



**Wahrnehmung und Handlung:  
Die zeitliche Steuerung von Bewegungen  
und ihre neuronalen Grundlagen**

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades  
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät  
der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf

vorgelegt von  
Vanessa Krause  
aus Krefeld

März 2010

Aus dem Institut für Klinische Neurowissenschaften  
und Medizinische Psychologie  
der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf

Gedruckt mit der Genehmigung  
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät  
der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf

Referent: Prof. Dr. A. Schnitzler  
Koreferent: Prof. Dr. R. Pietrowsky  
Tag der mündlichen Prüfung: 11.05.2010

# Inhaltsverzeichnis

<b>Glossar .....</b>	<b>2</b>
<b>1 Zusammenfassung.....</b>	<b>3</b>
Abstract.....	5
<b>2 Einleitung .....</b>	<b>7</b>
2.1 Erklärungsansätze des Synchronisationsfehlers.....	8
2.2 Die Bedeutung sensorischer Informationen .....	9
2.3 Die Bedeutung musikalischer Übung für Synchronisationsleistungen .....	10
2.4 Die neurophysiologischen Grundlagen sensomotorischer Synchronisation.	12
2.4.1 Die Bedeutung neuronaler Netzwerke für die Bewegungssteuerung ....	12
2.4.2 Die funktionelle Bedeutung unterschiedlicher Frequenzbänder für die Bewegungssteuerung.....	13
2.4.3 Magnetenzephalographie (MEG).....	14
<b>3 Fragestellung .....</b>	<b>16</b>
3.1 Experiment I.....	17
3.1.1 Fragestellung.....	17
3.1.2 Ergebnisse und Diskussion .....	20
3.2 Experiment II.....	26
3.2.1 Fragestellung.....	26
3.2.2 Ergebnisse und Diskussion .....	28
3.3 Experiment III.....	33
3.3.1 Fragestellung.....	33
3.3.2 Ergebnisse und Diskussion .....	34
<b>4 Schlussfolgerung .....</b>	<b>38</b>
<b>5 Referenzen .....</b>	<b>39</b>
<b>Anhang .....</b>	<b>47</b>

**Glossar**

DICS	Dynamic Imaging of Coherent Sources
dPMC	dorsolateraler prämotorischer Cortex
EEG	Elektroenzephalographie
fMRT	funktionelle Magnetresonanztomographie
MEG	Magnetenzephalographie
P-Center	perceptual center
PET	Positronen-Emissions-Tomographie
PMC	prämotorischer Cortex
PPC	posteriorer parietaler Cortex
S1/M1	primärer sensomotorischer Cortex
SMA	supplementäres motorisches Areal
SPECT	Einzel-Photonen-Emissions-Computer-Tomographie
SQUIDs	Super Conducting Quantum Interference Devices
vPMC	ventrolateraler prämotorischer Cortex

## 1 Zusammenfassung

Die zeitlich präzise Koordination von Wahrnehmung und Handlung ist für viele Alltagshandlungen von herausragender Bedeutung. Die vorliegende Arbeit untersucht mithilfe der Magnetenzephalographie (MEG) das zentrale Netzwerk der Steuerung zeitgenauer Bewegungen und dessen Modulierbarkeit. Zu diesem Zweck wurden der Einfluss der Modalität des Führungssignals und der Einfluss musikalischer Expertise sowohl auf die zeitliche Genauigkeit von Bewegungen als auch auf die vermittelnden neurophysiologischen Mechanismen untersucht.

Experimentell werden sensomotorische Fähigkeiten unter Verwendung des Synchronisationsparadigmas untersucht. Hier zeigen Probanden ohne musikalische Expertise einen typischen antizipatorischen Fehler - die negative Asynchronie. Musiker hingegen synchronisieren im Allgemeinen genauer als Nichtmusiker. Im Mittelpunkt der Arbeit standen die Fragen, (i) ob Musiker per se genauer synchronisieren als Nichtmusiker oder ob die musikalische Spezialisierung von Bedeutung ist und (ii) inwieweit die Synchronisationsfähigkeit von sensorischen Verarbeitungsprozessen beeinflusst wird. Hierzu führten professionelle Pianisten, Hobbypianisten, Schlagzeuger, Sänger und Nichtmusiker eine auditive und eine visuelle Synchronisations- und eine zeitliche crossmodale Diskriminationsaufgabe (taktil-auditiv, auditiv-taktile, taktile-visuell, visuell-taktile) aus. Die Datenanalyse zeigte ausschließlich bei den Schlagzeugern überlegene auditive Synchronisations- und crossmodale Diskriminationsfähigkeiten. Nicht die musikalische Erfahrung per se, sondern vielmehr die Art des ausgeübten Instruments scheint die Synchronisationsgenauigkeit zu beeinflussen. Die zeitgenaue Ausführung einer Bewegung ist somit nicht nur durch das zeitlich präzise Abrufen eines spezifischen motorischen Programms, sondern auch durch eine präzisere Diskriminationsfähigkeit begründet.

Da die neurophysiologischen Grundlagen des Synchronisationsvorteils von Schlagzeugern bislang ungeklärt sind, wurde weiterhin das zugrunde liegende neuronale Netzwerk charakterisiert. Die Datenanalyse zeigte bei Nichtmusikern, Schlagzeugern und professionellen Pianisten ein an der Aufgabenausführung beteiligtes cerebello-thalamo-kortikales Netzwerk. In Abhängigkeit von der Synchronisationsgenauigkeit und der musikalischen Erfahrung unterschied sich die funktionelle Interaktion innerhalb eines PMC-Thalamus-PPC-Subnetzwerks. Die Schlagzeuger zeigten im Vergleich zu den Nichtmusikern eine erhöhte funktionelle PMC-Thalamus- und PPC-Thalamus-Interaktion im Alpha- (8 - 12 Hz) und Betafrequenz-

band (13 - 24 Hz). Die professionellen Pianisten zeigten im Vergleich zu den Nichtmusikern lediglich eine stärkere PMC-Thalamus-Interaktion im Betaband. Demnach könnten die Stärke der PMC-Thalamus-Interaktion mit musikalischer Expertise und die Stärke der PPC-Thalamus-Interaktion mit der Synchronisationsgenauigkeit assoziiert sein. Der PPC ist sowohl für die multisensorische Integration als auch für die Bewegungsantizipation relevant. Unter der Annahme, dass die zeitliche Bewegungsgenauigkeit vor allem auf (multi)sensorischer Verarbeitung basiert, könnte die Stärke der PPC-Thalamus-Interaktion einen wichtigen Schlüsselmechanismus für die sensomotorische Synchronisation darstellen.

Vorausgehende Verhaltensstudien zeigen, dass die Synchronisationsgenauigkeit durch die Modalität des Führungssignals beeinflusst wird. Die Synchronisation in Referenz zu einem visuellen Führungssignal geht im Vergleich zu einem auditiven Führungssignal mit einer kleineren Asynchronie jedoch mit einer größeren Inter-Tap-Variabilität einher. Diese Beobachtung führte zu der Hypothese, dass in Abhängigkeit vom Führungssignal möglicherweise unterschiedliche Strategien der Bewegungssteuerung genutzt werden. Die Analyse der MEG-Daten zeigte frequenz- und konnektivitätsspezifische Unterschiede des Interaktionsmusters. Die auditive Synchronisation war mit der Aktivierung des dorsolateralen PMC (dPMC) assoziiert, die visuelle Synchronisation mit einer Aktivierung des ventralen PMC (vPMC). Darüber hinaus war die auditive Synchronisation mit einer erhöhten funktionellen Interaktion zwischen dem linken auditorischen Cortex und dem dPMC im Alphaband assoziiert, die visuelle Synchronisation mit einer erhöhten Interaktion zwischen dem Thalamus und dem vPMC im Betaband. Sowohl die funktionelle Interaktion im Alphaband als auch der dPMC wurden in vorausgehenden Studien mit einem automatisierten Modus der motorischen Kontrolle in Verbindung gebracht. Demgegenüber scheint die funktionelle Interaktion im Betaband insbesondere bei Aufgaben, die ein höheres Maß an motorischer Kontrolle erfordern, aufzutreten. Die in dieser Studie gezeigten Unterschiede des Interaktionsmusters sind somit in Einklang mit der Annahme verschiedener Kontrollstrategien in Abhängigkeit von der Modalität des Führungssignals.

Zusammenfassend zeigt die vorliegende Arbeit zum einen die Bedeutung der Sensorik für die zeitgenaue Bewegungssteuerung, zum anderen die Modulation des zentralen Netzwerks der Bewegungssteuerung durch die Modalität des Führungssignals und die musikalische Spezialisierung.

## Abstract

The temporally precise coordination of perception and action is essential for most everyday activities. Using magnetoencephalography (MEG), the present studies investigate the neuronal network of movement control and its modulation capability. To this end, the influence of the pacing signal's modality as well as the influence of musical expertise on temporal movement preciseness and the underlying neurophysiological mechanisms were investigated.

In detail, sensorimotor synchronization is experimentally investigated using the synchronization paradigm. While subjects without musical experience produce a typical anticipatory error called negative asynchrony, musicians - in general - are known to have superior synchronization skills than non-musicians. The present studies aimed at investigating (i) whether musicians per se synchronize more precisely or whether musical specialization has got an effect and (ii) to what extent synchronization skills rely on sensory processing. To this end, a synchronization task and a crossmodal discrimination task were performed by subjects differing according to their musical experience (professional pianists, amateur pianists, drummers, singers, non-musicians). The synchronization task was performed in reference to an auditory and a visual pacing signal, respectively. The crossmodal discrimination task (tactile-auditory, auditory-tactile, tactile-visual, visual-tactile) required subjects to discriminate the temporal distance constantly diminishing between two subsequent stimuli. Most prominently, drummers showed superior crossmodal discrimination and auditory synchronization skills concluding that not musicians per se synchronize more precisely but the type of specialized instrument is crucial for synchronization accuracy. Thus, precise movement timing might require the simultaneous interplay of motor and sensory processes and does not only rely on a specific motor programme but also on perceptual discrimination abilities.

As the neurophysiological foundations of superior synchronization in drummers - in particular the dynamic interplay between brain regions - have not been addressed yet, the underlying neuronal network was characterized in a subsequent experiment. The analysis of neuromagnetic activity in non-musicians, drummers and professional pianists revealed a cerebello-thalamo-cortical network associated with task performance. Between groups functional interaction within a sub-network was shown to differ depending (i) on the quality of synchronization performance and (ii) on musical specialization. More precisely, drummers showed a significantly in-

creased functional interaction at alpha (8 - 12 Hz) and beta frequency bands (13 - 24 Hz) between PMC and thalamus and between thalamus and PPC than non-musicians, whereas professional pianists only showed an increased PMC-thalamus-interaction at beta frequency as compared to non-musicians. Thus, the intensity of PMC-thalamus-interaction might be associated with musical expertise, while the intensity of PPC-thalamus-interaction might go along with synchronization accuracy. The PPC is assumed to be relevant for both, multisensory integration and movement anticipation. In particular, the intensity of PPC-thalamus-interaction might be a key for sensorimotor synchronization as timing accuracy depends on (multi)sensory processing.

Previous behavioural studies show an effect of the pacing signal's modality on synchronization performance. Synchronization with respect to a visual pacing signal is characterized by a smaller asynchrony but a larger inter-tap variability as compared to auditory synchronization. Due to this observation it has been hypothesized that different strategies of motor control might be used depending on the pacing signal. MEG data analysis revealed frequency- and connectivity-specific differences of functional interaction. Auditory synchronization was associated with activation of the dorsolateral PMC (dPMC), whereas visual synchronization was characterized by activation of its ventral part (vPMC). Moreover, auditory synchronization was associated with increased functional interaction between the left auditory cortex and dPMC at alpha frequency, whereas visual synchronization was accompanied by increased functional interaction between thalamus and vPMC at beta frequency. Functional interaction at alpha frequency as well as dPMC activation have previously been associated with an automated mode of motor control. In contrast, functional interaction at beta frequency might be rather related to tasks demanding a higher level of motor control. Thus, the differences of functional interaction are in line with the hypothesis of different control strategies depending on the pacing signal's modality.

To summarize, the present studies highlight the relevance of perceptual skills for precise movement timing on the one hand. On the other hand the studies show the underlying neuronal network of motor control being modulated by both, the pacing signal's modality as well as musical specialization.



## 2 Einleitung

Eine grundlegende Voraussetzung für die erfolgreiche Interaktion mit unserer sozialen und physikalischen Umwelt ist die zeitliche Synchronisation unserer eigenen Bewegungen mit externen Ereignissen. Da Umweltbedingungen sehr unterschiedlich sein können und einer mitunter raschen Veränderung unterliegen, muss unser Verhalten möglichst präzise und schnell angepasst werden. So erfordern Handlungen des täglichen Lebens wie beispielsweise die Unterhaltung mit einem Gegenüber, das Schreiben auf einer Computertastatur oder das Anfahren an einer grünen Ampel die simultane Integration auditiver, visueller und taktil-kinästhetischer Informationen und die zeitlich präzise Koordination dieser multimodalen Informationen mit unserem motorischen System.

Auf der Verhaltensebene tritt die Synchronisation von Sensorik und Motorik zwar in vielen Kontexten auf, am deutlichsten lässt sie sich jedoch beim Sport und beim Spielen eines Musikinstruments beobachten. Beispielsweise beherrschen professionelle Musiker/innen, die auf jahrelange, intensive Übung zurückgreifen können, die synchrone Koordination von Wahrnehmung und motorischer Kontrolle außerordentlich präzise (Repp, 2005). Die systematische, experimentelle Untersuchung von Synchronisationsleistungen erfolgt in der Regel stark vereinfacht unter Verwendung des Synchronisationsparadigmas (Stevens, 1886). Hierbei erhalten Probanden die Aufgabe, die Abwärtsbewegung ihres Zeigefingers (Fingertap) zeitlich so genau wie möglich in Übereinstimmung mit einem regelmäßig dargebotenen Führungssignal zum Beispiel einem Ton auszuführen - vergleichbar mit dem Mitklopfen eines monotonen Rhythmus. Obwohl die Synchronisation der eigenen Bewegung mit einer vorhersehbaren zeitlichen Struktur von Ereignissen (zum Beispiel einer Sequenz von Tönen) sich als eine leichte Aufgabe darstellt, wird üblicherweise ein charakteristischer Fehler beobachtet. Trotz des subjektiven Eindrucks von Gleichzeitigkeit (Synchronie) gehen die Fingertaps der Probanden dem eigentlichen Führungssignal um 20 bis 60 Millisekunden voraus (Aschersleben, 2002). Obwohl die Richtung der Asynchronie durch konstantes vorzeitiges Auftappen des Fingers relativ stabil ist, kann die Größe der Asynchronie variieren: So ist sie beispielsweise bei einem auditiven Führungssignal größer als bei einem visuellen, und so zeigen beispielsweise Musiker eine bessere Synchronisationsfähigkeit als Nichtmusiker. Obwohl dieses Phänomen der negativen Asynchronie auf der Verhaltensebene be-

reits vielfach untersucht wurde (Übersicht in Aschersleben, 2002, Repp, 2005), sind die zugrunde liegenden neurophysiologischen Mechanismen weitgehend unklar.

## 2.1 Erklärungsansätze des Synchronisationsfehlers

Die theoretischen Ansätze zur Entstehung der negativen Asynchronie lassen sich in zwei Gruppen zusammenfassen: die Codekoinzidenz-Theorie und die Ereigniskoinzidenz-Theorie.

Die Codekoinzidenz-Theorie basiert auf der Annahme, dass die negative Asynchronie durch Unterschiede der peripheren und/oder zentralen Verarbeitungszeit eines Fingertaps im Vergleich zu einem Ton entsteht. Der Tap wird hierbei durch die somatosensorische Reafferenz der Fingerbewegung und des Tastendrucks repräsentiert. Beide Ereignisse werden nach dieser Theorie auf der Ebene zentraler Repräsentationen synchronisiert. Durch unterschiedliche Verarbeitungs- und/oder Akkumulationszeiten liegen die zentralen Repräsentationen der peripheren Ereignisse jedoch nicht zeitgleich vor. Um Synchronie der zentralen Repräsentationen zu erzielen, muss der Fingertap dem Ton vorausgehen, damit beide Ereignisse als gleichzeitig wahrgenommen werden (Aschersleben und Prinz, 1995).

In diesem Zusammenhang nimmt die P-Center-Hypothese ergänzend an, dass ein spezifischer Wahrnehmungszeitpunkt (perceptual center = P-Center) eines Ereignisses existiert, der nicht notwendigerweise mit dem zeitlichen Beginn des Ereignisses übereinstimmen muss (Morton et al., 1976). Demnach würden die Fingertaps mit dem wahrgenommenen P-Center des Führungssignals synchronisiert, was in der beobachtbaren negativen Asynchronie resultieren könnte.

Im Gegensatz zur Codekoinzidenz- basiert die Ereigniskoinzidenz-Hypothese auf der Annahme, dass die peripheren Ereignisse (Fingertap und Führungssignal) miteinander synchronisiert werden. Hierbei wird eine asymmetrische Fehlertoleranz des sensomotorischen Systems vermutet (Müller et al., 1999), infolge derer negative Asynchronien eher toleriert werden als positive. Diese asymmetrische Fehlertoleranz könnte eine implizite Eigenschaft des sensomotorischen Systems darstellen (Müller et al., 1999).

## 2.2 Die Bedeutung sensorischer Informationen

Die genannten Theorien zur Erklärung des Synchronisationsfehlers betonen die Bedeutung sensorischer Informationen für die Entstehung der negativen Asynchronie. Zur Überprüfung der theoretischen Annahmen wurde in vorausgehenden Arbeiten das Ausmaß der internen und externen sensorischen Rückmeldung manipuliert. Die negative Asynchronie verringerte sich, wenn eine zusätzliche auditive Rückmeldung dargeboten wurde (Aschersleben und Prinz, 1995, 1997) oder wenn die somatosensorische Rückmeldung durch kräftiger ausgeführte Taps intensiviert wurde (Aschersleben et al., 2004). Wurde hingegen die somatosensorische Rückmeldung beispielsweise durch Lokalanästhesie des Zeigefingers reduziert, so zeigte sich der gegenteilige Effekt, und die negative Asynchronie vergrößerte sich (Aschersleben et al., 2001). Diese Beobachtung wird durch Studien mit sensorisch deafferentierten Patienten unterstützt (Stenneken et al., 2002, 2006). Insgesamt weisen diese Befunde auf die Bedeutung sensorischer Informationen für die zeitliche Steuerung von Bewegungen hin.

Zusätzlich zur Manipulation der sensorischen Rückmeldung besteht die Möglichkeit, die Eigenschaften des Führungssignals zu variieren. Für Führungssignale verschiedener Modalitäten ergeben sich unterschiedlich ausgeprägte und unterschiedlich gerichtete Asynchronien. Auditive Führungssignale gehen mit negativen Asynchronien zwischen 20 ms und 60 ms einher. Visuelle Führungssignale hingegen gehen mit geringer ausgeprägten negativen und mitunter sogar positiven Asynchronien einher (Kolars und Brewster, 1985). In Bezug auf die Variabilität der Synchronisationsleistung zeigt sich das umgekehrte Muster: Die auditive Synchronisation ist im Vergleich zur visuellen Synchronisation durch eine geringere Variabilität gekennzeichnet (Jäncke et al., 2000a, Repp und Penel, 2004, Repp, 2005).

Darüber hinaus variiert die Synchronisationsleistung nicht nur mit der Qualität und Quantität sensorischer Informationen, sondern auch mit der Ausführung der Fingertaps. So konnte gezeigt werden, dass sich sowohl die Asynchronie als auch die Variabilität verringern, je größer der Geschwindigkeitsunterschied zwischen Auf- und Abwärtsbewegung ist (Balasubramaniam et al., 2004, Dumas und Wing, 2007).

## 2.3 Die Bedeutung musikalischer Übung für Synchronisationsleistungen

Insbesondere für die Untersuchung sensomotorischer Fähigkeiten stellen Musiker mit einem intensiven bimanualen Bewegungstraining eine interessante Gruppe dar. Musikalisches Lernen basiert auf der wiederholten Integration von Informationen aus unterschiedlichen Modalitäten und deren präziser (senso)motorischer Koordination. Musiker lernen im Rahmen ihres Trainings kontinuierlich, Noten in Bewegungssequenzen umzusetzen. Über die Wahrnehmung des Tons kann die motorische Leistung direkt kontrolliert, kontinuierlich abgeglichen und gegebenenfalls korrigiert werden. Die stimmige Produktion von Musik erfordert somit eine schnelle und präzise sensomotorische Verarbeitung sowie die Koordination und Integration visueller, auditiver, somatosensorischer und motorischer Prozesse. Musiker sind Nichtmusikern in Bezug auf perzeptuelle Fähigkeiten wie beispielsweise die Unterscheidung von Rhythmen oder die Abschätzung der melodischen Intervalldauer überlegen (Münste et al., 2002, 2003, Peretz und Zatorre, 2005).

Da musikalisches Training in der Regel nicht einheitlich ist, bietet die natürliche Vielseitigkeit musikalisch erlernter sensomotorischer Fertigkeiten eine hervorragende Möglichkeit, die Effekte spezifischen Trainings auf die sensomotorische Verhaltensleistung zu untersuchen. Interessanterweise zeigen verschiedene Verhaltensstudien, dass Musiker eine geringere negative Asynchronie haben als Nichtmusiker (Aschersleben, 1994, 2002, Repp, 1999, 2005). Beispielsweise zeigten Hobbymusiker eine durchschnittlich um 10 ms geringere Asynchronie als Nichtmusiker (Aschersleben, 1994). Noch größere Verhaltensunterschiede konnte man bei professionellen Musikern beobachten, die die Fingerbewegung mitunter sogar in exakter Synchronie mit dem Führungssignal ausführten. Dieser Verhaltensvorteil wurde zusätzlich von einer geringeren Variabilität der Synchronisationsleistung begleitet (Repp, 1999). Darüber hinaus gibt es zunehmend Evidenz für anatomische und funktionelle Veränderungen und neuroplastische Reorganisation bei Musikern (Schlaug, 2001, Münste et al., 2002, Gaser und Schlaug, 2003a, 2003b). So zeigte sich bei Musikern im Vergleich zu Nichtmusikern das sensomotorische Handareal der subdominanten Hemisphäre vergrößert (Amunts et al., 1997). Bei männlichen Musikern fanden sich im Vergleich zu Nichtmusikern Unterschiede im absoluten

und relativen Volumen des Cerebellums (Hutchinson et al., 2003). Darüber hinaus scheint bei Musikern eine erhöhte interhemisphärische Interaktion und infolgedessen eine verringerte hemisphärische Asymmetrie für sensomotorische Fähigkeiten vorzuliegen (Schlaug et al., 1995, Lee et al., 2003).

Bildgebende Studien haben gezeigt, dass die Produktion einer musikalischen Sequenz primäre sensomotorische und supplementäre motorische Areale sowie parietale Regionen aktiviert (Krings et al., 2000). Bei professionellen Musikern wurden während auditiver und sensomotorischer Verarbeitungsprozesse geringere Aktivierungen der primären und sekundären motorischen Areale, des Cerebellums, der Basalganglien und der präfrontalen Regionen beobachtet (Jäncke et al., 2000b, Krings et al., 2000, Haslinger et al., 2004, Köneke et al., 2004). Diese Arbeiten weisen darauf hin, dass professionelle Musiker in Synchronisationsaufgaben eine effizientere Bewegungskontrolle im Vergleich zu Nichtmusikern einsetzen. Möglicherweise sind die motorischen Programme, die die Planung, Vorbereitung, Ausführung und Kontrolle sequentieller Fingerbewegungen steuern, bei Musikern weitgehend automatisiert. In Übereinstimmung mit dieser Annahme ließen sich bei Musikern allein bei der Wahrnehmung von Musik Aktivierungen der primären sensomotorischen Areale beobachten (Hauelsen und Knösche, 2001). Interessanterweise konnte auch bei Nichtmusikern nach einem spezifischen Tappingtraining eine geringere Aktivierung in primären und sekundären motorischen Arealen beobachtet werden (Bangert und Altenmüller, 2003). Diese Arbeit unterstützt die Annahme, dass die bei Musikern beobachteten Veränderungen Folge des spezifischen musikalischen Trainings sind.

Zusammenfassend konnten bei Musikern überlegene Fertigkeiten in unterschiedlichen perzeptuellen und sensomotorischen Bereichen gezeigt werden. Da diese Fertigkeiten mit anatomischen und funktionellen neuroplastischen Veränderungen einhergehen, wird angenommen, dass Musiker über eine effizientere Wahrnehmung und Bewegungskontrolle verfügen als Nichtmusiker. Unklar sind bislang jedoch die neurophysiologischen Grundlagen von überlegenen Synchronisationsleistungen bei Musikern.

## **2.4 Die neurophysiologischen Grundlagen sensomotorischer Synchronisation**

Die zeitliche Steuerung von Bewegungen wurde auf Verhaltensebene im Rahmen von sensomotorischen Synchronisationsaufgaben bereits vielfach untersucht. Die zugrunde liegenden neurophysiologischen Mechanismen sind bislang jedoch weniger umfangreich belegt. Demnach bestand das Ziel der vorliegenden Arbeit in der Beschreibung des funktionellen Interaktionsmusters der Bewegungssteuerung zwischen beteiligten Gehirnregionen unter Verwendung der nicht-invasiven Methode der Magnetenzephalographie (MEG). Insbesondere die Analyse neuronaler Netzwerke lässt Rückschlüsse auf das dynamische Zusammenspiel zwischen Gehirnregionen zu.

### **2.4.1 Die Bedeutung neuronaler Netzwerke für die Bewegungssteuerung**

Die Regionen des menschlichen Gehirns sind in ihrer Funktion jeweils in Bezug auf die zu verarbeitenden Informationen hoch spezialisiert. Komplexe Fähigkeiten beruhen auf der Integration verschiedener Informationen aus unterschiedlichen Gehirnregionen. Somit erfordert die Untersuchung komplexer Fähigkeiten die Betrachtung und Analyse von Netzwerken, die aus mehreren, räumlich verteilten Komponenten bestehen. Bildgebende Arbeiten weisen darauf hin, dass die zeitliche Steuerung von Bewegungen mit Aktivierungen in einem kortiko-subkortikalen Netzwerk einhergeht (Sadato et al., 1996b, Jäncke et al., 2000a), das in Referenz zur ausführenden Hand bilateral die primären sensomotorischen Cortices (S1/M1), kontralaterale prämotorische und supplementäre motorische Regionen (PMC, SMA), den posterioren parietalen Cortex (PPC), den Thalamus sowie das ipsilaterale Cerebellum und bilateral die primären auditorischen Cortices umfasst (Pollok et al., 2005a).

Darüber hinaus ist die Charakterisierung des Informationsaustauschs innerhalb von Netzwerken von großer Wichtigkeit, da funktionelle Interaktionen zwischen Gehirnregionen als grundlegende Mechanismen für die Integration von Informationen aus unterschiedlichen Gehirnregionen betrachtet werden (Varela et al., 2001). Dieser

Informationsaustausch innerhalb räumlich verteilter neuronaler Netzwerke wird durch synchronisierte oszillatorische Aktivität von Neuronen repräsentiert (Schnitzler und Gross, 2005). Das Ausmaß der Synchronisation der oszillatorischen Aktivität zwischen zwei neuronalen Quellen kodiert die Stärke der Kopplung zwischen beiden Quellen. Diese wird als Maß für funktionelle Konnektivität betrachtet. Auf diese Weise können dynamische Interaktionsmuster zwischen einzelnen Gehirnregionen im Sinne eines funktionellen Zusammenspiels beschrieben werden. Diese Beschreibungsebene eröffnet neue Einblicke in die neurophysiologischen Grundlagen der sensomotorischen Synchronisation.

### **2.4.2 Die funktionelle Bedeutung unterschiedlicher Frequenzbänder für die Bewegungssteuerung**

Synchronisierte oszillatorische Aktivität eröffnet bestimmte Zeitfenster für die Kommunikation zwischen distinkten neuronalen Gruppen. Ihr liegen rhythmische Fluktuationen zugrunde, in denen die Zeitfenster geöffnet und geschlossen werden. Da die Kommunikationsfenster für ein- und ausgehende Informationen gleichzeitig geöffnet sein müssen, geht man davon aus, dass ausschließlich kohärent oszillierende neuronale Gruppen effektiv interagieren können (Varela et al., 2001). Kohärente Oszillationen stimmen in der Frequenz und der relativen Phase überein (Fries, 2005). Es besteht Evidenz dafür, dass kohärente oszillatorische Aktivität innerhalb von und zwischen kortikalen Arealen eine funktionelle Relevanz für die Dynamik vieler kognitiver Prozesse hat, indem der Austausch und die Integration von Informationen gewährleistet werden (Varela et al., 2001). Demnach scheint neuronale Kohärenz mit der Verarbeitung aufgabenrelevanter Informationen und der Auswahl passender Handlungen und effektiver sensomotorischer Integration einherzugehen (Womelsdorf und Fries, 2006).

Oszillatorische Aktivität wird in unterschiedliche Frequenzbänder unterteilt wie beispielsweise das Gammaband (30 - 100 Hz), Betaband (13 - 24 Hz), Alphaband (8 - 12 Hz), Thetaband (4 - 8 Hz) und Deltaband (1 - 3 Hz), denen unterschiedliche funktionelle Bedeutungen zugeschrieben werden. Oszillationen im Gammaband in den sensorischen Cortices werden mit Aufmerksamkeit und sensomotorischer Integration assoziiert (Womelsdorf und Fries, 2006). Beta-Oszillationen in und zwi-

schen verschiedenen kortikalen Arealen werden mit motorischer Kontrolle in Verbindung gebracht. Sie haben möglicherweise eine funktionelle Rolle in der Antwortauswahl (Womelsdorf und Fries, 2006). Alpha-Oszillationen sowie langsamere Theta- und Delta-Oszillationen zwischen kortikalen Arealen könnten der Kommunikation innerhalb verteilter neuronaler Netzwerke dienen (Fries, 2005). Alpha-Oszillationen im Bereich des Okzipitalcortex und des primären sensomotorischen Cortex werden traditionell im Rahmen entspannter Ruhezustände beobachtet. Darüber hinaus werden Oszillationen im Alphaband auch als Mechanismus der Kontrolle einfacher motorischer Aufgaben verstanden (Gross et al., 2002, Pollok et al., 2005b, Miller, 2007).

### **2.4.3 Magnetenzephalographie (MEG)**

Sich ändernde Umweltverhältnisse erfordern eine flexible und zeitlich präzise Anpassung meist im Millisekundenbereich. Für eine detaillierte Charakterisierung dieser zeitlich schnell ablaufenden Prozesse auf zentraler Ebene sind zeitlich hochauflösende Verfahren wie die MEG und die Elektroenzephalographie (EEG) erforderlich.

Die MEG misst neuromagnetische Felder, die orthogonal zu elektrischen Strömen zwischen Neuronen entstehen, während die EEG die elektrischen Potentialunterschiede an der Schädeloberfläche aufzeichnet. Da die exakte Lokalisation der neuronalen Generatoren elektrischer Felder jedoch beispielsweise durch unterschiedliche Leitungseigenschaften des Schädelknochens und des umgebenden Gewebes beeinflusst wird, hat die MEG gegenüber der EEG einen Vorteil. Sie verfügt nicht nur über eine hohe zeitliche Auflösung, sondern auch über eine präzisere räumliche Genauigkeit der gemessenen Aktivität, die weitgehend unbeeinflusst durch mögliche Verzerrungen der Potentiale ist. Die MEG ist eine nicht-invasive neurophysiologische Methode, die die Detektion und Lokalisation neuronaler Aktivität im Gehirn ermöglicht und Aussagen über die zeitliche Dynamik neuronaler Prozesse im Millisekundenbereich erlaubt. Die räumliche Auflösung beträgt im Bereich des Cortex etwa 5 mm mit abnehmender Lokalisationsgenauigkeit hin zu tieferen Gehirnstrukturen (Lounasmaa et al., 1996, Hari und Salenius, 1999). Supraleitende, mit flüssigem Helium gekühlte Sensoren (Super Conducting Quantum Interference Devices (SQUIDs)) ermöglichen die Messung kleinster, durch Ionenströme in den Neuronen



erzeugter Magnetfelder. Da die MEG die sich aus der elektrischen Aktivität der Neuronen ergebenden Magnetfelder misst, können Aussagen über die direkte neuronale Aktivität getroffen werden. Zusätzlich können funktionelle Interaktionen zwischen beteiligten Gehirnregionen präzise beschrieben werden. In der unmittelbaren Messung neuronaler Aktivität und in der zeitlich hohen Auflösung unterscheidet sie sich von anderen bildgebenden Verfahren wie beispielsweise der funktionellen Magnetresonanztomographie (fMRT), Positronen-Emissions-Tomographie (PET) und Einzel-Photonen-Emissions-Computer-Tomographie (SPECT), welche zeitverzögerte hämodynamische Korrelate neurophysiologischer Aktivität abbilden.

Diese Vorgehensweise stellt ein etabliertes Verfahren dar, das bereits in zahlreichen vorausgehenden Studien verwendet worden ist (Gross et al., 2002, 2005, Timmermann et al., 2003, 2004, Pollok et al., 2004, 2007, 2008, 2009, Butz et al., 2006, Schnitzler et al., 2006, 2009).

In der vorliegenden Studie wurde das der sensomotorischen Synchronisation zugrunde liegende neuronale Netzwerk mittels Dynamic Imaging of Coherent Sources (DICS) charakterisiert (Gross et al., 2001). DICS ist ein Analyseverfahren zur Detektion und Charakterisierung oszillatorischer Aktivität. Die Verwendung räumlicher Filter in eng definierten Frequenzbereichen erlaubt die Lokalisation oszillatorischer Aktivität im gesamten menschlichen Gehirn. Neuronale Quellen können individuell lokalisiert und das dynamische Zusammenspiel zwischen den Netzwerkkonstituenten beschrieben werden. Kopplungen - im Sinne eines funktionellen Zusammenspiels - zwischen einzelnen neuronalen Quellen bzw. einzelnen Gehirnregionen werden durch die Berechnung der Kohärenz beschrieben, die ein normalisiertes Maß zur Quantifizierung von Abhängigkeiten in der Frequenzdomäne darstellt. Die Kohärenz liefert Aussagen über die Ähnlichkeit oszillatorischer Interaktionsmuster in unterschiedlichen Gehirnregionen. Werte zwischen 0 und 1 bedeuten entweder eine vollständige Unabhängigkeit (0) oder eine vollständige lineare Abhängigkeit (1) zweier Signale (Schnitzler et al., 2000).

### **3 Fragestellung**

Ziel der vorliegenden Arbeit ist die Untersuchung der neurophysiologischen Grundlagen des sensomotorischen Synchronisationsfehlers und der Bedeutung der Sensorik für die Kontrolle von Bewegungen. Verhaltens- und Patientenstudien haben bereits gezeigt, dass die Synchronisationsgenauigkeit von der Verfügbarkeit und Quantität sensorischer Rückmeldung beeinflusst wird (Aschersleben, 1994, Aschersleben und Prinz, 1995, 1997, Aschersleben et al., 2001, Stenneken et al., 2006). Darüber hinaus wird vermutet, dass der typische Synchronisationsfehler auf eine Asymmetrie sensorischer Verarbeitungsprozesse zurückzuführen ist (Müller et al., 1999). In diesem Zusammenhang stellte sich zunächst die Frage, ob das Ausmaß des Synchronisationsfehlers durch sensomotorisches Training beeinflusst wird und demzufolge Musiker per se einen Synchronisationsvorteil gegenüber Nichtmusikern aufweisen. Weiterhin stellte sich die Frage, ob und inwiefern die Synchronisationsleistung tatsächlich mit sensorischer Diskriminationsfähigkeit variiert und somit nicht nur auf motorische Kontrollprozesse zurückzuführen ist. In zwei weiterführenden Experimenten wurde unter Verwendung der MEG untersucht, ob funktionelle Interaktionsmuster zwischen beteiligten Gehirnregionen in Abhängigkeit von der Qualität der Synchronisationsleistung, der musikalischen Vorerfahrung oder der Modalität des Führungssignals variieren.

## 3.1 Experiment I

Ziel dieses Experiments war die Untersuchung der Frage, ob und inwieweit die sensomotorische Synchronisationsfähigkeit mit (i) musikalischer Expertise und Spezialisierung, (ii) perzeptuellen Diskriminationsfähigkeiten und (iii) der Trajektorie der Fingerbewegung assoziiert ist.

### 3.1.1 Fragestellung

#### *(i) Können Musiker per se besser synchronisieren als Nichtmusiker?*

Musiker zeigen auf der Verhaltensebene eine Reihe perzeptueller und motorischer Vorteile gegenüber Nichtmusikern (Übersicht in Münte et al., 2002). Im Besonderen synchronisierten Musikergruppen unterschiedlicher Spezialisierung im Rahmen von sensomotorischen Synchronisationsaufgaben präziser und weniger variabel als Nichtmusiker (Chen et al., 2008). In diesem Zusammenhang ist es bislang allerdings unklar, ob Musiker per se genauer synchronisieren können als Nichtmusiker oder ob die Art des ausgeübten Instruments oder die Intensität des musikalischen Trainings einen Einfluss haben. In dem vorliegenden Experiment wurden Musiker unterschiedlicher Spezialisierung und unterschiedlicher Expertise sowie musikalisch unerfahrene Probanden untersucht (Professionelle Pianisten vs. Hobbypianisten vs. Schlagzeuger vs. Sänger vs. Nichtmusiker). Im Mittelpunkt der Untersuchung stand die Frage, ob der Verhaltensvorteil von Musikern auf die Intensität des Trainings oder die Art des ausgeübten Instruments zurückzuführen ist. Zur Beantwortung der Frage, ob der aktive Gebrauch der Hände während des Trainings eine Rolle für das Synchronisationsverhalten spielt, wurden Sänger in das Experiment eingeschlossen. Die Probanden erhielten die Aufgabe, in zwei unterschiedlichen Durchgängen die Bewegung ihres rechten Zeigefingers jeweils so genau wie möglich zu einem regelmäßig präsentierten auditiven und einem regelmäßig präsentierten visuellen Führungssignal zu synchronisieren. Falls Synchronisationsfähigkeiten durch sensomotorische Übung der Hände moduliert werden, sollten die Instrumentalisten bessere Synchronisationsfähigkeiten als die Sänger und die Nichtmusiker zeigen. Falls die Intensität des Trainings einen Einfluss auf die Synchronisationsleistung hat, sollten darüber hinaus Unterschiede zwischen den Musi-

kergruppen in Abhängigkeit vom Umfang des Trainings auftreten. Falls die musikalische Spezialisierung relevant für die Synchronisationsleistung ist, sollten Unterschiede in Abhängigkeit vom Instrument auftreten.

**(ii) *Ist die Synchronisationsleistung abhängig von sensorischer Verarbeitung?***

Bei auditiven Synchronisationsaufgaben lässt sich typischerweise beobachten, dass Probanden die Fingerbewegung bereits vor dem eigentlichen Führungssignal ausführen. Verhaltensstudien, in denen die Asynchronie in Abhängigkeit von der Art und Intensität der verfügbaren sensorischen Rückmeldung variierte, implizieren, dass sensorische Informationen eine spezifische Bedeutung für die Ausprägung und Größe der negativen Asynchronie haben (Aschersleben und Prinz, 1995, Aschersleben, 2002). Da bislang jedoch der Zusammenhang zwischen Synchronisation und Wahrnehmung nicht näher untersucht wurde, diente das vorliegende Experiment der Beantwortung der Frage, inwiefern Synchronisationsgenauigkeit und sensorische Diskriminationsgenauigkeit miteinander variieren. Müller und Kollegen (1999) nehmen eine Asymmetrie des sensomotorischen Systems an, die größere negative Asynchronien toleriert. Nach dieser Hypothese sollten größere negative Asynchronien auf weniger präzise perzeptuelle Diskriminationsfähigkeiten zurückzuführen sein und vice versa. Schließlich könnte die asymmetrische Richtung der Asynchronie möglicherweise durch eine asymmetrische Wahrnehmung für auditive und taktile Reize erklärt werden. Um diesen Fragen nachzugehen, erhielten professionelle Pianisten, Hobbypianisten, Schlagzeuger, Sänger und Nichtmusiker die Aufgabe, zwei zeitlich versetzte Reize unterschiedlicher Modalitäten (auditiv-taktil vs. taktil-auditiv vs. visuell-taktil vs. taktil-visuell), deren Abstand sich stetig verringerte, zeitlich voneinander zu unterscheiden. Diese Untersuchung der cross-modalen Diskriminationsfähigkeit könnte möglicherweise Hinweise darauf liefern, dass bereits auf einer frühen Ebene der Verarbeitung ein perzeptuelles Korrelat des antizipatorischen Synchronisationsfehlers existiert. Falls dies zutreffend ist, sollte die Synchronisations- mit der Diskriminationsfähigkeit variieren. Falls dies zutreffend ist, sollte darüber hinaus die Diskriminationsfähigkeit mit der Reihenfolge des antizipatorischen Synchronisationsfehlers vergleichbar sein. Demzufolge sollte sowohl bei der Synchronisation als auch bei der Diskrimination ein größerer Tole-

ranzbereich existieren, wenn der Fingertap dem Ton vorausgeht bzw. der taktile Reiz vor dem Ton präsentiert wird. Da im Rahmen visueller Synchronisationsaufgaben kleinere Asynchronien beobachtet werden, sollte demgegenüber ein kleinerer Toleranzbereich existieren, wenn der Fingertap dem visuellen Reiz vorausgeht bzw. ein taktiler und ein visueller Reiz gepaart sind.

**(iii) Ist die Synchronisationsleistung abhängig von der Bewegungsausführung?**

Darüber hinaus wurde einer dritten Frage nach der Rolle der Bewegungsausführung nachgegangen. Vorausgehende Arbeiten weisen darauf hin, dass ebenso die Form der Trajektorie für die zeitliche Steuerung von Bewegungen bedeutsam ist (Balasubramaniam et al., 2004, Dumas und Wing, 2007). Auf- und Abwärtsbewegungen werden unterschiedlich schnell ausgeführt. Die Abwärtsbewegung wird schneller ausgeführt als die Aufwärtsbewegung, so dass hierfür weniger Zeit benötigt wird. Unterschiede zwischen der Auf- und Abwärtsbewegungsgeschwindigkeit scheinen insbesondere mit der zeitlichen Bewegungsgenauigkeit verknüpft zu sein (Balasubramaniam et al., 2004). Je größer der Geschwindigkeitsunterschied ist, desto geringer ist die negative Asynchronie. Darüber hinaus wurde gezeigt, dass die Bewegungstrajektorie auch einen Einfluss auf die Inter-Tap-Variabilität hat (Dumas und Wing, 2007). Das vorliegende Experiment sollte die Frage beantworten, inwieweit verbesserte Synchronisationsleistungen bei Musikern mit der Bewegungstrajektorie zusammenhängen. Um dieser Frage nachzugehen, wurde eine Geschwindigkeitsmessung der Auf- und Abwärtsbewegung des Zeigefingers während beider Synchronisationsaufgaben durchgeführt.

### 3.1.2 Ergebnisse und Diskussion

#### *Ergebnisse*

(i) In der auditiven Synchronisationsaufgabe zeigten die Schlagzeuger eine geringere negative Asynchronie als die Hobbypianisten und eine geringere Variabilität als die Nichtmusiker, Sänger und Hobbypianisten. In der visuellen Aufgabe unterschied sich die negative Asynchronie nicht zwischen den Gruppen, jedoch synchronisierten die Nichtmusiker mit einer größeren Variabilität als die Schlagzeuger und die professionellen Pianisten.

(ii) Bei der Diskriminationsaufgabe war bei allen Probanden der subjektiv als gleichzeitig wahrgenommene Abstand zwischen zwei crossmodalen Reizen am größten, wenn der taktile Reiz dem auditiven Reiz vorausging. Der Abstand war am geringsten, wenn der auditive Reiz dem taktilen vorausging. Für die Kombination des taktilen mit einem visuellen Reiz ergab sich der umgekehrte Effekt jedoch mit einer geringeren Ausprägung. Insgesamt zeigten die Schlagzeuger präzisere crossmodale Diskriminationsfähigkeiten als die Nichtmusiker und Sänger. Allerdings zeigte sich kein signifikanter Zusammenhang zwischen der Größe der negativen Asynchronie und der Diskriminationsleistung.

(iii) Die Analyse der Trajektorie zeigte bei allen Probanden eine schneller ausgeführte Abwärtsbewegung als Aufwärtsbewegung. Die Schlagzeuger führten die schnellsten Bewegungen aus. Sowohl die Geschwindigkeit der Auf- als auch die der Abwärtsbewegung war mit der Synchronisationsvariabilität korreliert. Je schneller die Bewegungen erfolgten, desto kleiner war die Variabilität der Synchronisationsleistung.

#### *Diskussion*

(i) Während der Synchronisationsaufgaben gingen bei allen Probanden die Fingertaps dem Führungssignal voraus. Insgesamt war die negative Asynchronie während der auditiven Synchronisationsaufgabe im Vergleich zur visuellen Synchronisationsaufgabe größer. Im Gegensatz dazu war die Variabilität in der auditiven Bedingung kleiner als in der visuellen Bedingung. In Übereinstimmung mit vorausgehenden Verhaltensdaten wurde die Synchronisationsleistung - gemessen an der

Größe der Asynchronie und der Standardabweichung - von der Modalität des Führungssignals beeinflusst (Jäncke et al., 2000a, Repp, 2005).

### ***Die Bedeutung der musikalischen Spezialisierung für die zeitliche Steuerung von Bewegungen***

In der auditiven Bedingung synchronisierten die Schlagzeuger mit einer geringeren Asynchronie als die Hobbypianisten. Darüber hinaus zeigten sie eine geringere Variabilität als Nichtmusiker, Sänger und Hobbypianisten. In der visuellen Bedingung synchronisierten die Nichtmusiker variabler als Schlagzeuger und professionelle Pianisten. Gruppenunterschiede wurden hauptsächlich in Bezug auf die Synchronisationsvariabilität gefunden. Diese reflektiert die Fähigkeit, eine Sequenz zu produzieren. Hierfür könnte ein zentraler Zeitgeber relevant sein (Vorberg und Wing, 1996). Variabilität der Bewegungsausführung entsteht infolge von Ungenauigkeiten des zentralen Zeitgebers oder der Bewegungsimpementierung. Es ist bekannt, dass Musiker generell eine kleinere Asynchronie und eine kleinere Variabilität als Nichtmusiker zeigen. Darüber hinaus wurden überlegene Synchronisationsfähigkeiten insbesondere bei Pianisten nachgewiesen (Repp, 1999). Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit deuten darauf hin, dass in der Tat das ausgeübte Instrument einen Einfluss auf die Genauigkeit der Synchronisationsleistung hat. Hier synchronisierten die Schlagzeuger in der auditiven Aufgabe präziser als die Hobbypianisten und weniger variabel als Nichtmusiker, Sänger und Hobbypianisten. Interessanterweise unterschied sich die Synchronisationsleistung von Schlagzeugern und professionellen Pianisten nicht signifikant, obwohl die Schlagzeuger im Durchschnitt erst mit 15 Jahren mit dem Erlernen des Instruments begonnen hatten und auch in einem geringeren wöchentlichen Umfang von 12 Stunden übten, während die professionellen Pianisten durchschnittlich im Alter von 6 Jahren angefangen hatten und durchschnittlich 22 Stunden pro Woche übten. Die Daten weisen darauf hin, dass überlegene Synchronisationsfähigkeiten bei Schlagzeugern nicht im Rahmen eines intensiven, sondern eines instrumentspezifischen, perkussionsorientierten Trainings auftreten. Schlagzeuger sind darauf spezialisiert, punktgenau zu musizieren, den Rhythmus vorzugeben und zu halten.

Obwohl die vorliegenden Ergebnisse eine größere zeitliche Genauigkeit bei Schlagzeugern zeigen, sind zwei Fragen nicht eindeutig zu klären: (i) Ist dieser Vorteil Folge eines genaueren/weniger variablen zentralen Zeitgebers oder Folge einer

genaueren Bewegungsimplementierung, und (ii) ist dieser Vorteil Ursache oder Effekt des spezifischen musikalischen Trainings. So ist es denkbar, dass die überlegene zeitliche Genauigkeit durch spezifische Übung begünstigt wird oder alternativ die Voraussetzung für das Erlernen eines bestimmten Instruments darstellt. Bestehende Unterschiede zwischen Musikern und Nichtmusikern infolge trainingsinduzierter plastischer Veränderungen oder infolge einer genetischen Prädisposition werden in der Literatur kontrovers diskutiert.

Schlussfolgernd lässt sich festhalten, dass die Synchronisationsvariabilität nicht durch musikalische Erfahrung per se oder durch den Umfang des musikalischen Trainings, sondern vielmehr durch die instrumentspezifische Expertise beeinflusst wird. Die Größe der Asynchronie hingegen wird weder durch die musikalische Expertise noch durch die musikalische Spezialisierung moduliert.

*(ii)* Zur Untersuchung des Zusammenhangs zwischen perzeptuellen Fähigkeiten und sensomotorischer Synchronisation wurde eine zeitliche crossmodale Diskriminationsaufgabe durchgeführt. Der zeitliche Abstand zweier Reize (auditiv-taktil, taktil-auditiv, visuell-taktil, taktil-visuell) wurde sukzessive verringert. Die Probanden sollten diesen Abstand so genau wie möglich unterscheiden, indem sie angaben, wann sie beide Reize nicht mehr als getrennt voneinander, sondern als gleichzeitig wahrnahmen.

### ***Die Bedeutung der Wahrnehmung für die zeitliche Steuerung von Bewegungen***

In der crossmodalen Diskriminationsaufgabe war das subjektiv als gleichzeitig wahrgenommene Intervall zwischen zwei Reizen am größten, wenn der taktile Reiz dem auditiven vorausging. Wurde also der taktile Reiz vor dem Ton dargeboten, wurden beide Ereignisse bereits mit einem größeren zeitlichen Abstand im Vergleich zu den anderen Reizreihenfolgen als gleichzeitig wahrgenommen. Die vorliegenden Ergebnisse weisen darauf hin, dass auf perzeptueller Ebene möglicherweise eine Fehlertoleranz existiert, die von der Reihenfolge der Reize abhängig ist. Diese perzeptuelle Fehlertoleranz ist mit der asymmetrischen Richtung des Synchronisationsfehlers vergleichbar. Auch auf sensomotorischer Ebene geht der Fingertap - der taktile Reiz - dem Ton - dem auditiven Reiz - voraus, wenn beide Ereignisse subjektiv als gleichzeitig wahrgenommen werden. Für die taktil-visuelle



Reizkombination ergab sich die umgekehrte Richtung. Hier war der als gleichzeitig wahrgenommene Abstand zwischen zwei Reizen größer, wenn der visuelle Reiz vor dem taktilen dargeboten wurde. Der Unterschied zwischen den beiden taktil-visuellen Reizkombinationen war weitaus geringer ausgeprägt im Vergleich zu den beiden taktil-auditiven Reizkombinationen. Dieses Ergebnis stimmt mit der Beobachtung von kleineren negativen und mitunter sogar positiven Asynchronien im Rahmen von visuellen Synchronisationsaufgaben überein (Kolars und Brewster, 1985).

Zusammenfassend zeigen diese Daten eine vergleichbare Fehlertoleranz sowohl bei Diskriminations- als auch bei Synchronisationsaufgaben, die beide in Abhängigkeit von der Modalität des Führungssignals variieren. Geht der taktile Reiz dem auditiven voraus, werden zwei Reize mit einem größeren zeitlichen Abstand als gleichzeitig wahrgenommen als wenn der taktile Reiz auf den auditiven folgt.

### ***Die Bedeutung der musikalischen Spezialisierung für die Wahrnehmung***

Darüber hinaus variierte die crossmodale Diskriminationsfähigkeit mit der musikalischen Spezialisierung. So zeigten die Schlagzeuger eine präzisere zeitliche Diskrimination zweier aufeinanderfolgender Reize unterschiedlicher Modalitäten als Nichtmusiker und Sänger. Die Annahme einer präziseren zeitlichen Diskrimination bei Schlagzeugern wird durch die Beobachtung spezifischer ereigniskorrelierter Potentialantworten unterstützt (Münste et al., 2003). Hier zeigten Schlagzeuger in einer regelmäßigen Sequenz bei um 80 ms abweichenden Reizen größere Potentialantworten als Nichtmusiker für die abweichenden und insbesondere für die jeweils folgenden Reize. Diese lassen qualitative Unterschiede der auditiven Verarbeitung im Sinne einer komplexeren Repräsentation annehmen (Münste et al., 2003). Darüber hinaus unterstützt das vorliegende Ergebnis Befunde, dass aufgabenspezifisches Lernen und Übung die perzeptuelle Genauigkeit modulieren (Münste et al., 2003, Mauk und Buonomano, 2004, Saito et al., 2006, Virsu et al., 2008). Demnach könnte ein spezifisches, perzeptuelle Fähigkeiten modulierendes Perkussionstraining zu genaueren Diskriminationsfähigkeiten bei Schlagzeugern führen. Allerdings ist auch hier unklar, ob die verbesserten Diskriminationsleistungen Folge oder Ursache des spezifischen Trainings sind.

Zusammenfassend weisen die vorliegenden Ergebnisse auf eine enge Beziehung zwischen sensomotorischer Synchronisation und crossmodaler Diskrimination hin.

Diese Daten stimmen mit den theoretischen Annahmen zur Entstehung der negativen Asynchronie überein. Gemäß der Codekoinzidenz-Hypothese entsteht die zentrale Repräsentation eines auditiven Reizes früher als die der somatosensorischen Rückmeldung der Fingerbewegung. Diese Hypothese nimmt eine höhere Wahrscheinlichkeit für wahrgenommene Synchronie an, wenn der taktile Reiz dem auditiven vorausgeht. Die P-Center-Hypothese geht davon aus, dass die Wahrnehmung eines Reizes nicht notwendigerweise mit dessen Beginn, sondern vielmehr mit dessen wahrgenommenem Mittelpunkt übereinstimmen muss. Geht man von unterschiedlichen Wahrnehmungsmittelpunkten für Reize unterschiedlicher Modalitäten aus, trifft die Hypothese auf die reihenfolgeabhängigen Unterschiede der crossmodalen Diskrimination zu. Auch die Hypothese der Ereigniskoinzidenz, die eine spezifische Fehlertoleranz des motorischen Systems annimmt, wird durch die reihenfolgeabhängigen Diskriminationsunterschiede unterstützt. Da negative Asynchronien eher toleriert werden als positive, treten diese häufiger auf. Offenbar wird diese Fehlertoleranz von einer vergleichbaren, reihenfolgeabhängigen Toleranz auf der Wahrnehmungsebene begleitet oder diese bildet die Grundlage für die Entstehung der negativen Asynchronie.

**(iii)** Ein weiteres Ziel bestand in der Untersuchung der Bedeutung der Bewegungsausführung für die Synchronisationsleistung. Es zeigte sich ein Zusammenhang zwischen der Geschwindigkeit der Fingerbewegung und der Synchronisationsvariabilität. Die Variabilität verringerte sich, je schneller die Auf- und Abwärtsbewegungen erfolgten. Insbesondere eine schnellere Abwärtsbewegung ging mit einer geringeren Variabilität einher. Darüber hinaus zeigte sich ein Zusammenhang zwischen der Geschwindigkeit der Abwärtsbewegung während der auditiven Synchronisation und der Genauigkeit der taktil-auditiven Diskrimination. Je schneller die Abwärtsbewegung ausgeführt wurde, desto präziser wurde der zeitliche Abstand zwischen dem taktilen und dem auditiven Reiz unterschieden. Diese Zusammenhänge (i) zwischen der Bewegungsgeschwindigkeit und der Synchronisationsvariabilität sowie (ii) zwischen der Geschwindigkeit der Abwärtsbewegung während der auditiven Synchronisation und der taktil-auditiven Diskrimination deuten darauf hin, dass die Trajektorie der Bewegung sowohl mit der Variabilität der auditiven Synchronisation als auch mit der Diskrimination von taktil-auditiven Reizen assoziiert ist. Demnach gehen schnell ausgeführte Fingertaps sowohl mit einer konstante-

ren Synchronisationsleistung als auch mit einer präziseren Diskriminationsleistung einher. Schneller ausgeführte Bewegungen wurden darüber hinaus bei den Schlagzeugern im Vergleich zu den übrigen Gruppen beobachtet. Zusätzlich zeigten die Schlagzeuger überlegene Synchronisationsfähigkeiten, was eine Relevanz der Bewegungsausführung für die Synchronisationsleistung annehmen lässt.

Gemäß der Hypothese, dass auf der Wahrnehmungsebene eine vergleichbare Fehlertoleranz wie auf der Synchronisationsebene bestehen könnte, zeigte sich eine vergleichbare, reihenfolgeabhängige Fehlertoleranz in der Diskriminationsaufgabe. Darüber hinaus verfügten die Schlagzeuger über überlegene Synchronisations- und Diskriminationsfähigkeiten. Dieses Ergebnis stimmt mit der Hypothese überein, dass die Präzision der Synchronisationsleistung mit der Präzision der crossmodalen Diskriminationsfähigkeit variiert. Jedoch wurde die Hypothese nur teilweise bestätigt, da ausschließlich die Variabilität der Synchronisationsleistung und nicht die Größe der negativen Asynchronie mit einer präziseren Diskrimination abnahm. Insgesamt deuten die Ergebnisse des ersten Experiments darauf hin, dass die Art des ausgeübten Instruments insbesondere die Variabilität der Synchronisation aber auch perzeptuelle Diskriminationsfähigkeiten moduliert. Die Synchronisationsvariabilität ist sowohl mit perzeptuellen Diskriminationsfähigkeiten als auch mit der Bewegungstrajektorie korreliert. Da sich in der Diskriminationsaufgabe eine vergleichbare Fehlertoleranz wie in der Synchronisationsaufgabe zeigte, kann der asymmetrische Synchronisationsfehler zumindest teilweise auf perzeptuelle Diskriminationsfähigkeiten zurückgeführt werden.

Die Analyse der Trajektorie zeigt, dass diese ebenfalls von der Art des ausgeübten Instruments moduliert wird. Das spezifische Perkussionstraining scheint somit zusätzlich Effekte auf die Bewegungsausführung zu haben.

## 3.2 Experiment II

In dem vorausgegangenen *Experiment I* zeigten insbesondere die Schlagzeuger eine überlegene Synchronisationsleistung gegenüber Nichtmusikern. Da die neurophysiologischen Grundlagen dieses Synchronisationsvorteils bislang noch nicht identifiziert sind, untersuchten wir in einem zweiten Experiment das neuronale Netzwerk der sensomotorischen Synchronisation mit der Frage, welche Netzwerkveränderungen mit dem Verhaltensvorteil assoziiert sind. Hierfür führten Schlagzeuger, professionelle Pianisten und Nichtmusiker eine auditive Synchronisationsaufgabe aus. Gleichzeitig wurde neuromagnetische Aktivität mithilfe der MEG aufgezeichnet.

### 3.2.1 Fragestellung

*(iv) Welche neurophysiologischen Mechanismen liegen der sensomotorischen Synchronisation bei Musikern und Nichtmusikern zugrunde? Gibt es Unterschiede in Abhängigkeit von der Synchronisationsleistung, der musikalischen Expertise oder Spezialisierung?*

Präzisere Fertigkeiten von Musikern im Vergleich zu Nichtmusikern konnten auf sensorischer, motorischer und sensomotorischer Ebene bereits vielfach nachgewiesen werden (Koelsch et al., 1999, Repp, 1999, Bangert et al., 2001, Pantev et al., 2001a, 2001b, Rüsseler et al., 2001, Münte et al., 2003, Schulz et al., 2003, Fujioka et al., 2004, Ragert et al., 2004, van Zuijen et al., 2004, Seppänen et al., 2007). Das dem Verhaltensvorteil von Musikern - insbesondere von Schlagzeugern - in sensomotorischen Synchronisationsaufgaben zugrunde liegende neuronale Korrelat wurde bisher jedoch noch nicht untersucht. Bildgebende Untersuchungen mit Nichtmusikern zeigen ein an der Aufgabenausführung beteiligtes cerebello-thalamo-kortikales neuronales Netzwerk (Jäncke et al., 2000a, 2000b). Darüber hinaus konnte bei Nichtmusikern in einer MEG-Studie nachgewiesen werden, dass dieses Netzwerk aus den bilateralen S1/M1, dem kontralateralen PMC, SMA, Thalamus, PPC, dem ipsilateralen Cerebellum und den bilateralen auditorischen Cortices besteht (Pollok et al., 2005a). Funktionelle Interaktionen zwischen diesen Arealen wurden primär in einem Frequenzbereich zwischen 8 und 12 Hz beobachtet

(Pollok et al., 2005a). Demnach basieren sensomotorische Synchronisationsprozesse auf der funktionellen Interaktion zwischen sensorischen und motorischen Arealen in einem räumlich verteilten Netzwerk neuronaler Aktivität. Das vorliegende Experiment ging der Frage nach, inwieweit das neuronale Netzwerk durch musikalische Expertise moduliert wird.

Interessanterweise zeigen Musiker überlegene sensomotorische Synchronisationsfähigkeiten gegenüber Nichtmusikern (Repp, 1999, Chen et al., 2006, 2008). Auf der Basis bildgebender Studien wird angenommen, dass Musiker zur Ausführung bestimmter Aufgaben das zugrunde liegende neuronale Netzwerk effizienter nutzen, indem entweder die gleichen Gehirnregionen in einem geringeren Ausmaß aktiviert werden oder weniger Gehirnregionen rekrutiert werden als bei Nichtmusikern (Jäncke et al., 2000b, Chen et al., 2008). Darüber hinaus wurde insbesondere bei Musikern ein spezifischer Informationstransfer zwischen auditorischen und prämotorischen Regionen beobachtet, der sich in einer rein auditiven Aufgabe in einer zusätzlichen Aktivierung des prämotorischen Cortex zeigte (Chen et al., 2006). Interessanterweise wurden nach einem spezifischen Training auch bei Nichtmusikern vergleichbare Koaktivierungen gefunden (Bangert und Altenmüller, 2003). Diese lassen auf eine funktionelle Interaktion zwischen auditorischen und prämotorischen Regionen schließen, die durch ein spezifisches musikalisches Training begünstigt werden (Lotze et al., 2003, Meister et al., 2004, Bangert et al., 2006). Die obigen Befunde stehen in Einklang mit der Annahme von trainingsinduzierten neuroplastischen Veränderungen und Reorganisation bei Musikern (Münste et al., 2002), die ein verändertes funktionelles Zusammenspiel zwischen Gehirnregionen nahe legen. Da die funktionellen Interaktionen zwischen einzelnen Netzwerkkomponenten relevant für die Verhaltenssteuerung sind, wurden in dem vorliegenden Experiment die neurophysiologischen Netzwerkinteraktionen in Abhängigkeit von der Synchronisationsleistung und von der musikalischen Erfahrung charakterisiert. Aus diesem Grund führten professionelle Pianisten, Schlagzeuger und Nichtmusiker eine auditive Synchronisationsaufgabe aus, während die neuromagnetische Aktivität mittels MEG gemessen wurde. Die Unterschiede der Synchronisationsleistung zwischen den Gruppen sollten mit Unterschieden der funktionellen Interaktionen innerhalb des zugrunde liegenden neuronalen Netzwerks assoziiert sein.

## 3.2.2 Ergebnisse und Diskussion

### *Ergebnisse*

(iv) Der sensomotorischen Synchronisation lag ein cerebello-thalamo-kortikales Netzwerk neuronaler Aktivität zugrunde. Zwischen professionellen Pianisten, Schlagzeugern und Nichtmusikern wurden keine Unterschiede der Netzwerkkomponenten gefunden. Zwischen professionellen Pianisten, Schlagzeugern und Nichtmusikern zeigten sich funktionelle Interaktionsunterschiede in einem PMC-Thalamus-PPC-Subnetzwerk. Professionelle Pianisten und Schlagzeuger zeigten eine stärkere PMC-Thalamus-Interaktion als Nichtmusiker im Alpha- und Betafrequenzband. Darüber hinaus zeigten Schlagzeuger eine stärkere PPC-Thalamus-Interaktion als Nichtmusiker im Betafrequenzband.

### *Diskussion*

(iv) Wie auch im vorausgehenden Experiment synchronisierten die Schlagzeuger in der auditiven Aufgabe weniger variabel als die Nichtmusiker. Es ergaben sich keine signifikanten Verhaltensunterschiede zwischen Schlagzeugern und professionellen Pianisten sowie zwischen professionellen Pianisten und Nichtmusikern. Die Analyse neuromagnetischer Aktivität ergab bei allen drei Gruppen ein vergleichbares neuronales Netzwerk, das an der Aufgabenausführung beteiligt ist. Die Netzwerkkonstituenten sind bilaterale S1/M1, kontralaterale SMA und PMC, der kontralaterale Thalamus, der kontralaterale PPC, das ipsilaterale Cerebellum und bilaterale auditorische Cortices. Dieses Ergebnis zeigt in Übereinstimmung mit vorausgehenden Arbeiten, dass Bewegungskontrolle im Allgemeinen und sensomotorische Synchronisation im Speziellen mit neuronaler Aktivität innerhalb eines cerebello-thalamo-kortikalen Netzwerks einhergehen (Jäncke et al., 2000a, Pollok et al., 2005a, Chen et al., 2006, 2008). Darüber hinaus impliziert dieses Ergebnis, dass Musiker - repräsentiert durch Schlagzeuger und Pianisten - zur Aufgabenausführung die gleichen Netzwerkkomponenten rekrutieren wie Nichtmusiker. Die Ergebnisse deuten darauf hin, dass primäre sensomotorische, prämotorische, thalämische, posteriore parietale und cerebelläre Regionen für die Ausführung von Synchronisationsaufgaben von großer Bedeutung sind und dass weder musikalische

Expertise noch musikalische Spezialisierung mit Veränderungen des Netzwerks der motorischen Kontrolle einhergehen.

Als Maß für die funktionelle Interaktion zwischen unterschiedlichen Gehirnregionen wurde die oszillatorische Kohärenz ermittelt. Hiermit lassen sich Aussagen über die neuronale Kopplung von Gehirnregionen im Sinne eines funktionellen Zusammenspiels treffen. Während bei allen Gruppen das gleiche Netzwerk an der Aufgabenausführung beteiligt zu sein scheint, unterscheidet sich die funktionelle Interaktion innerhalb dieses Netzwerks in Abhängigkeit von der Qualität der Synchronisationsleistung und der musikalischen Expertise. Zwischen den Schlagzeugern und den Nichtmusikern ließen sich sowohl auf Verhaltens- als auch auf zentraler Ebene Unterschiede beobachten. Verbunden mit einer überlegenen Verhaltensleistung zeigten die Schlagzeuger im Vergleich zu den Nichtmusikern eine signifikant erhöhte funktionelle Interaktion im Alpha- (8 - 12 Hz) und Betafrequenzband (13 - 24 Hz) zwischen dem PMC und dem Thalamus und zwischen dem Thalamus und dem PPC. Die professionellen Pianisten hingegen zeigten im Vergleich zu den Nichtmusikern ausschließlich eine stärkere PMC-Thalamus-Interaktion im Betafrequenzband. Der Vergleich von Schlagzeugern und professionellen Pianisten zeigte keine Unterschiede der funktionellen Interaktion.

### ***Der Zusammenhang zwischen der PMC-Thalamus-Interaktion und Musikalität***

Im Gegensatz zu Nichtmusikern zeigten sowohl Schlagzeuger als auch Pianisten eine erhöhte funktionelle Konnektivität zwischen dem PMC und dem Thalamus, was die Vermutung nahe legt, dass vor allem diese Konnektivität mit musikalischer Erfahrung und Übung assoziiert ist. Beim aktiven Musizieren üben Musiker regelmäßig die zeitlich präzise Integration und Koordination sensorischer und motorischer Informationen. Diese Übung geht mit anatomischen und funktionellen Veränderungen des PMC bei Musikern im Vergleich zu Nichtmusikern einher (Schlaug, 2001, Münte et al., 2002, Bangert et al., 2006, Zatorre et al., 2007). Darüber hinaus führte bei professionellen Pianisten ausschließlich eine auditive Stimulation bereits zu Aktivierungen in prämotorischen Regionen, was eine funktionelle auditiv-prämotorische Interaktion bei Musikern annehmen lässt (Lotze et al., 2003, Baumann et al., 2005). Beispielsweise wurde ein Informationsaustausch zwischen auditorischen und prämotorischen Regionen bei professionellen Pianisten beschrieben.

Er unterliegt zu einem bestimmten Ausmaß trainingsinduzierten, neuroplastischen Veränderungen und kann nach intensiver Übung auch bei Nichtmusikern beobachtet werden (Baumann et al., 2007). Im Rahmen der auditiv-prämotorischen Interaktionen werden sensorische Informationen aus den auditorischen Cortices mit zeitlich organisierten Bewegungen verknüpft. Insbesondere der dorsolaterale Teil des prämotorischen Cortex wird mit dieser Verknüpfung in Verbindung gebracht (Chen et al., 2006). Da die Synchronisationsleistung von professionellen Pianisten und Nichtmusikern vergleichbar war, während die Schlagzeuger den Nichtmusikern überlegen waren, kann man annehmen, dass eine erhöhte PMC-Thalamus-Interaktion nicht das neurophysiologische Korrelat des Verhaltensvorteils von Schlagzeugern widerspiegelt, sondern vielmehr mit musikalischer Erfahrung assoziiert ist. Folglich könnte eine erhöhte funktionelle PMC-Thalamus-Interaktion langfristige musikalische Übung und aktives sensomotorisches Lernen reflektieren.

### ***Der Zusammenhang zwischen der PPC-Thalamus-Interaktion und motorischer Kontrolle***

Während der PMC mit der Auswahl von Bewegungsprogrammen in Verbindung gebracht wird, scheint der PPC eher für die Integration von multimodalen Informationen und Bewegungen relevant zu sein sowie für die Bewegungsvorhersage und -neuausrichtung (Blakemore und Sirigu, 2003). Die Bewegungsvorhersage ist grundlegend für sämtliche Verhaltensaspekte. Durch die Berechnung und Planung von Bewegungen können motorische Fertigkeiten verbessert und deren sensorische Konsequenzen abgeschätzt werden (Blakemore und Sirigu, 2003). Die vorliegenden Ergebnisse zeigen ein weniger variables Synchronisationsverhalten und eine verstärkte PPC-Thalamus-Interaktion bei Schlagzeugern im Vergleich zu Nichtmusikern. Weder Verhaltens- noch zentrale Unterschiede wurden zwischen Pianisten und Schlagzeugern und zwischen Pianisten und Nichtmusikern gefunden. Demnach könnte eine weniger variable zeitliche Bewegungssteuerung durch eine hohe funktionelle Konnektivität zwischen dem PPC und dem Thalamus begünstigt werden.

Es wird angenommen, dass die Variabilität der Synchronisationsleistung die Fähigkeit zur Rhythmusproduktion widerspiegelt. Variabilität kann auf zwei Ursachen beruhen nämlich der Variabilität eines zentralen Zeitgebermechanismus und/oder der Variabilität der Bewegungsimpementierung (Wing und Kristofferson, 1973, Vorberg



und Wing, 1996). Weiterhin wird angenommen, dass der PPC für die Anpassung von Bewegungen sowie für die Verarbeitung reafferenter sensorischer Information zuständig ist, indem er über den Thalamus Informationen mit dem Cerebellum austauscht. Das Cerebellum kontrolliert im Rahmen der Bewegungssteuerung die zeitliche motorische und perzeptuelle Genauigkeit über unterschiedliche Modalitäten hinweg (Penhune et al., 1998, Ivry et al., 2002, Köneke et al., 2004). Die cerebello-thalamo-kortikale Schleife ermöglicht somit die Antizipation von nachfolgenden Handlungen und die präzise Implementierung von Bewegungen, indem zeitliche Informationen über das sensorische System und präzise Bewegungen über das motorische System integriert werden (Penhune et al., 1998, Pollok et al., 2008). Demnach mag die Rolle des PPC sowohl in der Integration von Informationen unterschiedlicher Modalitäten als auch in der präzisen Antizipation adäquater Bewegungen bestehen.

### ***Die Bedeutung funktioneller Interaktionen für die motorische Kontrolle***

Im Hinblick auf das Synchronisationsverhalten und auf die musikalische Vorerfahrung weisen die vorliegenden Daten auf funktionelle Interaktionsunterschiede in den Alpha- und Betafrequenzbereichen hin. Genauer wurde bei Schlagzeugern im Vergleich zu Nichtmusikern eine erhöhte funktionelle PMC-Thalamus-Interaktion im Alpha- und Betafrequenzband sowie eine erhöhte PPC-Thalamus-Interaktion im Betaband gefunden. Bei professionellen Pianisten im Vergleich zu Nichtmusikern war hingegen ausschließlich die PMC-Thalamus-Interaktion im Betafrequenzband erhöht. Synchronisation von oszillatorischer Aktivität ist grundlegend für das funktionelle Zusammenspiel zwischen einzelnen Gehirnregionen innerhalb neuronaler Netzwerke (Schnitzler und Gross, 2005, Womelsdorf und Fries, 2006). Dennoch wird die Relevanz von Oszillationen in unterschiedlichen Frequenzbereichen diskutiert: Während funktionelle Interaktion im Betaband eher mit motorischer Kontrolle und motorischem Lernen verbunden wird, könnten Alpha-Oszillationen eher der sensorischen Informationsverarbeitung und der automatisierten Bewegungskontrolle dienen (Miller, 2007). In diesem Kontext kann man spekulieren, dass eine erhöhte PPC-Thalamus-Interaktion im Betaband mit einer verstärkten antizipatorischen motorischen Kontrolle einhergeht und eine präzisere Synchronisation begünstigt. Eine erhöhte PMC-Thalamus-Interaktion bei Musikern mag mit der intensiven sensomotorischen Übung zusammenhängen. Demzufolge könnte bei Musikern die

verstärkte Kopplung zwischen dem PMC und dem Thalamus im Betaband auf dem kontinuierlichen Training basieren. Die verstärkte Kopplung im Alphaband bei Schlagzeugern könnte einen neurophysiologischen Hinweis für eine automatisierte Bewegungskontrolle darstellen. Die Schlussfolgerung liegt nahe, dass zwar die Komponenten des neurophysiologischen Netzwerks für alle Gruppen vergleichbar sind, jedoch das zugrunde liegende Netzwerk von Schlagzeugern vermutlich effizienter genutzt wird. Die erhöhte funktionelle Interaktion innerhalb des umschriebenen Subnetzwerks bestehend aus kontralateralen prämotorischen, thalamischen und posterioren parietalen Regionen könnte vor allem bei Schlagzeugern als Indikator für Neuroplastizität im Rahmen eines instrumentspezifischen Trainings interpretiert werden.

Zusammenfassend weisen die vorliegenden Ergebnisse darauf hin, dass eine überlegene Synchronisationsleistung - gemessen an einer geringeren Variabilität - mit einer präziseren zeitlichen Antizipation von regelmäßigen Ereignissen bzw. regelmäßigen Intervallen einhergeht und durch eine erhöhte funktionelle PPC-Thalamus-Interaktion begünstigt wird. Darüber hinaus zeigen die Daten, dass (i) Musikern im Gegensatz zu Nichtmusikern eine erhöhte PMC-Thalamus-Konnektivität gemeinsam ist und (ii) die zeitliche Genauigkeit von Bewegungen möglicherweise insbesondere auf (multi)sensorischer Verarbeitung beruht, die durch die erhöhte PPC-Thalamus-Interaktion abgebildet wird. Demnach erfordert eine präzise Synchronisationsleistung das simultane Zusammenwirken motorischer und sensorischer Prozesse. Dieses Ergebnis ist in Übereinstimmung mit den Verhaltensdaten und unterstützt die Vermutung, dass die Ursache des Synchronisationsfehlers nicht (nur) im motorischen, sondern auch im sensorischen System begründet ist.

### 3.3 Experiment III

In diesem Experiment untersuchten wir das sensomotorische Synchronisationsverhalten und die funktionelle Interaktion in dem zugrunde liegenden neuronalen Netzwerk in Abhängigkeit von der Modalität des Führungssignals. Das sensomotorische Synchronisationsverhalten ist vermutlich nicht nur von dem Abrufen und der Kontrolle eines motorischen Programms, sondern auch - wie in *Experiment I und II* gezeigt - von sensorischen Verarbeitungsprozessen abhängig. Die Größe der negativen Asynchronie sowie die Variabilität der Bewegungsausführung variieren in Abhängigkeit von der somatosensorischen Reafferenz des Fingertaps (Aschersleben et al., 2001, Stenneken et al., 2006) und von der Modalität des Führungssignals (Jäncke et al., 2000a, Repp, 2005). Bisher ist zwar der Einfluss der Modalität auf die Kontrolle von Bewegungen umfangreich belegt. Da jedoch die neuronalen Grundlagen dieses Verhaltensunterschieds unzureichend untersucht sind, lag diesem Experiment die Fragestellung zugrunde, inwiefern sich die funktionelle Interaktion innerhalb des zentralen Netzwerks in Referenz zu Führungssignalen verschiedener Modalitäten unterscheidet. Zu diesem Zweck führten Probanden ohne musikalische Vorerfahrung eine Synchronisationsaufgabe zu einem regelmäßig präsentierten auditiven und einem visuellen Führungssignal aus, während die neuromagnetische Aktivität unter Verwendung der MEG aufgezeichnet wurde.

#### 3.3.1 Fragestellung

**(v) *Gibt es Unterschiede der funktionellen Interaktion zwischen beteiligten Gehirnregionen in Abhängigkeit von der Modalität des Führungssignals?***

Die Synchronisation zu einem regelmäßig präsentierten auditiven Führungssignal ist im Vergleich zu einem visuellen durch eine größere negative Asynchronie und eine geringere Variabilität charakterisiert. Interessanterweise geben Probanden häufig an, dass die Synchronisation zu einem visuellen Führungssignal im Vergleich zu einem auditiven Führungssignal als schwieriger empfunden wird (Kolars und Brewster, 1985). Darüber hinaus lieferten Ergebnisse einer fMRT-Studie die Grundlage für die Annahme, dass die obigen modalitätsabhängigen Verhaltensun-

terschiede mit unterschiedlichen Aktivierungen innerhalb des neuronalen Netzwerks einhergehen (Jäncke et al., 2000a). In dieser Studie zeigten sich während der auditiven Bedingung stärkere Aktivierungen der bilateralen prämotorischen Cortices, des linken parietalen und des supplementären motorischen Cortex, des Thalamus und des rechten inferioren Cerebellum. Während der visuellen Bedingung zeigten sich stärkere Aktivierungen des rechten superioren Cerebellums und des rechten parietalen Cortex. Diese Befunde zeigen, dass die Synchronisation zu Führungssignalen unterschiedlicher Modalitäten mit unterschiedlichen Aktivierungen innerhalb des neuronalen Netzwerks einhergeht. Die Aktivierungsunterschiede könnten möglicherweise durch den Einsatz unterschiedlicher Strategien der Bewegungssteuerung entstehen und die Unterschiede auf der Verhaltensebene erklären. In diesem Zusammenhang wurde diskutiert, dass die auditive Synchronisation auf der Generierung und Befolgung eines automatisierten Rhythmus beruhen könnte, ohne die Aufmerksamkeit auf das Führungssignal zu richten (Jäncke et al., 2000a). Die Synchronisation zu einem visuellen Hinweisreiz hingegen scheint die explizite Beachtung des Führungssignals zu erfordern und somit auf einem weniger automatisierten Modus der Bewegungssteuerung zu beruhen (Repp und Penel, 2004, Patel et al., 2005). Das vorliegende Experiment ging der Frage nach einem neurophysiologischen Korrelat der bekannten modalitätsabhängigen Verhaltensunterschiede nach.

### 3.3.2 Ergebnisse und Diskussion

#### *Ergebnisse*

(v) Verhaltensunterschiede zwischen der auditiven und der visuellen Synchronisation gingen mit frequenz- und konnektivitätsspezifischen Veränderungen der funktionellen Interaktion einher. Die auditive Synchronisation ging mit einer Beteiligung des dorsolateralen prämotorischen Cortex (dPMC) einher und zeigte eine erhöhte funktionelle Interaktion zwischen dem dPMC und dem linken auditorischen Cortex im Alphafrequenzband. Die visuelle Synchronisation war mit der Beteiligung des ventralen prämotorischen Cortex (vPMC) assoziiert und zeigte eine erhöhte funktionelle Interaktion zwischen dem vPMC und dem Thalamus im Betafrequenzband.

## **Diskussion**

(v) In Übereinstimmung mit vorausgehenden Verhaltensbefunden war die visuelle Synchronisationsleistung der Probanden mit einer geringeren Asynchronie und einer erhöhten Variabilität im Vergleich zur auditiven Synchronisation verbunden. Die Analyse der neuromagnetischen Aktivität ergab - wie in *Experiment II* - ein der auditiven und visuellen Aufgabenausführung zugrunde liegendes cerebello-thalamo-kortikales Netzwerk in Übereinstimmung mit existierenden fMRT- (Sadato et al., 1996a, Rao et al., 1997, Jäncke et al., 2000a, Lutz et al., 2000, Chen et al., 2006) und MEG-Studien (Pollok et al., 2005a, 2005b). Dieses Netzwerk umfasste die auditorischen Cortices während der auditiven Bedingung und den okzipitalen visuellen Cortex während der visuellen Bedingung.

### **Die Bedeutung des PMC für modalitätsabhängige Synchronisationsunterschiede**

Auditive Synchronisation geht mit einer größeren negativen Asynchronie und einer geringeren Variabilität d.h. einer größeren Rhythmusstabilität einher. Die visuelle Synchronisation hingegen ist mit einer geringeren Asynchronie und einer hohen Variabilität verbunden. Im Bereich des PMC zeigte sich ein modalitätsabhängiger Unterschied. Während der auditiven Aufgabe war der dorsolaterale Teil des PMC (dPMC) involviert, während an der visuellen Aufgabe der ventrale Teil des PMC (vPMC) beteiligt war. Obwohl die anatomische Abgrenzung des vPMC im menschlichen Gehirn weniger präzise beschrieben ist als die des dPMC (Picard und Strick, 2001), lassen spezifische anatomische Konnektivitäten annehmen, dass der vPMC und der dPMC Komponenten unterschiedlicher Netzwerke sein könnten, die unterschiedliche Aspekte der motorischen Kontrolle repräsentieren (Jackson und Husain, 1996). So wird vermutet, dass der vPMC eher für die motorische Steuerung in Bezug auf sensorische Informationen relevant ist, während der dPMC eher mit der Generierung eines internen, automatisierten Rhythmus als Grundlage für motorische Kontrolle assoziiert sein könnte. Dieser Annahme zufolge könnten die beobachtbaren Verhaltensunterschiede durch die Rekrutierung spezifischer Netzwerkkomponenten der Bewegungssteuerung im Bereich des prämotorischen Cortex reflektiert werden.

Über die Beteiligung unterschiedlicher Teile des PMC hinaus ergaben sich funktionelle, frequenzspezifische Unterschiede innerhalb dieses Netzwerks. Die auditive Synchronisation war mit einer stärkeren auditiv-prämotorischen Interaktion zwischen dem linken auditorischen Cortex und dem dPMC im Alphafrequenzband assoziiert. Auditiv-prämotorische Interaktionen konnten bei Synchronisationsaufgaben zu musikalischen und regelmäßigen Rhythmen unter Verwendung von fMRT (Chen et al., 2006, 2008) gezeigt werden. Die fMRT-Befunde implizieren, dass die lokale Aktivität des dPMC und des auditorischen Cortex sowie deren funktionelle Konnektivität mit zunehmender Intensität und Auffälligkeit des auditiven Reizes ansteigen (Chen et al., 2006). Die vorliegenden Ergebnisse unterstützen die Annahme, dass sowohl der dPMC als auch auditiv-prämotorische Interaktionen eine wichtige Rolle für die zeitlich präzise Kontrolle von Bewegungen bezogen auf auditive Reize einnehmen.

Demgegenüber ging die visuelle Synchronisation mit einer erhöhten Thalamus-vPMC-Kohärenz einher. Je stärker die funktionelle Interaktion zwischen dem Thalamus und dem vPMC war, desto geringer ausgeprägt war die negative Asynchronie. Da thalamo-kortikale Schleifen vermutlich für die zeitliche Dekodierung sensorischer Informationen verantwortlich sind (Klimesch et al., 2007), basiert die visuelle Synchronisation - möglicherweise stärker als die auditive - auf der Verarbeitung externer, sensorischer Informationen. Die Thalamus-vPMC-Interaktion könnte das entsprechende neurophysiologische Korrelat der sensorischen Reizverarbeitung darstellen.

In diesem Kontext könnten die modalitätsabhängigen Verhaltensunterschiede und die konnektivitäts- und frequenzspezifischen Veränderungen innerhalb des neuronalen Netzwerks durch die Annahme unterschiedlicher Synchronisationsstrategien erklärt werden. Die auditive Synchronisation könnte auf einem intern generierten Rhythmus basieren. Da hierbei vermutlich der Ton nicht explizit als Führungssignal beachtet wird, lässt sich die konstant abweichende negative Asynchronie beobachten. Diese Annahme wird durch Befunde aus der Rehabilitation von Patienten mit Bewegungsstörungen unterstützt (McIntosh et al., 1997), deren Bewegungen durch rhythmische auditive Hinweisreize erleichtert wird. Die visuelle Synchronisation könnte möglicherweise auf einer stärkeren Beachtung des Führungssignals beruhen und somit weniger mit der Bewegungsvorhersage assoziiert sein (Repp und Penel, 2004, Patel et al., 2005). Da die Aufmerksamkeit möglicherweise ver-

stärkt auf das exakte Erscheinen des visuellen Signals gerichtet wird, ist eine variable Rhythmusproduktion die Folge. Diese Annahmen beinhalten, dass für die visuell gesteuerte Bewegungskontrolle die Verarbeitung des tatsächlichen sensorischen Signals relevant sein könnte, während die auditiv gesteuerte Bewegung auf der Antizipation des Signals beruhen könnte.

Eine stärkere Kohärenz zwischen dem auditorischen Cortex und dem dPMC im Alphafrequenzband während der auditiven Synchronisation deutet darauf hin, dass die funktionelle Interaktion im Alphaband einen motorischen Prozess zur Steuerung einfacher, automatisierter Bewegungen repräsentieren könnte. Eine stärkere Kohärenz zwischen dem Thalamus und dem vPMC im Betafrequenzband während der visuellen Synchronisation deutet darauf hin, dass die funktionelle Interaktion im Betaband hingegen mit der Kontrolle komplexerer, weniger automatisierter Bewegungen einhergehen könnte. Die Beobachtung, dass die Synchronisation zu einem visuellen Führungssignal oder Metronom subjektiv als schwieriger empfunden wird, unterstützt diese Annahme zusätzlich. Insgesamt unterstützen die vorliegenden Ergebnisse die Hypothese, dass der dPMC Teil eines antizipatorischen Netzwerks und der vPMC Teil eines reafferenzbasierten Netzwerks motorischer Kontrolle sein könnten (Grafton et al., 2008).

## 4 Schlussfolgerung

Die vorliegenden Arbeiten zeigen, dass zwischen Wahrnehmung und Handlung ein enger Zusammenhang besteht und beide Fähigkeiten die zeitliche Bewegungssteuerung beeinflussen. Der Bewegungssteuerung liegt auf der zentralen Ebene ein cerebello-thalamo-kortikales Netzwerk zugrunde.

Bewegungen werden durch relevante sensorische Informationen gesteuert. Hierbei können unterschiedliche Bewegungsstrategien verwendet werden. Die Rekrutierung des dorsolateralen PMC innerhalb des zugrunde liegenden Netzwerks scheint insbesondere Teil eines antizipatorischen Netzwerks zu sein, das auf auditiver Informationsverarbeitung beruht. Der ventrale PMC hingegen scheint Teil eines reafferenzbasierten Netzwerks der motorischen Kontrolle zu sein, das auf visueller Informationsverarbeitung basiert.

Perzeptuelle und sensomotorische Fähigkeiten können - wie bei Schlagzeugern - durch die musikalische Spezialisierung verbessert werden. Im Allgemeinen scheint sensomotorische, musikalische Übung die funktionelle Interaktion zwischen dem PMC und dem Thalamus zu modulieren. Im Speziellen scheint bei Schlagzeugern jedoch für eine präzisere Bewegungssteuerung die funktionelle Interaktion zwischen dem PPC und dem Thalamus relevant zu sein.

Funktionelle Netzwerkinteraktionen werden sowohl durch die Modalität des Führungssignals als auch durch die musikalische Spezialisierung moduliert. Dies unterstützt die Bedeutung der multisensorischen Integration und der Antizipationsfähigkeit für die zeitgenaue Ausführung von Bewegungen.



## 5 Referenzen

- Amunts, K., Schlaug, G., Jäncke, L., Steinmetz, H., Schleicher, A. und Zilles, K., 1997. Hand skills covary with the size of motor cortex: a macrostructural adaptation. *Human Brain Mapping*. 5, 206-215.
- Aschersleben, G., 1994. Afferente Informationen und die Synchronisation von Ereignissen [Afferent information and the synchronization of events]. *European University Studies*. Vol. 456. Lang, Frankfurt.
- Aschersleben, G., 2002. Temporal control of movements in sensorimotor synchronization. *Brain Cogn*. 48, 66-79.
- Aschersleben, G., Gehrke, J. und Prinz, W., 2001. Tapping with peripheral nerve block. a role for tactile feedback in the timing of movements. *Exp Brain Res*. 136, 331-339.
- Aschersleben, G., Gehrke, J. und Prinz, W., 2004. A psychophysical approach to action timing. In: Kaernbach, C. et al. (Eds.), *Psychophysics beyond sensation: laws and invariants of human cognition*. Erlbaum, Hillsdale, NJ, pp. 117-136.
- Aschersleben, G. und Prinz, W., 1995. Synchronizing actions with events: the role of sensory information. *Percept Psychophys*. 57, 305-317.
- Aschersleben, G. und Prinz, W., 1997. Delayed auditory feedback in synchronization. *Journal of Motor Behavior*. 29, 35-46.
- Balasubramaniam, R., Wing, A. M. und Daffertshofer, A., 2004. Keeping with the beat: movement trajectories contribute to movement timing. *Exp Brain Res*. 159, 129-134.
- Bangert, M. und Altenmüller, E. O., 2003. Mapping perception to action in piano practice: a longitudinal DC-EEG study. *BMC Neurosci*. 4, 26.
- Bangert, M., Häusler, U. und Altenmüller, E., 2001. On practice: how the brain connects piano keys and piano sounds. *Ann N Y Acad Sci*. 930, 425-428.
- Bangert, M., Peschel, T., Schlaug, G., Rotte, M., Drescher, D., Hinrichs, H., Heinze, H. J. und Altenmüller, E., 2006. Shared networks for auditory and motor processing in professional pianists: evidence from fMRI conjunction. *Neuroimage*. 30, 917-926.

- Baumann, S., Köneke, S., Meyer, M., Lutz, K. und Jäncke, L., 2005. A network for sensory-motor integration: what happens in the auditory cortex during piano playing without acoustic feedback? *Ann N Y Acad Sci.* 1060, 186-188.
- Baumann, S., Köneke, S., Schmidt, C. F., Meyer, M., Lutz, K. und Jäncke, L., 2007. A network for audio-motor coordination in skilled pianists and non-musicians. *Brain Res.* 1161, 65-78.
- Blakemore, S. J. und Sirigu, A., 2003. Action prediction in the cerebellum and in the parietal lobe. *Exp Brain Res.* 153, 239-245.
- Butz, M., Timmermann, L., Gross, J., Pollok, B., Dirks, M., Hefter, H. und Schnitzler, A., 2006. Oscillatory coupling in writing and writer's cramp. *J Physiol Paris.* 99, 14-20.
- Chen, J. L., Penhune, V. B. und Zatorre, R. J., 2008. Moving on time: brain network for auditory-motor synchronization is modulated by rhythm complexity and musical training. *J Cogn Neurosci.* 20, 226-239.
- Chen, J. L., Zatorre, R. J. und Penhune, V. B., 2006. Interactions between auditory and dorsal premotor cortex during synchronization to musical rhythms. *Neuroimage.* 32, 1771-1781.
- Doumas, M. und Wing, A. M., 2007. Timing and trajectory in rhythm production. *J Exp Psychol Hum Percept Perform.* 33, 442-455.
- Fries, P., 2005. A mechanism for cognitive dynamics: neuronal communication through neuronal coherence. *Trends Cogn Sci.* 9, 474-480.
- Fujioka, T., Trainor, L. J., Ross, B., Kakigi, R. und Pantev, C., 2004. Musical training enhances automatic encoding of melodic contour and interval structure. *J Cogn Neurosci.* 16, 1010-1021.
- Gaser, C. und Schlaug, G., 2003a. Brain structures differ between musicians and non-musicians. *J Neurosci.* 23, 9240-9245.
- Gaser, C. und Schlaug, G., 2003b. Gray matter differences between musicians and nonmusicians. *Ann N Y Acad Sci.* 999, 514-517.
- Grafton, S. T., Schmitt, P., Van Horn, J. und Diedrichsen, J., 2008. Neural substrates of visuomotor learning based on improved feedback control and prediction. *Neuroimage.* 39, 1383-1395.
- Gross, J., Kujala, J., Hamalainen, M., Timmermann, L., Schnitzler, A. und Salmelin, R., 2001. Dynamic imaging of coherent sources: Studying neural interactions in the human brain. *Proc Natl Acad Sci USA.* 98, 694-699.

- Gross, J., Pollok, B., Dirks, M., Timmermann, L., Butz, M. und Schnitzler, A., 2005. Task-dependent oscillations during unimanual and bimanual movements in the human primary motor cortex and SMA studied with magnetoencephalography. *Neuroimage*. 26, 91-98.
- Gross, J., Timmermann, L., Kujala, J., Dirks, M., Schmitz, F., Salmelin, R. und Schnitzler, A., 2002. The neural basis of intermittent motor control in humans. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 99, 2299-2302.
- Hari, R. und Salenius, S., 1999. Rhythmical corticomotor communication. *Neuroreport*. 10, R1-10.
- Haslinger, B., Erhard, P., Altenmüller, E., Hennenlotter, A., Schwaiger, M., Gräfin von Einsiedel, H., Rummeny, E., Conrad, B. und Ceballos-Baumann, A. O., 2004. Reduced recruitment of motor association areas during bimanual coordination in concert pianists. *Hum Brain Mapp*. 22, 206-215.
- Haueisen, J. und Knösche, T. R., 2001. Involuntary motor activity in pianists evoked by music perception. *J Cogn Neurosci*. 13, 786-792.
- Hutchinson, S., Lee, L. H., Gaab, N. und Schlaug, G., 2003. Cerebellar volume of musicians. *Cereb Cortex*. 13, 943-949.
- Ivry, R. B., Spencer, R. M., Zelaznik, H. N. und Diedrichsen, J., 2002. The cerebellum and event timing. *Ann N Y Acad Sci*. 978, 302-317.
- Jackson, S. R. und Husain, M., 1996. Visuomotor functions of the lateral pre-motor cortex. *Curr Opin Neurobiol*. 6, 788-795.
- Jäncke, L., Loose, R., Lutz, K., Specht, K. und Shah, N. J., 2000a. Cortical activations during paced finger-tapping applying visual and auditory pacing stimuli. *Brain Res Cogn Brain Res*. 10, 51-66.
- Jäncke, L., Shah, N. J. und Peters, M., 2000b. Cortical activations in primary and secondary motor areas for complex bimanual movements in professional pianists. *Brain Res Cogn Brain Res*. 10, 177-183.
- Klimesch, W., Sauseng, P. und Hanslmayr, S., 2007. EEG alpha oscillations: the inhibition-timing hypothesis. *Brain Res Rev*. 53, 63-88.
- Koelsch, S., Schröger, E. und Tervaniemi, M., 1999. Superior pre-attentive auditory processing in musicians. *Neuroreport*. 10, 1309-1313.
- Köneke, S., Lutz, K., Wüstenberg, T. und Jäncke, L., 2004. Long-term training affects cerebellar processing in skilled keyboard players. *Neuroreport*. 15, 1279-1282.

- Kolers, P. A. und Brewster, J. M., 1985. Rhythms and responses. *J Exp Psychol Hum Percept Perform.* 11, 150-167.
- Krings, T., Topper, R., Foltys, H., Erberich, S., Sparing, R., Willmes, K. und Thron, A., 2000. Cortical activation patterns during complex motor tasks in piano players and control subjects. A functional magnetic resonance imaging study. *Neurosci Lett.* 278, 189-193.
- Lee, D. J., Chen, Y. und Schlaug, G., 2003. Corpus callosum: musician and gender effects. *Neuroreport.* 14, 205-209.
- Lotze, M., Scheler, G., Tan, H. R., Braun, C. und Birbaumer, N., 2003. The musician's brain: functional imaging of amateurs and professionals during performance and imagery. *Neuroimage.* 20, 1817-1829.
- Lounasmaa, O. V., Hamalainen, M., Hari, R. und Salmelin, R., 1996. Information processing in the human brain: magnetoencephalographic approach. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 93, 8809-8815.
- Lutz, K., Specht, K., Shah, N. J. und Jäncke, L., 2000. Tapping movements according to regular and irregular visual timing signals investigated with fMRI. *Neuroreport.* 11, 1301-1306.
- Mauk, M. D. und Buonomano, D. V., 2004. The neural basis of temporal processing. *Annu Rev Neurosci.* 27, 307-340.
- McIntosh, G. C., Brown, S. H., Rice, R. R. und Thaut, M. H., 1997. Rhythmic auditory-motor facilitation of gait patterns in patients with Parkinson's disease. *J Neurol Neurosurg Psychiatry.* 62, 22-26.
- Meister, I. G., Krings, T., Foltys, H., Boroojerdi, B., Müller, M., Topper, R. und Thron, A., 2004. Playing piano in the mind--an fMRI study on music imagery and performance in pianists. *Brain Res Cogn Brain Res.* 19, 219-228.
- Miller, R., 2007. Theory of the normal waking EEG: from single neurones to waveforms in the alpha, beta and gamma frequency ranges. *Int J Psychophysiol.* 64, 18-23.
- Morton, J., Marcus, S. M. und Frankish, C., 1976. Perceptual centers (P-centers). *Psychol Rev.* 83, 405 - 408.
- Müller, K., Aschersleben, G., Koch, R., Freund, H.-J. und Prinz, W., 1999. Action Timing in an Isochronous Tapping Task. Evidence from Behavioral Studies and Neuroimaging. In: Aschersleben, G. et al. (Eds.), *Cognitive Contributions to the Perception of Spatial and Temporal Events.* Elsevier Science B.V.

- Münte, T. F., Altenmüller, E. und Jäncke, L., 2002. The musician's brain as a model of neuroplasticity. *Nature Rev Neurosci.* 3, 473-478.
- Münte, T. F., Nager, W., Beiss, T., Schröder, C. und Altenmüller, E., 2003. Specialization of the specialized: electrophysiological investigations in professional musicians. *Ann N Y Acad Sci.* 999, 131-139.
- Pantev, C., Engelien, A., Candia, V. und Elbert, T., 2001a. Representational cortex in musicians. Plastic alterations in response to musical practice. *Ann N Y Acad Sci.* 930, 300-314.
- Pantev, C., Roberts, L. E., Schulz, M., Engelien, A. und Ross, B., 2001b. Timbre-specific enhancement of auditory cortical representations in musicians. *Neuroreport.* 12, 169-174.
- Patel, A. D., Iversen, J. R., Chen, Y. und Repp, B. H., 2005. The influence of metricity and modality on synchronization with a beat. *Exp Brain Res.* 163, 226-238.
- Penhune, V. B., Zatorre, R. J. und Evans, A. C., 1998. Cerebellar contributions to motor timing: a PET study of auditory and visual rhythm reproduction. *J Cogn Neurosci.* 10, 752-765.
- Peretz, I. und Zatorre, R. J., 2005. Brain organization for music processing. *Annu Rev Psychol.* 56, 89-114.
- Picard, N. und Strick, P. L., 2001. Imaging the premotor areas. *Curr Opin Neurobiol.* 11, 663-672.
- Pollok, B., Butz, M., Gross, J. und Schnitzler, A., 2007. Intercerebellar coupling contributes to bimanual coordination. *J Cogn Neurosci.* 19, 704-719.
- Pollok, B., Gross, J., Kamp, D. und Schnitzler, A., 2008. Evidence for anticipatory motor control within a cerebello-diencephalic-parietal network. *J Cogn Neurosci.* 20, 828-840.
- Pollok, B., Gross, J., Müller, K., Aschersleben, G. und Schnitzler, A., 2005a. The cerebral oscillatory network associated with auditorily paced finger movements. *Neuroimage.* 24, 646-655.
- Pollok, B., Makhloufi, H., Butz, M., Gross, J., Timmermann, L., Wojtecki, L. und Schnitzler, A., 2009. Levodopa affects functional brain networks in Parkinsonian resting tremor. *Mov Disord.* 24, 91-98.

- Pollok, B., Müller, K., Aschersleben, G., Schnitzler, A. und Prinz, W., 2004. Bimanual coordination: neuromagnetic and behavioral data. *Neuroreport*. 15, 449-452.
- Pollok, B., Südmeyer, M., Gross, J. und Schnitzler, A., 2005b. The oscillatory network of simple repetitive bimanual movements. *Brain Res Cogn Brain Res*. 25, 300-311.
- Ragert, P., Schmidt, A., Altenmüller, E. und Dinse, H. R., 2004. Superior tactile performance and learning in professional pianists: evidence for meta-plasticity in musicians. *Eur J Neurosci*. 19, 473-478.
- Rao, S., Harrington, D. L., Haaland, K. Y., Bobholz, J. A., Cox, R. W. und Binder, J. R., 1997. Distributed neural systems underlying the timing of movements. *J Neurosci*. 17, 5528-5535.
- Repp, B. H., 1999. Control of Expressive and Metronomic Timing in Pianists. *J Mot Behav*. 31, 145-164.
- Repp, B. H., 2005. Sensorimotor synchronization: a review of the tapping literature. *Psychon Bull Rev*. 12, 969-992.
- Repp, B. H. und Penel, A., 2004. Rhythmic movement is attracted more strongly to auditory than to visual rhythms. *Psychol Res*. 68, 252-270.
- Rüsseler, J., Altenmüller, E., Nager, W., Kohlmetz, C. und Münte, T. F., 2001. Event-related brain potentials to sound omissions differ in musicians and non-musicians. *Neurosci Lett*. 308, 33-36.
- Sadato, N., Campbell, G., Ibanez, V., Deiber, M. und Hallett, M., 1996a. Complexity affects regional cerebral blood flow change during sequential finger movements. *J Neurosci*. 16, 2691-2700.
- Sadato, N., Ibanez, V., Deiber, M. P., Campbell, G., Leonardo, M. und Hallett, M., 1996b. Frequency-dependent changes of regional cerebral blood flow during finger movements. *J Cereb Blood Flow Metab*. 16, 23-33.
- Saito, D. N., Okada, T., Honda, M., Yonekura, Y. und Sadato, N., 2006. Practice makes perfect: the neural substrates of tactile discrimination by Mah-Jong experts include the primary visual cortex. *BMC Neurosci*. 7, 79.
- Schlaug, G., 2001. The brain of musicians. A model for functional and structural adaptation. *Ann N Y Acad Sci*. 930, 281-299.

- Schlaug, G., Jäncke, L., Huang, Y., Staiger, J. F. und Steinmetz, H., 1995. Increased corpus callosum size in musicians. *Neuropsychologia*. 33, 1047-1055.
- Schnitzler, A. und Gross, J., 2005. Normal and pathological oscillatory communication in the brain. *Nat Rev Neurosci*. 6, 285-296.
- Schnitzler, A., Gross, J. und Timmermann, L., 2000. Synchronised oscillations of the human sensorimotor cortex. *Acta Neurobiol Exp (Wars)*. 60, 271-287.
- Schnitzler, A., Münks, C., Butz, M., Timmermann, L. und Gross, J., 2009. Synchronized brain network associated with essential tremor as revealed by magnetoencephalography. *Mov Disord*. 24, 1629-1635.
- Schnitzler, A., Timmermann, L. und Gross, J., 2006. Physiological and pathological oscillatory networks in the human motor system. *J Physiol Paris*. 99, 3-7.
- Schulz, M., Ross, B. und Pantev, C., 2003. Evidence for training-induced crossmodal reorganization of cortical functions in trumpet players. *Neuroreport*. 14, 157-161.
- Seppanen, M., Brattico, E. und Tervaniemi, M., 2007. Practice strategies of musicians modulate neural processing and the learning of sound-patterns. *Neurobiol Learn Mem*. 87, 236-247.
- Stenneken, P., Aschersleben, G., Cole, J. und Prinz, W., 2002. Self-induced versus reactive triggering of synchronous movements in a deafferented patient and control subjects. *Psychol Res*. 66, 40-49.
- Stenneken, P., Prinz, W., Cole, J., Paillard, J. und Aschersleben, G., 2006. The effect of sensory feedback on the timing of movements: evidence from deafferented patients. *Brain Res*. 1084, 123-131.
- Stevens, L. T., 1886. On The Time-Sense. *Mind*. 11, 393-404.
- Timmermann, L., Gross, J., Butz, M., Kircheis, G., Häussinger, D. und Schnitzler, A., 2004. Pathological oscillatory coupling within the human motor system in different tremor syndromes as revealed by magnetoencephalography. *Neurol Clin Neurophysiol*. 2004, 26.
- Timmermann, L., Gross, J., Dirks, M., Volkman, J., Freund, H. J. und Schnitzler, A., 2003. The cerebral oscillatory network of parkinsonian resting tremor. *Brain*. 126, 199-212.

- 
- van Zuijlen, T. L., Sussman, E., Winkler, I., Naatanen, R. und Tervaniemi, M., 2004. Grouping of sequential sounds--an event-related potential study comparing musicians and nonmusicians. *J Cogn Neurosci.* 16, 331-338.
- Varela, F., Lachaux, J. P., Rodriguez, E. und Martinerie, J., 2001. The brainweb: phase synchronization and large-scale integration. *Nat Rev Neurosci.* 2, 229-239.
- Virsu, V., Oksanen-Hennah, H., Vedenpaa, A., Jaatinen, P. und Lahti-Nuuttila, P., 2008. Simultaneity learning in vision, audition, tactile sense and their cross-modal combinations. *Exp Brain Res.* 186, 525-537.
- Vorberg, D. und Wing, A. M., 1996. Modeling Variability and Dependence in Timing. In: Heuer, H. und Keele, S. W. (Eds.), *Handbook of Perception and Action: Motor skills, Vol.2.* Academic Press Ltd, London, pp. 181-262.
- Wing, A. M. und Kristofferson, A. B., 1973. Response delays and the timing of discrete motor responses. *Perception & Psychophysics.* 14, 5-12.
- Womelsdorf, T. und Fries, P., 2006. Neuronal coherence during selective attentional processing and sensory-motor integration. *J Physiol Paris.* 100, 182-193.
- Zatorre, R. J., Chen, J. L. und Penhune, V. B., 2007. When the brain plays music: auditory-motor interactions in music perception and production. *Nat Rev Neurosci.* 8, 547-558.



## Anhang

### ***Publikation I***

Krause, V., Pollok, B. und Schnitzler, A., 2010a. Perception in action: The impact of sensory information on sensorimotor synchronization in musicians and non-musicians. *Acta Psychologica* 133, 28-37.

Eigenanteil: 80%

Impact Factor (2008): 2.155

### ***Publikation II***

Krause, V., Schnitzler, A. und Pollok, B., 2010b. Functional network interactions during sensorimotor synchronization in musicians and non-musicians. *NeuroImage* 52, 245-251.

Eigenanteil: 80%

Impact Factor (2008): 5.694

### ***Publikation III***

Pollok, B., Krause, V., Butz, M. und Schnitzler, A., 2009. Modality specific functional interaction in sensorimotor synchronization. *Human Brain Mapping* 30, 1783-1790.

Eigenanteil: 50%

Impact Factor (2008): 5.395

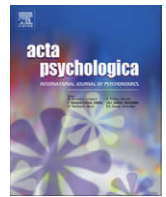
## Danksagung

Diese Arbeit entstand im Labor für Magnetenzephalographie der Neurologischen Klinik des Universitätsklinikums Düsseldorf und am Institut für Klinische Neurowissenschaften und Medizinische Psychologie der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf. Bedanken möchte ich mich bei meinen beiden Betreuern Herrn Professor Dr. Alfons Schnitzler für die Möglichkeit, an seinem Institut zu promovieren, und bei Herrn Professor Dr. Reinhard Pietrowsky für die freundliche Mitbetreuung dieser Arbeit.

Herr Professor Dr. Schnitzler hat mir ermöglicht, das Promotionsvorhaben zügig und strukturiert durchzuführen. Darüber hinaus freue ich mich sehr, dass er mir die Möglichkeit gegeben hat, internationale Forschungserfahrungen zu sammeln. Hierfür und für wertvolle Ratschläge im Rahmen meiner Arbeit möchte ich mich recht herzlich bedanken. Sein Fachwissen und seine Kreativität haben mein Interesse an neurowissenschaftlichen Fragestellungen maßgeblich gefördert.

Weiterhin möchte ich mich bei allen Kolleginnen und Kollegen am Institut für die vielen Anregungen, den lebhaften Erfahrungsaustausch und ein sehr nettes Arbeitsklima bedanken - insbesondere bei Frau Dr. Katja Biermann-Ruben und bei Herrn Dr. Markus Butz.

Mein besonders herzlicher Dank gilt Frau PD Dr. Bettina Pollok, die mich jederzeit und in allen Belangen der Doktorarbeit mit Rat und Tat unterstützt hat. Angefangen bei der Einarbeitung in das Thema über die Datenerhebung und -auswertung bis hin zur schriftlichen Zusammenfassung und Abgabe der Dissertation war bzw. ist ihre Unterstützung bemerkenswert. Ihre kreativen Vorschläge und sehr konstruktive Kritik haben wesentlich zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen.



## Perception in action: The impact of sensory information on sensorimotor synchronization in musicians and non-musicians

Vanessa Krause, Bettina Pollok\*, Alfons Schnitzler

Institute for Clinical Neuroscience and Medical Psychology, Heinrich-Heine-University, Duesseldorf, Germany  
Department of Neurology, University Hospital Duesseldorf, Germany

### ARTICLE INFO

#### Article history:

Received 15 July 2008  
Received in revised form 11 August 2009  
Accepted 13 August 2009  
Available online 13 September 2009

#### PsycINFO classification:

2320  
2330

#### Keywords:

Cross-modal temporal discrimination  
Timing  
Sensorimotor synchronization  
Musicians  
Drummers

### ABSTRACT

The present study aimed at investigating to what extent sensorimotor synchronization is related to (i) musical specialization, (ii) perceptual discrimination, and (iii) the movement's trajectory. To this end, musicians with different musical expertise (drummers, professional pianists, amateur pianists, singers, and non-musicians) performed an auditory and visual synchronization and a cross-modal temporal discrimination task. During auditory synchronization drummers performed less variably than amateur pianists, singers and non-musicians. In the cross-modal discrimination task drummers showed superior discrimination abilities which were correlated with synchronization variability as well as with the trajectory. These data suggest that (i) the type of specialized musical instrument affects synchronization abilities and (ii) synchronization accuracy is related to perceptual discrimination abilities as well as to (iii) the movement's trajectory. Since particularly synchronization variability was affected by musical expertise, the present data imply that the type of instrument improves accuracy of timekeeping mechanisms.

© 2009 Elsevier B.V. All rights reserved.

### 1. Introduction

Sensorimotor synchronization is fundamental for a wide variety of everyday habits. It requires the temporally precise coordination of perception and action. Such synchronization abilities usually are investigated using the so-called finger tapping task which requires subjects to tap in synchrony with a regular pacing signal. Astonishingly, despite the subjective impression of synchrony finger taps precede a regular auditory pacing signal by 20–60 ms. Additionally, about the same amount of inter-tap variability is evident in such tasks (reviewed in Aschersleben (2002) and Repp (2005)). The so-called negative asynchrony as well as the inter-tap variability are well-established phenomena demonstrated in a vast variety of behavioural studies (reviewed in Aschersleben (2002) and Repp (2005)).

The negative asynchrony is assumed to originate on different levels of processing (Aschersleben, 2002). In general, it is assumed that synchrony is established on the level of central representations and that the tap is represented by its somatosensory feedback. The Paillard–Frasse-hypothesis assumes that the negative asynchrony occurs due to differences of peripheral processing

times of sensory information or run time differences between extremities (Frasse, 1980; Paillard, 1949). The sensory accumulator model (SAM) considers different processing times needed for the generation of central representations of peripheral events (Aschersleben, Gehrke, & Prinz, 2004). Alternatively, the p-center-hypothesis assumes a specific perceptual center (p-center) of an event that not necessarily coincides with the respective stimulus onset (Morton, Marcus, & Frankish, 1976). Accordingly, finger taps might be synchronized with respect to the p-center of the pacing signal – and not with its onset – resulting in the negative asynchrony. Furthermore, Muller and colleagues have hypothesized that not the central representations but the events (tap and pacing signal) are being synchronized (Muller, Aschersleben, Koch, Freund, & Prinz, 1999). This event-coincidence hypothesis suggests that asynchronies are rather tolerated on the negative side (negative asynchrony) than on the positive side (positive asynchrony) which implies a perceptual origin of the negative asynchrony (for a detailed description see Muller et al. (1999)).

The inter-tap variability represents the ability for sequence production most likely by means of a central clock (Vorberg & Wing, 1996). Behavioural variability is assumed to occur due to inaccuracies of the timekeeper or due to variability on the level of motor implementation (Vorberg & Wing, 1996).

Musicians were shown to have superior synchronization skills as indicated by a smaller asynchrony and a reduced variability in

\* Corresponding author. Address: Institute for Clinical Neuroscience and Medical Psychology, Heinrich-Heine-University, Universitätsstr. 1, 40225 Duesseldorf, Germany. Tel.: +49 211 81 10767; fax: +49 211 81 13015.

E-mail address: [Bettina.Pollok@uni-duesseldorf.de](mailto:Bettina.Pollok@uni-duesseldorf.de) (B. Pollok).

comparison to non-musicians (Chen, Penhune, & Zatorre, 2008; Repp, 1999). Along this line, previous studies highlight several sensorimotor and perceptual advantages of musicians as compared to non-musicians (reviewed in Munte, Altenmüller, & Jancke, 2002). However, it has yet to be established whether musicians per se have got superior synchronization abilities as compared to non-musicians or whether the type of instrument or the amount of practice play a role.

Several studies support the hypothesis that sensory information substantially contributes to the size of the negative asynchrony. This hypothesis is favoured by the observation that the asynchrony varies depending on the amount of provided sensory feedback (Aschersleben, 2002; Aschersleben & Prinz, 1995). More precisely, the negative asynchrony increases when somatosensory (tactile) feedback is eliminated by local anaesthesia of the index finger (Aschersleben, Gehrke, & Prinz, 2001). Accordingly, the asynchrony is reduced when (i) additional auditory feedback is provided (Aschersleben & Prinz, 1995, 1997) or (ii) somatosensory feedback is intensified by executing more forceful taps (Aschersleben et al., 2004). Additionally, it is well-established that the modality of the pacing signal affects the amount of the negative asynchrony as well as that of the inter-tap variability: visual pacing is characterized by a smaller negative asynchrony and a larger inter-tap variability as compared to auditory pacing (for a review see Repp, 2005). All in all, these data support a specific significance of sensory information for synchronization accuracy.

The relation between cross-modal temporal discrimination and synchronization abilities has not been directly investigated so far. In particular, it is still a matter of debate whether temporal cross-modal discrimination is associated with a comparable error tolerance as during synchronization. Within the framework of temporal order judgment studies (TOJ) thresholds have been found which strongly depend on the respective experimental paradigm and on attentional links between modalities (Spence, 2002). Recently, Zampini et al. (2005) investigated TOJs of auditory–tactile stimuli indicating that task-specific experience affects cross-modal temporal perception. The ability to temporally discriminate cross-modal information also appears to play an important role for sensorimotor synchronization, since such tasks require the integration of tactile–proprioceptive feedback of the finger tap and the respective pacing signal. Thus, already on an early stage of information processing a perceptual correlate of the negative asynchrony might become evident. Since the movement's trajectory has been shown to be associated with timing abilities (Balasubramaniam, Wing, & Daffertshofer, 2004; Doumas & Wing, 2007) we also investigated to what extent superior synchronization abilities are associated with differences of the movement's trajectory.

The present study aims at investigating (i) whether musicians per se synchronize more precisely than non-musicians, (ii) whether superior synchronization might be associated with superior perceptual discrimination, and (iii) to what extent sensorimotor synchronization is associated with differences of the movement trajectory. We hypothesize that synchronization accuracy as well as discrimination abilities vary with respect to musical expertise (i.e., the amount of practice) or with respect to musical specializa-

tion (i.e., the instrument played). Moreover, the typical negative asynchrony observed in a synchronization task should become evident in a cross-modal discrimination task as well. Finally, we hypothesize that the trajectory varies with respect to synchronization accuracy.

## 2. Materials and methods

### 2.1. Subjects

Sixty healthy, right-handed subjects differing according to their musical expertise and practice (professional pianists (PP), amateur pianists (AP), drummers (DR), singers (SI), non-musicians (NM)) participated in the study (for details see Table 1). Data were collected by questionnaire. Handedness was determined by the Edinburgh Handedness Inventory (Oldfield, 1971). All subjects had normal or corrected to normal sight. Written informed consent was given prior to the experiment. The study was accomplished with the approval of the local ethics committee and is in accordance with the declaration of Helsinki.

While gender was equally distributed in most groups, drummers were exclusively male – most likely as a matter of instrument preference.

### 2.2. Experimental procedure

Sensorimotor synchronization as well as cross-modal temporal discrimination were assessed in each individual. The order of experimental blocks was counterbalanced across subjects. The synchronization task preceded the discrimination task in each subject. The auditory stimulus consisted of a binaural click (sine-wave, frequency 800 Hz) transmitted via air tubes. The visual signal was a red circle projected onto a white back projection screen in front of the subjects. The circle was presented at 2° of angle of vision. Stimulus durations were 10 ms, respectively. In order to determine the movement trajectory during the synchronization task an ultra sound marker (Zebris Medical GmbH, Tuebingen, Germany) was located at the right index finger just above the nail. Zebris reveals information about the exact finger position in three-dimensional space via run time differences.

### 2.3. Synchronization task

Subjects synchronized the taps of the right index finger with respect to the onset of a regular auditory and visual pacing signal, respectively. The onset of finger taps was determined using a photoelectric barrier mounted on a pad. Sampling frequency was 1.000 Hz. The auditory and visual synchronization tasks were performed in two distinct runs for 210 s, respectively. During the measurement subjects were sitting in the experimental room laying down their arms on a wooden pad fixed laterally to the chair. Pacing signals were presented with a constant interstimulus interval (ISI) of 800 ms encompassed by white noise to prevent subjects from external auditory stimulation. The trajectory of the moving

**Table 1**

Subjects' characteristics. Characterization of professional pianists (PP), amateur pianists (AP), drummers (DR), singers (SI) and non-musicians (NM) according to gender, mean age (years), handedness, onset-age of musical exercise (years), weekly amount of practice (h) and years of musical experience (mean  $\pm$  standard error of mean; SEM).

	PP	AP	DR	SI	NM
Gender (m/f)	6/6	6/6	12/0	6/6	6/6
Age (years)	32.08 $\pm$ 3.24	27.58 $\pm$ 2.14	29.58 $\pm$ 2.22	32.67 $\pm$ 2.73	32.33 $\pm$ 2.56
Handedness	97.67 $\pm$ 0.87	97.30 $\pm$ 0.86	98.33 $\pm$ 0.71	98.08 $\pm$ 0.85	98.08 $\pm$ 0.85
Onset-age of exercise (years)	6.46 $\pm$ 0.58	12.04 $\pm$ 3.04	14.50 $\pm$ 1.59	10.25 $\pm$ 1.71	/
Weekly amount of practice (h)	22.04 $\pm$ 2.79	3.42 $\pm$ 0.84	12.38 $\pm$ 2.69	6.63 $\pm$ 1.15	/
Years of experience	25.63 $\pm$ 3.12	15.50 $\pm$ 1.98	15.08 $\pm$ 1.73	22.40 $\pm$ 3.07	/

finger was measured by a Zebris ultra sound signal at the finger tip with a resolution of 66 Hz. During both synchronization runs the hand rested on the pad and only the respective finger was moved due to the pacing signal in order to minimize additional movements. During both runs a grey cross on a black background in the center of the screen was fixated with the eyes. All stimuli were transferred and controlled with the help of a Windows computer using E-Prime® (pst-software).

#### 2.4. Discrimination task

The cross-modal temporal discrimination ability was measured in four combinations of cross-modal stimuli: auditory–tactile (AT) vs. tactile–auditory (TA) and visual–tactile (VT) vs. tactile–visual (TV). Cross-modal discrimination was determined for each combination in separate runs. The order of experimental runs was counterbalanced across subjects. Each run started with a stimulus onset asynchrony (SOA) of 150 ms (i.e., the two stimuli were separated by 150 ms) which was reduced stepwise by 5 ms. Each SOA was presented once. SOAs were measured as interval between trigger onsets.

After each trial, subjects reported verbally (non-forced) whether both stimuli were perceived simultaneously or not. The session terminated after 30 trials with objective simultaneity of both stimuli (SOA = 0 ms) or was ceased when subjects reported that stimuli occurred simultaneously in three consecutive trials. The same auditory and visual stimuli were used as in the synchronization task. The tactile stimulus was applied to the right index finger by a single, electrical supraliminal pulse (rectangular pulse, 7–15 V, duration 0.3 ms). It was supposed to be perceived as tingling, but not painful pulse at the index finger tip. Therefore, a damped electrical ring collar at the interphalangeal joint (CH Medizintechnik, Braunfels, Germany) was used.

### 3. Data analysis

#### 3.1. Synchronization task

The negative asynchrony was determined as the temporal distance between the tap and the pacing signal's onset. The first three taps at the beginning of each run were discarded. In order to exclude outliers in each individual a confidence interval (mean asynchrony  $\pm 2$  standard deviations) was calculated. Values outside of this interval were excluded from further analysis. On average, in the auditory task 12 data points ( $\pm 0.9$ ) out of 240 and in the visual task 10 data points ( $\pm 0.4$ ) out of 237 were excluded (corresponding to 4.8% (auditory) and 4.4% (visual) outliers per subject).

Additionally, the inter-tap variability was calculated in individual data sets.

#### 3.2. Movement

In order to reveal information about the movement the right index finger's trajectory was registered using a Zebris ultra sound signal at the finger tip. As baseline we defined a mean interval of the initial 10 s of each run. No filtering was applied to the data. The vertical position–time function was used to evaluate the movement trajectories during both synchronization tasks. Speed of the movement trajectory was measured in terms of two parameters: slope of the upward movement (lift), slope of the downward movement (tap). Movement's slope was defined by the equation  $m = (Y_2 - Y_1)/(X_2 - X_1)$  revealing information about the movement amplitude ( $Y$ ) as a function of time ( $X$ ).  $X_1$  was the point in time where the finger rested on the pad (baseline), whereas  $X_2$  determines the time of the maximum movement amplitude.  $Y_1$

**Table 2**

Number of excluded data sets of the discrimination task corresponding to different criteria: (i) the first SOA of 150 ms (start) was perceived as simultaneous and (ii) ambiguous answers were given with respect to professional pianists (PP), amateur pianists (AP), drummers (DR), singers (SI) and non-musicians (NM).

	PP	AP	DR	SI	NM	Sum
(i)	/	3	1	3	2	9
(ii)	/	1	1	4	/	6
Sum	/	4	2	7	2	15

and  $Y_2$  were the respective values for movement amplitudes at these individual points of time. Therefore, slope was calculated as the gradient of a straight line (i.e., the higher the relative slope, the faster the movement).

In one professional pianist no movement signals were recorded due to technical problems.

#### 3.3. Discrimination task

Perceptual discrimination was measured by the SOA which was subjectively judged as being simultaneous (sSOA) in each subject. The individual sSOA was defined as the last correctly discriminated SOA between two stimuli followed by a sequence of at least three trials of simultaneously perceived stimuli. As SOA steps were 5 ms apart, respectively, the exact threshold was not determined. The individual sSOA was used for data analysis. Data sets of subjects with ambiguous results were excluded from further analysis. Cross-modal discrimination was not evaluated in case (i) the first SOA (start) of 150 ms between both stimuli was perceived as simultaneous or (ii) ambiguous answers were given by the subjects. According to these criteria 15 data sets out of 240 sets (4 conditions  $\times$  60 subjects) were excluded (Table 2). In 10 data sets (two professional pianists, eight drummers) the SOA of 0 ms (objective simultaneity) was perceived as temporally distinct. In these cases, the sSOA was set to 0 ms.

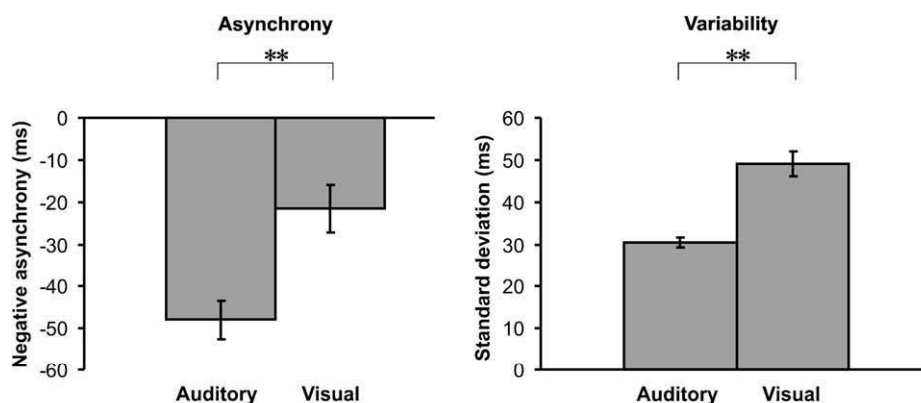
### 4. Results

#### 4.1. Synchronization

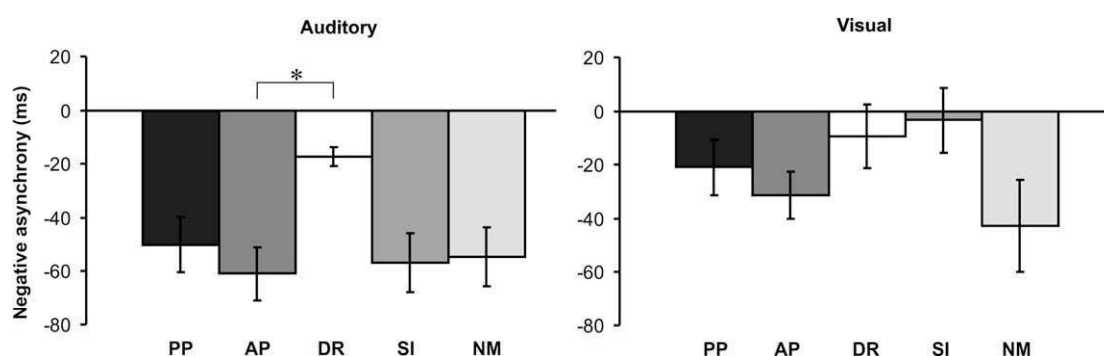
The mean negative asynchrony in the auditory task was significantly larger as compared to the visual one (Paired  $t$ -test:  $t(59) = -4.67$ ,  $p < .001$ ; Fig. 1). Furthermore, subjects synchronized significantly less variable in the auditory task as compared to visual pacing (Paired  $t$ -test:  $t(59) = -7.66$ ,  $p < .001$ ; Fig. 1).

To determine group differences data were analyzed using analysis of variance (ANOVA) with factor *group* (professional pianists vs. amateur pianists vs. drummers vs. singers vs. non-musicians). Analysis of the asynchrony during auditory pacing revealed a significant main effect ( $F(4, 55) = 3.39$ ,  $p = .015$ ). Post-hoc Scheffé test showed a significantly lower mean negative asynchrony in drummers ( $M = -17.37$  ms,  $SEM = 3.59$  ms) in comparison to the amateur pianists ( $p = .045$ ; Fig. 2). For visual synchronization, the analysis revealed no significant main effect ( $F(4, 55) = 1.68$ ,  $p = .168$ ; Fig. 2).

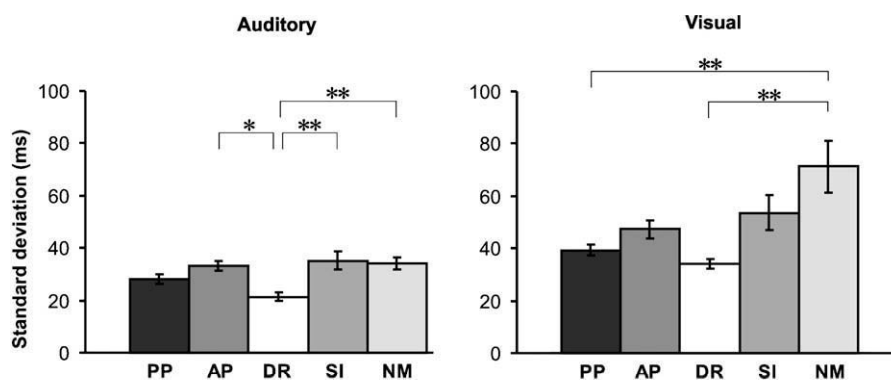
Analysis of the inter-tap variability revealed a significant main effect in the auditory task ( $F(4, 55) = 6.21$ ,  $p < .001$ ) as well as in the visual task ( $F(4, 55) = 6.51$ ,  $p < .001$ ). During auditory pacing, post-hoc Scheffé test showed a significantly less variable performance in drummers as compared to amateur pianists ( $p = .020$ ), singers ( $p = .003$ ) and non-musicians ( $p = .008$ ; Fig. 3). In the visual task, the non-musicians synchronized significantly more variable than the drummers ( $p = .001$ ) and than the professional pianists ( $p = .007$ ; Fig. 3).



**Fig. 1.** Sensorimotor synchronization accuracy. *Left panel:* mean asynchrony during synchronization with respect to auditory and visual pacing; *right panel:* mean inter-tap variability with respect to auditory and visual pacing. Error bars indicate standard error of mean (SEM). Asterisks indicate  $p$ -values  $<0.01$ .



**Fig. 2.** Main effect of factor *group* of tap-to-pacing-signal asynchrony. *Left panel:* auditory condition: shown are mean asynchrony values. Error bars indicate standard error of mean (SEM). Abbreviations on the  $x$ -axis indicate groups: PP (professional pianists), AP (amateur pianists), DR (drummers), SI (singers), NM (non-musicians). *Right panel:* tap-to-pacing-signal asynchrony in the visual condition: shown are mean group asynchrony values. Asterisk indicates  $p$ -values  $<0.05$ .



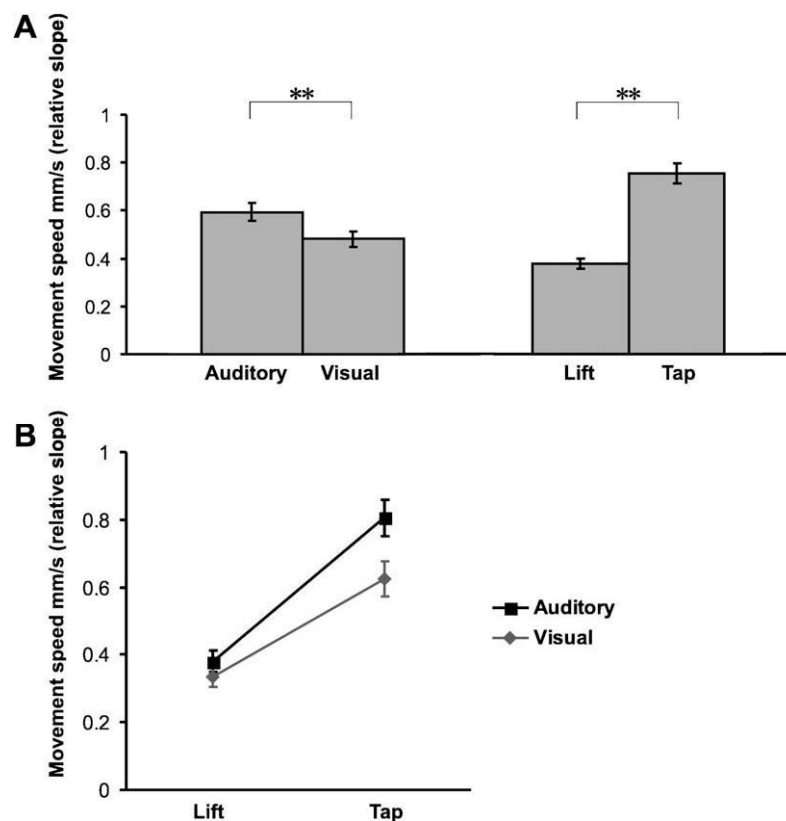
**Fig. 3.** Main effect of factor *group* of inter-tap variability in the auditory (left) and visual (right) synchronization task. Shown are mean values. Error bars indicate standard error of mean (SEM). Abbreviations on the  $x$ -axis indicate groups: PP (professional pianists), AP (amateur pianists), DR (drummers), SI (singers), NM (non-musicians). Asterisk indicates  $p$ -values  $<0.05$ ; two asterisks indicate  $p$ -values  $<0.01$ .

#### 4.2. Movement trajectory

With Zebris ultra sound transmitter we measured the upward (lift) and downward (tap) trajectory during both synchronization runs in order to investigate the relevance of the movement trajectory for synchronization performance. Movement amplitudes did not differ significantly across groups neither for auditory ( $F(4, 54) = 0.57, p = .684$ ) nor for visual synchronization ( $F(4, 54) = 1.97, p = .112$ ). ANOVA with factors *modality* (auditory vs. visual synchronization) and *movement direction* (lifts vs. taps) revealed a main effect of *modality* ( $F(1, 58) = 14.85, p < .001$ ) indicating

faster movements in the auditory than in the visual synchronization task (Fig. 4). The interaction for factors *modality*  $\times$  *movement direction* ( $F(1, 58) = 14.31, p < .001$ ) suggests that the taps but not the lifts were faster during auditory pacing. Furthermore, a significant main effect of *movement direction* became evident ( $F(1, 58) = 105.91, p < .001$ ) indicating that the tap was generally faster than the lift (Fig. 4).

For each modality and direction separate ANOVAs with factor *group* revealed a significant main effect for lifts (auditory  $F(4, 54) = 4.61, p = .009$ ; visual  $F(4, 54) = 3.22, p = .019$ ) and taps (auditory  $F(4, 54) = 3.97, p = .014$ ; visual  $F(4, 54) = 7.33, p < .001$ ).



**Fig. 4.** (A) *Left panel:* main effect of factor *modality* for the movement trajectory in the auditory and visual synchronization task: shown is the movement speed measured by relative slope of the movement (lift + tap). *Right panel:* main effect of factor *movement direction* (combination of both auditory and visual synchronization task): shown is the movement speed measured by the relative slope of the upward (lift) and downward (tap) movement. Error bars indicate standard error of mean (SEM). Asterisks indicate  $p$ -values  $< 0.01$ . (B) Significant interaction of factors *modality* (auditory vs. visual synchronization task)  $\times$  *movement direction* (lift vs. tap).

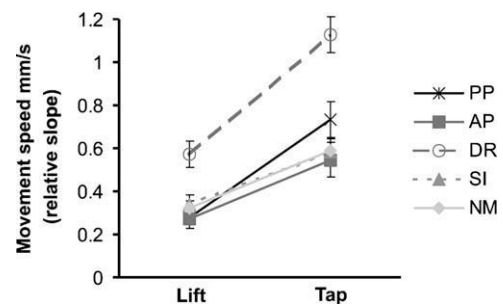
All  $p$ -values were corrected for multiple testing by the sequential Bonferroni procedure (Holm, 1979). With respect to post-hoc Scheffé test, in the auditory task drummers showed significantly faster lifts as compared to professional ( $p = .015$ ) and amateur pianists ( $p = .015$ ) and significantly faster taps as compared to amateur pianists ( $p = .042$ ) and singers ( $p = .031$ ). During visual synchronization, the drummers' taps were significantly faster as compared to amateur pianists ( $p = .001$ ), singers ( $p = .006$ ) and non-musicians ( $p = .002$ ). Mean values for lifts and taps summed across auditory and visual synchronization are delineated in Fig. 5.

#### 4.3. Discrimination

We were interested in cross-modal discrimination skills and their variation across groups with different musical expertise. ANOVA with within-subject factors *stimulation order* (TA/TV vs. AT/VT) and *modality* (auditory vs. visual) and between-subject factor *group* revealed no significant main effects for *stimulation order* ( $F(1, 47) = 3.53, p = .066$ ) and *modality* ( $F(1, 47) = 0.79, p = .38$ ) but for *group* ( $F(4, 47) = 6.10, p < .001$ ). Additionally, a *stimulation order*  $\times$  *modality* interaction ( $F(1, 47) = 99.75, p < .001$ ) was evident indicating that sSOA depends on *order* as well as on *modality* (Fig. 6).

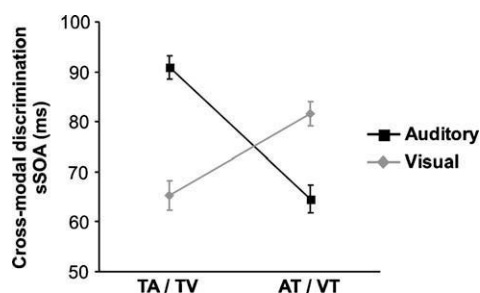
The interactions of factors *stimulation order*  $\times$  *group* ( $F(4, 47) = 1.31, p = .281$ ), *modality*  $\times$  *group* ( $F(4, 47) = 0.19, p = .944$ ) and *stimulation order*  $\times$  *modality*  $\times$  *group* ( $F(4, 47) = 1.49, p = .221$ ) were not significant.

Post-hoc Scheffé test for factor *group* revealed significantly smaller sSOAs in drummers as compared to singers ( $p = .006$ ) and



**Fig. 5.** Mean movement speed (relative slope) of lifts and taps across auditory and visual synchronization separated for each group. Error bars indicate standard error of mean (SEM). Abbreviations indicate groups: PP (professional pianists), AP (amateur pianists), DR (drummers), SI (singers), NM (non-musicians). Please notice that drummers show significantly faster lifts and taps as compared to all other groups.

non-musicians ( $p = .004$ ). Mean cross-modal discrimination sSOAs for all four stimulus combinations across all groups are delineated in Fig. 7. Noteworthy, although statistical analysis revealed no significant differences between drummers and professional and amateur pianists, data indicated in Fig. 7 imply a comparable trend. Thus, the lack of showing significant effects might simply be due to the relatively small sample size. With an increase of statistical power one might speculate that these apparent trends particularly between drummers and amateur pianists might become statistically significant as well.



**Fig. 6.** Dysordinal interaction of stimulation order  $\times$  modality in the cross-modal discrimination task: mean cross-modal discrimination (sSOA) for auditory (TA–AT) and visual (TV–VT) stimulus combinations. Error bars indicate standard error of mean (SEM).

#### 4.4. Synchronization, movement trajectory and discrimination

Using Pearson's correlation analysis the relationship between synchronization performance, movement trajectory and discrimination abilities was calculated to determine the link between these three measures. An overview of all correlations of interest is depicted in Table 3.

##### 4.4.1. Synchronization and discrimination

The mean negative asynchrony during auditory synchronization did not reveal significant correlations with TA ( $r(48) = -.036$ ,  $p = .804$ ) and AT discrimination ( $r(48) = -.049$ ,  $p = .734$ ). The standard deviation in the auditory synchronization task was significantly correlated with discrimination in the TA condition ( $r(48) = .370$ ,  $p = .008$ ), but not with discrimination in the AT condition ( $r(48) = .235$ ,  $p = .100$ ). These data imply that the sSOA of TA discrimination was smaller with less variable synchronization performance (Fig. 8). During visual pacing, the analysis revealed

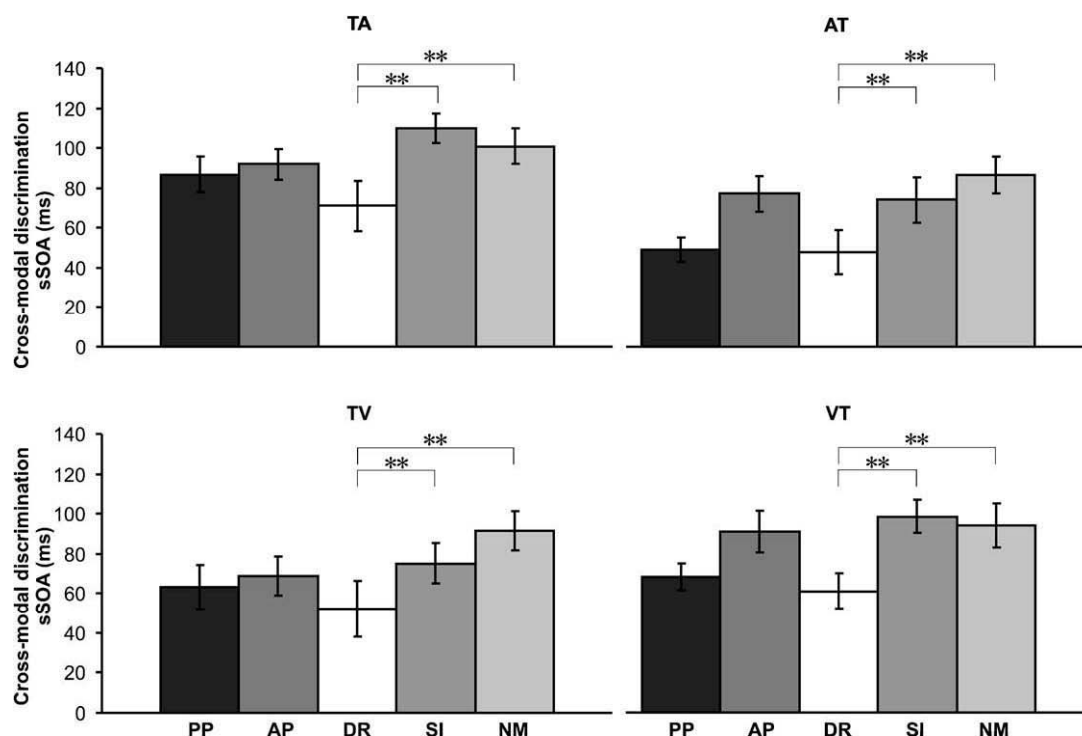
a significant correlation between mean asynchrony and TV ( $r(53) = -.308$ ,  $p = .022$ ) but not VT discrimination ( $r(57) = -.253$ ,  $p = .058$ ). The standard deviation of visually paced synchronization was significantly correlated with both TV ( $r(53) = .498$ ,  $p < .001$ ) and VT discrimination ( $r(53) = .575$ ,  $p < .001$ ) indicating that subjects with less variable visual synchronization performance had smaller TV and VT discrimination sSOAs.

##### 4.4.2. Synchronization and movement trajectory

The mean negative asynchrony in the auditory synchronization task was neither correlated with the speed of the upward movement ( $r(48) = .074$ ,  $p = .607$ ) nor with the speed of the downward movement ( $r(48) = .158$ ,  $p = .273$ ). Conversely, the standard deviation in the auditory synchronization task was correlated with both the upward ( $r(48) = -.297$ ,  $p = .036$ ) and downward movement speed ( $r(48) = -.443$ ,  $p = .001$ ). This implies that the faster lifts and taps were executed, the less variable synchronization was performed (Fig. 8). Accordingly, the mean asynchrony during the visual synchronization was neither correlated with the speed of the upward ( $r(59) = .141$ ,  $p = .287$ ) nor of the downward movement ( $r(59) = -.009$ ,  $p = .947$ ). The visual standard deviation was significantly correlated with the speed of the taps ( $r(59) = -.468$ ,  $p < .001$ ) but not with the speed of the lifts ( $r(59) = -.232$ ,  $p = .077$ ).

##### 4.4.3. Movement trajectory and discrimination

During auditory synchronization speed of the tap was correlated with TA discrimination ( $r(53) = -.336$ ,  $p = .014$ ) but not with AT discrimination ( $r(53) = -.207$ ,  $p = .122$ ). The faster the tap, the smaller sSOAs were in TA discrimination (Fig. 8). During visual synchronization speed of the tap was correlated with TV discrimination ( $r(53) = -.347$ ,  $p = .014$ ) as well as with VT discrimination ( $r(53) = -.426$ ,  $p = .001$ ).

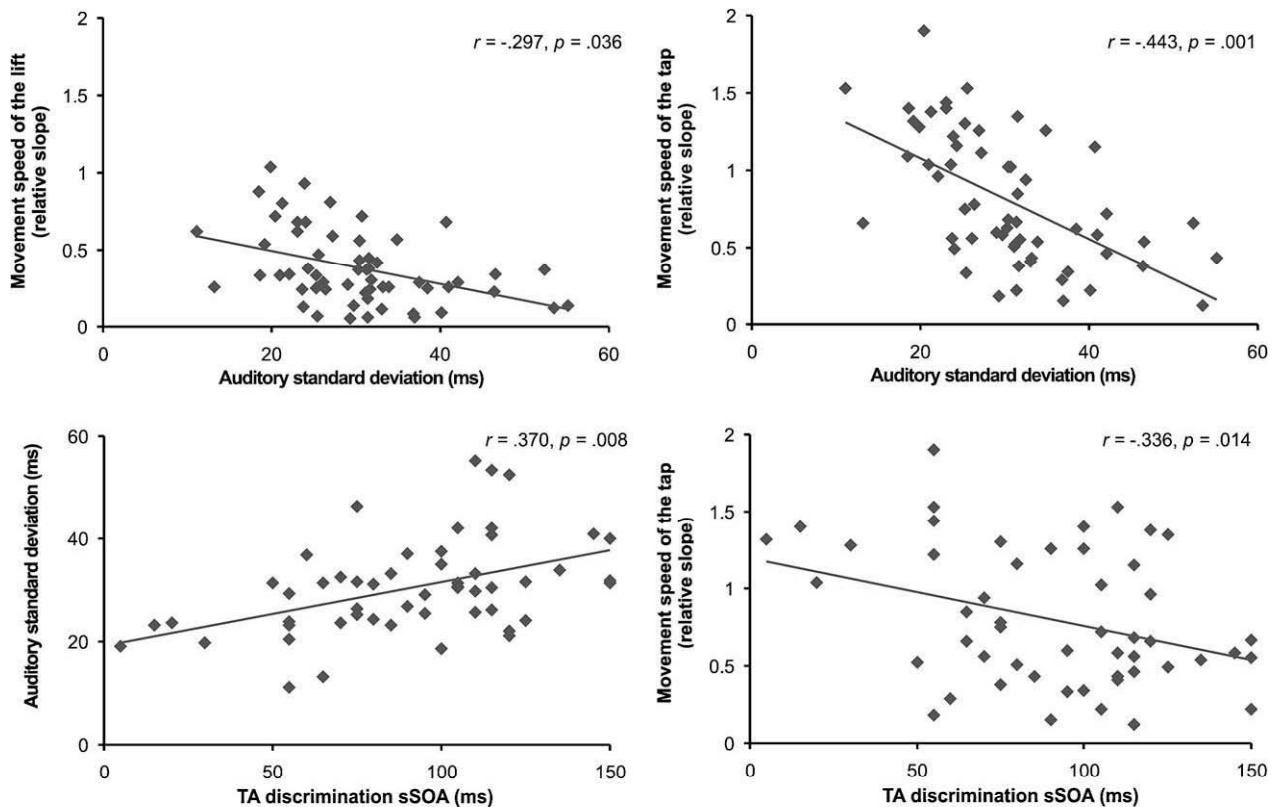


**Fig. 7.** Mean group data of cross-modal discrimination (sSOA). Abbreviations indicate groups: PP (professional pianists), AP (amateur pianists), DR (drummers), SI (singers), NM (non-musicians). Left upper panel: TA (tactile–auditory) discrimination; right upper panel: AT (auditory–tactile) discrimination; left lower panel: TV (tactile–visual) discrimination; right lower panel: VT (visual–tactile) discrimination. Asterisks indicate  $p$ -values  $< 0.01$ .



**Table 3**  
Correlations of interest between synchronization, movement and discrimination for (A) auditory and (B) visual conditions: synchronization (mean asynchrony, inter-tap variability), movement (speed of auditory and visual lifts and taps) and cross-modal discrimination (sSOAs of AT (auditory–tactile), TA (tactile–auditory), VT (visual–tactile), TV (tactile–visual)). Significant correlations are highlighted.

	Movement trajectory			
	Speed auditory lift	Speed auditory tap	TA	AT
<i>(A) Auditory synchronization</i>				
Mean asynchrony	$r = .074$ $p = .607$	$r = .158$ $p = .273$	$r = -.036$ $p = .804$	$r = -.049$ $p = .734$
Standard deviation	<b><math>r = -.297</math></b> <b><math>p = .036</math></b>	<b><math>r = -.443</math></b> <b><math>p = .001</math></b>	<b><math>r = .370</math></b> <b><math>p = .008</math></b>	$r = .235$ $p = .100$
Discrimination				
TA	$r = -.268$ $p = .053$	<b><math>r = -.336</math></b> <b><math>p = .014</math></b>		
AT	$r = -.106$ $p = .430$	$r = -.207$ $p = .122$		
	Movement trajectory			
	Speed visual lift	Speed visual tap	TV	VT
<i>(B) Visual synchronization</i>				
Mean asynchrony	$r = .141$ $p = .287$	$r = -.009$ $p = .947$	<b><math>r = -.308</math></b> <b><math>p = .022</math></b>	$r = -.253$ $p = .058$
Standard deviation	$r = -.232$ $p = .077$	<b><math>r = -.468</math></b> <b><math>p &lt; .001</math></b>	<b><math>r = .498</math></b> <b><math>p &lt; .001</math></b>	<b><math>r = .575</math></b> <b><math>p &lt; .001</math></b>
Discrimination				
TV	$r = -.021$ $p = .883$	<b><math>r = -.347</math></b> <b><math>p = .014</math></b>		
VT	$r = -.222$ $p = .100$	<b><math>r = -.426</math></b> <b><math>p = .001</math></b>		



**Fig. 8.** Correlation analyses: *left upper panel*: correlation of synchronization variability (standard deviation) and movement speed (relative slope of the lift) in the auditory synchronization task; *right upper panel*: correlation of synchronization variability (standard deviation) and movement speed (relative slope of the tap) in the auditory synchronization task; *left lower panel*: correlation of discrimination performance (TA discrimination sSOA) and synchronization variability (standard deviation) in the auditory synchronization task; *right lower panel*: correlation of discrimination performance (TA discrimination sSOA) and movement speed (relative slope of the tap) in the auditory synchronization task.

## 5. Discussion

The study aimed at investigating whether sensorimotor synchronization skills are related to (i) musical expertise or specialization, (ii) cross-modal discrimination accuracy, and (iii) the movement's trajectory. In general, musicians are known to have superior synchronization skills as compared to non-musicians. However, it has not been investigated whether musicians per se synchronize more precisely or whether synchronization accuracy depends on the type of instrument. The present data suggest that in particular inter-tap variability varies with respect to the specific type of instrument. This was particularly evidenced by a smaller inter-tap variability in drummers during auditory synchronization. Our second line of research was the relationship between sensorimotor synchronization and perceptual skills as determined by a cross-modal temporal discrimination task. We hypothesized the same direction of perceptual accuracy as during synchronization. Additionally, cross-modal discrimination should vary with sensorimotor synchronization abilities: Superior discrimination should be associated with superior synchronization. The present data support both hypotheses by showing (i) the expected order-dependent direction during discrimination and (ii) superior synchronization as well as discrimination abilities in drummers. Furthermore, we tried to elucidate whether synchronization abilities are related to the trajectory of the movement. The analysis revealed a significant correlation between the inter-tap variability and the speed of the tap in both synchronization conditions indicating that the movement's trajectory and sensorimotor synchronization are indeed related to each other.

### 5.1. Synchronization

In accordance with previous findings the present data suggest an effect of the pacing signal's modality on synchronization accuracy (Jancke, Loose, Lutz, Specht, & Shah, 2000; Lutz, Specht, Shah, & Jancke, 2000; Repp, 2005). More precisely, visual synchronization was characterized by a smaller mean negative asynchrony and increased inter-tap variability.

The inter-tap variability is assumed to represent the ability to produce a sequence most likely controlled by a central timekeeper (Vorberg & Wing, 1996). Variability occurs due to inaccuracies of the timekeeper as well as of movement implementation. It has been found that musicians – in general – produce a smaller asynchrony and a smaller variability. Furthermore, it has been shown that superior sensorimotor synchronization skills are particularly evident in pianists (Repp, 1999). In addition to these previous data, the present results indicate that the specific type of instrument affects synchronization performance by showing that drummers synchronized less variably as compared to amateur pianists, singers and non-musicians. Although these results imply improved timekeeping in drummers, we cannot definitely conclude (i) whether this advantage is due to the central clock or due to movement implementation and (ii) whether this advantage is cause or effect of the specific musical training. One might speculate that superior timekeeping might be challenged by the specific training or – alternatively – this might be the prerequisite for playing the instrument.

Musical practice in general is a multimodal task. Musical performance requires the simultaneous perception of different modalities and the continuous modification of actions. On the basis of feedback mechanisms perception and action are precisely coordinated and adjusted (Schulz, Ross, & Pantev, 2003). As becomes evident in the visual condition, non-musicians synchronize more variable than drummers and professional pianists. Usually, subjects report, that synchronization with respect to a visual pacing

signal is more difficult than synchronization to an auditory pacing signal (Kolers & Brewster, 1985; Repp & Penel, 2002). Thus, it is reasonable that musical expertise is mostly expressed in complex tasks.

All in all, the present data support the hypothesis that not musical experience per se benefits exact synchronization skills, but the type of instrument. Along this line, drummers were shown to have got a more complex representation of temporal aspects within a stimulus sequence in comparison to non-musicians and woodwind instrumentalists (Munte, Nager, Beiss, Schroeder, & Altenmüller, 2003). Noteworthy, drummers and professional pianists did not differ in synchronization performance although the drummers had the latest onset-age of practicing their musical instrument especially in comparison to the professional pianists who furthermore practiced almost twice as much as the drummers per week. Thus, superior synchronization skills in drummers cannot be explained by more extensive training.

### 5.2. Movement trajectory

Generally, the movement trajectory was faster in the auditory as compared to the visual task. Additionally, the downward movement was approximately twice as fast as the upward movement. Interestingly, in particular drummers produced fast movements. Thus, one might suggest that specific musical education might have yielded this effect (Munte et al., 2003). The drummers' group data and the significant correlation between movement speed and auditory synchronization variability suggest that superior synchronization is accompanied by a characteristic motor strategy: Particularly fast downward movements are correlated with reduced variability resulting in precise sequence production. This finding agrees well with a previous study showing that the movement trajectory is related to timing accuracy (Balasubramaniam et al., 2004).

### 5.3. Discrimination

The discrimination task aimed at investigating the relation between sensorimotor synchronization and perception. The temporal distances between the tactile stimulus and the tone were larger to be perceived as distinct events when the tactile stimulus preceded the tone than vice versa. This result implies that the negative asynchrony usually observed during sensorimotor synchronization is accompanied by the same direction of sensory discrimination. For the combination of tactile and visual stimuli the effect was reversed and expressed to a lesser degree. This result is in line with the observation of smaller negative asynchronies and even positive asynchronies during visual synchronization (Kolers & Brewster, 1985).

So far, only few studies investigated cross-modal processing with respect to tactile stimuli. It is known that perceived simultaneity refers to the observer and is distinct from zero in most individuals (Stone et al., 2001). An interval of at least 20 ms between stimuli is required to result in perceived distinctness (Zampini et al., 2005). Additionally, this interval varies with respect to the stimuli's modality (Bushara, Grafman, & Hallett, 2001; Dixon & Spitz, 1980) and order (Stone et al., 2001; Virsu, Oksanen-Hennah, Vedenpää, Jaatinen, & Lahti-Nuutila, 2008). More precisely, subjective simultaneity varied between 21 ms (AV) and 150 ms (VA; Stone et al., 2001). According to these data, we found the largest cross-modal discrimination sSOA for tactile preceding auditory stimuli.

Moreover, cross-modal discrimination differs according to musical specialization. This result supports previous findings showing that perceptual precision is modulated by task-specific learning (Mauk & Buonomano, 2004; Virsu et al., 2008). Additionally, it

has been assumed that long-term task-specific tactile discrimination practice might lead to an enhancement of behavioural performance as well as to cortical reorganization (Saito, Okada, Honda, Yonekura, & Sadato, 2006). Accordingly, cross-modal TOJ tasks are performed more precisely by experienced as compared to inexperienced individuals (Zampini, Shore, & Spence, 2003; Zampini et al., 2005). Thus, superior sensorimotor and cross-modal discrimination in drummers is most likely due to specific drum training possibly modulating perceptual skills.

Interestingly, results of the discrimination task agree well with existing theories accounting for the negative asynchrony. According to the SAM (Aschersleben et al., 2004) and the Paillard–Fraisse-hypothesis (Fraisse, 1980; Paillard, 1949) the central representation of an auditory stimulus is assumed to be created faster in comparison to the somatosensory feedback of the tap. These hypotheses would predict a higher probability for perceived synchrony when T precedes A (TA) than vice versa. The p-center-hypothesis (Morton et al., 1976) states that the perception of a stimulus does not necessarily have to coincide with the onset of the stimulus but with its p-center. Assuming different p-centers for auditory, visual and tactile stimuli, this hypothesis could account for the order-specific cross-modal discrimination differences observed in the present study as well. Finally, the event-coincidence hypothesis assumes that asynchronies are rather tolerated on the negative than on the positive side (Muller et al., 1999). Again, this hypothesis would predict the same results for cross-modal discrimination as revealed by the present data. Thus, theories accounting for the negative asynchrony would predict the present results of the discrimination task implying a close relationship between sensorimotor synchronization and cross-modal discrimination.

One might argue that certain restrictions of the present study weaken the validity of the data. The first one is that the reported thresholds are not entirely consistent with the points of subjective simultaneity reported in TOJ studies. Nevertheless, results from TOJ studies as well as the present data suggest that cross-modal discrimination varies with stimulation order and modalities (Virsu et al., 2008; Zampini et al., 2005). Additionally, it is important to note that musical practice might shape not only perceptual and sensorimotor skills but also individual judgment criteria leaving a remaining confound within the present discrimination task. In 10 data sets (two professional pianists, eight drummers) the SOA of 0 ms (objective simultaneity) was perceived as temporally distinct. As we did not control for this confounding effect, it is not possible to draw definitive conclusions about differences in judgment criteria and/or subjectively perceived distinctness of stimuli on the basis of the present data.

Finally, we applied electrical pulses for tactile stimulation. Although this kind of stimulus is not naturally tactile magnetoencephalography (MEG) data suggest that tactile (airpuff) and electrical stimulation result in comparable brain activation patterns (Forss, Salmelin, & Hari, 1994). Thus, it is not likely that the present results are due to characteristics of stimuli.

#### 5.4. Synchronization, movement trajectory and discrimination

A further aim of the present study was the investigation of the role of perception in action. Correlation analyses revealed a significant relation between auditory synchronization variability and TA discrimination. With respect to visual pacing, we found significant correlations between the mean asynchrony and TV discrimination as well as between synchronization variability and both TV and VT discrimination. These correlations imply that particularly small synchronization variability is related to superior discrimination accuracy. Interestingly, discrimination accuracy and the amount of the negative asynchrony were not significantly correlated with

each other. Although group statistics of both measures suggest that the size of the negative asynchrony as well as discrimination accuracy vary with musical expertise, no evidence for a linear relation between both measures is evident. Thus, one might speculate that the size of the negative asynchrony and discrimination abilities are related to each other in an all-or-nothing manner instead of a linear dependency. This result reveals a piece of evidence that the negative asynchrony might refer to a step function instead to a continuous function.

Finally, a significant correlation between the trajectory of the movement – in particular of taps – and synchronization variability was evident suggesting that particularly fast taps are related to constant tapping. Additionally, the trajectory of the tap during auditory synchronization was significantly correlated with TA discrimination. Again, a faster tap was shown to be correlated with more precise TA discrimination. Therefore, our data imply that the movement's trajectory is related to the variability of auditory synchronization as well as to TA discrimination.

We would like to stress that these correlations are partly explained by the group differences reported above. In particular, the observed relation between the movement's trajectory and discrimination abilities is most likely reflected by these group differences showing particularly fast movements in drummers. Thus, one might speculate that both – the specific trajectory and superior discrimination observed in drummers – might be due to the specific drum training.

## 6. Conclusion

All in all, the present data support the hypothesis that sensorimotor synchronization and perceptual discrimination abilities are closely related and that both are modulated by musical specialization. The results suggest superior timekeeping in drummers, which might be due to more accurate motor implementation and/or interval production by an internal clock. Thus, the present data imply that the type of instrument improves accuracy of timekeeping mechanisms as well as sensory discrimination.

## Acknowledgement

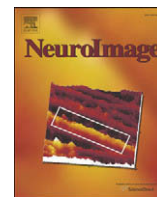
Bettina Pollok is grateful for financial support by two Grants from Heinrich-Heine-University (977275; 9772328).

Alfons Schnitzler is supported by the VolkswagenStiftung (I/80191).

## References

- Aschersleben, G. (2002). Temporal control of movements in sensorimotor synchronization. *Brain and Cognition*, 48(1), 66–79.
- Aschersleben, G., Gehrke, J., & Prinz, W. (2001). Tapping with peripheral nerve block. A role for tactile feedback in the timing of movements. *Experimental Brain Research*, 136(3), 331–339.
- Aschersleben, G., Gehrke, J., & Prinz, W. (2004). A psychophysical approach to action timing. In C. Kaernbach, E. Schroeger, & H. Muller (Eds.), *Psychophysics beyond sensation: Laws and invariants of human cognition* (pp. 117–136). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Aschersleben, G., & Prinz, W. (1995). Synchronizing actions with events: The role of sensory information. *Perception and Psychophysics*, 57(3), 305–317.
- Aschersleben, G., & Prinz, W. (1997). Delayed auditory feedback in synchronization. *Journal of Motor Behavior*, 29, 35–46.
- Balasubramaniam, R., Wing, A. M., & Daffertshofer, A. (2004). Keeping with the beat: Movement trajectories contribute to movement timing. *Experimental Brain Research*, 159(1), 129–134.
- Bushara, K. O., Grafman, J., & Hallett, M. (2001). Neural correlates of auditory–visual stimulus onset asynchrony detection. *Journal of Neuroscience*, 21(1), 300–304.
- Chen, J. L., Penhune, V. B., & Zatorre, R. J. (2008). Moving on time: Brain network for auditory–motor synchronization is modulated by rhythm complexity and musical training. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 20(2), 1–14.
- Dixon, N. F., & Spitz, L. (1980). The detection of auditory visual desynchrony. *Perception*, 9(6), 719–721.

- Doumas, M., & Wing, A. M. (2007). Timing and trajectory in rhythm production. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 33(2), 442–455.
- Forss, N., Salmelin, R., & Hari, R. (1994). Comparison of somatosensory evoked fields to airpuff and electric stimuli. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 92(6), 510–517.
- Fraisse, P. (1980). Les synchronisations sensori-motrices aux rythmes [the sensorimotor synchronization of rhythms]. In J. Requin (Ed.), *Anticipation et comportement* (pp. 233–257). Paris: Centre National.
- Holm, S. (1979). A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics*, 6, 65–70.
- Jancke, L., Loose, R., Lutz, K., Specht, K., & Shah, N. J. (2000). Cortical activations during paced finger-tapping applying visual and auditory pacing stimuli. *Cognitive Brain Research*, 10(1–2), 51–66.
- Kolers, P. A., & Brewster, J. M. (1985). Rhythms and responses. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 11(2), 150–167.
- Lutz, K., Specht, K., Shah, N. J., & Jancke, L. (2000). Tapping movements according to regular and irregular visual timing signals investigated with fMRI. *Neuroreport*, 11(6), 1301–1306.
- Mauk, M. D., & Buonomano, D. V. (2004). The neural basis of temporal processing. *Annual Review of Neuroscience*, 27, 307–340.
- Morton, J., Marcus, S. M., & Frankish, C. (1976). Perceptual centers (P-centers). *Psychological Review*, 83(5), 405–408.
- Muller, K., Aschersleben, G., Koch, R., Freund, H.-J., & Prinz, W. (1999). Action timing in an isochronous tapping task. Evidence from behavioral studies and neuroimaging. In T. Bachmann, J. Musseler, & G. Aschersleben (Eds.), *Cognitive contributions to the perception of spatial and temporal events*. Elsevier Science B.V.
- Munte, T. F., Altenmuller, E., & Jancke, L. (2002). The musician's brain as a model of neuroplasticity. *Nature Reviews Neuroscience*, 3(6), 473–478.
- Munte, T. F., Nager, W., Beiss, T., Schroeder, C., & Altenmuller, E. (2003). Specialization of the specialized: Electrophysiological investigations in professional musicians. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 999, 131–139.
- Oldfield, R. C. (1971). The assessment and analysis of handedness: The Edinburgh inventory. *Neuropsychologia*, 9(1), 97–113.
- Paillard, J. (1949). Quelques données psychophysiologiques relatives au déclenchement de la commande motrice [some psychophysiological data relating to the triggering of motor commands]. *L'Année Psychologique*, 48, 28–47.
- Repp, B. H. (1999). Control of expressive and metronomic timing in pianists. *Journal of Motor Behavior*, 31(2), 145–164.
- Repp, B. H. (2005). Sensorimotor synchronization: A review of the tapping literature. *Psychonomic Bulletin and Review*, 12(6), 969–992.
- Repp, B. H., & Penel, A. (2002). Auditory dominance in temporal processing: New evidence from synchronization with simultaneous visual and auditory sequences. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 28(5), 1085–1099.
- Saito, D. N., Okada, T., Honda, M., Yonekura, Y., & Sadato, N. (2006). Practice makes perfect: The neural substrates of tactile discrimination by Mah-Jong experts include the primary visual cortex. *BMC Neuroscience*, 7, 79.
- Schulz, M., Ross, B., & Pantev, C. (2003). Evidence for training-induced crossmodal reorganization of cortical functions in trumpet players. *Neuroreport*, 14(1), 157–161.
- Spence, C. (2002). Multisensory attention and tactile information-processing. *Behavioural Brain Research*, 135(1–2), 57–64.
- Stone, J. V., Hunkin, N. M., Porrill, J., Wood, R., Keeler, V., Beanland, M., et al. (2001). When is now? Perception of simultaneity. *Proceedings of the Royal Society B*, 268(1462), 31–38.
- Virsu, V., Oksanen-Hennah, H., Vedenpaa, A., Jaatinen, P., & Lahti-Nuuttila, P. (2008). Simultaneity learning in vision, audition, tactile sense and their cross-modal combinations. *Experimental Brain Research*, 186(4), 525–537.
- Vorberg, D., & Wing, A. M. (1996). Modeling variability and dependence in timing. In H. Heuer & S. W. Keele (Eds.), *Handbook of perception and action: Motor skills* (Vol. 2, pp. 181–262). London: Academic Press Ltd..
- Zampini, M., Brown, T., Shore, D. I., Maravita, A., Roder, B., & Spence, C. (2005). Audiotactile temporal order judgments. *Acta Psychologica (Amsterdam)*, 118(3), 277–291.
- Zampini, M., Shore, D. I., & Spence, C. (2003). Audiovisual temporal order judgments. *Experimental Brain Research*, 152(2), 198–210.



## Functional network interactions during sensorimotor synchronization in musicians and non-musicians

Vanessa Krause, Alfons Schnitzler, Bettina Pollok\*

Institute for Clinical Neuroscience and Medical Psychology, Heinrich-Heine-University Duesseldorf, Germany  
Department of Neurology, Heinrich-Heine-University Duesseldorf, Germany

### ARTICLE INFO

#### Article history:

Received 4 January 2010

Revised 17 March 2010

Accepted 29 March 2010

Available online 2 April 2010

### ABSTRACT

Precise timing as determined by sensorimotor synchronization is crucial for a wide variety of activities. Although it is well-established that musicians show superior timing as compared to non-musicians, the neurophysiological foundations – in particular the underlying functional brain network – remain to be characterized. To this end, drummers, professional pianists and non-musicians performed an auditory synchronization task while neuromagnetic activity was measured using a 122-channel whole-head magnetoencephalography (MEG) system. The underlying functional brain network was determined using the beamformer approach *Dynamic Imaging of Coherent Sources* (DICS). Behaviorally, drummers performed less variably than non-musicians. Neuromagnetic analysis revealed a cerebello-thalamo-cortical network in all subjects comprising bilateral primary sensorimotor cortices (S1/M1), contralateral supplementary motor and premotor regions (SMA and PMC), thalamus, posterior parietal cortex (PPC), ipsilateral cerebellum and bilateral auditory cortices. Stronger PMC–thalamus and PPC–thalamus interactions at alpha and beta frequencies were evident in drummers as compared to non-musicians. In professional pianists stronger PMC–thalamus interaction as compared to non-musicians at beta frequency occurred. The present data suggest that precise timing is associated with increased functional interaction within a PMC–thalamus–PPC network. The PMC–thalamus connectivity at beta frequency might be related to musical expertise, whereas the PPC–thalamus interaction might have specific relevance for precise timing.

© 2010 Elsevier Inc. All rights reserved.

### Introduction

The temporally precise integration of perception and action becomes most evident in tasks requiring exact timing like musical practice. Experimentally, sensorimotor timing skills can be investigated using a finger tapping task in which finger taps are synchronized with respect to a regularly presented auditory pacing signal. Although subjects have the impression of exact synchrony taps are constantly performed prior to the actual cue. Typically, subjects are not aware of this *negative asynchrony* (Repp, 2005). Synchronization performance requires the temporally precise integration of multimodal information. The investigation of such presumably transient phenomena requires methods with a high temporal resolution like magnetoencephalography (MEG). Previous studies support the hypothesis that functional interaction – as measured by oscillatory coherence – represents a fundamental mechanism for the integration of information from spatially distributed brain regions (Varela et al., 2001). Along this line, a cerebello-thalamo-cortical

network oscillating at 8–12 Hz was shown to be associated with sensorimotor synchronization (Pollok et al., 2005, 2009).

Interestingly, in finger tapping tasks subjects with musical expertise were shown to have superior synchronization abilities as compared to non-musicians (Repp, 1999; Chen et al., 2006, 2008). Musicians are assumed to use the underlying network more efficiently by activating the same regions to a lesser degree or by recruiting less brain regions for task performance in comparison to non-musicians (Jancke et al., 2000b; Chen et al., 2008). Particularly in musicians, auditory-motor co-activations have been observed indicating functional interaction between auditory and premotor regions (Chen et al., 2006). These findings are in line with the assumption of experience-driven neuroplastic changes and reorganization in musicians (Munte et al., 2002) suggesting an altered functional interplay between brain areas.

However, the neurophysiological origin of superior timing in musicians as compared to non-musicians presently remains elusive. Therefore, this study aims at characterizing (i) the neurophysiological foundations of superior synchronization abilities and (ii) differences in functional network interactions depending on musical expertise. In particular, functional interaction at alpha and beta frequency ranges is focused as both frequency bands have been related to motor control (Schnitzler and Gross, 2005). While beta band coherence is assumed

\* Corresponding author. Heinrich-Heine-University Duesseldorf, Institute for Clinical Neuroscience and Medical Psychology, Universitätsstr. 1, 40225 Duesseldorf, Germany. Fax: +49 0 211 81 19916.

E-mail address: [Bettina.Pollok@uni-duesseldorf.de](mailto:Bettina.Pollok@uni-duesseldorf.de) (B. Pollok).

to reflect control of complex movements, alpha band coherence might be associated with automated motor control (Pollok et al., 2009).

Modifications of functional brain interactions have been observed with respect to different task requirements (Pollok et al., 2008, 2009). Increased subcortical coupling might reflect motor skill learning (Floyer-Lea and Matthews, 2005). Thus, it is reasonable to assume that functional interaction subserving sensorimotor synchronization is modulated by musical training in general and by musical specialization in particular. Therefore, the present study aims at characterizing the functional brain network associated with sensorimotor synchronization in subjects with different musical expertise.

## Materials and methods

### Subjects

Thirty-six healthy subjects participated in the present study. Written informed consent was given prior to the study which was accomplished with the approval of the local ethics committee and is in accordance with the declaration of Helsinki.

All subjects were classified as right-handed by means of the Edinburgh Handedness Inventory (EHI; Oldfield, 1971) and had normal or corrected to normal sight. For right-handedness a minimum EHI score of 60 was required. Professional pianists (6 male, 6 female; EHI:  $97.67 \pm 0.87$ ; mean  $\pm$  standard error of mean, S.E.M.) were  $32.08 (\pm 3.24)$  years on average and played the piano  $22.04 (\pm 2.79)$  h per week with mean onset age of  $6.46 (\pm 0.58)$  years. Drummers (12 male; EHI:  $98.33 \pm 0.71$ ) were  $29.58 (\pm 2.22)$  years on average and played their instrument  $12.38 (\pm 2.69)$  h per week. Performed instruments were classical drums or percussion instruments. Drummers had started to learn the instrument at the age of  $14.50 (\pm 1.59)$  years on average. Probably as a matter of instrument preference only male drummers participated in the study. Non-musicians (6 male, 6 female; EHI:  $98.08 \pm 0.85$ ) were  $32.33 (\pm 2.56)$  years on average. They did not have any musical experience apart from school lessons. All data were collected by questionnaire.

### Paradigm

Sensorimotor synchronization performance was assessed using an auditory finger tapping task. Subjects performed the synchronization task with their right index finger for 210 s with respect to a regularly presented auditory pacing signal (i.e. a binaural click; 800 Hz, sine-wave, duration 10 ms) transmitted by air tubes and shapeable earplugs. The pacing signal was presented with a constant inter-stimulus interval of 800 ms encompassed by white noise in order to prevent subjects from external auditory stimulation.

Subjects were comfortably seated in a magnetically shielded room while performing the synchronization task. The right arm rested on a wooden pad fixed laterally to the chair. A grey cross on a black background in the middle of the screen was fixated in order to prevent subjects from eye movements. Subjects performed continuous flexions and extensions of the right index finger and had to synchronize the finger tap with the onset of the pacing signal. The onset of finger taps was determined using a photoelectric barrier mounted on a pad. The onset was measured each time the light beam was disrupted by the downward movement i.e. as soon as the finger touched the pad. Sampling frequency was 1000 Hz. Stimuli were transferred and controlled with the help of a Windows computer using E-Prime® (Psychology Software Tools Inc.).

### Data collection

During the synchronization task an electromyogram (EMG) of the extensor digitorum communis muscle (EDC) was recorded. A Zebris ultra sound signal (Zebris Medical GmbH, Tuebingen, Germany) was

fixated at the right index finger tip revealing information about the movement's trajectory. Sampling frequency was 66 Hz. Zebris allows the determination of the exact finger position in three-dimensional space via run time differences of ultra sound pulses which are emitted by small markers to three microphones in the Zebris device. The device and its markers are completely unmagnetic and, thus, compatible with an application in a magnetically shielded environment. EMG and the Zebris signal served as peripheral reference signals.

Eye movements were deduced via a vertical electrooculogram (EOG). MEG recordings were conducted using a 122-channel whole-head neuromagnetometer (Neuromag™). MEG and EMG were recorded with a sampling frequency of 1000 Hz and filtered with a bandpass filter of 0.03–330 Hz.

For the alignment of MEG and magnetic resonance imaging (MRI) data, individual MRI scans were collected using a 1.5 T scanner (Siemens Magnetom™). The localization of three defined anatomical points (nasion and both preauricular points) and of four head position indication (HPI) coils was determined using a 3-D-digitizer (Polhemus Isotrak® II, Polhemus Navigation Sciences, Colchester, Vermont, USA).

### Data analysis

#### Behavioral data

Inter-tap variability of synchronization performance was measured as variability of the temporal interval between the tap's and the pacing signal's onset. In each individual, the first three taps were discarded from further analysis. Values below and above the limits of an individually determined confidence interval (mean  $\pm$  2 standard deviations) were also excluded from further data analysis. Accordingly, 10.89 taps ( $\pm 0.46$ ) out of 237.61 ( $\pm 1.95$ ) taps were excluded from the analysis.

#### Coherence analysis

We localized the neuronal network underlying sensorimotor synchronization and determined functional interactions between participating brain areas by means of oscillatory coherence at alpha (8–12 Hz) and beta (13–24 Hz) frequencies, respectively, since oscillatory activity at both frequency ranges has been shown to be closely related to motor control (for an overview see Schnitzler and Gross, 2005).

Coherence is a well-established normalized measure for the quantification of functional interaction in the frequency domain. Coherence is normalized by means of the power. Coherence values between 0 and 1 represent independence (0) or complete linear dependence (1) between two signals.

Functional network interactions were analyzed within a cerebello-thalamo-cortical network of interest (Pollok et al., 2004, 2005). Regions of interest (ROIs) were predefined reference regions due to anatomical landmarks such as contra- and ipsilateral primary sensorimotor cortex (S1/M1), contralateral premotor cortex (PMC), contralateral supplementary motor area (SMA), contralateral thalamus, contralateral posterior parietal cortex (PPC), ipsilateral cerebellum, and bilateral auditory cortices. Source coordinates were localized in individual data sets using the oscillatory beamformer approach *Dynamic Imaging of Coherent Sources* (DICS; Gross et al., 2001). By using a realistic head model and a spatial filter algorithm DICS allows the detection of oscillatory activity within the entire brain (Gross et al., 2001, 2003). After applying a Hanning window, fast Fourier transform (FFT) was applied to all signals using the matlab FFT function ([www.mathworks.com](http://www.mathworks.com)). Values were calculated with a resolution of 1.3 Hz. Windows overlapped with half the FFT size. Cross-spectral density was computed to all signal combinations and averaged across the whole measurement period. Finally, tomographic maps of coherent activity

were created by a spatial filter applied to voxels of the entire brain. Voxel size was  $6 \times 6 \times 6$  mm.

In a first step, cerebro-muscular coherence (i.e. coherence between peripheral signals and all MEG channels) was calculated. The brain area showing strongest coherence to the peripheral signals at movement frequency was identified. This source was located within the contralateral S1/M1. Cerebro-muscular coherence is a well-established measure to characterize the interplay between S1/M1 and muscles. In the present study, this measure was used in order to detect a brain source for the subsequent determination of the brain network subserving motor control. In a second step, the S1/M1 source was defined as reference region for the detection of further brain areas. Coherence between these brain areas (i.e. cerebro-cerebral coherence) was calculated at alpha and beta frequencies, respectively. Coherence peaks were identified individually. The voxel showing strongest coherence towards the reference region was identified and used for further analysis. Sources apart from the network of interest showing coherence to the reference region were disregarded. The detailed DICS procedure has been described elsewhere (Gross et al., 2001). We identified the position of each source in three-dimensional space. Mean localization maps of identified sources were calculated after normalization of individual anatomical and functional data using SPM99 (Wellcome Department of Cognitive Neurology, Institute of Neurology, University College London, UK). The analysis of neuro-magnetic data has been done on the basis of continuous data after artifact rejection. In the present study, the power has not been analyzed in detail because the used tapping paradigm might not be appropriate to detect power modulations.

Due to the data structure statistical analyses of functional interaction have been performed by means of non-parametric statistics. All  $p$ -values are corrected for multiple testing (Holm, 1979).

## Results

### Behavioral data

Analysis of variance (ANOVA) revealed a significant main effect of group (professional pianists vs. drummers vs. non-musicians) for the inter-tap variability of sensorimotor synchronization ( $F(2, 35) = 10.32$ ,  $p < .001$ ; Fig. 1). Post hoc Scheffé test showed a significantly lower inter-tap variability in drummers as compared to non-musicians ( $p < .001$ ). Inter-tap variability neither significantly differed between professional pianists and drummers ( $p = .078$ ) nor between professional pianists and non-musicians ( $p = .105$ ). Behavioral data have been published previously (Krause et al., 2010). Since the group of drummers consists of male participants only, one might argue that gender might have an effect on behavioral differences. But statistical analysis revealed no main effect of factor gender (professional

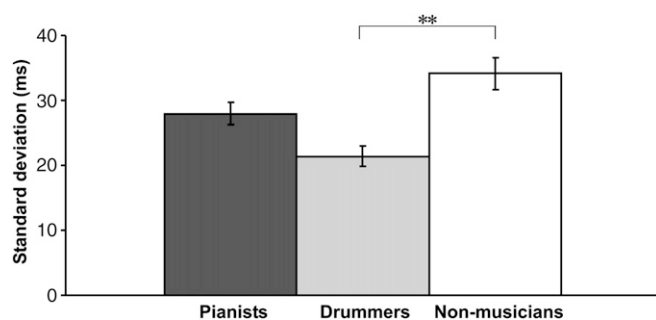


Fig. 1. Mean inter-tap variability as a measure of synchronization performance of professional pianists, drummers and non-musicians. Error bars indicate standard error of mean (S.E.M.). Two asterisks indicate  $p$ -values  $< .01$ .

Table 1

Talairach coordinates of the involved neuronal network of auditory synchronization in professional pianists, drummers and non-musicians.

	Pianists X, Y, Z	Drummers X Y, Z	Non-musicians X, Y, Z
S1/M1 left	-40, -24, 64 BA 3 left	-40, -24, 62 BA 3 left	-40, -22, 62 BA 3 left
S1/M1 right	40, -28, 66 BA 4 right	42, -30, 62 BA 3 right	38, -22, 54 BA 4 right
SMA	-6, 2, 72 BA 6 left	-2, -10, 72 BA 6 left	-8, 6, 66 BA 6 left
PMC	-58, 4, 34 BA 6 left	-50, 0, 48 BA 6 left	-38, 12, 56 BA 6 left
PPC	-24, -66, 62 BA 7 left	-40, -64, 54 BA 7 left	-40, -64, 54 BA 7 left
Thalamus	-8, -26, 12	-2, -22, 12	-14, -20, 16
Cerebellum	46, -68, -50	40, -74, -50	20, -82, -50
Auditory left	-56, -22, 4 BA 41 left	-56, -18, 2 BA 22 left	-62, -22, 4 BA 22 left
Auditory right	62, -22, 12 BA 42 right	64, -18, 2 BA 22 right	62, -24, 10 BA 42 right

pianists:  $F(1, 11) = 0.75$ ,  $p = .816$ , non-musicians:  $F(1, 11) = 0.33$ ,  $p = .859$ ).

### Cerebro-muscular coherence

In a first step, EMG-MEG coherence was calculated. In all subjects, the strongest coherence between the EMG and MEG signals revealed a source within the contralateral S1/M1 in reference to the right hand. Coherence strengths (median values  $\pm$  semi-interquartile range) were 0.08 ( $\pm 0.09$ ) in non-musicians, 0.09 ( $\pm 0.04$ ) in drummers and 0.14 ( $\pm 0.11$ ) in professional pianists. Peaks were measured at movement frequency at 1.60 Hz ( $\pm 0.09$ ; median  $\pm$  semi-interquartile range) in non-musicians, 1.95 Hz ( $\pm 0.35$ ) in drummers and 2.30 Hz ( $\pm 0.35$ ) in professional pianists. Non-parametric statistical Kruskal-Wallis test for three independent samples did not reveal any significant difference between groups ( $p = .769$ ).

### Source localization

Neuromagnetic data were analyzed with respect to the contralateral S1/M1 which showed the strongest coupling to the EMG/Zebri signal. Further brain sources were localized by means of coherence analyses within the alpha and beta frequency ranges. According to the predefined ROIs the analysis revealed a functional network comprising contralateral S1/M1 corresponding to Brodmann area (BA) 3, ipsilateral S1/M1 (BA 3/4), contralateral PMC (BA 6), contralateral SMA (BA 6), contralateral thalamus, contralateral PPC (BA 7), ipsilateral cerebellum, left auditory cortex (BA 22/41) and right auditory cortex (BA 22/42) associated with task execution (Table 1). In 2/36 subjects SMA, in 1/36 PMC, in 2/36 PPC, in 1/36 left auditory cortex and in 1/36 right auditory cortex was not localized.

Talairach coordinates of source localizations did not differ significantly between groups ( $p > .05$ ). Mean source localizations as represented by the group of non-musicians are depicted in Fig. 2. Please notice that the spatial resolution of MEG source localization decreases in areas remote from sensors i.e. cerebellar and subcortical structures. Nevertheless, MEG is able to detect cerebellar and thalamic activity particularly when spatial filter algorithms are used (Tesche, 1996a,b; Llinas et al., 1999; Llinas and Ribary, 2001; Schnitzler et al., 2006). In detail, the cerebellum and the thalamus have previously been shown to be involved in timekeeping and motor control within the context of a cerebello-cortico-subcortical neuronal network using MEG and functional MRI (fMRI) (Jancke et al., 2000a; Gross et al., 2002; Pollok et al., 2005, 2006, 2007; Jerbi et al., 2007; Stevens et al.,

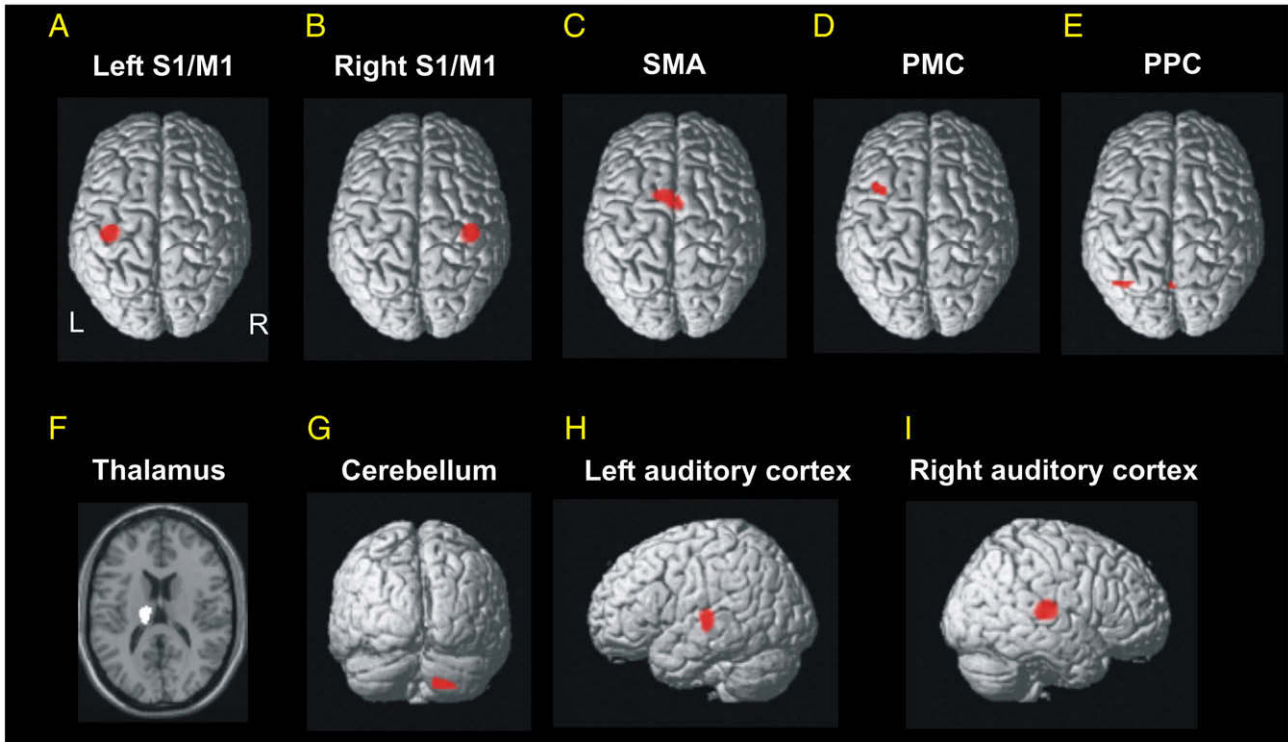


Fig. 2. Mean source localizations of the brain network underlying auditory sensorimotor synchronization in non-musicians.

2007). Therefore, the subcortical source is referred to as thalamus knowing that the precise localization of this source is not entirely clear due to reduced localization accuracy in deep brain structures.

Power

After source localization power of each source was measured and compared within the alpha and the beta frequency range. Statistical analysis using Kruskal–Wallis test did not reveal significant neuromagnetic source power differences between groups at alpha frequency (left S1/M1:  $p = .608$ , right S1/M1:  $p = .511$ , SMA:  $p = .332$ , PMC:  $p = .807$ , PPC:  $p = .982$ , thalamus:  $p = .536$ , cerebellum:  $p = .928$ , left auditory cortex:  $p = .982$ , right auditory cortex:  $p = .558$ ). Similarly, no significant neuromagnetic source power differences became evident at beta frequency (left S1/M1:  $p = .743$ , right S1/M1:  $p = .855$ , SMA:  $p = .676$ , PMC:  $p = .645$ , PPC:  $p = .564$ , thalamus:  $p = .933$ , cerebellum:  $p = .833$ , left auditory cortex:  $p = .872$ , right auditory cortex:  $p = .724$ ).

Cerebro-cerebral coherence

According to previous data (Pollok et al., 2009) functional coherence analyses were restricted to the following couplings: S1/M1–PPC, SMA–PPC, PMC–PPC, cerebellum–PPC, SMA–thalamus, PMC–thalamus, cerebellum–thalamus, PPC–thalamus (Table 2). The Kruskal–Wallis test for the comparison of coherence strengths between groups revealed the following results: S1/M1–PPC (alpha:  $p = .882$ , beta:  $p = .507$ ), SMA–PPC (alpha:  $p = .718$ , beta:  $p = .828$ ), PMC–PPC (alpha:  $p = .721$ , beta:  $p = .854$ ), cerebellum–PPC (alpha:  $p = .116$ , beta:  $p = .681$ ), PPC–thalamus (alpha:  $p = .186$ , beta:  $p = .010$ ), SMA–thalamus (alpha:  $p = .183$ , beta:  $p = .100$ ), PMC–thalamus (alpha:  $p = .004$ , beta:  $p = .017$ ) and cerebellum–thalamus (alpha:  $p = .772$ , beta:  $p = .908$ ). Subsequent post hoc tests revealed that drummers as compared to non-musicians had significantly stronger cerebro-cerebral coherence between PMC and thalamus at alpha as well as at beta frequencies ( $p < .05$ ; Fig. 3). Professional pianists as compared to non-musicians showed stronger PMC–thalamus coherence at beta frequency ( $p < .05$ ; Fig. 3). No significant

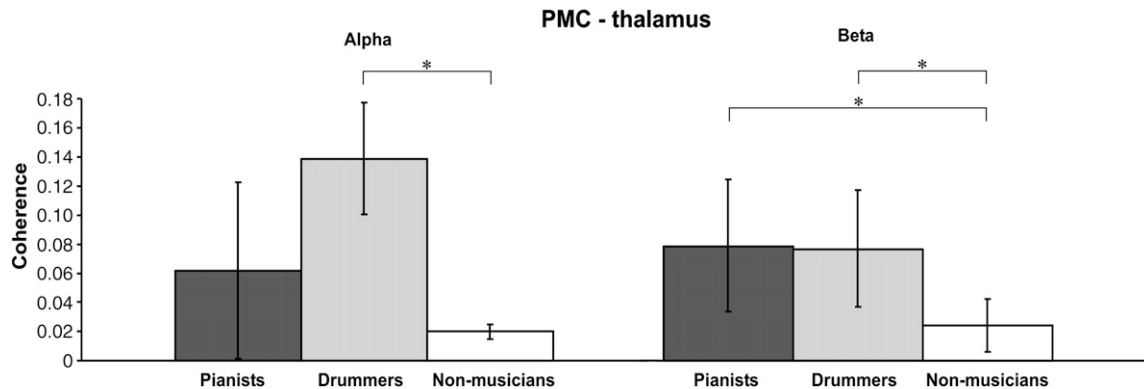
Table 2

Coherence strengths (median values) within the network of auditory synchronization in professional pianists (PP), drummers (DR) and non-musicians (NM).

	PPC alpha			PPC beta			Thalamus alpha			Thalamus beta		
	PP	DR	NM	PP	DR	NM	PP	DR	NM	PP	DR	NM
S1/M1 left, median	0.10	0.06	0.05	0.09	0.07	0.04		/			/	
		$p = .88$			$p = .51$							
SMA, median	0.02	0.04	0.02	0.03	0.03	0.03	0.04	0.09	0.07	0.03	0.09	0.08
		$p = .72$			$p = .83$			$p = .18$			$p = .10$	
PMC, median	0.03	0.02	0.02	0.02	0.03	0.03	0.07	0.14	0.02	0.09	0.09	0.03
		$p = .72$			$p = .85$			<b><math>p = .004</math></b>			<b><math>p = .017</math></b>	
PPC, median		/			/		0.03	0.06	0.02	0.03	0.07	0.02
								$p = .19$			<b><math>p = .010</math></b>	
Thalamus, median	0.03	0.06	0.02	0.03	0.07	0.02		/			/	
		$p = .19$			<b><math>p = .010</math></b>							
Cerebellum, median	0.01	0.04	0.01	0.02	0.02	0.02	0.06	0.10	0.10	0.04	0.04	0.04
		$p = .12$			$p = .68$			$p = .77$			$p = .91$	

Significant coherences are highlighted.





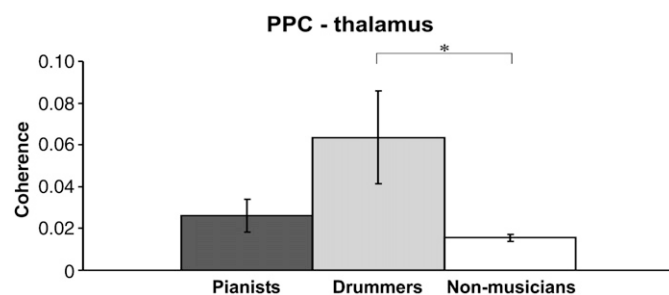
**Fig. 3.** PMC–thalamus coherence strength at alpha (left panel) and beta (right panel) frequencies. Shown are median values. Error bars indicate semi-interquartile range. Asterisk indicates  $p$ -values  $< .05$ .

coherence differences between drummers and professional pianists at the alpha or beta range were evident ( $p > .05$ ).

Furthermore, coherence between thalamus and PPC was significantly stronger in drummers as compared to non-musicians at beta frequency ( $p < .05$ ; Fig. 4).

## Discussion

The present study aimed at investigating the effect of musical expertise and musical specialization on functional network interactions associated with accurate timing in the sub-second range. To this end, the functional brain network subserving sensorimotor synchronization was investigated in drummers, professional pianists and non-musicians. Drummers performed less variably and, thus, superior as compared to the non-musicians. This observation is in line with superior timing skills evidenced previously in musicians and particularly in drummers (Repp, 1999; Chen et al., 2008; Fujii et al., 2009a,b) suggesting that specific drum training yields precise timing in drummers (Fujii and Oda, 2009a,b). No significant behavioral differences between drummers and pianists and between pianists and non-musicians were evident. Analysis of MEG data revealed a comparable cerebello-thalamo-cortical network in all three groups. But the specific functional interaction pattern differed depending on musical expertise and specialization: (i) in drummers, PMC–thalamus coherence at alpha and beta frequency and PPC–thalamus coherence in the beta range were significantly increased in comparison to non-musicians, whereas (ii) professional pianists showed significantly increased PMC–thalamus coherence at beta frequency in comparison to non-musicians. Functional interaction within the underlying network did not differ significantly between drummers and professional pianists. As no significant power differences between groups became evident, one might conclude that the modulation of coherence is not based on local activity changes but reflects “pure” functional interaction differences.



**Fig. 4.** PPC–thalamus coherence strength at beta frequency. Shown are median values. Error bars indicate semi-interquartile range. Asterisk indicates  $p$ -values  $< .05$ .

## Functional relevance of PMC–thalamus interaction

The present results are in line with previous data showing that movement control and in particular sensorimotor synchronization is associated with a cerebello-thalamo-cortical network (Jancke et al., 2000a; Pollok et al., 2005, 2009; Chen et al., 2006, 2008). Interestingly, the present data suggest that neither musical expertise nor specialization results in alterations of the underlying network. But the functional interaction pattern differed between groups: In musicians, functional connectivity between PMC and thalamus was increased as compared to non-musicians suggesting that particularly this connectivity is associated with musical experience and practice. During musical training musicians are used to exercise the temporally precise integration and coordination of sensory and motor information. This training was shown to go along with anatomical and functional modifications of PMC in musicians as compared to non-musicians (Schlaug, 2001; Munte et al., 2002; Bangert et al., 2006; Zatorre et al., 2007). Baumann and colleagues have recently suggested an inter-modal transformation network of auditory and motor areas which to a certain degree is subject to plastic alterations due to intensive training in professional pianists (Baumann et al., 2007). Furthermore, in professional pianists auditory stimulation (i.e. music) led to activations in premotor regions (Baumann et al., 2005) indicating functional auditory–premotor interaction in musicians.

The dorsal PMC is assumed to interface sensory cues with temporally organized movements (Chen et al., 2006, 2009; Pollok et al., 2009). In particular, sensory information is not assumed to elicit a specific movement per se, but rather yields a conditional rule with various movement alternatives. As musical performance strongly relies on such conditional links, musicians might be well-trained in movement selection and control. The present data extend these findings by showing increased functional interaction between PMC and thalamus in subjects with musical experience as compared to non-musicians. Since behavioral performance of professional pianists and non-musicians was comparable whereas drummers performed superiorly to non-musicians one might speculate that increased functional PMC–thalamus interaction does not represent the neurophysiological correlate of precise timing abilities but is rather associated with musical experience. The functional network of motor control might be selectively modulated by musical learning and practice as indicated by increased PMC–thalamus interaction in musicians.

## Functional relevance of PPC–thalamus interaction

While PMC is supposed to play a crucial role for movement selection, PPC is assumed to be concerned with the integration of multimodal information with action representations as well as with online motor control like movement prediction and adjustment (Blakemore and Sirigu, 2003). The present data show that in

drummers in comparison to non-musicians PPC–thalamus interaction is increased at beta frequency. As the drummers' behavioral performance was characterized by a reduced inter-tap variability in comparison to non-musicians one might speculate that functional PPC–thalamus interaction favors precise timing. In the present study, inter-tap variability was measured as variability in the reproduction of a constant interval. Movement variability is assumed to rely on variability of a central timekeeping mechanism and/or implementation of the movement (Wing and Kristofferson, 1973; Vorberg and Wing, 1996). In addition, the present data suggest a specific functional relevance of the PPC–thalamus interaction for interval reproduction and, therefore, movement timing.

PPC is assumed to be responsible for online monitoring, processing of reafferent sensory information and motor adjustment receiving input from the cerebellum via the thalamus (Andersen and Buneo, 2002; Blakemore and Sirigu, 2003). Accordingly, PPC might, therefore, not only be concerned with the integration of multimodal information but also with the anticipation of adequate and precisely timed movements due to multimodal integration. Via its connection from the thalamus it exchanges information with the cerebellum which plays a key role for movement timing (Penhune et al., 1998; Jancke et al., 2000b; Ivry et al., 2002; Koeneke et al., 2004; Spencer et al., 2007; Chen et al., 2008). This cerebello-thalamo-cortical loop of motor control has been related to the anticipation of subsequent actions and events and the implementation of precise sensorimotor timing (Pollok et al., 2008). Thus, one might assume that superior synchronization performance as determined by reduced inter-tap variability is related to superior anticipation of regular events favored by increased functional PPC–thalamus interaction.

One might argue that poor localization accuracy of deep brain structures (i.e. the thalamus) by means of MEG might have contributed to the present results. But we would like to stress that previous studies have shown that spatial filter algorithms – like DICS – allow for the detection of deep brain structures (Gross et al., 2001, 2002; Pollok et al., 2005, 2006, 2009). Although from the present data we are not able to clearly distinguish between thalamic and basal ganglia activation, imaging data (Jancke et al., 2000a; Stevens et al., 2007) as well as anatomical connections strongly suggest that the observed source reflects most likely thalamic activity.

As a further possible confound, the three groups were not matched with respect to gender. Possibly, due to instrument preference only male drummers participated in the study. But to the best of our knowledge, in the literature no gender effects in simple finger tapping tasks have been reported. Additionally, statistical analysis of the present data does not reveal evidence for gender related differences. Therefore, we assume that the observed results are rather due to musical specialization than to gender.

All in all, the present data suggest that particularly in drummers the underlying network might be used more efficiently as indicated by stronger functional PMC–thalamus–PPC interaction – an interpretation which fits the hypothesis of neuroplastic changes in musicians. While increased PMC–thalamus coherence might be associated with musical experience, increased PPC–thalamus coherence might subserve sensorimotor timing abilities.

#### *Functional relevance of oscillations at different frequencies*

Long-range synchronization of oscillatory activity seems to be fundamental for the functional interplay between brain regions within spatially distributed neuronal networks (Schnitzler and Gross, 2005; Womelsdorf and Fries, 2006). However, the functional relevance of oscillations at different frequencies currently remains to be subject of discussion. While functional interaction at the beta range has been related to motor control (Fries, 2005; Schnitzler and Gross, 2005), the functional significance of coherence at the alpha range is less well-established. A recent study suggests that alpha coherence

might indicate a functional marker of automated motor control which becomes evident in well-established movements (Pollok et al., 2009). Along this line, we would argue that sensorimotor synchronization is highly automated in drummers as indicated by stronger alpha range coherence between PMC and thalamus. Interestingly, PPC–thalamus coherence at beta frequency was also shown to be significantly stronger in drummers. Although speculative, we argue that beta coherence might enable drummers to monitor and correct movements yielding more precise timing – as indicated by a smaller inter-tap variability. In contrast, alpha range coherence in non-musicians might only allow for rhythmic but less precise movement execution.

#### *Conclusion*

The present data suggest that musical specialization and expertise modulate functional interaction within a PMC–thalamus–PPC sub-network resulting in superior timing abilities in drummers. While functional interaction between PMC and thalamus at beta frequency is modulated by musical expertise, PMC–thalamus coherence at the alpha range and PPC–thalamus coupling might favor accurate timing.

#### *Acknowledgments*

Bettina Pollok is grateful for financial support by a grant from Heinrich-Heine-University (9772328). Alfons Schnitzler is supported by the VolkswagenStiftung (I/80191). We thank Erika Rädisch for technical support with MRI data acquisition.

#### *References*

- Andersen, R.A., Buneo, C.A., 2002. Intentional maps in posterior parietal cortex. *Annu. Rev. Neurosci.* 25, 189–220.
- Bangert, M., Peschel, T., Schlaug, G., Rotte, M., Drescher, D., Hinrichs, H., Heinze, H.J., Altenmüller, E., 2006. Shared networks for auditory and motor processing in professional pianists: evidence from fMRI conjunction. *NeuroImage* 30, 917–926.
- Baumann, S., Koeneke, S., Meyer, M., Lutz, K., Jancke, L., 2005. A network for sensory-motor integration: what happens in the auditory cortex during piano playing without acoustic feedback? *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1060, 186–188.
- Baumann, S., Koeneke, S., Schmidt, C.F., Meyer, M., Lutz, K., Jancke, L., 2007. A network for audio-motor coordination in skilled pianists and non-musicians. *Brain Res.* 1161, 65–78.
- Blakemore, S.J., Sirigu, A., 2003. Action prediction in the cerebellum and in the parietal lobe. *Exp. Brain Res.* 153, 239–245.
- Chen, J.L., Penhune, V.B., Zatorre, R.J., 2008. Moving on time: brain network for auditory-motor synchronization is modulated by rhythm complexity and musical training. *J. Cogn. Neurosci.* 20, 226–239.
- Chen, J.L., Penhune, V.B., Zatorre, R.J., 2009. The role of auditory and premotor cortex in sensorimotor transformations. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1169, 15–34.
- Chen, J.L., Zatorre, R.J., Penhune, V.B., 2006. Interactions between auditory and dorsal premotor cortex during synchronization to musical rhythms. *NeuroImage* 32, 1771–1781.
- Floyer-Lea, A., Matthews, P.M., 2005. Distinguishable brain activation networks for short- and long-term motor skill learning. *J. Neurophysiol.* 94, 512–518.
- Fries, P., 2005. A mechanism for cognitive dynamics: neuronal communication through neuronal coherence. *Trends Cogn. Sci.* 9, 474–480.
- Fujii, S., Kudo, K., Ohtsuki, T., Oda, S., 2009a. Tapping performance and underlying wrist muscle activity of non-drummers, drummers, and the world's fastest drummer. *Neurosci. Lett.* 459, 69–73.
- Fujii, S., Kudo, K., Shinya, M., Ohtsuki, T., Oda, S., 2009b. Wrist muscle activity during rapid unimanual tapping with a drumstick in drummers and nondrummers. *Motor Control* 13, 237–250.
- Fujii, S., Oda, S., 2009a. Effect of stick use on rapid unimanual tapping in drummers. *Percept. Mot. Skills.* 108, 962–970.
- Fujii, S., Oda, S., 2009b. Effects of stick use on bimanual coordination performance during rapid alternate tapping in drummers. *Motor Control* 13, 331–341.
- Gross, J., Kujala, J., Hamalainen, M., Timmermann, L., Schnitzler, A., Salmelin, R., 2001. Dynamic imaging of coherent sources: studying neural interactions in the human brain. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 98, 694–699.
- Gross, J., Timmermann, L., Kujala, J., Dirks, M., Schmitz, F., Salmelin, R., Schnitzler, A., 2002. The neural basis of intermittent motor control in humans. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 99, 2299–2302.
- Gross, J., Timmermann, L., Kujala, J., Salmelin, R., Schnitzler, A., 2003. Properties of MEG tomographic maps obtained with spatial filtering. *NeuroImage* 19, 1329–1336.
- Holm, S., 1979. A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scand. J. Stat.* 6, 65–70.
- Ivry, R.B., Spencer, R.M., Zelaznik, H.N., Diedrichsen, J., 2002. The cerebellum and event timing. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 978, 302–317.

- Jancke, L., Loose, R., Lutz, K., Specht, K., Shah, N.J., 2000a. Cortical activations during paced finger-tapping applying visual and auditory pacing stimuli. *Brain Res. Cogn. Brain Res.* 10, 51–66.
- Jancke, L., Shah, N.J., Peters, M., 2000b. Cortical activations in primary and secondary motor areas for complex bimanual movements in professional pianists. *Brain Res. Cogn. Brain Res.* 10, 177–183.
- Jerbi, K., Lachaux, J.P., N'Diaye, K., Pantazis, D., Leahy, R.M., Garnero, L., Baillet, S., 2007. Coherent neural representation of hand speed in humans revealed by MEG imaging. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 104, 7676–7681.
- Koeneke, S., Lutz, K., Wustenberg, T., Jancke, L., 2004. Long-term training affects cerebellar processing in skilled keyboard players. *Neuroreport* 15, 1279–1282.
- Krause, V., Pollok, B., Schnitzler, A., 2010. Perception in action: the impact of sensory information on sensorimotor synchronization in musicians and non-musicians. *Acta Psychol. (Amst)* 133, 28–37.
- Llinas, R., Ribary, U., 2001. Consciousness and the brain. The thalamocortical dialogue in health and disease. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 929, 166–175.
- Llinas, R.R., Ribary, U., Jeanmonod, D., Kronberg, E., Mitra, P.P., 1999. Thalamocortical dysrhythmia: a neurological and neuropsychiatric syndrome characterized by magnetoencephalography. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 96, 15222–15227.
- Munte, T.F., Altenmuller, E., Jancke, L., 2002. The musician's brain as a model of neuroplasticity. *Nature Rev. Neurosci.* 3, 473–478.
- Oldfield, R.C., 1971. The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. *Neuropsychologia* 9, 97–113.
- Penhune, V.B., Zatorre, R.J., Evans, A.C., 1998. Cerebellar contributions to motor timing: a PET study of auditory and visual rhythm reproduction. *J. Cogn. Neurosci.* 10, 752–765.
- Pollok, B., Butz, M., Gross, J., Schnitzler, A., 2007. Intercerebellar coupling contributes to bimanual coordination. *J. Cogn. Neurosci.* 19, 704–719.
- Pollok, B., Gross, J., Dirks, M., Timmermann, L., Schnitzler, A., 2004. The cerebral oscillatory network of voluntary tremor. *J. Physiol.* 554, 871–878.
- Pollok, B., Gross, J., Kamp, D., Schnitzler, A., 2008. Evidence for anticipatory motor control within a cerebello-diencephalic-parietal network. *J. Cogn. Neurosci.* 20, 828–840.
- Pollok, B., Gross, J., Muller, K., Aschersleben, G., Schnitzler, A., 2005. The cerebral oscillatory network associated with auditorily paced finger movements. *Neuroimage* 24, 646–655.
- Pollok, B., Gross, J., Schnitzler, A., 2006. How the brain controls repetitive finger movements. *J. Physiol. Paris* 99, 8–13.
- Pollok, B., Krause, V., Butz, M., Schnitzler, A., 2009. Modality specific functional interaction in sensorimotor synchronization. *Hum. Brain Mapp.* 30, 1783–1790.
- Repp, B.H., 1999. Control of expressive and metronomic timing in pianists. *J. Mot. Behav.* 31, 145–164.
- Repp, B.H., 2005. Sensorimotor synchronization: a review of the tapping literature. *Psychon. Bull. Rev.* 12, 969–992.
- Schlaug, G., 2001. The brain of musicians. A model for functional and structural adaptation. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 930, 281–299.
- Schnitzler, A., Gross, J., 2005. Normal and pathological oscillatory communication in the brain. *Nat. Rev. Neurosci.* 6, 285–296.
- Schnitzler, A., Timmermann, L., Gross, J., 2006. Physiological and pathological oscillatory networks in the human motor system. *J. Physiol. Paris* 99, 3–7.
- Spencer, R.M., Verstynen, T., Brett, M., Ivry, R., 2007. Cerebellar activation during discrete and not continuous timed movements: an fMRI study. *Neuroimage* 36, 378–387.
- Stevens, M.C., Kiehl, K.A., Pearson, G., Calhoun, V.D., 2007. Functional neural circuits for mental timekeeping. *Hum. Brain Mapp.* 28, 394–408.
- Tesche, C.D., 1996a. MEG imaging of neuronal population dynamics in the human thalamus. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. Suppl.* 47, 81–90.
- Tesche, C.D., 1996b. Non-invasive imaging of neuronal population dynamics in human thalamus. *Brain Res.* 729, 253–258.
- Varela, F., Lachaux, J.P., Rodriguez, E., Martinerie, J., 2001. The brainweb: phase synchronization and large-scale integration. *Nat. Rev. Neurosci.* 2, 229–239.
- Vorberg, D., Wing, A.M., 1996. Modeling variability and dependence in timing. In: Heuer, H., Keele, S.W. (Eds.), *Handbook of Perception and Action: Motor Skills*, vol. 2. Academic Press Ltd., London, pp. 181–262.
- Wing, A.M., Kristofferson, A.B., 1973. Response delays and the timing of discrete motor responses. *Percept. Psychophys.* 14, 5–12.
- Womelsdorf, T., Fries, P., 2006. Neuronal coherence during selective attentional processing and sensory-motor integration. *J. Physiol. Paris* 100, 182–193.
- Zatorre, R.J., Chen, J.L., Penhune, V.B., 2007. When the brain plays music: auditory-motor interactions in music perception and production. *Nat. Rev. Neurosci.* 8, 547–558.

# Modality Specific Functional Interaction in Sensorimotor Synchronization

Bettina Pollok,<sup>1,2\*</sup> Vanessa Krause,<sup>1,2</sup> Markus Butz,<sup>1,2</sup>  
and Alfons Schnitzler<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Department of Neurology, University Hospital, Duesseldorf, Germany

<sup>2</sup>Institute for Clinical Neuroscience and Medical Psychology, Heinrich-Heine University, Duesseldorf, Germany

---

**Abstract:** Movement execution strongly relies on precise sensorimotor synchronization. In a finger-tapping task that requires subjects to synchronize their finger taps to regular pacing signal synchronization accuracy varies with respect to pacing signal's modality. This study aimed at elucidating functional brain dynamics associated with modality specific behavioral synchronization accuracy. To this end, 10 right-handed subjects performed a finger-tapping task with respect to regular auditory and visual pacing, respectively, whereas neuromagnetic activity was recorded using a 122-channel whole-head neuro-magnetometer. Visual pacing was associated with significantly reduced tap-to-pacer asynchrony and increased intertap variability as compared to auditory pacing. The brain dynamics associated with task execution were analyzed using the frequency domain beamformer approach dynamic imaging of coherent sources (DICS). Both tasks were shown to be associated with comparable networks. However, during visual pacing involvement of the ventral premotor cortex (PMv) was shown, whereas during auditory pacing the dorsal premotor cortex (PMd) was concerned with task execution. Synchronization with respect to visual pacing was associated with significantly increased functional interaction between thalamus and PMv at beta frequency as compared to functional interplay between thalamus and PMd during auditory pacing. Auditory synchronization was associated with increased functional interaction between left superior temporal gyrus and PMd at alpha frequency. Furthermore, functional interaction between thalamus and premotor cortex at beta frequency was significantly correlated with synchronization accuracy. All in all the present data suggest that modality specific synchronization differences are associated with frequency and connectivity specific changes of functional interaction in distinct brain networks. *Hum Brain Mapp* 30:1783–1790, 2009. © 2009 Wiley-Liss, Inc.

**Key words:** oscillations; coherence; movement; motor control; network; brain; MEG

---

## INTRODUCTION

Most of our everyday actions involve the effective planning and control of coordinated movements that strongly rely on the precise integration of sensory and motor information. The impact of sensory information on motor control has been particularly evidenced in tasks requiring exact motor timing like sensorimotor synchronization [reviewed in Aschersleben, 2002; Repp, 2005]. In such tasks subjects are instructed to synchronize their own finger taps with respect to a regular external pacing signal. It is well established that despite the impression of being exactly in time with the external cue, the finger tap usually

---

Contract grant sponsor: Heinrich-Heine University; Contract grant number: 9772328; Contract grant sponsor: VolkswagenStiftung; Contract grant number: I/80191.

\*Correspondence to: Bettina Pollok, Institute for Clinical Neuroscience and Medical Psychology, Heinrich-Heine University, Universitätsstr. 1, Duesseldorf 40225, Germany.  
E-mail: bettina.pollok@uni-duesseldorf.de

Received for publication 31 October 2008; Accepted 26 January 2009

DOI: 10.1002/hbm.20762

Published online 19 March 2009 in Wiley InterScience (www.interscience.wiley.com).

precedes the pacing signal by some tens of milliseconds [for review see Aschersleben, 2002; Repp, 2005]. It has been shown that removal of sensory information yields impairment of movement timing accuracy as has been evidenced in patients with peripheral somatosensory deafferentation [Billon et al., 1996; Drewing et al., 2004; Stenneken et al., 2002] as well as in healthy volunteers following local anesthesia of the finger tip [Aschersleben et al., 2001]. Besides the significance of sensory re-afferent information resulting from movement execution, previous data imply that accuracy of movement timing additionally depends on the pacing signal's modality [Jäncke et al., 2000; Kolers and Brewster, 1985; Penhune et al., 1998]. Particularly, movement timing with respect to a regular visual pacing signal results in reduced tap-to-pacer asynchrony and increased intertap variability as compared to auditory cues. These data imply that different timing strategies might be employed depending on the pacing signal's modality. A previous functional magnetic resonance imaging (fMRI) study [Jäncke et al., 2000] revealed first evidence for the assumption that these modality dependent behavioral differences might be due to distinct brain networks subserving task execution. In particular, these data suggest that auditory paced movements might rely on a brain network associated with internal motor control, whereas visually cued movements might be controlled by a network associated with processing of the pacing stimuli. However, a direct investigation of functional network interaction is still missing.

Functional networks can be investigated by means of coherence and phase synchronization [for review see Fries, 2005; Schnitzler and Gross, 2005; Varela et al., 2001]. Previous studies have evidenced that functional interaction associated with motor control varies with learning [Andres and Gerloff, 1999; Andres et al., 1999; Serrien and Brown, 2003] and with specific task requirements like movement rate [Toma et al., 2002], task complexity [Manganotti et al., 1998], presence or absence of the pacing signal [Gerloff et al., 1998], regularity of the pacing signal [Pollok et al., 2008], and with hand speed in visuomotor tracking [Jerbi et al., 2007]. Thus, these data support the hypothesis that functional interaction in a given network is dynamic and varies with task requirements. Because the neural foundations of modality dependent synchronization differences are poorly understood, this study aims to establish a direct relation between functional brain networks and sensorimotor synchronization as a function of the pacing signal's modality. In particular, the study was designed to identify the neural signature of modality specific behavioral differences.

## MATERIALS AND METHODS

### Subjects and Paradigm

Ten right-handed subjects aged between 19 and 39 years ( $27.1 \pm 1.7$  years; mean  $\pm$  s.e.m.; 3 male) participated in

this study. Handedness was assessed using the Edinburgh Handedness Inventory [Oldfield, 1971]. In two consecutive runs a visual and auditory pacing signal was presented with a regular interstimulus interval (ISI) of 800 ms and a length of 10 ms. Runs lasted for 4 min, respectively. The auditory signal was a sine wave tone with a frequency of 1,000 Hz. Loudness was adjusted individually. The visual signal was a red dot centred on a projection screen. The dot was 3 cm in diameter and the distance between subjects and projection screen was 70 cm. Volunteers were instructed to synchronize their finger taps with respect to the respective pacing signal. To this end, subjects performed brisk flexions and extensions of their right index finger. Session order was counterbalanced across subjects. The presentation of stimuli was performed using E-prime (Psychology Software Tools). All subjects gave their written informed consent prior to the study that was approved by the local ethics committee and was in accordance with the declaration of Helsinki.

### Data Collection

Subjects were comfortably seated in a magnetically shielded room while performing their tasks. Both arms rested on wooden panels fixed laterally to the chair. A short training period preceded the MEG measurement. The onset of finger-taps was determined by a photoelectric barrier mounted on a pad. As behavioral measures the tap-to-pacer asynchrony and its standard deviation as a measure of intertap variability was determined individually.

Neuromagnetic activity was measured with a helmet-shaped 122-channel whole-head neuromagnetometer (Neuromag<sup>TM</sup>). Simultaneously, we recorded muscle activity using surface EMGs placed on the right extensor digitorum communis muscle (EDC). MEG and EMG signals were recorded with a band-pass filter of 0.03–330 Hz, digitized with 1,000 Hz, and stored digitally for off-line analysis. Eye blinks were controlled by vertical electrooculogram (EOG).

High-resolution T1-weighted magnetic resonance images (MRI) were obtained from each subject. Coregistration between MRI and MEG data was achieved by localizing three anatomical landmarks (nasion, left and right preauricular points) in each individual and measuring the magnetic signals of four coils placed on the scalp. EMG signals were high-pass filtered at 20 Hz to remove movement artifacts and rectified to enhance the firing rate information of muscle activity [Myers et al., 2003].

### Data Analysis

For the detection of the oscillatory network associated with task execution, we used the analysis tool dynamic imaging of coherent sources [DICS; Gross et al., 2001]. Using a spatial filter algorithm and a realistic head model, DICS allows the detection of cerebromuscular and

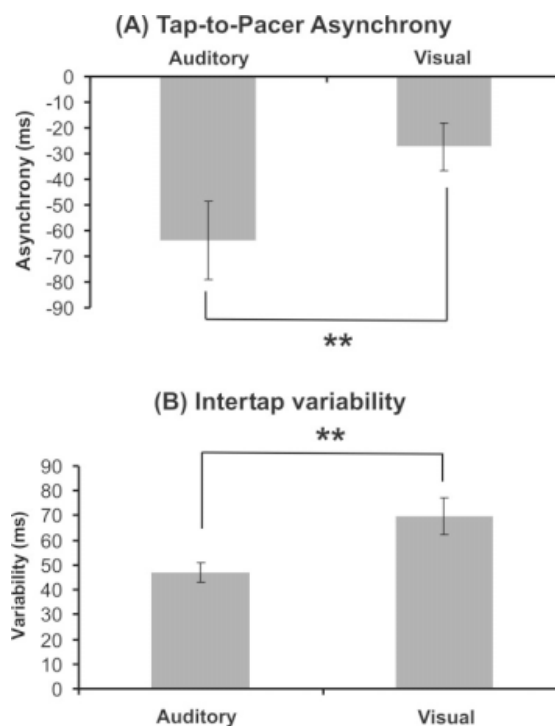
cerebrocerebral coherence within the entire brain. After applying a Hanning window, fast Fourier transform (FFT) was applied to all EMG and MEG signals using the matlab FFT function (www.mathworks.com). Values were calculated with a resolution of 1.3 Hz. Windows overlapped with half the FFT size (i.e., 125 samples). Cross-spectral density was computed to all signal combinations and averaged across the whole measurement period. Finally, a spatial filter was applied to voxels of the entire brain to create tomographic maps of coherent activity. Voxel size was  $6 \times 6 \times 6$  mm. In a first step we identified the brain area showing strongest coherence to the EDC at movement frequency, corresponding to 1.3 Hz. In addition, coherence towards the respective pacing signal was calculated at 1.3 Hz. With respect to these sources brain areas showing significant cerebrocerebral coherence were identified. Coupling between brain areas was calculated at alpha (8–12 Hz) and beta (13–24 Hz) frequency, respectively. These frequency ranges were chosen because coupling as well as power at both frequencies have been shown to be closely related to motor control [for review see Fries, 2005; Schnitzler and Gross, 2005]. To determine differences between the two pacing conditions, we compared absolute power and coherence values associated with auditory and visual pacing.

For cerebromuscular as well as for cerebrocerebral coherence, the voxel showing strongest coherence towards the reference region was identified from local maxima of individual coherence maps and used for coherence analysis. To estimate a level of significance for cerebrocerebral coupling, confidence limits was computed from surrogate data by randomly shuffling the original time courses, destroying all actual coherence. Only sources exceeding a 95% confidence level were taken into account for further analysis. The exact DICS procedure has been described elsewhere [Gross et al., 2001]. The final source model was restricted to sources showing significant coherence towards at least one another brain area within the network. Sources have been identified separately for each pacing condition. We identified the position of each source in the individual brain. For visualization, mean localization maps of identified sources were calculated after normalization of individual anatomic and functional data using SPM99 (Wellcome Department of Cognitive Neurology, Institute of Neurology, University College London, UK; <http://www.fil.ion.ucl.ac.uk/spm>). For all statistics nonparametric test procedures were chosen. Paired comparisons were calculated using Wilcoxon test for dependent samples. For correlation analyses we used Spearman rank order correlation. All statistics were calculated two-tailed. *P*-values were not corrected for multiple testing.

## RESULTS

### Behavioral Data

The handedness test revealed a mean laterality quotient of  $97.0 \pm 0.9$  (range 95.0–100.0) indicating that all subjects



**Figure 1.**

Behavioral data. (A) Tap-to-pacer asynchrony during auditory and visual synchronization. (B) Intertap variability depending on the modality of the pacing signal. Error bars indicate standard error of mean (s.e.m.). Asterisks indicate significant differences (\*\* $P = 0.01$ ).

were strictly right-handed. During both pacing conditions subjects demonstrated the well-known tap-to-pacer asynchrony with finger-taps preceding the pacing signal. Mean values were  $-63.8 \pm 16.9$  ms (auditory pacing) and  $-27.4 \pm 10.1$  ms (visual pacing). Values differed significantly between conditions ( $Z = -2.5$ ,  $P = 0.01$ ). The intertap variability was  $47.0 \pm 4.4$  ms during auditory pacing and  $69.8 \pm 8.9$  ms during visual pacing ( $Z = -2.5$ ,  $P = 0.01$ ). Again, values differed significantly. Behavioral data are summarized in Figure 1.

### The Oscillatory Network

The analysis of brain dynamics revealed a brain network comprising contralateral sensorimotor cortex (S1/M1), lateral premotor cortex (PMC), supplementary motor area (SMA), posterior parietal cortex (PPC), thalamus, and ipsilateral cerebellum associated with both pacing conditions. Sources have been identified in all subjects. In line with the previous data [Butz et al., 2006; Gross et al., 2005], cerebrocerebral coherence analysis revealed discernible peaks at alpha and at beta frequency.

S1/M1 was localized with respect to EDC at 1.3 Hz corresponding to movement frequency. No further brain

areas being consistently coherent to EDC have been found. During auditory pacing, sources within bilateral superior temporal gyrus (STG) were detected coupling at 1.3 Hz with the pacing signal. Along the same line, during visual pacing a source within the occipital cortex (OC) at 1.3 Hz was localized. Sources within PMC, SMA, PPC, thalamus, and cerebellum were identified with S1/M1 as reference region at alpha as well as at beta frequencies. Defining sources within STG and OC as reference region did not yield detection of additional brain sources.

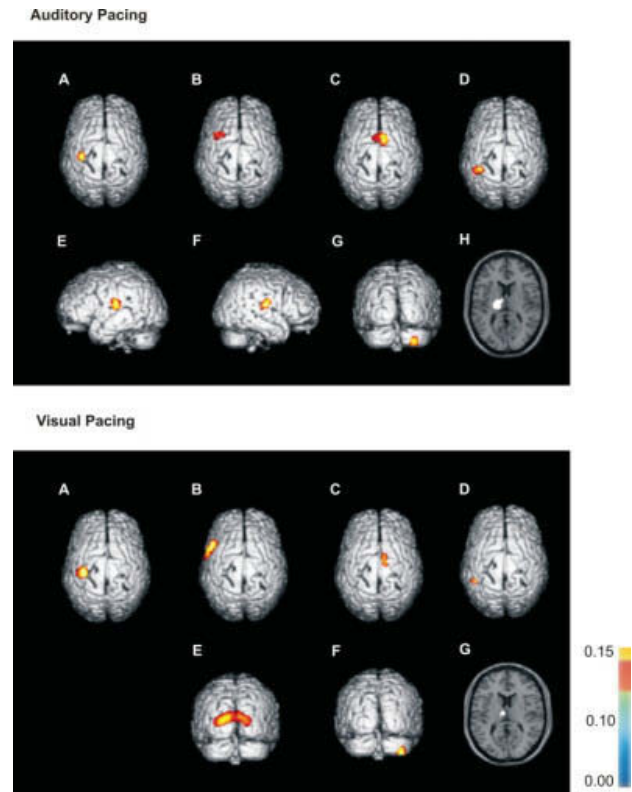
Because localization accuracy in brain areas remote from the MEG sensors is reduced, we investigated variation of individual thalamus coordinates as determined by the spatial distance between the individual source and its mean localization. In the auditory condition this distance varied to 0.6–23.2 mm for *x*-axis, 1.1–16.8 mm for *y*-axis, and 0.7–8.9 mm for *z*-axis. In the visual condition coordinates varied 1.4–10.2 mm for *x*-axis, 0.3–17.7 mm for *y*-axis, and 0.7–12.3 mm for *z*-axis.

Coordinates of the lateral PMC differed with respect to the pacing signal's modality. Although auditory pacing was associated with oscillatory activity of the dorsal PMC (PMd), visually paced movements yielded involvement of its ventral part (PMv; [Picard and Strick, 2001]. Statistical analysis of individual sources revealed that during visual pacing PMC was localized significantly more inferior as compared to auditory pacing (Wilcoxon test:  $Z = -2.09$ ,  $P = 0.03$ ). Other source localizations did not differ significantly ( $P > 0.5$ ). Mean source localizations are illustrated in Figure 2. Table I summarizes the appendant coordinates according to Talairach and Tournoux [1988] and the respective Brodmann Areas.

At pacing frequency power of bilateral STG was decreased during the visual condition as compared to auditory pacing. Vice versa, power of the OC source was decreased during auditory pacing in comparison to visual synchronization. No further significant power differences as a measure of local activity were evident at pacing frequency or at the alpha or beta range.

The analysis of the functional network interplay at alpha frequency suggested significantly stronger coherence between left STG and PMd during auditory pacing ( $Z = -2.1$ ;  $P = 0.04$ ) as compared to coherence between OC and PMv during visual pacing. In addition, coherence between left STG and PMd during auditory pacing was significantly increased as compared to visual synchronization ( $Z = -2.1$ ;  $P = 0.03$ ). At beta frequency, coherence between thalamus and PMv was significantly increased during visual pacing as compared to coherence between thalamus and PMd during auditory synchronization ( $Z = -2.2$ ,  $P = 0.03$ ). Accordingly, thalamus-PMv coherence during visual pacing was significantly increased in comparison to auditory pacing ( $Z = -2.4$ ;  $P = 0.01$ ). Absolute values of coherence strength are summarized in Figure 3. No further significant differences of brain dynamics were evident.

To investigate the relation between coherence and power on the one hand and behavioral synchronization ac-



**Figure 2.**

Mean source localizations identified during auditory and visual synchronization as determined by SPM99. Upper panel: (A) primary sensorimotor cortex (SI/M1), (B) dorsal premotor cortex (PMd), (C) supplementary motor area (SMA), (D) posterior parietal cortex (PPC), (E/F) superior temporal gyrus, (G) ipsilateral cerebellum, (H) thalamus. Lower panel: (A) primary sensorimotor cortex (SI/M1), (B) ventral premotor cortex (PMv), (C) supplementary motor area (SMA), (D) posterior parietal cortex (PPC), (E) occipital cortex (OC), (F) ipsilateral cerebellum, (G) thalamus. Please note that the source within SI/M1 was localized with respect to EDC. Sources within superior temporal sulcus and occipital cortex were localized with respect to the respective pacing signal. All other sources were identified with SI/M1 as reference region. Coherence strength is color coded: yellow indicates stronger coherence, whereas blue indicates weaker coherence. Please note that SPM99 has been used for visualization of mean source localizations, only. Maps do not represent any statistical comparison between the two pacing conditions.

curacy on the other hand correlation analyses were calculated across data from both synchronization conditions. The analysis reveals a linear relationship between coherence strength between thalamus and PMC at beta frequency and tap-to-pacer asynchrony ( $Rho = 0.51$ ,  $P = 0.03$ ; Fig. 4). No further significant correlation was evident.

**TABLE I. Talairach coordinates**

	X		Y		Z		BA	
	Auditory	Visual	Auditory	Visual	Auditory	Visual	Auditory	Visual
S1/M1	-36	-38	-22	-22	60	62	4	4
PMC	-32	-56	14	8	56	38	6	6
SMA	6	10	6	10	68	72	6	6
PPC	-44	-44	-42	-44	62	62	5	5
Thalamus	-16	-6	-18	-12	12	12	—	—
Cerebellum	32	38	-82	-80	-46	-50	—	—
STG left	-52	—	-14	—	18	—	42	—
STG right	60	—	-16	—	16	—	42	—
OC	—	-18	—	-96	—	10	—	18

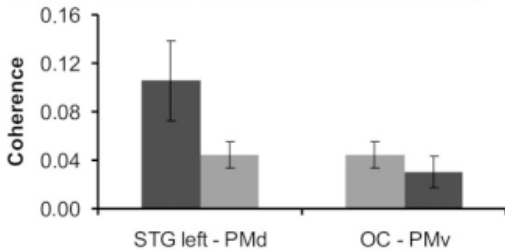
Talairach coordinates of identified brain sources subserving synchronization with respect to auditory and visual pacing and the respective Brodmann area.

**DISCUSSION**

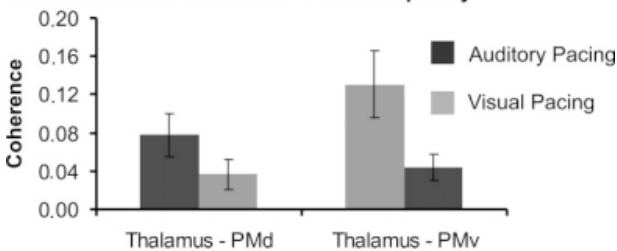
Timing accuracy in sensorimotor synchronization relies on the modality of the pacing signal. In particular, auditorily cued movements are related to larger tap-to-pacer asynchrony and smaller intertap variability as compared to visually paced movements. The present data suggest a functional dissociation of the premotor cortex by showing involvement of the PMv during visually paced synchronization and PMd during auditory paced movements. This

hypothesis is further supported by the observation that brain dynamics vary with respect to the pacing signal’s modality. In particular, visually cued movements were shown to be associated with stronger thalamus-PMv coherence at beta frequency, whereas auditory pacing was associated with stronger left STG-PMd interaction at alpha frequency. Thalamus-PMC coherence at beta frequency was correlated with tap-to-pacer asynchrony indicating that thalamo-premotor interplay subserves synchronization accuracy. These results suggest that modality dependent differences of sensorimotor synchronization are related to functional interaction in distinct brain networks.

**Cerebro-cerebral Coherence at alpha frequency**



**Cerebro-cerebral Coherence at beta frequency**

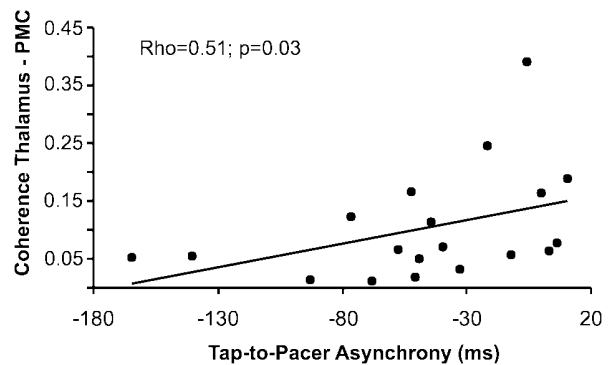


**Figure 3.**

Mean cerebrocerebral coherence associated with auditory and visual synchronization as a measure of functional interaction. Error bars indicate s.e.m. The figure indicates absolute coherence values for those connections showing significant differences between visual and auditory synchronization.

**Behavioral Data**

During both synchronization conditions the well-known tap-to-pacer asynchrony was evident. Although several studies tried to shed light on the foundations of this phenomenon, the underlying neurophysiological mechanisms



**Figure 4.**

Correlation between thalamus-PMC coherence at beta frequency and tap-to-pacer asynchrony. Please note that for the analysis data from auditorily and visually paced movements have been pooled.



are still poorly understood [for review see Aschersleben, 2002; Repp, 2005]. The present data reveal increased tap-to-pacer asynchrony during auditory pacing and increased intertap variability during visual pacing replicating previous findings [Jäncke et al., 2000; Kolers and Brewster, 1985; Penhune et al., 1998]. Interestingly, during visually cued synchronization subjects usually report stronger effort to correct for errors than during sensorimotor synchronization with respect to auditory stimuli [Kolers and Brewster, 1985]. Thus, it has been argued that during auditory pacing task execution might rely on the prediction of the pacing signal without explicit attention to single stimuli [Jäncke et al., 2000]. Conversely, during visual pacing subjects might particularly pay attention to the exact occurrence of the pacing signal suggesting that motor control in visually paced movements might be based on sensory processing. Accordingly, the significance of auditory cues for timed movements has been demonstrated during rehabilitation of patients with certain movement disorders like Parkinson's disease [McIntosh et al., 1997] suggesting that auditory cues may facilitate rhythmic movement execution. Interestingly enough, visual cues have been shown to be less effective in such facilitation [Patel et al., 2005; Repp and Penel, 2004].

Although the significance of the modality of external cues on motor behavior has been well established, the neural foundations of behavioral differences depending on the pacing signal's modality are less well understood.

### The Functional Brain Network

Synchronization of one's own movements with respect to a regular auditory pacing signal is associated with a cerebello-thalamo-cortical network as evidenced by fMRI [Chen et al., 2006; Jäncke et al., 2000; Lutz et al., 2000; Rao et al., 1997; Sadato et al., 1996] as well as by MEG studies [Pollok et al., 2005a,b). In this study, task execution yields a functional network comprising bilateral STG, contralateral S1/M1, PMC, SMA, PPC, and thalamus as well as the ipsilateral cerebellum replicating these previous findings. During visual pacing a source within the occipital cortex was detected instead of bilateral STG indicating that the pacing signal yields involvement of brain areas subserving its sensory processing. Although involvement of the cerebellum and thalamus in motor control has been evidenced in this study, we would like to stress that localization accuracy in brain areas remote from the MEG sensors is reduced as compared to the cortex. Thus, the exact localization within these structures should be interpreted with caution. However, previous studies have evidenced the feasibility of detecting coherent sources even in deep brain areas like thalamus and the cerebellum [e.g. Butz et al., 2006; Dalal et al., 2008].

Despite the similarities of brain networks underlying task execution, the present data suggest that depending on the pacing signal's modality different parts of PMC are

involved. Although auditory synchronization involved PMd, during visually paced movements a PMC source located inferior to the PMC source during auditory pacing was detected, suggesting functional dissociation of the premotor cortex.

### Functional Dissociation Between PMv and PMd

In general, the lateral PMC—in contrast to mesial parts—seems to be concerned with movements executed with respect to external stimuli [Gerloff et al., 1998; Halsband et al., 1994]. Anatomical [Jackson and Husain, 1996; Picard and Strick, 2001] as well as functional dissociation of PMd and PMv has been evidenced for visuomotor tasks using fMRI [Debaere et al., 2003; Hoshi and Tanji, 2006] and transcranial magnetic stimulation [TMS; Davare et al., 2006]. Although it should be stressed that the precise boundaries of PMv in humans are less well-defined than those of PMd [Picard and Strick, 2001], anatomical connections led to the hypothesis that PMv and PMd might be part of distinct networks underlying different aspects of motor control [Jackson and Husain, 1996]. Along this line it has been argued that PMd might play a role in movement preparation, whereas PMv might be particularly involved in the execution of visually guided movements [Jackson and Husain, 1996]. However, this explanation is at odds with the study of Jäncke et al. [2000] indicating increased PMv activation during auditory synchronization. Thus, these data do not support the hypothesis that PMv is exclusively related to visuomotor control. Alternatively, PMd has been related to movement planning and PMv to the online control of movement execution [for review see Jackson and Husain, 1996]. Along this line, a previous study investigating the neural substrates of visuomotor learning [Grafton et al., 2008] suggests that the PMd is part of a network associated with predictive motor control, whereas PMv is stronger activated when movement execution relies on feedback. The present data are in line with the hypothesis of a functional dissociation of the premotor cortex. Moreover, this study reveals further support for this assumption by showing distinct interaction patterns of PMd and PMv, respectively. In particular, during auditory pacing auditory-PMd interaction at alpha frequency was stronger as compared to visual pacing, whereas during visual pacing stronger thalamus-PMv coherence was evident in comparison to auditory pacing. Auditory-premotor interaction during synchronization with respect to musical rhythms has been demonstrated using fMRI [Chen et al., 2006, 2008]. These data indicate that with increasing metric salience of the auditory cue local activity of the PMd and the STG as well as the functional connectivity between both areas increases [Chen et al., 2006] leading to the hypothesis that PMd plays a crucial role for accurate timing of movements with respect to auditory cues. The present data corroborate the specific significance of auditory-premotor interaction for auditorily paced movements. As a second result, visual synchronization was associated with

stronger coherence between thalamus and PMv at beta frequency as compared to auditory pacing. It has been suggested that thalamo-cortical loops are crucial for decoding temporal information provided by sensory information [Klimesch et al., 2007]. Accordingly, visual synchronization might be related to sensory information processing by thalamo-premotor functional interaction.

All in all, the data imply that during auditory pacing subjects might rely on the prediction of the pacing signal, whereas during visual pacing subjects may pay stronger attention to the actual occurrence of the pacing signal instead of its prediction.

### Functional Significance of Coherence at Alpha and Beta Frequency

Interestingly, differences of functional interaction between left STG and PMd occurred at alpha frequency, whereas those between thalamus and PMv were evident at beta frequency. The exact functional significance of different frequency ranges is still a matter of debate. Traditionally, oscillations of the sensorimotor and occipital cortex at alpha frequency have been related to an idling state [for review see Miller, 2007]. But, growing evidence gave rise to the hypothesis that oscillatory coupling at this frequency might be key for coding of relevant information processing in the brain as well [reviewed in Miller, 2007]. The precise functional significance of oscillations at the alpha range for motor control has yet to be solved. Although previous data do not support a specific significance for movement execution [Klostermann et al., 2007], another study gave rise to the hypothesis that coherence at frequencies between 6 and 9 Hz—a frequency range that is quite close to that measured in the present data—might indicate a mechanism for intermittent motor control [Gross et al., 2002]. Interestingly, it was shown that during early stages of motor learning coherence at beta frequency prevails and decreases during the course of learning [Andres et al., 1999]. Thus, one might argue that functional interaction at beta frequency is related to control of complex movements, whereas coupling at alpha frequency might represent a marker of motor control associated with the execution of simple motor tasks—possibly based on predictive motor control. This interpretation is in line with the observation that visual synchronization is reported to be more demanding than auditory synchronization. Furthermore, it fits the hypothesis that auditory synchronization relies on the generation of an internal movement rhythm [Jäncke et al., 2000]. Further evidence for this assumption comes from the present data showing a significant correlation between thalamus–PMv interaction and tap-to-pacer asynchrony at 20 Hz. Thus, stronger thalamus–PMv interaction at the beta range seems to be associated with more precise synchronization supporting the hypothesis that 20 Hz coherence might reflect feedback related motor control.

### CONCLUSION

The present data support the hypothesis that modality dependent differences of synchronization accuracy are associated with functional interaction in distinct brain networks. Although auditory synchronization involves dorsal parts of the premotor cortex, visually paced movements are associated with ventral premotor cortex involvement. Thus, the present data suggest that involvement of PMd might reflect predictive motor control, although PMv may subserve feedback related motor control.

### ACKNOWLEDGMENTS

We would like to thank Erika Rädisch for her technical support during MRI scans.

### REFERENCES

- Andres FG, Gerloff C (1999): Coherence of sequential movements and motor learning. *J Clin Neurophysiol* 16:520–527.
- Andres FG, Mima T, Schulman AE, Dichgans J, Hallett M, Gerloff C (1999): Functional coupling of human cortical sensorimotor areas during bimanual skill acquisition. *Brain* 122:855–870.
- Aschersleben G (2002): Temporal control of movements in sensorimotor synchronization. *Brain Cognit* 48:66–79.
- Aschersleben G, Gehrke J, Prinz W (2001): Tapping with peripheral nerve block. *Exp Brain Res* 136:331–339.
- Billon M, Semjen A, Cole J, Gauthier G (1996): The role of sensory information in the production of periodic finger-tapping sequences. *Exp Brain Res* 110:117–130.
- Butz M, Timmermann L, Gross J, Pollok B, Dirks M, Hefter HAS (2006): Oscillatory coupling in writing and writer's cramp. *J Physiol (Paris)* 99:14–20.
- Chen JL, Zatorre RJ, Penhune VB (2006): Interactions between auditory and dorsal premotor cortex during synchronization to musical rhythms. *Neuroimage* 32:1771–1781.
- Chen JL, Penhune VB, Zatorre RJ (2008): Moving on time: brain network for auditory-motor synchronization is modulated by rhythm complexity and musical training. *J Cognit Neurosci* 20:226–239.
- Dalal SS, Guggisberg AG, Edwards E, Sekihara K, Findlay AM, Canolty RT, Berger MS, Knight RT, Barbaro NM, Kirsch HE, Nagarajan SS (2008): Five-dimensional neuroimaging: Localization of the time-frequency dynamics of cortical activity. *Neuroimage* 40:1686–1700.
- Davare M, Andres M, Cosnard G, Thonnard JL, Olivier E (2006): Dissociating the role of ventral and dorsal premotor cortex in precision grasping. *J Neurosci* 26:2260–2268.
- Debaere F, Wenderoth N, Sunaert S, Van Hecke P, Swinnen SP (2003): Internal vs external generation of movements: differential neural pathways involved in bimanual coordination performed in the presence or absence of augmented visual feedback. *Neuroimage* 19:764–776.
- Drawing K, Stenneken P, Cole J, Prinz W, Aschersleben G (2004): Timing of bimanual movements and deafferentation: Implications for the role of sensory movement effects. *Exp Brain Res* 158:50–57.

- Fries P (2005): A mechanism for cognitive dynamics: Neuronal communication through neuronal coherence. *Trends Cognit Sci* 9:474–480.
- Gerloff C, Richard J, Hadley J, Schulman AE, Honda M, Hallett M. (1998): Functional coupling and regional activation of human cortical motor areas during simple, internally paced and externally paced finger movements. *Brain* 121:1513–1531.
- Grafton ST, Schmitt P, Van Horn J, Diedrichsen J (2008): Neural substrates of visuomotor learning based on improved feedback control and prediction. *Neuroimage* 39:1383–1395.
- Gross J, Kujala J, Hamalainen M, Timmermann L, Schnitzler A, Salmelin R (2001): Dynamic imaging of coherent sources: Studying neural interactions in the human brain. *Proc Natl Acad Sci USA* 98:694–699.
- Gross J, Timmermann L, Kujala J, Dirks M, Schmitz F, Salmelin R, Schnitzler A (2002): The neural basis of intermittent motor control in humans. *Proc Natl Acad Sci USA* 99:2299–2302.
- Gross J, Pollok B, Dirks M, Timmermann L, Butz M, Schnitzler A (2005): Task-dependent oscillations during unimanual and bimanual movements in the human primary motor cortex and SMA studied with magnetoencephalography. *Neuroimage* 26:91–98.
- Halsband U, Matsuzaka Y, Tanji J (1994): Neuronal activity in the primate supplementary, pre-supplementary and premotor cortex during externally and internally instructed sequential movements. *Neurosci Res* 20:149–155.
- Hoshi E, Tanji J (2006): Differential involvement of neurons in the dorsal and ventral premotor cortex during processing of visual signals for action planning. *J Neurophysiol* 95:3596–3616.
- Jackson SR, Husain M (1996): Visuomotor functions of the lateral pre-motor cortex. *Curr Opin Neurobiol* 6:788–795.
- Jäncke L, Loose R, Lutz K, Specht K, Shah NJ (2000): Cortical activations during paced finger-tapping applying visual and auditory pacing stimuli. *Cogn Brain Res* 10:51–66.
- Jerbi K, Lachaux JP, N'Diaye K, Pantazis D, Leahy RM, Garnero L, Baillet S (2007): Coherent neural representation of hand speed in humans revealed by MEG imaging. *Proc Natl Acad Sci USA* 104:7676–7681.
- Klimesch W, Sauseng P, Hanslmayr S (2007): EEG alpha oscillations: The inhibition-timing hypothesis. *Brain Res Rev* 53:63–88.
- Klostermann F, Nikulin VV, Kuhn AA, Marzinzik F, Wahl M, Pogosyan A, Kupsch A, Schneider GH, Brown P, Curio G (2007): Task-related differential dynamics of EEG alpha- and beta-band synchronization in cortico-basal motor structures. *Eur J Neurosci* 25:1604–1615.
- Kolers PA, Brewster JM (1985): Rhythms and responses. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 11:150–167.
- Lutz K, Specht K, Shah NJ, Jäncke L (2000): Tapping movements according to regular and irregular visual timing signals investigated with fMRI. *Neuroreport* 11:1301–1306.
- Manganotti P, Gerloff C, Toro C, Katsuta H, Sadato N, Zhuang P, Leocani L, Hallett M (1998): Task-related coherence and task-related spectral power changes during sequential finger movements. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 109:50–62.
- McIntosh GC, Brown SH, Rice RR, Thaut MH (1997): Rhythmic auditory-motor facilitation of gait patterns in patients with Parkinson's disease. *J Neurol Neurosurg Psychiatry* 62:22–26.
- Miller R (2007): Theory of the normal waking EEG: From single neurones to waveforms in the alpha, beta and gamma frequency ranges. *Int J Psychophysiol* 64:18–23.
- Myers LJ, Lowery M, O'Malley M, Vaughan CL, Heneghan C, St Clair Gibson A, Harley YX, Sreenivasan R (2003): Rectification and non-linear pre-processing of EMG signals for cortico-muscular analysis. *J Neurosci Methods* 124:157–165.
- Oldfield RC (1971): The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. *Neuropsychologia* 9:97–113.
- Patel AD, Iversen JR, Chen Y, Repp BH (2005): The influence of metricity and modality on synchronization with a beat. *Exp Brain Res* 163:226–238.
- Penhune VB, Zatorre RJ, Evans AC (1998): Cerebellar contributions to motor timing: A PET study of auditory and visual rhythm reproduction. *J Cognit Neurosci* 10:753–765.
- Picard N, Strick PL (2001): Imaging the premotor areas. *Curr Opin Neurobiol* 11:663–672.
- Pollok B, Gross J, Müller K, Aschersleben G, Schnitzler A (2005a): The cerebral oscillatory network associated with auditorily paced finger movements. *Neuroimage* 24:646–655.
- Pollok B, Sudmeyer M, Gross J, Schnitzler A (2005b): The oscillatory network of simple repetitive bimanual movements. *Brain Res Cogn Brain Res* 25:300–311.
- Pollok B, Gross J, Kamp D, Schnitzler A (2008): Evidence for anticipatory motor control within a cerebello-diencephalic-parietal network. *J Cognit Neurosci* 20:828–840.
- Rao S, Harrington DL, Haaland KY, Bobholz JA, Cox RW, Binder JR (1997): Distributed neural systems underlying the timing of movements. *J Neurosci* 17:5528–5535.
- Repp BH (2005): Sensorimotor synchronization: A review of the tapping literature. *Psychon Bull Rev* 12:969–992.
- Repp BH, Penel A (2004): Rhythmic movement is attracted more strongly to auditory than to visual rhythms. *Psychol Res* 68:252–270.
- Sadato N, Campbell G, Ibanez V, Deiber M, Hallett M (1996): Complexity affects regional cerebral blood flow change during sequential finger movements. *J Neurosci* 16:2691–2700.
- Schnitzler A, Gross J (2005): Normal and pathological oscillatory communication in the brain. *Nat Neurosci Rev* 6:285–296.
- Serrien DJ, Brown P (2003): The integration of cortical and behavioural dynamics during initial learning of a motor task. *Eur J Neurosci* 17:1098–1104.
- Stenneken P, Aschersleben G, Cole J, Prinz W (2002): Self-induced versus reactive triggering of synchronous movements in a deafferented patient and control subjects. *Psychol Res* 66:40–49.
- Talairach J, Tournoux P. 1988. Co-planar Stereotaxic Atlas of the Human Brain: 3-Dimensional Proportional System—An Approach to Cerebral Imaging. New York: Thieme Medical Publishers.
- Toma K, Mima T, Matsuoka T, Gerloff C, Ohnishi T, Koshy B, Andres F, Hallett M (2002): Movement rate effect on activation and functional coupling of motor cortical areas. *J Neurophysiol* 88:3377–3385.
- Varela F, Lachaux JP, Rodriguez E, Martinerie J (2001): The brain-web: Phase synchronization and large-scale integration. *Nat Rev Neurosci* 2:229–239.