

Musique et imagerie fonctionnelle cérébrale

PAR ARNAUD COEZ

Les techniques d'imagerie cérébrale fonctionnelle, en particulier l'IRM fonctionnelle (IRMf), commencent à nous révéler les circuits corticaux impliqués dans l'écoute musicale, différents de ceux spécialisés dans l'analyse du langage. L'IRMf a également permis d'apporter des explications sur les mécanismes aboutissant à des dons particuliers pour la musique (oreille absolue), ou au contraire à une incapacité d'écoute musicale (amusie). Elle a enfin montré que le plaisir ou le déplaisir liés à l'écoute musicale passaient par les mêmes circuits émotionnels que ceux mis en jeu au cours de l'alimentation ou de l'activité sexuelle.

Arnaud Coez, audioprothésiste et en même temps auteur de brillants travaux de recherche utilisant l'IRMf (CEA-INSERM U797, Neuroimagerie et Psychiatrie, Paris, France, et Laboratoire de Correction Auditive, Paris, France), nous résume l'état d'avancée des recherches dans ce domaine, recherches pouvant servir de fondement à l'éducation auditive des personnes sourdes porteuses de prothèses auditives ou d'implants cochléaires.

La musique intrigue. Pas tout à fait un langage, elle répond néanmoins à certaines règles. Tout comme un langage, elle est composée d'une succession d'événements acoustiques. Souvent considérée comme un fait culturel des plus aboutis, un érudit comme Georges Steiner ne manquerait pas de nous rappeler aussitôt qu'elle est aussi présente sur les champs de bataille et dans les moments les plus troubles de notre histoire.

Effectivement, elle est aussi un fabuleux outil de conditionnement des comportements humains. Les gens du marketing l'ont bien compris, les musiques d'ambiance dans certaines chaînes de magasins ont le pouvoir de conditionner les comportements d'achats des consommateurs. Elle est également capable de provoquer des émotions et des sentiments violents. La musique d'un film nous renseigne sur l'action et les sentiments éprouvés par les acteurs au delà des mots et des regards qu'ils peuvent échanger. De plus, autant il nous est possible de "fermer les yeux" sur certains événements, autant il nous est impossible de ne pas entendre. Ulysse pris soin de faire couler de la cire dans les oreilles de ses marins pour traverser le chant des sirènes.

La musique ne laisse que très rarement indifférent l'auditeur (sauf dans le cas de certaines pathologies). Par contre, son interprétation peut être très différente d'un individu à l'autre. Il suffit d'écouter les commentaires des spectateurs à la fin d'un concert pour se rendre compte de son caractère équivoque. Cette analyse des morceaux écoutés semble sous la dépendance de l'expérience musicale acquise. Magie de la musique qui

n'a pas l'intelligibilité du discours, mais qui fait sens. Magie que les neuro-scientifiques essaient difficilement de percer avec les outils à leur disposition. L'électro-physiologie et la magnéto-encéphalographie sont des techniques qui permettent de renseigner le scientifique sur les temps de conduction de l'influx nerveux mais avec une résolution spatiale toute relative. L'imagerie par tomographie à émission de positons à l'eau marquée à l'oxygène 15 (TEP H215O) et l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf) permettent de localiser les aires cérébrales engagées dans un processus d'écoute tel que la musique, mais avec une très faible résolution temporelle (on ne sait pas quelle structure a été engagée avant telle autre).

Ces deux dernières techniques reposent sur la propriété que lors de la réalisation d'une action, les aires du cerveau impliquées dans la réalisation de cette tâche voient leur débit sanguin cérébral augmenter localement. Il est évident que loin d'expliquer la musique dans son ensemble, ces techniques permettent d'explorer les circuits cérébraux engagés dans l'analyse de la musique. Pour espérer obtenir des réponses à des questions qui devront être bien délimitées et définies, il est utile de posséder un paradigme expérimental robuste, avec des paramètres bien contrôlés.

LE SYSTÈME AUDITIF EST ORGANISÉ COMME UN CLAVIER DE PIANO : LA TONOTOPIE

L'une des premières expériences dite d'activation réa-

lisée (Lauter et al., 1985) en TEP H2150 a permis de mettre en évidence l'**organisation tonotopique des aires auditives primaires du cerveau humain**. Effectivement, une des propriétés fondamentale de notre système auditif est d'être organisé, de la cochlée aux aires auditives primaires comme un clavier de piano. Chaque région de la cochlée est davantage sensible à un ton en particulier. Des expériences de neuro-anatomie in vivo chez l'animal avaient permis de mettre en évidence que certaines régions des aires auditives étaient plus sensibles à certains tons que d'autres (Walzl, 1947). Ces techniques sont malheureusement invasives et elles sont donc difficilement utilisables chez l'homme vivant !

L'imagerie fonctionnelle cérébrale a permis chez l'homme de séparer dans les aires auditives primaires un ton pur de 500 Hz d'un autre ton pur de 4 000 Hz. La fréquence 500 Hz est traitée dans des régions latérales et antérieures du cortex auditif primaire alors que la fréquence 4 000 Hz est analysée dans des régions plus médiales et postérieures. Cette expérience a pu être répliquée plus récemment en IRMf (Bilecen et al., 1998).

REPRÉSENTATION DU TEMPS ET DE LA FRÉQUENCE

Cette différence de traitement des paramètres acoustiques de base a été explorée plus avant par (Zatorre and Belin, 2001) en faisant varier un paramètre acoustique quand tous les autres demeuraient fixes. Ainsi, l'écoute de stimuli qui ont des écarts constants de fréquence mais qui ont des durées différentes et de stimuli qui ont des écarts de fréquences différents mais des durées identiques engendrent des patterns d'activation différents. Les augmentations de débit sanguin cérébral, dans les deux cas, sont bilatérales mais prédominent à droite pour l'analyse fréquentielle et à gauche pour l'analyse temporelle. De plus, les activations liées au facteur temps sont situées dans des régions temporales plus postérieures (gyrus de Heschl) que les activations liées au facteur fréquentiel (gyrus temporal supérieur et sillon temporal supérieur). Les méthodes de physiologie avaient permis chez l'animal d'établir que les neurones spécialisés dans le traitement des informations temporelles étaient plus nombreux à gauche qu'à droite. L'imagerie fonctionnelle cérébrale permet de confirmer qu'il en est de même chez l'homme.

Ce même type de paradigme expérimental qui utilise un type de stimulus sonore en maintenant fixes tous les paramètres acoustiques et en ne modifiant le signal que dans une dimension, permettrait d'explorer une notion acoustique complexe comme le timbre d'un instrument.

Revue de la littérature : écoute musicale chez l'enfant implanté cochléaire

Trehub SE, Vongpaisal T, Nakata T. Music in the lives of deaf children with cochlear implants. Ann N Y Acad Sci. 2009; 1169: 534-42.

University of Toronto, Mississauga, Ontario, Canada. sandra.trehub@utoronto.ca

Cette revue de la littérature fait le point sur l'écoute musicale des enfants implantés. Les implants cochléaires actuels fournissent de bonnes informations temporelles mais un moins bon codage spectral. Ils permettent en général de bien percevoir les phrases dans un environnement silencieux mais restent peu performants pour transmettre la richesse et la complexité spectrale de la musique. En conséquence, beaucoup de patients implantés à l'âge adulte jugent leur capacité d'écoute musicale décevante. À l'inverse, les enfants nés sourds et implantés avant l'âge de 2 ans trouvent souvent la musique intéressante et plaisante. Ils reconnaissent les chansons populaires qu'ils entendent régulièrement, y compris lorsque que les paroles de la chanson ont été retirées tout en conservant intacts ses caractéristiques musicales. Ils reconnaissent aussi les thèmes musicaux de leurs émissions télévisées favorites présentées soit en version originale intacte soit dans une version dégradée. La motivation des enfants implantés pour l'écoute musicale ou pour la prosodie (mélodie du discours) est évidente bien avant qu'ils comprennent le langage. Dans les mois qui suivent l'implantation, ils préfèrent le chant au silence, la voix de leur mère à d'autres voix adultes, et les sons de leur langue maternelle à ceux d'autres langues. Une tâche importante des futures recherches dans ce domaine sera de faire la part entre les contributions relatives des capacités de perception et de la motivation dans les différences apparentes de capacité d'écoute musicale entre enfants et adultes implantés cochléaires. ❖

*Revue de la littérature réalisée par
le Pr Vincent COULOIGNER*

Effectivement, le "timbre" est ce qui permet de différencier une même note jouée par des instruments différents. Un même "do" joué par un piano ou un violon ont un temps d'attaque, une répartition fréquentielle et un flux spectral différents et "sonnent" donc différemment. Un "do" dont tous les paramètres de timbre seraient fixes et dont on ne ferait varier par exemple que la composante "temps d'attaque" permettrait d'évaluer les structures cérébrales impliquées dans le traitement de ce paramètre acoustique. Cette expérience pourrait alors être refaite en maintenant fixe le temps d'attaque

mais en faisant varier la répartition fréquentielle... Dans ce type d'approche, il a été retrouvé que les composantes temporelles, liées au temps d'attaque, sont préférentiellement traitées dans le cortex temporal gauche par rapport aux composantes fréquentielles (voir figure en fin d'article).

OREILLE ABSOLUE ET FACULTÉS INDIVIDUELLES

Nous sommes tous égaux mais certains sont plus égaux que d'autres et sont capables de développer des facultés particulières. L'oreille absolue en est un bon exemple. Avoir l'oreille absolue est la capacité d'un individu à nommer la hauteur d'un son sans avoir besoin d'une note de référence qui lui servirait de base de comparaison. Plus besoin de donner le "La". Dans ce phénomène, l'oreille a pourtant peu d'influence. Ce sont des mécanismes beaucoup plus centraux qui sont engagés. Ce modèle est particulièrement intéressant à étudier car il y a à la fois une prédisposition génétique (Zatorre, 2003a, b), qui permet de développer cette faculté mais qui ne serait rien sans un certain entraînement dès le plus jeune âge (Baharloo et al., 2000; Miyazaki, 1988). Ainsi, le modèle neuro-biologique de "l'oreille absolue" permet à la fois d'étudier les interactions entre les mécanismes génétiques, leur rôle dans le développement du cerveau et l'influence de facteurs environnementaux et comportementaux sur le développement de cette faculté.

Une des premières étapes en imagerie a été de mettre en évidence le réseau neural qui permettrait de distinguer un groupe d'auditeurs musiciens à l'oreille absolue d'un groupe de musiciens à "l'oreille relative", c'est-à-dire qui ont besoin d'une note de référence pour identifier la note jouée (Zatorre et al., 1998). Le débit sanguin cérébral (DSCr) a été enregistré dans ces deux groupes de musiciens, soit lors d'une écoute passive de paires de notes, soit lors d'une condition d'écoute active durant laquelle l'auditeur a à évaluer l'écart tonal entre deux notes. L'hypothèse sous jacente est que les musiciens à l'oreille absolue engageraient d'emblée leur faculté d'identification des notes lors de l'écoute passive des notes par rapport au groupe de musiciens à l'oreille relative. Ce qui a été trouvé est qu'effectivement, des musiciens à l'oreille absolue présentaient des activations cérébrales supplémentaires par rapport aux musiciens à l'oreille relative dans des aires frontales. De plus, lors de la tâche active, il n'y avait pas de différences significatives entre les deux groupes. Cette aire frontale loin d'être "l'aire de l'oreille absolue" est une aire cérébrale connue pour établir et maintenir en mémoire des associations (Petrides et al., 1995) entre par exemple une note, la hauteur d'un son et un mot ou une

image ou la production d'une note par un instrument particulier (Zatorre and Beckett, 1989). Ce code appris permet une réponse rapide et appropriée lors de la présentation du stimulus. De plus, les musiciens à l'oreille absolue présentent une asymétrie anatomique dans la partie postérieure du gyrus temporal supérieur par rapport aux autres musiciens (Keenan et al., 2001; Schlaug et al., 1995). Des asymétries dans cette région du cerveau ont été décrites comme existantes avant la naissance (Witelson and Pallie, 1973), ce qui peut laisser supposer une prédisposition génétique de cette faculté, mais qui demeure dépendante de l'entraînement musical acquis.

AMUSIE

Inversement, certains sujets qui représentent malgré tout 4% de la population, ont des difficultés à éprouver du plaisir en écoutant de la musique ou en tentant de la produire (Kalmus and Fry, 1980). Ces personnes sont dites atteintes d'amusie congénitale (Ayotte et al., 2002) ce qui les empêche de développer des aptitudes musicales de base. Ils ont des difficultés à détecter des variations de hauteur dans les mélodies de base. Ils sont incapables de reconnaître et de produire des airs familiers et ils ont des difficultés à détecter des fausses notes (Ayotte et al., 2002). Tous les cas d'amusie congénitale connus, qui ne sont pas le fruit d'un accident vasculaire cérébral, ont échoué dans l'acquisition d'une perception et d'une reconnaissance musicale malgré un passé neurologique normal tant sur le plan de la mémoire que de l'intelligence, de l'écoute et de la compréhension du langage. Cette atteinte neurologique ne semble donc affecter que la perception de la musique puisque ces personnes ont une perception normale de la parole et de la prosodie.

Ce modèle neurobiologique laisse à penser que musique et parole sont traitées en partie par deux réseaux neuronaux distincts, puisque ces personnes ne rencontrent aucune difficulté autre dans leur vie quotidienne... et elles ne prennent conscience de ce trouble, parfois, qu'à des âges très avancés. Une étude réalisée en IRM par une technique anatomique dite voxel par voxel (VBM) a pu préciser les régions cérébrales impliquées dans ce trouble de traitement central de l'information sonore. Les sujets amusiques présentent une diminution de matière blanche dans le gyrus frontal inférieur droit par rapport à des sujets contrôles (Hyde et al., 2006)... loin des aires du langage qui sont d'avantage latéralisées à gauche. De plus, l'amusie congénitale serait caractérisée par un défaut de traitement central de la hauteur alors que les processus centraux de traitement temporel semblent conservés (Foxton et al., 2006; Hyde and Peretz, 2004).

SE RAPPELER UN AIR

Nous sommes capables de percevoir la musique, mais nous sommes aussi capables de nous la rappeler, l'imaginer jusqu'à la fredonner. Nous avons donc une représentation interne de cette musique qui nous permet de la revivre. Quels sont les circuits neuronaux mis en jeu ?

L'imagerie fonctionnelle cérébrale est le moyen idéal d'objectiver ce phénomène et de décrire les réseaux de neurones impliqués. Le fait de pouvoir entendre un air musical mentalement sans qu'il y ait une source extérieure qui la produise peut laisser supposer que les mêmes réseaux neuronaux soient impliqués que lors de la perception d'une source musicale. Si les processus de perception et d'imagination musicales sont les mêmes, alors des lésions neurologiques auront des répercussions comparables sur les deux processus étudiés. Inversement, si les processus étudiés sont différents, une lésion aura un impact différent sur les capacités de perception et d'imagination. Il est bien établi que des lésions du gyrus temporal supérieur droit, une région du lobe temporal, induit un déficit perceptif lors de tests musicaux (Zatorre et al., 2002). Lorsque des patients ayant des lésions du lobe temporal droit sont testés, ils présentent des difficultés comparables de perception et d'imagination d'un air musical. Inversement, quand la lésion touche le lobe temporal gauche, alors ces patients n'ont que très peu de difficultés à réaliser ces tests lors de la perception ou de l'imagination des airs musicaux. Une série d'études en imagerie fonctionnelle a permis de conforter ces observations. Effectivement, des auditeurs qui ont à réaliser une tâche de jugement de hauteur d'un son soit en l'écoutant à partir d'une source sonore externe, soit en l'imaginant mentalement présentent des augmentations bilatérales de débit sanguin cérébral dans le gyrus temporal supérieur. Ces augmentations de débit sont comparables, que ce soit en écoutant réellement à partir de la source externe ou en imaginant les sons (Zatorre, 1996). Cette augmentation de DSCr dans le cortex auditif en l'absence de signal sonore permet de confirmer que les aires cérébrales sensorielles impliquées dans la perception participent également aux processus d'imagination. Une deuxième expérience a été conduite dans laquelle le sujet avait à imaginer mentalement la suite d'une mélodie familière après en avoir écouté les premières notes. Lors de la phase d'imagination de l'air, des augmentations de DSCr ont été enregistrées bilatéralement dans des régions du GTS comparables à celles observées lors de l'écoute réelle des premières notes de l'air musical (Halpern and Zatorre, 1999).

Dans une troisième série d'expériences en IRMf, des auditeurs avaient à imaginer le timbre d'instruments de musique qui leur était désigné par écrit, ou à les écouter réellement. Les données recueillies en IRMf

allaient dans le même sens que les études précédentes. Les régions cérébrales impliquées lors de l'imagination du timbre des instruments étaient les mêmes que celles impliquées lors de leur écoute réelle. Aussi, quand nous faisons l'expérience d'un air imaginé, nous utilisons une partie du système neural engagé dans les processus de perception.

EMOTIONS

Parmi les facteurs qui contribuent à la difficulté d'étudier les émotions et la musique de façon scientifique, est que les réponses émotionnelles d'un individu à l'autre à l'écoute de la musique sont hétérogènes car elles dépendent du contexte dans lequel elles sont perçues, de l'éducation musicale du sujet, et de son passé socio-culturel. Cela représente une difficulté sérieuse pour pouvoir étudier les réponses émotionnelles à la musique. Un moyen de contourner cette difficulté a été de demander à des sujets de porter un jugement sur des morceaux de musique qui sonnaient plus ou moins "faux". Bien que les sujets aient d'une façon générale des difficultés à rendre compte d'un sentiment général homogène lors de l'écoute d'un morceau de musique, ils sont assez d'accord entre eux pour juger désagréables des airs joués faux. Les auteurs de ces études de neuroimagerie (Blood et al., 1999) ont donc créé des batteries d'airs de musique joués de plus en plus "faux" et qui étaient donc de plus en plus déplaisants. Les sujets bénéficiaient d'une imagerie pendant l'écoute de ces différents morceaux de musique plus ou moins faux qu'ils avaient à juger comme plus ou moins plaisants. Les circuits neuronaux sollicités en faisant croître ou décroître les dissonances, ont permis de mettre en évidence une corrélation avec des augmentations de DSC respectivement dans les aires parahippocampiques (dissonance) et orbitofrontales (consonance). Ces structures paralimbiques sont situées entre des aires associatives et le système limbique c'est-à-dire au carrefour des représentations cérébrales cognitives, perceptives et émotionnelles. Les aires orbito-frontales et parahippocampiques sont connues pour être impliquées dans des jugements de plaisir et de déplaisir (Damasio, 1996; Dias et al., 1996; Hornak et al., 1996; Lane et al., 1997).

Il semblerait donc que l'effet émotionnel véhiculé par la musique soit traité par les mêmes aires cérébrales que des émotions créées par d'autres types de stimulations ou de situations. De plus, les aires cérébrales qui sont activées quand l'air est juste sont accompagnées d'une diminution de l'activité cérébrale dans des régions cérébrales activées quand l'air est faux. Ce type de phénomène suggère une interaction fonctionnelle entre des régions cérébrales engagées dans des émotions contraires. Quand la musique provoque une réaction

émotionnelle positive, elle inhibe les circuits neuronaux impliqués dans des réactions émotionnelles d'une autre nature.

Une autre façon d'étudier objectivement l'émotion ressentie face à un morceau de musique est d'étudier une population d'auditeurs capables de frissonner à l'écoute de certains morceaux de musique. Ce frisson à l'écoute de la musique est bien documenté par des études objectives, qui utilisent comme marqueur la mesure du changement de rythme cardiaque, du rythme respiratoire, le tonus musculaire (Krumhansl, 1997)... Ce frisson est vécu comme une émotion très positive et il est parfois décrit comme un moment d'extase ou d'euphorie par de nombreux individus. L'étude en imagerie a consisté à comparer une population capable d'éprouver ce frisson à l'écoute d'un morceau de musique par rapport à une population qui ne l'éprouvait pas. Le rythme respiratoire, le rythme cardiaque et la tension musculaire furent enregistrés pour s'assurer que l'émotion était vécue par le patient pendant le scan lorsqu'il écoutait le morceau de musique. Le circuit neuronal que cette expérience en TEP H2150 a permis de mettre en évidence engage le mésencéphale dorsal, le striatum ventral (noyau acumbens), l'insula et le cortex orbito-frontal. De plus, une région comme l'amygdale, engagées habituellement dans les sentiments de peur et d'émotions négatives voit son activité d'autant plus diminuer que le frisson est intense et donc le plaisir intense. L'amygdale reçoit des afférences inhibitrices du noyau acumbens, ce qui peut laisser penser que la diminution de l'activité de l'amygdale est la conséquence de l'augmentation d'activité dans le noyau acumbens.

Ce même schéma d'activation/inactivation a été retrouvé dans des expériences portant sur l'état d'euphorie provoquée par l'administration de cocaïne chez des sujets dépendants (Kester et al., 1991). Des études chez l'animal montrent également l'implication de ces régions en réponse à des stimulations plaisantes, alimentaires ou sexuelles (Pfaus et al., 1995; Schilstrom et al., 1998). Ainsi, l'émotion "plaisante" suscitée par la musique semble engager des aires cérébrales comparables à celles engagées dans d'autres types de plaisirs.

La musique est une production humaine qui peut procurer du plaisir en sollicitant des aires cérébrales sous corticales à partir d'influx en provenance du néo-cortex. Une lésion des aires corticales qui permet la perception sonore abolirait également la réaction émotionnelle (Peretz et al., 2001). Mais l'appréciation de la musique et de ses plaisirs, dépend d'un individu à l'autre des apprentissages musicaux, de la culture, de facteurs sociaux qui expliquerait pourquoi tous les auditeurs n'éprouvent pas le même frisson lors de l'écoute du même extrait musical.

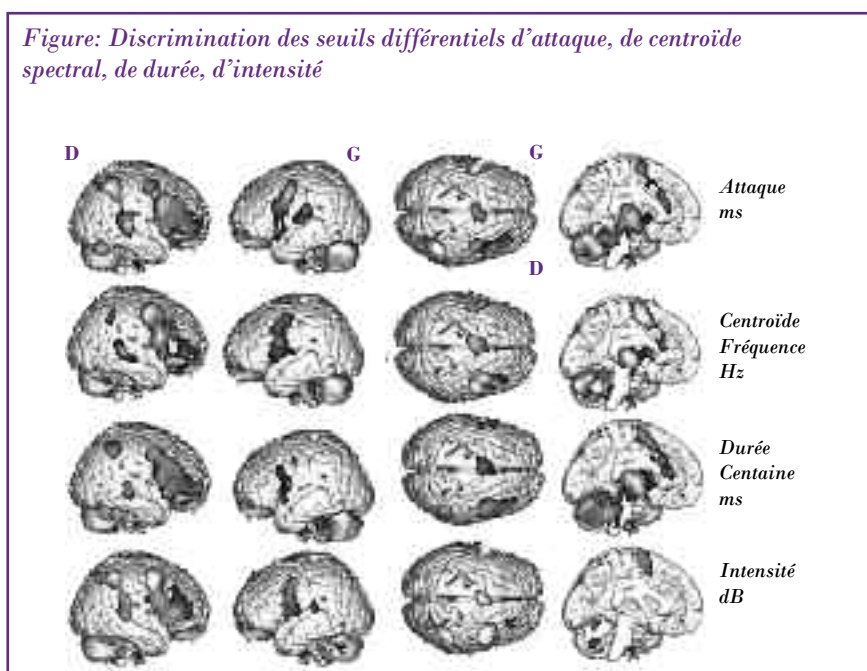
CONCLUSION

L'imagerie fonctionnelle cérébrale permet de soulever une partie du voile sur le fonctionnement cérébral lors de l'écoute de la musique, de la perception des notes aux émotions qu'elle peut susciter. Loin de tout expliquer, elle permet de préciser les réseaux neuronaux impliqués. Elle améliore notre connaissance du vivant. Elle permet de préciser des mécanismes pathologiques (amusie). Elle permettrait également d'évaluer d'éventuelles stratégies thérapeutiques telles que la musico-thérapie utilisée dans certaines pathologies ou la perception de la musique au travers d'un implant cochléaire... ❖

Arnaud COEZ, Audioprothésiste

Si un réseau attentionnel auditif est engagé dans les 4 études, il est modulé en fonction du paramètre acoustique étudié. Ainsi, par exemple, la détection des variations d'intensité (Belin et al., 1998; Belin et al., 2002) ne requiert pas l'implication d'un réseau sous cortical présent pour les autres paramètres psycho-acoustiques étudiés ou encore la détection des temps d'attaque engage plus largement une région temporale à gauche que dans les autres études (Coez, 2009).

Figure: Discrimination des seuils différentiels d'attaque, de centroïde spectral, de durée, d'intensité



Références

- ♦ Ayotte, J., Peretz, I., Hyde, K., 2002. Congenital amusia: a group study of adults afflicted with a music-specific disorder. *Brain* 125, 238-251.
- ♦ Baharloo, S., Service, S.K., Risch, N., Gitschier, J., Freimer, N.B., 2000. Familial aggregation of absolute pitch. *Am J Hum Genet* 67, 755-758.
- ♦ Belin, P., McAdams, S., Smith, B., Savel, S., Thivard, L., Samson, S., Samson, Y., 1998. The functional anatomy of sound intensity discrimination. *J Neurosci* 18, 6388-6394.
- ♦ Belin, P., McAdams, S., Thivard, L., Smith, B., Savel, S., Zilbovicius, M., Samson, S., Samson, Y., 2002. The neuroanatomical substrate of sound duration discrimination. *Neuropsychologia* 40, 1956-1964.
- ♦ Bilecen, D., Scheffler, K., Schmid, N., Tschopp, K., Seelig, J., 1998. Tonotopic organization of the human auditory cortex as detected by BOLD-fMRI. *Hear Res* 126, 19-27.
- ♦ Blood, A.J., Zatorre, R.J., Bermudez, P., Evans, A.C., 1999. Emotional responses to pleasant and unpleasant music correlate with activity in paralimbic brain regions. *Nat Neurosci* 2, 382-387.
- ♦ Coez, A., 2009, Evaluation des dispositifs médicaux correcteurs de la surdité par Tomographie à émission de positons, Thèse, 106-133
- ♦ Damasio, A.R., 1996. The somatic marker hypothesis and the possible functions of the prefrontal cortex. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 351, 1413-1420.
- ♦ Dias, R., Robbins, T.W., Roberts, A.C., 1996. Dissociation in prefrontal cortex of affective and attentional shifts. *Nature* 380, 69-72.
- ♦ Foxton, J.M., Nandy, R.K., Griffiths, T.D., 2006. Rhythm deficits in 'tone deafness'. *Brain Cogn* 62, 24-29.
- ♦ Halpern, A.R., Zatorre, R.J., 1999. When that tune runs through your head: a PET investigation of auditory imagery for familiar melodies. *Cereb Cortex* 9, 697-704.
- ♦ Hornak, J., Rolls, E.T., Wade, D., 1996. Face and voice expression identification in patients with emotional and behavioural changes following ventral frontal lobe damage. *Neuropsychologia* 34, 247-261.
- ♦ Hyde, K.L., Peretz, I., 2004. Brains that are out of tune but in time. *Psychol Sci* 15, 356-360.
- ♦ Hyde, K.L., Zatorre, R.J., Griffiths, T.D., Lerch, J.P., Peretz, I., 2006. Morphometry of the amusic brain: a two-site study. *Brain* 129, 2562-2570.
- ♦ Kalmus, H., Fry, D.B., 1980. On tune deafness (dysmelodia): frequency, development, genetics and musical background. *Ann Hum Genet* 43, 369-382.
- ♦ Keenan, J.P., Thangaraj, V., Halpern, A.R., Schlaug, G., 2001. Absolute pitch and planum temporale. *Neuroimage* 14, 1402-1408.
- ♦ Kester, D.B., Saykin, A.J., Sperling, M.R., O'Connor, M.J., Robinson, L.J., Gur, R.C., 1991. Acute effect of anterior temporal lobectomy on musical processing. *Neuropsychologia* 29, 703-708.
- ♦ Krumhansl, C.L., 1997. An exploratory study of musical emotions and psychophysiology. *Can J Exp Psychol* 51, 336-353.
- ♦ Lane, R.D., Reiman, E.M., Bradley, M.M., Lang, P.J., Ahern, G.L., Davidson, R.J., Schwartz, G.E., 1997. Neuroanatomical correlates of pleasant and unpleasant emotion. *Neuropsychologia* 35, 1437-1444.
- ♦ Lauter, J.L., Herscovitch, P., Formby, C., Raichle, M.E., 1985. Tonotopic organization in human auditory cortex revealed by positron emission tomography. *Hear Res* 20, 199-205.
- ♦ Miyazaki, K., 1988. Musical pitch identification by absolute pitch possessors. *Percept Psychophys* 44, 501-512.
- ♦ Peretz, I., Blood, A.J., Penhune, V., Zatorre, R., 2001. Cortical deafness to dissonance. *Brain* 124, 928-940.
- ♦ Petrides, M., Alivisatos, B., Evans, A.C., 1995. Functional activation of the human ventrolateral frontal cortex during mnemonic retrieval of verbal information. *Proc Natl Acad Sci U S A* 92, 5803-5807.
- ♦ Pfaus, J.G., Damsma, G., Wenkstern, D., Fibiger, H.C., 1995. Sexual activity increases dopamine transmission in the nucleus accumbens and striatum of female rats. *Brain Res* 693, 21-30.
- ♦ Schilström, B., Svensson, H.M., Svensson, T.H., Nomikos, G.G., 1998. Nicotine and food induced dopamine release in the nucleus accumbens of the rat: putative role of alpha7 nicotinic receptors in the ventral tegmental area. *Neuroscience* 85, 1005-1009.
- ♦ Schlaug, G., Jancke, L., Huang, Y., Steinmetz, H., 1995. In vivo evidence of structural brain asymmetry in musicians. *Science* 267, 699-701.
- ♦ Steiner, G., 1989, Réelles présences - les arts du sens, nrf essais
- ♦ Walzl, E.M., 1947. Representation of the cochlea in the cerebral cortex. *Laryngoscope* 57, 778-787.
- ♦ Witelson, S.F., Pallie, W., 1973. Left hemisphere specialization for language in the newborn. Neuroanatomical evidence of asymmetry. *Brain* 96, 641-646.
- ♦ Zatorre, R.J., 2003a. Absolute pitch: a model for understanding the influence of genes and development on neural and cognitive function. *Nat Neurosci* 6, 692-695.
- ♦ Zatorre, R.J., 2003b. Music and the brain. *Ann N Y Acad Sci* 999, 4-14.
- ♦ Zatorre, R.J., Beckett, C., 1989. Multiple coding strategies in the retention of musical tones by possessors of absolute pitch. *Mem Cognit* 17, 582-589.
- ♦ Zatorre, R.J., Belin, P., 2001. Spectral and temporal processing in human auditory cortex. *Cereb Cortex* 11, 946-953.
- ♦ Zatorre, R.J., Belin, P., Penhune, V.B., 2002. Structure and function of auditory cortex: music and speech. *Trends Cogn Sci* 6, 37-46.
- ♦ Zatorre, R.J., Halpern, A.R., Perry, D.W., et al., 1996. Hearing in the mind's ear: a PET investigation of musical imagery and perception. *J. Cognit. Neurosci.*, 29-46.
- ♦ Zatorre, R.J., Perry, D.W., Beckett, C.A., Westbury, C.F., Evans, A.C., 1998. Functional anatomy of musical processing in listeners with absolute pitch and relative pitch. *Proc Natl Acad Sci U S A* 95, 3172-3177.