_\_\_\_  
Prof. Dr. med. E. Altenmüller

Hiermit erkläre ich mich bereit, an der von Prof. Dr. Altenmüller durchgeführten Untersuchung teilzunehmen. Ich weiß, daß ich meine Zusage jederzeit widerrufen und die Experimente abbrechen kann.

Hannover, den \_\_\_\_\_ Unterschrift: \_\_\_\_\_

## 7.2. Die verwendeten Elektrodenpositionen des 10-20-Systems auf der Kopfoberfläche

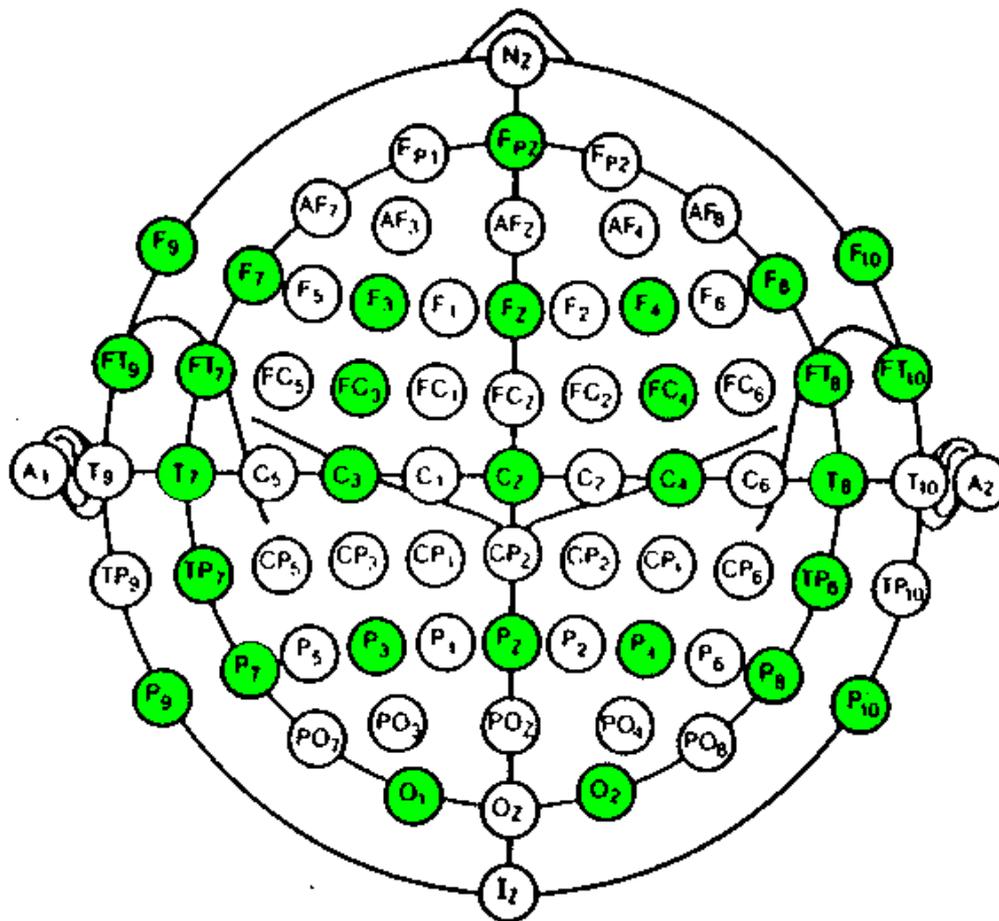


Abb. 6.1: Schematische Anordnung aller Elektrodenpositionen (weiß) sowie der in dieser Arbeit verwendeten Elektrodenpositionen (grün) des erweiterten 10-20-Systems (Jasper 1958, Homann et al. 1987) auf der Kopfoberfläche. Es handelt sich um eine Aufsicht auf den Kopf; die Nase der Versuchsperson zeigt nach **oben**, der Hinterkopf nach **unten**. Die äußersten linken und rechten Elektrodenpositionen befinden sich in der subtemporalen Ebene (Bezeichnungen \*\*9 und \*\*10 nach der modifizierten 10-20-Nomenklatur), d. h. etwa auf der Höhe der Augen und Ohren der Versuchsperson. Die großen Hirnfurchen, die der Abgrenzung der kortikalen Lappen dienen, sind als **Linien** angedeutet. Die Abstände zwischen benachbarten Elektroden sollen nach Jasper (1958) jeweils 10 % des Abstandes zwischen Nasion (Nz) und Inion (Iz) betragen, zwei am Kopf leicht zu lokalisierenden anatomischen Landmarken. Die Auswahl der Elektrodenpositionen aus dem 10-20-Katalog entspricht nicht dem auf kommerziellen Elektrodenkappen vorgesehenen Standard für 32-Kanal-Ableitungen (vgl. ElectroCap™ oder EasyCap™). Verwendet wurde daher eine spezielle Kappe mit 8 zusätzlichen Elektrodensockeln in der subtemporalen Ebene auf Kosten einiger 10-20-Elektrodenpositionen in ohnehin relativ flächendicht bestückten parieto-okzipitalen und frontopolaren Bereichen.

## 7.3. Reizsynthese

### 7.3.1. Allgemeine Randbedingungen

Die Höraufgaben bestanden im passiven, d. h. nicht mit einer an den Probanden gestellten Anforderung (wie das Einprägen oder das Untersuchen des Reizes auf bestimmte Merkmale) verbundenen, Anhören eines musikalischen Hörreizes. Als musikalischer Reiz wurde eine monophone Abfolge von digitalisierten Klaviernoten gewählt. Die Bewegungsaufgabe bestand entsprechend im sequentiellen willkürlichen Niederdrücken von Klaviertasten (jede aus einem Vorrat von fünf Tasten frei wählbar).

Für die Konzeption der in der vorliegenden Arbeit verwendeten auditorischen Musikreize und motorischen Aufgaben waren folgende Gesichtspunkte ausschlaggebend:

- (1) Die definierten kognitiven Prozesse sollen mehrere Sekunden andauern. Dadurch wird erreicht, daß die in den ersten 400-500 ms nach Aufgabenstellung entstehenden unspezifischen Prozesse nur einen unwesentlichen Teil der gesamten Analysezeit ausmachen und die wesentlichen kognitiven Prozesse aufgabenbezogen verrichtet werden. Unspezifische Prozesse sind vor allem durch die primäre, modalitätsspezifische Reizverarbeitung, durch Aufmerksamkeitszuwendung und durch Klassifizierung und Beurteilung des Reizes bestimmt. Längere Verarbeitungszeiten haben darüber hinaus den Vorteil, Potentialveränderungen mit besonders hohen Amplituden zu produzieren. Ursächlich hierfür ist möglicherweise die größere Ausdehnung der aktivierten kortikalen Felder, zu einem Teil sicher auch die elektrodynamische Beschaffenheit der Schädelkalotte und der Kopfhaut, die gegenüber Gleichspannungsänderungen die Wirkung eines „Leckintegrators“ (einer Kapazität mit Möglichkeit des tangentialen Ladungsausgleichs) aufweisen, so daß es nach Einsetzen eines konstanten Potentials radial zur Kortexoberfläche einen Zeitpunkt maximaler Meßspannung an den Elektroden gibt, der erfahrungsgemäß nach 1-2 Sekunden erreicht wird.
- (2) Trotz der in (1) geforderten Mindestlänge der Aufgaben ist jedoch auch eine Begrenzung der maximalen Dauer der Einzelaufgaben sinnvoll, um bei einer dem Probanden zumutbaren Gesamtdauer einer Meßreihe von circa 2 Stunden einschließlich der Elektrodenvorbereitung eine ausreichende Anzahl von Einzeldurchläufen zu erhalten, die eine statistisch reliable Mittelwertbildung zulassen.
- (3) Der Schwierigkeitsgrad der Aufgaben soll weder Überforderung noch Unterforderung der Versuchspersonen und Patienten verursachen. Überforderung der Probanden führt zu stressbedingten Schwitzartefakten in den Ableitungen, Unterforderung zu unzureichender kortikaler Aktivierung.
- (4) Das Verhalten der Probanden während der kognitiven Operationen soll (zumindest partiell) kontrollierbar sein. Eine Überprüfung der Kooperation und des Erfolgs oder Mißerfolges bei der Lösung der geforderten Aufgabe muß möglich sein.
- (5) Durch die Aufgabenbewältigung dürfen keine Störungen der Gleichspannungsableitungen entstehen. Dieser Punkt bedeutet eine wesentliche Einschränkung sowohl für auditiv-melodische, das Arbeitsgedächtnis einbeziehende, als auch für motorische Aufgaben. Offene oder verdeckte Vokalisation (z. B. leises Mitsummen der Hörreize) bei den Höraufgaben führen zu Artefakten durch Zungen- und Mundbewegungen sowie durch synchronisierte Atmung. Ausladende Extremitäten-

bewegungen bei den motorischen Aufgaben haben ebenfalls ausgedehnte Artefakte im Elektrodenarray zur Folge. Durch die Hörreize darf also zusätzlich zu den Randbedingungen in (2) die Belastung des Arbeitsgedächtnis nur gerade so weit erfolgen, daß die artikulatorische Unterstützung des *phonologischen Loops* vermieden werden kann. Besonders berücksichtigt wurde die in zahlreichen klassischen Studien belegte Kapazität des Arbeitsgedächtnisses für maximal 7-9 *chunks* (von Vorverarbeitung und Vorerfahrung abhängige Informationseinheiten, Miller 1956). Inwieweit die Fähigkeit, Melodieabschnitte zu motivischen *chunks* zusammenzufassen, bei musikalisch unerfahrenen Laien entwickelt ist, ist nicht bekannt – deshalb wurde die Obergrenze der Anzahl von *Einzelnoten* auf 12 festgelegt. Die motorischen Aufgaben sollten möglichst peripher und mit möglichst kleinen Amplituden realisiert werden.

- (6) Die im Paradigma geforderten entkoppelten rein auditorischen bzw. rein motorischen Testaufgaben für die EEG-Messung sollten den auditorischen Vorgaben und Instrumentalspielanforderungen der Lernsitzungen möglichst ähnlich sein; Testparadigma und Trainingsparadigma waren daher weitestgehend aufeinander abzustimmen.
- (7) Das eigentliche triggernde Ereignis für die ereigniskorrelierten DC-Potentiale (Reiz-, Bewegungsbeginn) soll dem Beginn der Datenaufnahme mit einigen Sekunden Verzögerung folgen. Diese sog. Vorperiode diene als „Grundlinie“ der Hirnaktivität, wobei zu berücksichtigen ist, daß der experimentelle Rahmen unspezifische kognitive Prozesse erfordert, die bereits in der Vorperiode die Hirnaktivierung beeinflussen können: Hier sind besonders die bewußte Unterdrückung von Augenbewegungen und – siehe unter (6) – die Erwartung des nächsten Ereignisses (das Startsignal oder der Schlußton) zu nennen. Da diese „unspezifische Aktivierung“ jedoch während der gesamten Meßperiode gleichartig fortbesteht, wird die Messung der „spezifischen“, reizbezogene Aktivierung nicht wesentlich beeinträchtigt.
- (8) Die Dauer der Vorperiode sollte variabel und randomisiert sein, um der Entwicklung einer „Erwartungswelle“ (CNV) entgegenzuwirken. Eine CNV, d. h. eine langsame, rampenförmige negative Gleichspannungsverschiebung zwischen einem konditionierenden Reiz (S1, im vorliegenden Paradigma die Aufforderung zur Blickfixation) und einem imperativen Reiz (S2, im vorliegendem Fall der Beginn des Reizes bzw. die Aufforderung zur Bewegungsausführung), entwickelt sich dann besonders deutlich, wenn eine feste zeitliche Koppelung zwischen dem S1 und dem S2 besteht (Walter et al. 1964, Übersicht bei Brunia 1999). Ein weiterer der Ausbildung einer unerwünschten CNV förderlicher Faktor ist Ungewißheit über die Art der geforderten Antwort. Diese Ungewißheit kann durch einen *Pre-Cue* neutralisiert werden, der zu Beginn des Durchlaufs die Information enthält, ob eine Höraufgabe oder eine Bewegungsaufgabe folgt (Rosenbaum 1985). Die Information wurde zu Beginn der Vorperiode durch das Motiv des als Fixationspunkt dienenden fovealen Bildschirmsymbols gegeben.
- (9) Die Aufgabenstellung, mit einer Auswahl von Tasten eine motorische Zufallsfolge zu generieren, führt in der Regel dazu, daß (a) unmittelbare Wiederholung derselben Taste vermieden wird, (b) die Finger in der Mitte häufiger benutzt werden als die auf den Außenpositionen und (c) kleine räumliche Schrittweiten von einem Tastendruck zum nächsten bevorzugt werden (Spatt & Goldenberg 1993, Brugger 1997). Die auditiven Melodiereize sollen diesen zu erwartenden „Vorlieben“ bei den motorischen Aufgaben Rechnung tragen.

Allen Bedingungen konnte genügt werden durch die Wahl folgender Reizparameter: Die Reizdauer der Höraufgaben betrug genau 3 s, bei den Bewegungsaufgaben entsprechend. Melodische Hörreize erklangen monophon in der identischen Klangfarbe (digitalisierter Klavierklang) wie im Trainingsparadigma. Der Ambitus der Hörbeispiele und dementsprechend der Tastenvorrat der Bewegungsaufgaben beschränkte sich auf die diatonischen Töne c' bis g'. Die zugehörigen Tasten am Klavier liegen für die rechte Hand bequem. Es handelt sich zudem um genau fünf ausschließlich weiße Tasten: Das bedeutet, daß ein Bedienen dieser Tasten bei ein-eindeutiger Zuordnung zu den Fingern der rechten Hand ohne Lagenwechsel möglich ist. Eine feste Handposition ist deshalb von Vorteil, weil die am Experiment teilnehmenden Laien ein Versetzen der Hand auf der Klaviertastatur nicht ohne Hinsehen hätten bewältigen können, was einen erheblichen Störfaktor in die Versuchsidee eines reinen Ohr-Hand-Koordinationstrainings eingeführt hätte.

### 7.3.2. Musikalische Vorgaben

Das gewählte Paradigma beschränkt sich auf einen kleinen Ausschnitt des Leistungsprofils eines professionellen Pianisten: auf das Spielen einstimmiger Melodien nach dem Gehör. Das Einbeziehen weiterer üblicher perzeptioneller Aspekte einer Instrumentalausübung, wie Kenntnis von Notennamen, Harmonielehre oder musikalischer Notation, ohne die z. B. das „Vom-Blatt-Spiel“ nicht möglich ist, und feinmotorischer Aspekte, wie Lagenwechsel, Daumenuntersatz etc., hätte den zeitlichen Rahmen der Studie gesprengt und vor allem die Anzahl unabhängiger Parameter des Klavierspiels unkorrelierbar mit den neurophysiologischen Befunden gemacht.

Trotz der gut kontrollierten Bedingungen des Paradigmas sollten allerdings die verwendeten Aufgaben so musiknah wie möglich sein und nicht in beliebige auditive Normreize allgemeiner Versuchsanordnungen zur auditorischen Verarbeitung „verkümmern“.

Eine wesentliche Forderung an die verwendeten musikalischen Sequenzen bestand in der Unmöglichkeit des Auswendiglernens der Sequenz selber, sei es explizit oder auch nur implizit. Diese Gefahr besteht bei nicht zu komplexen Sequenzen unausweichlich, sobald diese über einen längeren Zeitraum immer wieder wiederholt werden (zu implizitem und explizitem Sequenzlernen vgl. Dominey et al. 1995, Sakai et al. 1998, Hikosaka 1999). Zu vermittelndes Ziel des Trainingsprogrammes sollte hier aber nicht das auswendige Abrufen einer Bibliothek prozedural gespeicherter Motorprogramme sein, sondern vielmehr der Erwerb einer Fähigkeit zur schnellen und flexiblen Übertragung einer beliebigen auditiven Melodierepräsentation in die Koordinaten eines neuen Motorprogrammes. Deshalb sollten die verwendeten Melodievorgaben nicht einem vorbereiteten Reizkatalog entstammen, sondern während der Messung und entsprechend während des Trainings in Echtzeit vom Computer generiert werden können.

Der Algorithmus, nach dem die Reizsynthese vorgenommen wurde, um den beiden Forderungen nach *Melodizität* und *Originalität* zu genügen, soll im folgenden skizziert werden.

### 7.3.3. Der MIDI-Standard

Mit MIDI-Technik (*Musical Instrument Digital Interface*) ausgestattete elektronische Musikinstrumente sind in der Lage, wesentliche Informationen gespielter Musik mit anderen Instrumenten, Tongeneratoren, Steuer- und Speichergeräten und Computern auszutauschen. Die Information wird dabei Note für Note in Zahlenwerte übersetzt. Für viele Fragestellungen genügt es, folgende Daten einer gespielten Note zu kennen (Tabelle 6.1):

Quantifizierter Parameter	Meßdimension/Quantisierung	Name des MIDI-Befehls
Beginn einer Note	gemessen in ms vom Beginn des Stückes an	→ <i>note on</i>
Ende einer Note	ebenfalls in ms, entweder absolut vom Beginn des Stückes gemessen oder relativ in Bezug auf den Beginn der Note (Letzteres entspricht der Tondauer)	→ <i>note off</i> ,
Tonhöhe	0...127 in Halbtonschritten	→ <i>pitch</i>
„Anschlagslautstärke“	Anschlagsdynamik 0...127	→ <i>velocity</i>
Instrumentalklang	Klänge/Sounds von 0...127	→ <i>patch/ program</i>

Tabelle 6.1: Grundlegende Parameter des MIDI-Standards

### 7.3.4. Der Schwierigkeitsgrad L

Der Schwierigkeitsgrad (*Level*) der generierten Aufgaben ist im wesentlichen durch die Parameter Tonvorrat, Notenzahl, Tempo und rhythmische Komplexität bestimmt. Mit steigendem Schwierigkeitsgrad steigt bei der zufälligen Reizgeneration die Wahrscheinlichkeit für das Auftreten bestimmter Ereignisse. So erhöht sich die Anzahl auftretender Töne aus dem Tonvorrat von 2 auf maximal 5 (d. h. alle Finger müssen bewegt werden), die Anzahl der Noten von 3 auf maximal 12 (um das Arbeitsge-

Level	Tonvorrat	Anzahl der Viertelnoten	Anzahl zusätzl. Zwischenachtel	Tempo (bpm)
1	C - D	3	-	60
2	C - E	3	-	60
3	C - F	3	-	60
4	C - G	3	-	60
5	C - G	4	-	80
6	C - G	4	1	80
7	C - G	4	1	80
8	C - G	5	1	100
9	C - G	5	1	100
10	C - G	5	1	100
15	C - G	6	2	120
20	C - G	7	3	140

Tabelle 6.2: Beispiele für die Abhängigkeit des Komplexitätsgrades (**Level**) der Hörreize von musikalischen Parametern. **bpm** = Zählzeiten (Viertel) pro Minute: Dieser Wert (Spalte 5) ist bei konstanter Reizlänge von 3 s direkt abhängig von der Anzahl der Viertelnoten (Spalte 3).

dächtnis nicht zu überfordern), dementsprechend erhöht sich die Geschwindigkeit der Tonabfolge (da die Gesamtlänge von 3 s konstant gehalten wird), und schließlich die Wahrscheinlichkeit des Auftretens rhythmisch komplizierender Zwischenachtel. Tabelle 6.2 faßt die verschiedenen musikalischen Parameter zusammen, die nach unseren Erfahrungen mit Pilotexperimenten zum Komplexitätsgrad einer Melodie beitragen können. Aus einem vorgegebenen *Level* konnte der Reizsynthesealgorithmus anhand dieser Parameter eine fast beliebige Vielfalt von Notensequenzen zufallsgenerieren. Abb. 6.2 gibt dafür zwei Beispiele.

### 7.3.5. Echtzeitsynthese „musikalischer“ Hörreize

Für einen vorgegebenen Schwierigkeitsgrad können nach obigen Vorgaben per Zufallsgenerator MIDI-Noten zu Melodien zusammengesetzt werden. Damit das Ergebnis der weiteren Forderung nach Melodizität entspricht, werden vom Generatoralgorithmus folgende Zusatzregeln beachtet:

- (1) Bei Melodien, die länger als drei Zählzeiten sind, soll die letzte Note der Grundton C sein.
- (2) Kleine Schritte sind melodischer als große Sprünge. Daher ist bei Abwärtsbewegungen maximal eine Terz erlaubt und bei Aufwärtsbewegungen eine Quarte.
- (3) Kleine Schritte sind melodischer als gar keine Bewegung. Daher sollen Prim-„sprünge“ (Wiederholung desselben Tones) vermieden werden.
- (4) Die Zwischenachtel sollen Leitton- und Gleittonfunktion erfüllen, d. h. als Durchgangs- und Nebennoten fungieren. Deshalb gibt es nur Sekundschritte vom Zwischenachtel zur nächsten Zählzeit.

Realisiert wurden die Zusatzregeln durch inversen Melodielinienaufbau: Beginnend mit der letzten Note, die bei längeren Phrasen ja der Grundton sein sollte, wurde anhand der Parameter aus 7.3.4 und entlang der umgekehrten Sprungregeln aus diesem Abschnitt die Melodie von der letzten bis zur ersten Note erzeugt.

**Level 1**

60 bpm

**Level 16**

140 bpm

Abb. 6.2: Zwei Beispiele für Höraufgaben in musikalischer Notation. *bpm* = Zählzeiten (Viertel) pro Minute. **Level 1**: Tonvorrat = 2 (C und D), Viertelnoten = 3, Zwischenachtel = 0, Tempo = 60. **Level 16**: Tonvorrat = 5 (C bis G), Viertelnoten = 7, Zwischenachtel = 2, Tempo = 140.

## 7.4. Glossar

Da das behandelte Thema interdisziplinären Charakter hat und Konzepte der Neurophysiologie, Psychologie, Linguistik und Musiktheorie berührt, ist ein kurzes Glossar einiger der verwendeten Fachbegriffe<sup>12</sup> zweckmäßig. Die Konzepte und Definitionen, die im Haupttext der Arbeit erläutert werden, tauchen in der folgenden Liste nicht auf; für sie sei auf die entsprechenden Abschnitte verwiesen (s. Inhaltsverzeichnis).

- absolutes Gehör** die Fähigkeit, Töne und Tonarten ohne vorgegebenen Vergleichston zu bestimmen.
- Adaptation** Anpassung (z. B. von Organen) an die Gegebenheiten, Umstände, an die Umwelt.
- afferent** [*lat.*; "hinführend"] hin-, zuführend (bes. von Nervenbahnen, die von einem Sinnesorgan zum Zentralnervensystem führen; *Med.*); Ggs. efferent.
- Akkord** [*lat.-frz.*] in der *Musik* der Zusammenklang von mindestens drei Tönen verschiedener Tonhöhe. Dreiklang.
- Aktionspotential** elektrische Spannungsänderung mit Aktionsströmen bei Erregung von Nerven, Muskeln, Drüsen (*Biochem.*).
- Aktivierung/Aktivität** Übergang makroskopischer neuronaler Ensembles in einen Zustand erhöhter Verarbeitungsleistung; schlägt sich nieder in einem Zuwachs der regionalen Durchblutung, in erhöhtem Zellmetabolismus und einer Änderung des makroskopischen neuroelektrischen Zustands.
- Ambitus** [*lat.*] musikal. zusammenhängender Tonvorrat; Tonumfang.
- Aphasie** [*gr.-nlat.*] Verlust des Sprechvermögens od. Sprachverständnisses infolge Erkrankung des Sprachzentrums im Gehirn (*Med.*).
- apikal** [*lat.-nlat.*] 1. an der Spitze gelegen, nach oben gerichtet (z. B. vom Wachstum einer Pflanze). 2. am spitzgeformten äußersten Ende eines Organs gelegen (*Med.*).
- Areal / Region** [*lat.-nlat.*] Gebiet, Gegend, Bezirk, Abschnitt (z. B. eines Organs od. Körperteils), Körpergegend (*Anat.*), im Gehirn nach anatomischen und/oder histologischen Unterschieden unterteilt.
- Artikulation** [*lat.-nlat.*] a) [deutliche] Gliederung des Gesprochenen; b) Lautbildung (*Sprachw.*).
- Audiation** [*lat.-nlat.*] aktive Imagination von akustischen Ereignissen wie Musik.
- auditiv / auditorisch** [*lat.-nlat.*] 1. a) das Gehör betreffend, zum Gehörsinn od. -organ gehörend (*Med.*); b) fähig, Sprachlaute wahrzunehmen u. zu analysieren (in bezug auf das menschliche Gehör; *Med.*). 2. vorwiegend mit Gehörsinn begabt (*Psychol.*).
- Axon** [*gr.*] oft lang ausgezogener, der Reizleitung dienender Fortsatz der Nervenzellen (*Med., Biol.*).
- Bahnung** Gesteigerte Transmitterausschüttung aus Nervenendigungen infolge vorangegangener synaptischer Aktivität. Im Ggs. zu 1.2.1 nicht plastisch.
- Baseline** [*engl.*] s. 2.2.4
- bias** [*engl.* Neigung, Hang; Vorurteil] (*Psychol.*) Bewußte oder unbewußte Bevorzugung einer von mehreren Handlungsalternativen.
- bilateral** [*lat.*] auf beiden Seiten gelegen (*Med.*).
- bimodal** [*gr.*] zwei Sinnesmodalitäten einschließend.
- Bipolare Ableitung** [*gr.*] Oberflächenelektrische Registrierung der Spannung zwischen zwei definierten Punkten. Vgl. monopolare Ableitung.
- Broca-Area** kortikales Sprachproduktionsareal.
- cerebral** [*lat.-nlat.*] das Großhirn betreffend.
- Cerebrum** [*lat.-nlat.*] [Groß]hirn, Gehirn (*Med.*).
- Cue** [*engl.*] sensorischer Anhaltspunkt, Auslösereiz.
- Dendrit** [*gr.-nlat.*] verästelter Protoplasmafortsatz (vgl. Protoplasma) einer Nervenzelle (*Med.*).

<sup>12</sup> Zahlreiche der aufgeführten Definitionen © Meyers Lexikonverlag, © Dudenverlag.

- Depolarisation** [*nlat.*] Positivierung des (negativen) Membranpotentials einer Zelle. Erreicht bei der konduktiven Membran einer Nervenzelle das Potential einen Schwellenwert, kommt es zur Ausbildung eines Aktionspotentials.
- Diatonik** [*gr.-nlat.*] DurMoll-Tonleitersystem mit 7 Stufen (Ganz- u. Halbtöne).
- Dichotisches Hören** [*gr.*] Experimentelle Technik, bei der über Kopfhörer jeweils nur eines der beiden Ohren mit einem Reiz oder Reizanteil beschallt wird.
- Dichotomie** [*gr.*] a) Zweiteilung, Gliederung; b) Gliederung eines Oberbegriffs in einen darin enthaltenen Begriff u. dessen Gegenteil.
- Dissoziation** [*lat.*] Trennung, Auflösung, Abspaltung.
- Divergenz** [*lat.-nlat.*] Synaptisches Verschaltungsprinzip, bei dem die postsynaptische Information im Dendriten einer nachgeschalteten Nervenzelle aus vielen vorgeschalteten Zellen stammt.
- dorsal** [*lat.-nlat.*] (Med.) a) zum Rücken, zur Rückseite gehörend; b) am Rücken, an der Rückseite gelegen; zur Rückseite, zum Rücken hin; rückseitig.
- Dynamik** [griech.] *Musik*: die Lehre von Tonstärkegraden.
- Dyslexie** [*gr.-nlat.*] organisch od. seelisch bedingte Lesestörung: Minderung der Fähigkeit, Geschriebenes zu erfassen, geistig aufzunehmen u. zusammenhängend vorzulesen (Med.; Psychol.).
- efferent** [*lat.*] herausführend, von einem Zentralnervensystem herkommend (Med.); Ggs. afferent.
- Elektrodenarray** [dt.-engl.] Standardisierte Anordnung von EEG-Elektroden auf der Schädeloberfläche.
- endogen** [*gr.*] s. 2.2.5.1.1
- Enkodierung** [*lat.-nlat.*] Umwandlung von Information in neuronalen Code zum Zwecke der Speicherung im Gehirn.
- exogen** [*gr.*] s. 2.2.5.1.1
- extracerebral** [*lat.-nlat.*] außerhalb des Großhirns gelegen.
- Exzitation** [*lat.*] Neuronale Erregung.
- Faszilitation od. Faszilitierung** svw. Bahnung
- Feedback** [engl.; "Rückfütterung"] 1. zielgerichtete Steuerung eines technischen, biologischen od. sozialen Systems durch Rückmelden od. sozialen Systems durch Rückmelden der Ergebnisse, wobei die Eingangsgröße durch Änderung der Ausgangsgröße beeinflusst werden kann (Kybernetik). 2. sinnlich wahrnehmbare Rückmeldung.
- Fovea** [*lat.-nlat.*] Ort maximaler Rezeptorendichte auf der Netzhaut des Auges; entspricht der Blickrichtung des schärfsten Sehens.
- foveal** [*lat.-nlat.*] am Ort der Fovea.
- Fraktionierung** [*gr.*] unabhängige Adressierung von Muskelgruppen, die normalerweise zusammenarbeiten.
- frontal** [*nlat.*] a) an der Vorderseite befindlich, von der Vorderseite kommend, von vorn; b) unmittelbar nach vorn gerichtet.
- granulär** [*lat.*] gekörnte Zellschicht.
- Gyrus** [*gr.-lat.*] Gehirnwindung (Med.).
- Habituation** [*lat.*] Gewöhnung (Med., Psychol.), s. 1.2.1
- haptisch** [*gr.*; "greifbar"] den Tastsinn betreffend; vgl. taktil.
- Harmonie** [griech.] in der Musik Bez. für den Zusammenklang von Tönen, den Aufbau von Zusammenklängen, deren Wertigkeit und Verbindungsmöglichkeiten untereinander.
- Hemisphäre** [*gr.*] (*Anatom.*) die beiden halbkugelförmigen Abschnitte des Klein- und Großhirns.
- Imagination** [*lat.-nlat.*] Konzept einer internen Repräsentation, die perzept-ähnlich erfahren wird, vgl. 4.3.2.
- inferior** [*lat.*] unterhalb gelegen.
- Inhibition** [*lat.*] Neuronale Hemmung.
- Inion** [*gr.*] anatomische Positionsangabe am Schädel, vgl. Anhang 6.2
- interface** [engl.] Schnittstelle, Nahtstelle.
- Interferenz** [*lat.-nlat.*] Hemmung eines kognitiven Vorgangs durch einen gleichzeitigen u. gleichartigen anderen.
- Interpolation** [*lat.*] das Errechnen von Werten, die zwischen bekannten Werten einer Funktion liegen (Math.).
- Intervall** [*lat.*] 1) allgemein: Zeitabstand, Zeitspanne, Frist, Pause. 2) Musik: der Tonhöhenabstand sowie das Schwingungsverhältnis zweier nacheinander oder gleichzeitig erklingender Töne. Die I. bezeichnen den Abstand der Töne innerhalb des in der abendländ. Musik geltenden diaton. Tonsystems, d. h. sie berücksichtigen nicht den Wechsel von Ganz- und Halbtönen.
- intrakranial** [*gr.-nlat.*] (Med.) innerhalb des Schädels gelegen.
- Invarianz** [*lat.*] die Unveränderlichkeit bestimmter physikal. oder mathemat. Größen (Invarianten) gegenüber einer Gruppe von [Koordinaten]transformationen.
- ipsilateral** [*lat.*] die selbe Körperseite betreffend (Med.).
- kaudal** [*lat.-nlat.*] 1. nach dem unteren Körperende od. nach dem unteren Ende eines Organs zu gelegen (von Organen od. Körperteilen;

- Med.). 2. in der Schwanzregion gelegen (Biol.).
- Klang** ein Gemisch aus Tönen, bei dem die Frequenzen der einzelnen Töne ganzzahlige Vielfache (*Obertöne*) der Frequenzen des tiefsten im K. vorhandenen Tones (*Grundton*) sind. Anzahl und Stärke der Obertöne gibt jedem K. eine charakterist. **Klangfarbe**.
- Koaktivierung** [*lat.-nlat.*] Gemeinsame Aktivierung räumlich getrennter neuronaler Ensembles.
- Koartikulation** [*lat.-nlat.*] s. 4.3.1
- kontralateral** [*lat.*] die gegenüberliegende Körperseite betreffend (Med.).
- Kontur** [*lat.-italien.*], hier: Linie, die den „Umriss“ einer Melodie unabhängig von der genauen Kenntnis der Einzelintervalle erkennen läßt.
- Konvergenz** [*lat.-nlat.*] Synaptisches Verschaltungsprinzip, bei dem die Information aus einer vorgeschalteten Nervenzelle auf viele nachgeschaltete Zellen verteilt wird.
- Kortex** [*lat.*] (Med.) 1. äußere Zellschichten eines Organs. 2. Hirnrinde.
- kortikal** [*lat.-nlat.*] 1. von der Hirnrinde ausgehend, in der Hirnrinde sitzend; -e Zentren: wichtige Teile der Hirnrinde, 2. die äußere Zellschicht von Organen betreffend (Biol., Med.).
- kranial** [*gr.-nlat.*] (Med.) a) zum Kopf gehörend; b) kopfwärts gelegen.
- Läsion** [*lat.*] Durch Verletzung oder experimentellen Eingriff hervorgerufene Störung der Funktion eines Hirnteils (Med.).
- Latenz** [*lat.-nlat.*] die durch die Nervenleitung bedingte Zeit zwischen Reizeinwirkung u. Reaktion (Psychol.).
- lateral** [*lat.*] 1. seitlich, seitwärts [gelegen]; 2. von der Mittellinie eines Organs abgewandt, an der Seite gelegen (Med.).
- Lateralisation** [*lat.-nlat.*] 1. Verlagerung, Verschiebung nach der Seite (Med.). 2. die Zuordnung von Gehirnhemisphären zu psychischen Funktionen.
- Level** [engl.] *hier*: Schwierigkeitsgrad.
- longitudinal** [*lat.-nlat.*] a) in der Längsrichtung verlaufend, längsgerichtet.
- Mastoid** [*gr.*] hinter dem Ohr gelegener Warzenfortsatz des Schläfenbeins (Med.).
- medial** [*lat.-nlat.*] der Körpermitte zu gelegen (Med.).
- median** [*lat.-nlat.*] in der Mitte befindlich, in der Mittellinie eines Körpers od. Organs gelegen (Anat.).
- Melodie** [griech.] (lat. melodia), eine in sich geschlossene, nach Tonstufen geordnete (sangl.) Folge von Tönen in der Vokal- und Instrumentalmusik.
- Modalität** Wahrnehmungsart (Unterscheidung von z. B. Sehen, Hören, Propriozeption, Hautsinne usw.).
- monophon** [*gr.*] einstimmig.
- Monopolare Ableitung** [*gr.*] Oberflächenelektrische Registrierung der Spannung an einem definierten Punkt gegenüber einem für viele Meßkanäle gemeinsamen Referenzpotential. Vgl. bipolare Ableitung.
- Motorik** [*lat.-nlat.*] 1. a) Gesamtheit der willkürlichen aktiven Muskelbewegungen (Med.); Ggs. Motilität.
- motorisch** [*lat.*] 1. bewegend; der Bewegung dienend, von einem Motor angetrieben. 2. die Motorik betreffend. 3. einen Muskelreiz aussendend u. weiterleitend (von Nerven; Med.).
- Multi-Channel-Messung** Gleichzeitige Registrierung mehrerer Signale zur selben Zeit. Entsprechende Meßverstärker sind mit mehreren Kanälen ausgestattet.
- myo..., Myo..., my..., My...** [griech.], Bestimmungswort von Zusammensetzungen mit der Bedeutung ›Muskel‹.
- Nasion** [*gr.*] anatomische Positionsangabe am Schädel, vgl. Anhang 6.2
- okzipital** [*lat.-nlat.*] zum Hinterhaupt gehörend, es betreffend (Med.).
- Orbita** [*lat.*] Augenhöhle (Med.).
- orbital** [*lat.-nlat.*] zur Augenhöhle gehörend (Med.).
- parietal** [*lat.*] zum Scheitelbein gehörend (Med.).
- Performanz** [*gr.-engl.*] Quantifizierbares Willkürverhalten.
- perimotorisch** [*lat.-nlat.*] während der Bewegungsausführung.
- peripher** [*gr.-lat.*] am Rande befindlich, Rand...
- peristimulatorisch** [*lat.-nlat.*] während der Reizpräsentation.
- Perzeption** [*lat.*] 1. sinnliches Wahrnehmen als erste Stufe der Erkenntnis (Philos.). 2. Reizaufnahme durch Sinneszellen od. -organe (Med., Biol.).
- Phonem** [*gr.*] kleinste bedeutungsunterscheidende, aber nicht selbst bedeutungstragende sprachliche Einheit.
- Phonetik** [*gr.*] Teilgebiet der Sprachwissenschaft, das die Vorgänge beim Sprechen untersucht; Lautlehre, Stimmbildungslehre.
- Phonologischer Loop** Konzept von Baddeley (1982, 1986, 1996). Der *phonologische Loop* dient zur vorübergehenden Aufrechterhaltung einer Information oder einer kleinen Anzahl von Informationen in mentaler lautsprachlich kodierter Form (inneres

„Aufsagen“, z. B. Telefonnummern oder Einkaufslisten). Damit gilt der *phonologische Loop* als Komponente des Arbeitsgedächtnisses.

**Plastizität** [*lat.-nlat.*] Gerichtete Veränderlichkeit des neurophysiologischen Substrats und damit Grundlage der Phänomene der Ontogenese des Nervensystems, der Regeneration von Nervengewebe nach zentraler oder peripherer Schädigung, des Lernens und des Gedächtnis.

**Potential** [*lat.*] *Physik* eine skalare, ortsabhängige Größe zur Beschreibung eines Feldes. Im Falle eines Kraftfeldes ist die P.differenz zw. zwei Punkten  $P_1$  und  $P_2$  ein Maß für die Arbeit, um einen Probekörper von  $P_1$  nach  $P_2$  zu bringen.- Derartige P. werden mathemat. durch die *P.funktionen* beschrieben. Ein Beispiel ist das elektr. P., dessen Differenz zw. zwei Raumpunkten die zw. diesen herrschende elektr. Spannung ist. In der vorliegenden Arbeit: „Potential“ synonym zu „Spannung gegenüber einer Referenzelektrode“.

**Potentialdifferenz** [*lat.-nlat.*] Unterschied elektrischer Kräfte bei aufgeladenen Körpern (*Phys.*).

**präattentiv** [*lat.-nlat.*] vorbewußt.

**prädisponieren** [*lat.-nlat.*] 1. vorher bestimmen. 2. empfänglich machen (z. B. für eine Krankheit).

**prämotorisch** [*lat.-nlat.*] 1. Im Kortex anterior zur primärmotorischen Rinde gelegen. 2. (zeitlich) vor Beginn der Bewegung.

**probe task** [*engl.*] Testaufgaben des vorliegenden Klavierexperiments, s. 2.2.2.3.1

**Projektion** [*lat.*] 1. [*Projektionsbahn*] Gebündelte Nervenverbindung nicht unmittelbar benachbarter Hirnareale (*anatom.*), 2. Spezifischer axonaler Informationsaustausch neuronaler Ensembles (im funktionellen Sinne).

**Propriozeption** [*lat.-nlat.*] Wahrnehmungen aus dem eigenen Körper (z. B. aus Muskeln, Sehnen, Gelenken; *Psychol.*, *Medizin*).

**Prosodie** [*gr.-lat.*] 1. in der antiken Metrik die Lehre von der Tonhöhe u. der Quantität der Silben, Silbenmessungslehre. 2. Lehre von der metrisch-rhythmischen und melodischen Behandlung der Sprache.

**randomisieren** [*engl.-amerik.*] (aus einer Gesamtheit von Elementen) eine vom Zufall bestimmte Auswahl treffen (*Statistik*).

**Repräsentation** [*lat.-nlat.*] 1. zentralnervöse Entsprechung einer peripheren Reizkonstellation (*mentales Abbild*), 2. topographisch eingrenzbares kortikales oder subkortikales Gebiet der neuronalen Verarbeitung von (1).

**Rhythmus** [*griech.*], als Gliederung des Zeitmaßes wesentl. Element der Musik, des Tanzes und der Dichtung; in der *Musik* macht die Dauer der einzelnen Töne bzw. deren Verhältnis zueinander sowie das Zeitmaß, das das Tempo des Ablaufs der einzelnen Töne regelt, den Rh. aus (Takt); in der *Dichtung* bestimmt die Gliederung des Sprachablaufs den Rh.; in der Lyrik v. a. mit dem Mittel von langen und kurzen oder betonten und unbetonten Silben der einzelnen Wörter, in der Prosa hpts. durch die akzentsetzende Komposition von Satzgefügen; für das spezif. Tempo eines Werks sind sowohl in der Musik als auch in der Literatur die Pausen ein entscheidendes Element.

**rostral** [*gr.*] am Kopfende, zum oberen Körperende hin gelegen (*Biol.*, *Anat.*).

**sagittal** [*lat.*] parallel zur Mittelachse liegend (*Biol.*).

**Semantik** 1. Teilgebiet der Linguistik, auf dem man sich mit den Bedeutungen sprachlicher Zeichen u. Zeichenfolgen befaßt (*Sprachw.*); vgl. *Onomasiologie*. 2. Bedeutung, Inhalt (eines Wortes, Satzes od. Textes).

**Sensitivierung** s. 1.2.1

**Sensomotorik u. Sensumotorik** [*lat.-nlat.*] durch Reize bewirkte Gesamtaktivität in sensorischen u. motorischen Teilen des Nervensystems u. des Organismus (*Psychol.*).

**Sensomotorische Integration** [*lat.-nlat.*] Zusammenführung sensorischer Information aus u.U. verschiedenen Modalitäten im ZNS und Berechnung einer adäquaten motorischen Verhaltensreaktion des Organismus.

**sensorisch (sensoriell)** [*lat.-nlat.*] die Sinnesorgane oder die Aufnahme von Sinneswahrnehmungen bzw. -empfindungen betreffend; **Sensorium**, der Sinnesapparat, bestehend aus Nervensystem und Sinnesorganen; insbes. in der Humanmedizin die Großhirnrinde.

**Skalar** [*gr.*] eine math. Größe, die allein durch einen Zahlenwert bestimmt wird (*Math*).

**Soma** [*gr.*] Zellkörper.

**somatosensorisch** aus dem Körper (Haut, Muskeln, Gelenke) stammende Sinnesreize betreffend (*Med.*)

**Spike** [*engl.*] = Aktionspotential.

**Staircase-Verfahren** [*dt.-engl.*] Experimentalpsychologisches Verfahren zur Schwellenbestimmung, bei dem ein gewünschter Parameter sich dynamisch an das Antwortverhalten des Probanden anpaßt (s. 2.2.3.3.2).

**Stimulus** [*lat.-nlat.*] [äußerer] Reiz.

**Subvokalisation** [*lat.-nlat.*] s. 4.3.1

**Sulcus** [*lat.*] Gehirnfurche (*Med.*).

**superior** [lat.] oberhalb gelegen.

**supplementär** [lat.-nlat.] ergänzend, unterstützend.

**supramodal** [gr.-lat.] mehrere Sinnesmodalitäten einschließend.

**Synapse** [griech.] Struktur, über die eine Nervenzelle oder (primäre) Sinneszelle mit einer anderen Nervenzelle oder einem Erfolgsorgan (z. B. Muskel, Drüse) einen Kontakt für die Erregungsübertragung bildet. Im menschl. Gehirn bildet im Durchschnitt jede Nervenzelle mehrere hundert synapt. Kontakte aus. Die Erregungsübertragung erfolgt auf chem. Weg durch Freisetzung von Neurotransmittern oder (seltener) auf elektr. Weg durch sog. *gap junctions*.

**taktil** [lat.] das Tasten, den Tastsinn betreffend (Med.).

**Tapping** [engl.] in der experimentellen Psychologie Oberbegriff für Aufgabenstellungen, 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.

**Target** [engl.] abstraktes Handlungsziel.

**temporal** [lat.] zu den Schläfen gehörend (Med.)

**Timing** [engl.] 1. Bestimmung u. Wahl des für einen beabsichtigten Effekt günstigsten Zeitpunktes zum Beginn eines Handlungsablaufs (bes. im Sport). 2. synchrone Abstimmung verschiedener Handlungen aufeinander. 3. zeitliche Steuerung (Techn.).

**Ton** [griech.], *Physik*: eine vom Gehör wahrgenommene Schwingung der Luft (Schallschwingung) mit sinusförmigem Schwingungs-

verlauf (*harmon. T.* oder *Sinus-T.*). Da das Schallspektrum eines T. im Unterschied zum Klang nur eine einzige Frequenz enthält, wird er auch als *reiner* oder *einfacher T.* bezeichnet. Die charakterist. Merkmale eines T. sind *T.höhe* und *T.stärke*, die durch die Frequenz bzw. die Amplitude der zugehörigen Schallschwingung bestimmt sind.

**Topographie** [gr.-lat.] 1. Beschreibung und Darstellung geographischer Örtlichkeiten; Lagebeschreibung. 2. = topographische Anatomie.

**Trajektorie** [lat.-nlat.] 1. Linie, die jede Kurve einer ebenen Kurvenschar unter gleichbleibendem Winkel schneidet (Math.). 2. (Bewegungs)Bahn eines kinematischen (oder abstrakten) Punktes in einem realen (oder abstrakten) Raum.

**transversal** [lat.-nlat.] querlaufend, senkrecht zur Ausbreitungsrichtung stehend.

**Trial** [engl.] experimenteller Einzeldurchlauf.

**velocity** [engl.] MIDI-Anschlagsstärke bzw. Tonlautstärke.

**ventral** [lat.] (Med.) bauchwärts gelegen.

**Vestibularapparat** [lat.-nlat.] Gleichgewichtsorgan im Ohr (Med.).

**Vigilanz** [lat.-nlat.] die durchschnittliche Wachheit des Bewußtseins (Psychol.).

**visuell** [lat.-fr.] das Sehen betreffend;

**Vokalisation** [lat.-nlat.] Bildung u. Aussprache der Vokale und Konsonanten beim Sprechen und Singen.

**Wernicke-Area** kortikales Sprachverständnisareal.

# Dank

Meinem Doktorvater, Prof. Dr. Hans-Albert Kolb, danke ich für die Vergabe des Themas und für die Geduld und Unterstützung in allen Belangen des Promotionsverfahrens.

Prof. Dr. Altenmüller danke ich für die Schaffung einer Promotionsstelle, für die Möglichkeit, die Messungen im EEG-Labor des Instituts für Musikphysiologie und Musiker-Medizin durchzuführen, und für die umfassende Betreuung während der Arbeit. Mein Dank gilt außerdem Dr. Dietrich Parlitz für die Grundidee der Studie und die Beantragung von DFG-Mitteln.

Der Universität Hannover und der Musikhochschule Hannover sei für die Ermöglichung des interdisziplinären Promotionsprojekts gedankt. Der Deutschen Forschungsgemeinschaft gilt mein Dank für die Schaffung des Schwerpunktprogramms SPP 1001. Fruchtbare Anregungen erhielt ich von Prof. Dr. Onur Güntürkün, Prof. Dr. Wolfgang Walkowiak, Prof. Dr. Herbert Heuer und PD Dr. Hubert Dinse. Die SPP-Kooperationspartner Dr. Udo Häusler und Prof. Dr. Uwe Jürgens (Deutsches Primatenzentrum Göttingen) sowie Prof. Dr. Hans-Jochen Heinze (Uniklinikum Magdeburg) haben Wesentliches zum Fortgang des Projekts beigetragen. Gewinnbringende Diskussionen mit Kollegen anderer Arbeitsgruppen habe ich besonders Prof. Dr. Mark Hallett, Dr. Fred Langheim, Dr. Tatsuya Mima, Dr. Andrea Halpern und Dr. Julian Keenan zu verdanken.

Ich danke den Mitarbeitern am Institut für Musikphysiologie und Musiker-Medizin, allen voran den wissenschaftlichen Hilfskräften Anke Pirling und Katrin Wernke für die Hilfe bei den Messungen sowie Dipl.-Ing. Dieter Drescher für zahlreiche Bastelarbeiten. Allen freiwilligen Teilnehmern an den Experimenten sei aufs Herzlichste gedankt.

Für kritisches und kreatives Lektorat meiner Arbeit möchte meinen lieben Freunden Michael Großbach, Dr. Andrea Kütke und Elke Steinmetz danken.

Hörfunk, Fernsehen und Presse sei für die wohlwollende Berichterstattung gedankt.

Meinen Eltern danke ich für unermüdliche moralische Unterstützung. Für seelische Aufbauarbeit fühle ich mich außerdem sehr verbunden: Julia, Anke, Heike, Gudrun, Maren, Mirjam und der Band „Guacamole Aquí“ (besonders Juki für das Drucken und Binden der Arbeit).

Helen, danke für die beständige Erinnerung, daß es im Leben noch mehr gibt als die Wissenschaft.

Diese Arbeit wurde unterstützt von der DFG, SPP 1001, AL269/1-1.

## Erklärung

Hiermit erkläre ich, die von mir am heutigen Tage eingereichte Dissertation zum Thema „Auditiv-sensomotorische Integration bei komplexen hochtrainierten Wahrnehmungs- und Verhaltensleistungen: Analyse kortikaler Koaktivierungsprozesse am Beispiel des Klavierspiels“ selbständig und ausschließlich unter Verwendung der angegebenen Quellen und Hilfsmittel verfaßt zu haben.

Hannover, 27. April 2001



# Lebenslauf

Dipl. Phys. Marc Bangert

- 17.01.1970      Geboren in Fulda
- 1976 - 1980      Besuch der Grundschule Fulda-Bronnzell
- 1980 - 1989      Besuch der Rabanus-Maurus-Schule (Domgymnasium) Fulda
- Mai 1989        Abitur (Note: 1.6)
- 1990 - 1993      Studium der Physik und der Kristallographie an der Universität Würzburg  
Nebenfächer: Astrophysik und numerische Mathematik
- Oktober 1992    Vordiplom in Physik (Note: 1.3)
- 1993 - 1997      Hauptstudium der Physik an der Universität Marburg,  
Nebenfächer: Biologie und Biophysik
- 1995 - 1997      Mitarbeit in Forschung und Lehre bei der Arbeitsgruppe Angewandte Physik und Biophysik (Prof. Reitböck, FB Physik) und bei der Arbeitsgruppe Neurobiologie (Prof. Kalmring, FB Biologie)
- 1995 - 1996      Diplomarbeit (Thema: „Analyse der akusto-mechanischen Prozesse bei der Reiz-Erregungs-Transformation im Tympanalorgan von Laubheuschrecken“)
- Januar 1997     Diplom Physik (Note: 1.0, mit Auszeichnung)
- 1997 - 2001      Studium der Biologie an der Universität Hannover,  
Promotionsvorhaben bei Prof. Dr. H.-A. Kolb, wissenschaftlicher Mitarbeiter am Institut für Musikphysiologie und Musiker-Medizin der Musikhochschule Hannover (Leiter: Prof. Dr. E. Altenmüller).
- Juni 2001        Promotion zum Dr. rer. nat. (Note: Summa cum laude)