

# 进化音乐学的现状及挑战

王天燕 冯圣中

(高性能计算技术研究中心, 中国科学院深圳先进技术研究院, 深圳 518055)

**摘要** 音乐才能的起源至今成谜, 自达尔文提出人类音乐才能可能经由进化起源以来, 越来越多的科学家开始从生物学的视角审视之, 随即交叉学科“生物音乐学”应运而生。“进化音乐学”作为生物音乐学的一个分枝, 主要研究音乐才能的遗传基础、跨物种现象和进化意义等问题。近年来该领域虽发展迅速, 然而上述问题几乎悉数未解。本文提出: 先将音乐才能解构为必需的最小功能单元, 然后分别构建各功能单元的动物模型, 再以动物模型对各功能单元进行分子遗传学研究, 并最终确定音乐才能的进化路线。

**关键词** 生物音乐学; 音乐才能; 进化音乐学

**分类号** B845

## 1 生物音乐学及进化音乐学的由来

### 1.1 音乐起源之谜

音乐纵贯人类历史, 横跨多元文化。上世纪 80 年代出土于河南舞阳的“贾湖骨笛”来自距今 7700~9000 年前的新石器时代, 由丹顶鹤(*Grus japonensis Millen*)尺骨制成(Zhang, Harbottle, Wang, & Kong, 1999), 其中编号 M282: 20 的骨笛保存最完好, 尚能吹奏, 是目前世界范围内能演奏的最古老乐器。2008 年夏天在德国西南部出土了一支由兀鹫(*Gyps fulvus*)桡骨制成的骨笛, 将人类的音乐活动上溯到距今约 35000 年前的旧石器时代(Conard, Malina, & Münzel, 2009)。人类的祖先在食不果腹、衣不蔽体的石器时代就开始制作精良的乐器, 音乐以如此深广的时空跨度与人类文明水乳交融, 然而音乐究竟如何起源却至今成谜。

大约 2400 年前, 当亚里士多德将音乐列为诸多未解谜题之一时(Perlovsky, 2016, 2017), 可能未曾想到, 这一问题延续至今。*Science* 在创刊 125 周年之际, 将语言和音乐的进化根源列入未来最具挑战的 100 个科学问题之一(Kennedy & Norman, 2005)。3 年后, *Nature* 更以“科学和音乐”为主旨发表了 9 篇随笔, 从多个学科角度, 对音乐是什

么、人类为何创作音乐、人类如何创作音乐、人类缘何欣赏音乐、以及音乐的发展变迁等问题进行了概述及讨论(Ball, 2008; Barron, 2008; Cook, 2008; Huron, 2008; McDermott, 2008; Patel, 2008b; Sloboda, 2008; Trainor, 2008; Zanette, 2008)。

### 1.2 音乐起源的适应论与非适应论

关于音乐的起源, 一直存在适应论和非适应论之争(Patel, 2014; 蒋存梅, 2016; 蒋存梅, 张清芳, 2016)。前者认为音乐具有进化意义, 是经由自然选择的一种适应现象; 而后者认为音乐像书法、绘画等艺术一样, 是人类社会创造的文化现象。认知心理学家 Pinker (1999)将音乐看作“听觉的奶酪蛋糕(auditory cheesecake)”, 认为音乐只不过是人类技术革新过程中一种奇技淫巧的发明, 碰巧取悦了耳朵而已; 他认为音乐只是借用了人类处理语言和其他听觉输入的神经环路, 所以音乐不具有任何现实意义。

然而, 与奶酪蛋糕不同, 音乐已经存在了至少数万年, 而且遍及几乎所有人类文明; 所以, 音乐起源的“奶酪蛋糕说”经不起音乐时间深度和空间广度的挑战(Huron, 2001)。另外, 音乐活动容易使参与者暴露于敌人或狼豺虎豹, 亦会增加能量消耗甚至使人精疲力竭; 如果音乐没有任何正面价值的话, 很可能因其负面影响而被人类社会所摒弃, 而不是继承和发扬(Fitch, 2006)。再者, 美味珍馐能取悦舌头, 因为进食是生存的关键;

收稿日期: 2017-03-15

通讯作者: 王天燕, E-mail: tianyanwang.music(at)gmail.com; 冯圣中, E-mail: sz.feng(at)sat.ac.cn

巫山云雨能取悦身心,因为云雨是繁衍的前提;天下没有免费的午餐,今天人类在觅食和求偶中享受到的每一丝甘甜与愉悦,莫不是我们的祖先在激烈的自然选择中千锤百炼获得的;音乐也跟食物和性一样能够触发人类的奖赏系统(Blood & Zatorre, 2001; Zatorre, 2015),如果说音乐对人类的生存繁衍毫无意义,只是“碰巧”取悦了耳朵,的确很难让人信服。

不敢苟同“奶酪蛋糕说”的,可能还有 Spencer 和 Darwin, 此二位都曾试图为音乐提出合理的进化解释(Kleinman, 2015)。Spencer (1857)认为音乐是语音(vocal)的情绪化体现,音乐是源自语音的一种高级情绪表达形式。Darwin (1871)则将音乐才能列为人类所具有的最神秘才能之一,并且提出人类的音乐才能可能经由自然选择而来,具有生物学意义。自此越来越多的科学家相信人类的音乐才能具有更深层的进化意义。因此,追寻音乐的起源,除了从考古层面追溯音乐客体,诸如乐器、乐谱和乐理的起源及发展之外;更重要的是从生物学的层面,研究作为音乐主体的人类,为什么具有欣赏音乐的能力。乐器和乐谱等音乐客体可能在时间的长河中渐次消磨乃至荡然无存,然而我们身体里流淌的音乐基因却会随着人类的繁衍生息而绵延流淌,很可能亘古未变甚至日趋发达。

### 1.3 生物音乐学的发轫

自二战以来,尤其是最近几十年,神经科学和行为生物学拓展并深化了音乐学研究。Wallin (1982, 1991)先后发表论文《音乐之脑(The Musical Brain)》和书籍《生物音乐学(Biomusicology)》,这两部作品展示了作为音乐学家的 Wallin, 在现代生物学可能对音乐的起源、进化和目的等问题带来的启迪意义上,长期抱有的好奇心。1994 年,正是受《生物音乐学》一书的启迪,在瑞典皇家科学院、未来研究院和法玛西亚(AB)的赞助下,一个题为“人类、心智、和音乐(Man, Mind, and Music)”的研讨会得以在意大利米兰召开(Wallin, Merker, & Brown, 2001)。这次会议的成果之一,是建立了“生物音乐学和声学行为学基金会”,其执行机构为“生物音乐学研究所”,位于瑞典的厄斯特松德。

为了促进生物音乐学的发展,研究所在佛罗伦萨组织了一系列国际会议——佛罗伦萨生物音

乐学研讨会(Florentine Workshops in Biomusicology),旨在从种系发生(phylogeny)、个体发生(ontogeny)、生物和文化的互作效应等角度讨论音乐的起源(Wallin et al., 2001)。《音乐的起源(The Origins of Music)》一书,作为这一系列研讨会的集大成者,在 2001 年得以出版(Brown, Merker, & Wallin, 2000),该书正式开启了生物音乐学这门新兴的交叉学科,并且确立了生物音乐学的三个主要研究方向:(1)“进化音乐学(evolutionary musicology)”,研究音乐的起源、动物的歌声、音乐才能进化的选择压(selection pressures)、以及音乐进化和人类进化的关系等;(2)“神经音乐学(neuromusicology)”,研究音乐加工的大脑区域、音乐处理的认知和神经机制、音乐能力和技巧和个体发生等;(3)“比较音乐学(comparative musicology)”,研究音乐的功能及应用、音乐活动的得失、以及音乐系统和音乐行为的普遍特征。

本文主要从进化音乐学的角度简单概述并讨论近年的一些研究成果。如果人类的音乐才能经由进化起源,基于进化生物学的一般常识,结合进化音乐学的研究内容和目前世界范围内的研究概况,那么音乐才能应该:(1)有可遗传的性质;(2)有跨物种的性质;(3)具有特定的进化意义。下面将逐一讨论。

## 2 音乐才能的遗传基础

这里的“音乐才能(musicality)”可以被定义为“受生物学和认知限制的一种天生的、自发的特性”;相应地,音乐(music)则是基于这一才能的社会和文化表现形式(Honing, ten Cate, Peretz, & Trehub, 2015)。音乐才能一词并非特指某一项具体的才能,而是泛指跟音乐活动相关的一类才能。而音乐活动则包括作为音乐主体的人对音乐元素如节奏、音高、旋律等的感知、认知和制造,也包括对音乐的生理、心理和情绪反应。如果人类的音乐才能经由进化起源,那么我们可以将其视为一系列“表型性状(phenotypic trait)”,而且这些性状可以被测量和观察;而与这些性状相对应的是生物体内在的一个或多个基因。显然,音乐才能比单双眼皮、有无耳垂、肤色和头发颜色等性状复杂得多,不过生物学上通过对性状的分析来研究相应基因及其遗传规律的方法有很多,主要包括两大类(Tan, McPherson, Peretz, Berkovic,

& Wilson, 2014)。一是行为学水平的研究方法, 包括: 双胞胎实验(twin study)、家族聚集(familial aggregation)、分离分析(segregation analysis)等, 可以研究给定性状的遗传规律; 二是分子学水平的研究方法, 包括: 连锁分析(linkage analysis)、关联分析(association analysis)、外显子组测序(exome sequencing)、拷贝数多样性分析(copy number variation analysis)等, 可以在染色体和基因的尺度研究给定性状。

鉴于 Tan 等人(2014)已经在材料、方法和结果等方面, 对 1988 至 2014 年间有关音乐才能遗传基础的文献做了概括和解读, 这里不再另做系统综述。按 Tan 等人(2014)的方法在 Scopus 数据库对 2014 年至今(2017 年 7 月)的文献进行检索后, 手动筛选获得 11 篇新增目标文献(Kanduri et al., 2013; Mosing, Madison, Pedersen, Kuja-Halkola, & Ullén, 2014; Mosing, Pedersen, Madison, & Ullén, 2014; Oikkonen & Järvelä, 2014; Hambrick & Tucker-Drob, 2015; Kanduri et al., 2015; Mosing et al., 2015; Liu et al., 2016; Mosing, Madison, Pedersen, & Ullén, 2016; Oikkonen et al., 2016; Seesjärvi et al., 2016)。接下来将从行为学、认知缺陷、分子学等水平对一些经典文献及新发现按逻辑呈现。

## 2.1 行为学水平研究

如前所述, 当我们把人类的音乐才能视作一系列“生物性状”后, 就需要用生物学的方法来研究这些性状的遗传规律及基因基础。生物性状一般受环境和基因双重调控, 双胞胎实验就是行为遗传学上重要的研究方法之一, 通过对双胞胎的研究, 可以揭示环境及遗传因素对相关性状的影响程度(Plomin, DeFries, Knopik, & Neiderhiser, 2013)。双胞胎有同卵和异卵之分, 同卵双胞胎(monozygotic)由一个受精卵发育而成, 具有相同的基因; 异卵双胞胎(dizygotic)则由两个受精卵分别发育而成, 理论上仅有 50% 的基因相同。双胞胎一般在同样的家庭和社会环境中成长, 教育、文化等外部因素高度一致, 如果某项性状具有遗传基础, 那么同卵双胞胎之间的相似性应该大于异卵双胞胎。以音乐才能为例, 如果遗传因素对人类音乐才能有影响, 那么同卵双胞胎之间音乐才能的相似性应该大于异卵双胞胎。

Drayna, Manichaikull, de Lange, Snieder 和

Spector (2001)对 136 对同卵双胞胎和 148 对异卵双胞胎进行“走调测验(Distorted Tunes Test, DTT)”(Cuddy, Balkwill, Peretz, & Holden, 2005), 让她们判断一些流行歌曲的旋律是否存在走调情况。结果表明, 同卵双胞胎在测验中的得分相关性为 0.67, 而异卵双胞胎仅为 0.44。说明人类认知音高的能力与遗传因素强烈相关, 而环境因素对这一能力没有显著影响。遗传因素对音乐才能和音乐成就的显著影响亦获得其它研究的证实(Mosing, Madison, et al., 2014; Hambrick & Tucker-Drob, 2015; Seesjärvi et al., 2016)。

与双胞胎实验不同, 分离分析常用来鉴别给定性状是否主要受单基因支配, 可以为该性状是否符合经典的孟德尔显性、隐性或共显性遗传提供参考依据(Elston, 1992)。比如, 常染色体显性和隐性性状理论上的分离比(segregation ratio)分别为 0.5 和 0.25。偏离这一比率的性状则可能由非完全显性基因支配、或受其它基因影响、或受遗传和环境因素双重影响。在人群中, 只有不到万分之一的个体可以在不依赖外部参照的情况下, 对绝对音高(absolute pitch)进行精确的识别(Bachem, 1955; Profita, Bidder, Optiz, & Reynolds, 1988; Tan et al., 2014)。Profita 等(1988)对来自 19 个家庭的 35 名绝对音高个体进行了分离分析, 发现其分离比介于 0.24 和 0.37 之间, 所以绝对音高能力可能是常染色体不完全显性遗传。Theusch 和 Gitschier (2011)通过对 45 对双胞胎的研究表明, 绝对音高能力确实受遗传因素的强烈影响; 不过, 在同一个研究中, 他们对 1463 个家庭做出的分离比仅为 0.089, 证明这一能力并不遵循简单孟德尔式遗传。

关于音乐行为水平的更多研究可以参考 Tan 等人(2014)的综述, 这些研究揭示了音乐才能在行为学水平的可遗传性, 同样揭示了音乐才能遗传机制的复杂性, 其可能受遗传因素、环境因素、表观遗传学、以及其它随机因素的共同影响。

## 2.2 音乐才能相关认知缺陷

既然音乐才能与遗传相关, 那么在某些个体即有可能存在类似其它遗传疾病的音乐认知缺陷。1865 年, Jean-Baptiste Bouillaud 首次描述了一系列因脑损伤而导致的音乐能力丧失案例。1890 年前后, 德国医师兼解剖学家 August Knoblauch 首次提出了一个音乐认知模型, 并且创造了“失

乐症(amusia)”这个词用以描述音乐才能不足的症状(Johnson & Graziano, 2003)。这种因为后天的脑损伤而导致的音乐才能丧失,即“获得性失乐症(acquired amusia)”,与之相对应的概念是“先天性失乐症(congenital amusia)”。2002年,Peretz等人报道了一位名叫Monica的中年妇女,在识别旋律的音高变化时具有严重的缺陷,而她的听力、智力、记忆和语言能力都很正常,其对音乐旋律的认知不足是先天的,这就是先天性失乐症(Peretz et al., 2002),以下简称“失乐症”。失乐症者的相关缺陷不能通过音乐训练来缓解或恢复;该缺陷除了和空间认知有一定联系,和其它认知障碍保持相对独立;所以,失乐症很可能由音乐才能特异的基因缺陷导致(Peretz & Vuvan, 2017)。

如果某一病症、性状或行为在先证者家族中出现频率高于随机水平,这种现象则称为家族聚集(Naj, Park, & Beaty, 2012)。对失乐症的家族聚集分析表明该缺陷具有可遗传性,在先证者的一级血亲(first-degree relative,即先证者的父母、子女、兄弟姐妹)中有39%的个体患有失乐症,而这一比例在对照家庭中仅为3%(Peretz, Cummings, & Dubé, 2007)。不过,根据Peretz和Vuvan(2017)对20000例大样本进行的最新研究,失乐症在先证者的一级血亲中的流行比例较之此前研究(39%)有所上升,达到46%,再次表明失乐症的家族聚集特征。另外,此前研究指出失乐症在人群中的流行率约为4%(Peretz, Champod, & Hyde, 2003),新的研究则发现失乐症在人群中的占比仅为1.5%,而且女性失乐症者的数量略高于男性(Peretz & Vuvan, 2017)。

就像色盲分红、绿、蓝等类型,失乐症的具体表现也分音高缺陷和节拍缺陷。音乐的旋律是一条时间线上一系列音高的节奏排列(Cariani & Micheyl, 2012),所以音高和节奏是音乐的两个基本元素(Platel et al., 1997; Krumhansl, 2000; Trainor & Unrau, 2012)。音高缺陷者在音高辨识上存在不足,这是最普遍的失乐症类型。研究表明,虽然音高缺陷者不能很好地辨识音高,但是在音乐节奏的把握上却表现正常(Phillips-Silver, Toiviainen, Gosselin, & Peretz, 2013)。类似的,节拍缺陷者在节拍感知上存在不足(Phillips-Silver et al., 2011; Palmer, Lidji, & Peretz, 2014; Dalla Bella & Sowiński, 2015),表明人脑对音高和节拍的认知

有相对独立的过程,可能分别受控于不同的基因。

众所周知,音乐能让人产生愉悦感,至于其原因则不甚明了。研究发现,自己喜欢的音乐能触发我们中脑缘的奖赏系统,从而给我们带来强烈的快感(Blood, Zatorre, Bermudez, & Evans, 1999; Blood & Zatorre, 2001)。而且,音乐、食物、性和毒品等共享一个奖赏系统(Mallik, Chanda, & Levitin, 2017)。但是并非所有人都能享受音乐的美妙,Mas-Herrero, Zatorre, Rodriguez-Fornells和Marco-Pallarés(2014)最近发现了一种新的音乐缺陷——“音乐快感缺乏症(musical anhedonia)”。与失乐症人群不同,音乐快感缺乏症者对音高和节奏具有正常的认知能力,对食物、性、金钱等也能产生快感,唯独对音乐缺乏快感。音乐对大脑奖赏系统的触发以及音乐快感缺乏症的研究表明:一方面,音乐能像食物、性、毒品、金钱一样给人带来快感;另一方面,相较其它刺激,音乐触发大脑奖赏系统的路径似乎具有特异性。Martínez-Molina, Mas-Herrero, Rodríguez-Fornells, Zatorre和Marco-Pallarés(2016)挑选了15名对音乐快感具有不同响应程度的被试,通过fMRI检测再次证实音乐快感缺乏症者的伏隔核(nucleus accumbens, NAcc)活跃度下降,但是该区对金钱赌博则表现出正常的活跃度。另外,音乐快感缺乏症者在右侧听觉皮层(auditory cortex)和腹侧纹状体(ventral striatum, 包含NAcc)之间的功能性联系有减弱;反之,音乐快感大于平均水平的被试在这两个区域的联系则有所增强。表明音乐快感缺乏可能缘于听觉皮层与皮质下奖赏系统之间降低的交互作用(Martínez-Molina et al., 2016)。

### 2.3 分子学水平研究

严格意义上讲,上述涉及音乐认知缺陷的研究亦属于行为学的研究范畴,而行为学水平的研究最终需要深入到分子学水平。近10年来,对音乐才能所进行的分子生物学研究日趋增加,主要集中在染色体定位及相关基因的筛选。这些研究给出了一些音乐才能相关的候选基因:绝对音高的感知和ADCY8(关系学习和记忆)、EPHA7(关系神经连接和发育)等基因相关(Theusch, Basu, & Gitschier, 2009; Gregersen et al., 2013)。音高和节奏的感知和UNC5C(神经生长因子受体,涉及神经发育中轴突的延伸和细胞迁移)、TRPA1(涉及内耳中毛细胞转导途径)、AVPR1A(涉及社会认知

和行为, 以及空间记忆)、*Pcdha 1-9* (涉及神经迁移、分化和突触发生, 同样涉及学习和记忆)、*ADCY8*、*GATA2* (涉及耳蜗毛细胞以及下丘的发育)、*PCDH7* (原钙粘蛋白 7, 在鸡的耳蜗和小鼠的杏仁核有表达) 等基因相关 (Pulli et al., 2008; Ukkola, Onkamo, Raijas, Karma, & Järvelä, 2009; Ukkola-Vuoti et al., 2013; Oikkonen et al., 2015)。音乐记忆能力和 *AVPR1A*、*SLC6A4* (涉及奖赏追求和神经精神疾病) 等基因相关 (Granot et al., 2007)。音乐的创造力和 *ZDHHC11*、*GALM* (与丘脑中的 5-羟色胺转运体结合潜能相关)、钙粘蛋白家族 (如: *CDH1*、*CDH19*、*CDH20*) 等基因相关 (Ukkola-Vuoti et al., 2013; Oikkonen et al., 2016)。

上述诸多候选基因涉及听力、学习、记忆、奖赏等其它认知行为, 远未触及音乐才能的直接关联基因。

### 3 音乐才能的跨物种性质

但凡经由进化而来的性状, 几乎都遍及多个物种, 虽然其形态和功能可能有较大差异, 比如人类的手臂、猫的前肢、鲸鱼的鳍和蝙蝠的翼具有相似的结构, 因为它们来自同一个共同祖先, 属于同源器官 (Solomon, Berg, & Martin, 2011)。类似的, 如果人类的音乐才能也是自然选择的结果, 那么在其它物种, 很可能存在和人类音乐相似的“类音乐形式”, 以及和人类音乐才能同源的“类音乐才能”。

#### 3.1 动物制造音乐的能力

某些物种, 如金丝雀 (*Serinus canaria forma domestica*)、驼背鲸 (*Megaptera novaeangliae*)、白掌长臂猿 (*Hylobates lar*) 等, 具有“歌唱”的才能 (Payne, 2000; Gray et al., 2001; Hauser & McDermott, 2003)。另外, 鲸鱼和鸟类的“歌声”跟人类的声乐具有类似的结构 (Gray et al., 2001; Bolhuis, Okanoya, & Scharff, 2010)。隐夜鸫 (*Catharus guttatus*) 歌声中基于泛音的音高结构和人类音乐的音阶结构相似 (Doolittle, Gingras, Endres, & Fitch, 2014)。然而, 以上现象并不足以说明动物也具有类似人类的音乐才能; 因为这些所谓的“歌声”和人类的“歌唱”有可能只是在内容和形式上相似的两种客体。

目前, 最类似人类音乐演奏行为的, 可能要数澳大利亚昆士兰州约克角半岛上棕榈凤头鹦鹉 (*Probosciger aterrimus*) 敲击树干的行为。上世纪

80 年代, Wood (1984) 发现棕榈凤头鹦鹉可以加工新鲜树枝, 用以敲击空心树干, 从而发出节奏性的类似人类鼓乐的声响。人类社会的所有音乐皆含有节奏性拍子, 该特征尤其体现在鼓乐等打击性器乐。Heinsohn, Zdenek, Cunningham, Endler 和 Langmore (2017) 研究表明, 棕榈凤头鹦鹉的敲击声和人类器乐共享一些关键性基础特征, 包括: 制造打击工具、表演发生在特定的环境、发出规则的节拍、具有重复的结构、具有个性化特征。对 18 只雄性鹦鹉敲击发出的超过 131 段声响进行分析, 发现虽然个体之间的节拍模式成为区分个性化差异的特征, 但是所有这些节拍都具有非随机性, 并具有固定的间隔 (Heinsohn et al., 2017)。对最长的那些敲击声进行分析, 表明它们像人类音乐一样极规则, 而且具有可预测性。该研究对人类器乐的进化具有启示; 同样表明, 在音乐和舞蹈之前, 规律性节拍存在其它起源方式 (Heinsohn et al., 2017)。

#### 3.2 动物认知音乐的能力

在研究动物的音乐才能时, 需要以部分而非整体的视角去看待动物的类音乐形式或类音乐才能 (Fitch, 2006; Honing et al., 2015)。人类的音乐才能涉及感知、认知、运动、情绪等内容, 可以被解构为更小的亚单元。“感觉运动同步化 (sensorimotor synchronization, SMS)” 就是人类音乐才能中最重要的一个亚单元 (Repp, 2005; Repp & Su, 2013)。人类跟随可变音乐节奏进行的同步化动作 (如点头、踏脚、扣动手指等) 就是 SMS, 不仅成人, 就连婴儿也具有感觉运动同步化的能力 (Zentner & Eerola, 2010)。

近年发现葵花凤头鹦鹉 (*Cacatua galerita eleonora*) (Patel, Iversen, Bregman, & Schulz, 2009)、非洲灰鹦鹉 (*Psittacus erithacus*) (Schachner, Brady, Pepperberg, & Hauser, 2009)、虎皮鹦鹉 (*Melopsittacus undulates*) (Hasegawa, Okanoya, Hasegawa, & Seki, 2011) 和加利福尼亚海狮 (*Zalophus californianus*) (Cook, Rouse, Wilson, & Reichmuth, 2013) 对音乐节奏具有 SMS 能力。这些例子的意义在于, 揭示了动物具有感知可变音乐节奏和输出同步运动的能力, 至少表明人类音乐才能中的感觉运动同步化具有跨物种性质。

理论上, 跟人类亲缘关系越近的物种, 越有可能呈现出类音乐形式和类音乐才能。研究表明,

棉冠獠猴(*Saguinus oedipus*)和普通獠猴(*Callithrix jacchus*)喜欢较慢的节拍,但是,当让它们在慢节拍的摇篮曲和寂静无声之间进行选择时,它们更喜欢无声的对照,而人类则会选择音乐(McDermott & Hauser, 2007)。黑猩猩(*Chimpanzee*)则正好相反,相较寂静无声,它们更喜欢非洲和印度音乐(Mingle et al., 2014)。虽然既往研究表明黑猩猩和倭黑猩猩(*Pan paniscus*)有对听觉节奏进行同步化运动的迹象(Hattori, Tomonaga, & Matsuzawa, 2013; Large & Gray, 2015),但是 SMS 现象在非人灵长类中仍然缺乏直接证据。而且,目前在新世界猴、旧世界猴甚至类人猿均未发现类似能力(Hoeschele, Merchant, Kikuchi, Hattori, & ten Cate, 2015),这使进化音乐学蒙受了一定阴影。以后对灵长类音乐才能的研究应该集中到两个方向:一是争取用适当的方法在合适的物种中发现和训练类音乐才能;二是在第一个方向行不通的情况下,为类音乐才能在灵长类的缺乏提供合理的理论依据和可靠的实验证据。

#### 4 音乐才能的进化意义

自然选择会保留对生存繁衍有利的基因,因为享有这些基因的个体可以留下更多的后代,相关基因在群体中得以扩散,这叫正选择(positive selection);反之,不利基因将会被淘汰,这叫负选择(negative selection),亦称净化选择(purifying selection)(Fay, Wyckoff, & Wu, 2001)。如果音乐才能曾经经历自然选择,那么它对人类及其它物种的生存及繁衍具有何种积极意义?音乐才能的进化意义是进化音乐学需要解决的最重要问题之一,虽然目前已有诸多假说,但是该问题仍然悬而未决。

##### 4.1 性选择假说

音乐起源的性选择假说(sexual selection hypothesis)最早由达尔文提出(Darwin, 1871),认为人类的音乐和舞蹈跟鸟类的鸣叫和舞蹈一样,意义在于吸引异性从而在求偶中获得优势。性选择假说近年来得到一定的认同和发展(Miller, 2000),不过也有科学家对此持保留态度。

Hagen 和 Bryant (2003)列出了几点针对性的看法:(1)音乐和舞蹈频繁出现在与求偶相去甚远的战争、宗教和政治等社会活动;(2)所有年龄段的异性恋者都能被同性别的音乐家或音乐团体所吸引;(3)Daniel, O'Brien, McCabe 和 Quinter (1985)

等调查发现,在 15 种择偶参考项中,排在前 5 位的分别是智力、敏感性、形体、幽默感和志向,而“嗓音”则被男性排在倒数第二,更被女性排在倒数第一,说明人们在择偶的时候并不关注对方的声音是否优美。此外,动物用于性吸引的特征性状比如发达的犄角、艳丽的羽毛,往往只存在于雄性或雌性一方而不是双方,然而音乐才能对男人和女人从不厚此薄彼;动物的这些性状一般在性成熟的时候才表现出来,而音乐才能对所有年龄阶段的人都一视同仁,人类早在婴儿期即已具备发现和感知旋律和节奏变化的能力(Zentner & Kagan, 1996; He & Trainor, 2009; Honing, Ladinig, Hádén, & Winkler, 2009)。

在实践验证方面, Miani (2016)以一名 32 岁右手利男性为研究对象,考察其在自慰前后的性兴奋期从事 SMS 的能力,发现性兴奋能促进 SMS 能力,所以作者认为这是支持音乐起源性选择假说的第一篇实验性报告。但是,该文章无论在实验设计,还是在推理逻辑上都有待推敲。与之相反, Mosing 等人(2015)以 10975 名瑞典双胞胎(27~54 岁)为研究对象,以音乐天分和音乐成就量度音乐能力,以性伴侣数量、首次性行为年龄、关系外性行为(sociosexuality)和后代数量量度交配成功率,结果发现音乐能力与交配成功率没有显著相关性。所以,无论从理论还是实际,音乐起源的性选择假说都需要进一步推敲。

##### 4.2 母婴联系假说

Dissanayake (2000)认为音乐起源于母婴之间的互动,音乐建立了母婴之间的情感联系,和性选择无关(Trehub, 2003)。利用摇篮曲安抚婴儿入睡似乎是所有人类文明通用的一种方法(Trehub, 2000),而具有乐感的“妈妈语(motherese)”也许正是一种原初音乐(Falk, 2004)。研究表明,身体运动在音乐节奏感知中扮演重要作用(Phillips-Silver & Trainor, 2005),而且音乐和运动似乎还共享情绪表达系统(Sievers, Polansky, Casey, & Wheatley, 2013)。母婴联系假说(mother-baby connection hypothesis)认为母婴之间的语音和动作是音乐起源的原因,可以解释上述研究发现。

Fitch (2006)认为,有乐感的妈妈语以及其它语言韵律均不享有音乐的关键特征(比如频率和时间的离散性);而且,语言与声乐(非语言性歌唱)的共存,表明语言与音乐之间具有相对独立

性。另外, 母婴联系假说的对象仅限于灵长类和人类, 并不能扩展到其它更多的物种, 比如上述的鸚鵡和海獅, 如果将来在其它物种发现更多的类音乐才能, 母婴联系假说将会受到更大的挑战。

#### 4.3 社会凝聚力假说

社会凝聚力假说(social cohesion hypothesis)认为, 音乐和舞蹈带给人类的好处是促进人与人之间的交流, 其作用像“社会性胶水(social glue)”一样促进了社会凝聚力(Roederer, 1984)。具体来讲, 音乐可能增加群体团结, 促进群内成员发扬利他主义, 于是增加集体行动(如防御猛兽或敌对部落的袭击)的效率(Huron, 2001)。该假说同样得到一些科学家的支持(Brown, 2000; Freeman, 2000; Mithen, 2007), 而且可以解释音乐和舞蹈在群体活动中的作用。音乐和舞蹈可以增加彼此的好感、加深彼此的印象、增强彼此的信任、也能促进彼此的合作(Trainor & Cirelli, 2015)。

不过, 社会凝聚力假说仍然存在争议。Hagen 和 Bryant (2003)认为, 当群体受到外来威胁时, 社会凝聚力的效力可以得到最大发挥; 在这种情况下, 语言作为一种出色的媒介, 可以传播敌情、建立群体目标、协调群体行动; 但是, 音乐和舞蹈并不能增益语言的上述效力, 所以二者对社会凝聚力亦无裨益(Hagen & Bryant, 2003)。而且, 音乐能触发大脑奖赏系统, 社会凝聚力的回报似乎达不到这种程度。此外, 与母婴联系假说类似, 社会凝聚力假说也很难解释音乐才能的跨物种现象。

#### 4.4 语音学习假说

语音学习假说(vocal learning hypothesis)认为语音学习能力使得人类对听觉节奏的同步运动成为可能(Patel, 2006, 2008a)。鸚鵡和人类的 SMS 现象支持这一假说, 因为二者具有语音学习的能力。目前尚未发现海獅具有语音学习能力, 不过该假说的支持者认为, 海獅的近亲, 与海獅同属鳍足类(Pinniped)的海豹及海象表现出一定的语音学习能力(Reichmuth & Casey, 2014), 那么海獅也可能携带语音学习相关的基因, 因此海獅对可变听觉节拍的 SMS 能力也是对语音学习假说的支持。

如果将来在具有语音学习能力的物种(如一些鸣禽、蜂鸟、鲸鱼和蝙蝠)中发现更多的 SMS 现象, 语音学习假说将会得到进一步巩固; 反之, 如果在不具备语音学习能力的物种发现 SMS 现

象, 将会对该假说构成挑战。

#### 4.5 音乐起源的其它假说

除了上述一些主流假说之外, 近年还涌现出一些新兴假说。“运动声音假说(locomotion sounds hypothesis)”提出两足行走促进了人类 SMS 能力的发展和进化(Larsson, 2014)。“具身认知假说(embodied cognition hypothesis)”认为音乐具有体现抽象思维的特殊认知功能(Perlovsky, 2015)。“节奏适应假说(rhythm adaptation hypothesis)”从生物学和社会学角度对音乐才能提供了一个可能的进化意义——对内外环境中节奏事件的适应(Wang, 2015)。该假说认为动物需要以自身的生理、心理及行为去适应诸多节奏事件(比如树枝的晃动、水波的起伏等), 因为这样的适应提高了动物求偶、捕食和逃避敌害的效率, 从而为动物的生存和繁衍提供了优势。此外, Teie (2016)认为人类对音乐的喜好, 可能源自对胚胎发育时期子宫内环境各种声响的适应; 不过, 这一假说可以合并到节奏适应假说, 因为胎儿听到的母体脉搏、心跳等声响可以概括为一种“外在的节奏性事件”。

虽然上述各种新老假说都能或多或少地解释一些音乐现象, 不过仍然有待完善。关于音乐的起源, 需要一个综合性假说对几乎所有的音乐才能和音乐现象给出全面、合理、深入的解释; 而且, 这个假说给出的进化意义需要强大到足够触发奖赏系统; 同样重要的是, 这个假说需要提供合适的实验方法来证明或证伪它自身。

### 5 总结与展望

进化音乐学作为一个新兴交叉领域, 近年来虽发展迅速, 却仍处于萌芽阶段, 领域内所有重大问题几乎悉数未解: (1)与音乐才能直接相关的基因是哪个或哪些? (2)各种音乐缺陷的生理及认知机制是什么? (3)除感觉运动同步化以外, 其它音乐才能是否也存在于他物种? (4)音乐才能的生物学意义及进化路径何在? 上述问题无疑将会是未来进化音乐学的主要研究内容和目标。这些问题的解决, 需要生物学理论及技术的全面介入, 一条可能的研究路径如下所述。

第一步: 将音乐才能拆分为“必需的最小功能单元”, 以下简称“功能单元”。音乐元素包括节奏、旋律、音高、和弦、响度等(Jones, Fay, & Popper, 2010), 其中只有音高和节奏最为根本(Platel et al.,

1997; Krumhansl, 2000; Trainor & Unrau, 2012), 人类及其它动物对音高和节奏的感知、认知、制造、生理反应、情绪应答能力即为“功能单元”, 比如: 对音乐节奏的感知能力、输出节奏性运动的能力、以输出节奏同步输入节奏的能力、对相对音高的感知能力、对音乐的奖赏应答能力等。值得注意的是, 对音乐的 SMS 能力并不属于功能单元。因为它可以被拆分为以上列举的五种能力的前三种, 所以 SMS 能力不满足“最小”这个条件。另外, 对绝对音高的感知能力也不属于功能单元; 因为绝大多数人都不能分辨绝对音高, 但这并不影响我们参与音乐活动, 所以绝对音高能力不满足“必需”这个条件。

第二步: 制备上述功能单元的动物模型。Ravignani 等人(2016)建议以鳍足类动物(*Pinnipeds*, 包括海豹科、海狮科和海象科)为模型, 研究语言、音乐和节奏的演化; 一方面是因为加利福尼亚海狮具有 SMS 能力, 另一方面因为鳍足类比灵长类具有更强的语音学习能力, 再一方面人类和鳍足类的亲缘关系比人类和鸟类的亲缘关系更近。至于鸟类, 光遗传(optogenetics)技术已经被用来研究鸟类的语音学习(Roberts, Gobes, Murugan, Ölveczky, & Mooney, 2012; Roberts & Mooney, 2013), 所以鸟类也是研究音乐和语言演化的潜在动物模型。另外, 研究表明音乐能影响某些啮齿类如小鼠及大鼠的生理及行为(Chikahisa et al., 2006; Angelucci, Ricci, Padua, Sabino, & Tonali, 2007; Chikahisa, Sano, Kitaoka, Miyamoto, & Sei, 2007; Li et al., 2010; Uchiyama et al., 2012; Xing, Chen, et al., 2016; Xing, Qin, et al., 2016), 说明啮齿类对音乐也有应答。如果适当的训练能在鳍足类、鸟类和啮齿类重现上述音乐功能单元, 一方面可以证明相应的音乐才能具有跨物种性质, 另一方面这些动物模型可以为相应音乐才能的研究提供便利。不过, 鉴于鳍足类及鸟类的饲养、繁殖、操作相对困难, 研究重点也许应该转向啮齿类。

第三步: 以上述动物模型为基础, 采用现代生物技术(如基因编辑、光遗传等技术), 从分子、神经、行为等水平进行研究, 争取获得与音乐才能直接相关的基因。

第四步: 以生物信息学分析上述音乐才能相关基因在人类和其它物种中出现的年代, 以及发生分歧的时间结点, 最终确定音乐才能的进化意

义并重建其进化路线。

综上, 近几十年的研究只是为生物音乐学破了个题, 接下来还有承题起讲, 及至鸿篇巨著, 亟待更多学者挥毫泼墨。不过, 该领域诸多学科阡陌交叉, 道阻且长, 研究者须要有“中流击水, 浪遏飞舟”的魄力和能力!

## 参考文献

- 蒋存梅. (2016). *音乐心理学*. 上海: 华东师范大学出版社.
- 蒋存梅, 张清芳. (2016). 语言与音乐进化的起源. *科学通报*, 61, 682–690.
- Angelucci, F., Ricci, E., Padua, L., Sabino, A., & Tonali, P. A. (2007). Music exposure differentially alters the levels of brain-derived neurotrophic factor and nerve growth factor in the mouse hypothalamus. *Neuroscience Letters*, 429, 152–155.
- Bachem, A. (1955). Absolute pitch. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 27, 1180–1185.
- Ball, P. (2008). Science & music: Facing the music. *Nature*, 453, 160–162.
- Barron, M. (2008). Science & music: Raising the roof. *Nature*, 453, 859–860.
- Blood, A. J., & Zatorre, R. J. (2001). Intensely pleasurable responses to music correlate with activity in brain regions implicated in reward and emotion. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98, 11818–11823.
- 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. *Nature Neuroscience*, 2, 382–387.
- Bolhuis, J. J., Okanoya, K., & Scharff, C. (2010). Twitter evolution: Converging mechanisms in birdsong and human speech. *Nature Reviews Neuroscience*, 11, 747–759.
- Brown, S. (2000). Evolutionary models of music: From sexual selection to group selection. In F. Tonneau & N. S. Thompson (Eds.), *Perspectives in Ethology: Evolution, Culture, and Behavior* (Vol. 13, pp. 231–281). New York, NY: Springer.
- Brown, S., Merker, B., & Wallin, N. L. (2000). An introduction to evolutionary musicology. In N. L. Wallin, B. Merker, & S. Brown (Eds.), *The origins of music* (pp. 3–24). Cambridge, MA: MIT Press.
- Cariani, P., & Micheyl, C. (2012). Toward a theory of information processing in auditory cortex. In D. Poeppel, T. Overath, A. N. Popper, & R. R. Fay (Eds.), *The human auditory cortex* (Vol. 43, pp. 351–390). New York, NY: Springer.



- Chikahisa, S., Sano, A., Kitaoka, K., Miyamoto, K. I., & Sei, H. (2007). Anxiolytic effect of music depends on ovarian steroid in female mice. *Behavioural Brain Research*, 179, 50–59.
- Chikahisa, S., Sei, H., Morishima, M., Sano, A., Kitaoka, K., Nakaya, Y., & Morita, Y. (2006). Exposure to music in the perinatal period enhances learning performance and alters BDNF/TrkB signaling in mice as adults. *Behavioural Brain Research*, 169, 312–319.
- Conard, N. J., Malina, M., & Münzel, S. C. (2009). New flutes document the earliest musical tradition in southwestern Germany. *Nature*, 460, 737–740.
- Cook, N. (2008). Beyond the notes. *Nature*, 453, 1186–1187.
- Cook, P., Rouse, A., Wilson, M., & Reichmuth, C. (2013). A California sea lion (*Zalophus californianus*) can keep the beat: Motor entrainment to rhythmic auditory stimuli in a non vocal mimic. *Journal of Comparative Psychology*, 127, 412–427.
- Cuddy, L. L., Balkwill, L. L., Peretz, I., & Holden, R. R. (2005). Musical difficulties are rare: A study of "Tone Deafness" among university students. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1060, 311–324.
- Dalla Bella, S., & Sowiński, J. (2015). Uncovering beat deafness: Detecting rhythm disorders with synchronized finger tapping and perceptual timing tasks. *Journal of Visualized Experiments*, doi: 10.3791/51761.
- Daniel, H. J., O'Brien, K. F., McCabe, R. B., & Quinter, V. E. (1985). Values in mate selection: A 1984 campus survey. *College Student Journal*, 19, 44–50.
- Darwin, C. (1871). *The descent of man, and selection in relation to sex*. London: John Murray.
- Dissanayake, E. (2000). Antecedents of the temporal arts in early mother-infant interaction. In N. L. Wallin, B. Merker, & S. Brown (Eds.), *The origins of music* (pp. 389–410). Cambridge, MA: MIT Press.
- Doolittle, E. L., Gingras, B., Endres, D. M., & Fitch, W. T. (2014). Overtone-based pitch selection in hermit thrush song: Unexpected convergence with scale construction in human music. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111, 16616–16621.
- Drayna, D., Manichaikul, A., de Lange, M., Snieder, H., & Spector, T. (2001). Genetic correlates of musical pitch recognition in humans. *Science*, 291, 1969–1972.
- Elston, R. C. (1992). Segregation and linkage analysis. *Animal Genetics*, 23, 59–62.
- Falk, D. (2004). Prelinguistic evolution in early hominins: Whence motherese? *Behavioral and Brain Sciences*, 27, 491–503.
- Fay, J. C., Wyckoff, G. J., & Wu, C. I. (2001). Positive and negative selection on the human genome. *Genetics*, 158, 1227–1234.
- Fitch, W. T. (2006). The biology and evolution of music: A comparative perspective. *Cognition*, 100, 173–215.
- Freeman, W. J. (2000). A neurobiological role of music in social bonding. In N. L. Wallin, B. Merker, & S. Brown (Eds.), *The origins of music* (pp. 411–424). Cambridge, MA: MIT Press.
- Granot, R. Y., Frankel, Y., Gritsenko, V., Lerer, E., Gritsenko, I., Bachner-Melman, R., ... Ebstein, R. P. (2007). Provisional evidence that the arginine vasopressin 1a receptor gene is associated with musical memory. *Evolution and Human Behavior*, 28, 313–318.
- Gray, P. M., Krause, B., Atema, J., Payne, R., Krumhansl, C., & Baptista, L. (2001). The music of nature and the nature of music. *Science*, 291, 52–54.
- Gregersen, P. K., Kowalsky, E., Lee, A., Baron-Cohen, S., Fisher, S. E., Asher, J. E., ... Li, W. T. (2013). Absolute pitch exhibits phenotypic and genetic overlap with synesthesia. *Human Molecular Genetics*, 22, 2097–2104.
- Hagen, E. H., & Bryant, G. A. (2003). Music and dance as a coalition signaling system. *Human Nature*, 14, 21–51.
- Hambrick, D. Z., & Tucker-Drob, E. M. (2015). The genetics of music accomplishment: Evidence for gene–environment correlation and interaction. *Psychonomic Bulletin & Review*, 22, 112–120.
- Hasegawa, A., Okanoya, K., Hasegawa, T., & Seki, Y. (2011). Rhythmic synchronization tapping to an audio-visual metronome in budgerigars. *Scientific Reports*, 1, 120.
- Hattori, Y., Tomonaga, M., & Matsuzawa, T. (2013). Spontaneous synchronized tapping to an auditory rhythm in a chimpanzee. *Scientific Reports*, 3, 1566.
- Hauser, M. D., & McDermott, J. (2003). The evolution of the music faculty: A comparative perspective. *Nature Neuroscience*, 6, 663–668.
- He, C., & Trainor, L. J. (2009). Finding the pitch of the missing fundamental in infants. *Journal of Neuroscience*, 29, 7718–7822.
- Heinsohn, R., Zdenek, C. N., Cunningham, R. B., Endler, J. A., & Langmore, N. E. (2017). Tool-assisted rhythmic drumming in palm cockatoos shares key elements of human instrumental music. *Science Advances*, 3, e1602399.
- Hoeschele, M., Merchant, H., Kikuchi, Y., Hattori, Y., & ten Cate, C. (2015). Searching for the origins of musicality across species. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370, 20140094.
- Honing, H., Ladinig, O., Háden, G. P., & Winkler, I. (2009). Is beat induction innate or learned? Probing emergent meter perception in adults and newborns using event-related brain potentials. In S. DallaBella, N. Kraus, K.

- Overy, C. Pantev, J. S. Snyder, M. Tervaniemi, ... G. Schlaug (Eds.), *Neurosciences and music iii: Disorders and plasticity* (Vol. 1169, pp. 93–96). New Jersey, NJ: John Wiley & Sons.
- Honing, H., ten Cate, C., Peretz, I., & Trehub, S. E. (2015). Without it no music: Cognition, biology and evolution of musicality. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370, 20140088.
- Huron, D. (2001). Is music an evolutionary adaptation? *Annals of the New York Academy of Sciences*, 930, 43–61.
- Huron, D. (2008). Science & music: Lost in music. *Nature*, 453, 456–457.
- Johnson, J. K., & Graziano, A. B. (2003). August Knoblauch and amusia: A nineteenth-century cognitive model of music. *Brain and Cognition*, 51, 102–114.
- Jones, M. R., Fay, R. R., & Popper, A. N. (2010). *Music perception*. New York, NY: Springer.
- Kanduri, C., Raijas, P., Ahvenainen, M., Philips, A. K., Ukkola-Vuoti, L., Lähdesmäki, H., & Järvelä, I. (2015). The effect of listening to music on human transcriptome. *PeerJ*, 3, e830.
- Kanduri, C., Ukkola-Vuoti, L., Oikkonen, J., Buck, G., Blancher, C., Raijas, P., ... Järvelä, I. (2013). The genome-wide landscape of copy number variations in the MUSGEN study provides evidence for a founder effect in the isolated Finnish population. *European Journal of Human Genetics*, 21, 1411–1416.
- Kennedy, D., & Norman, C. (2005). What don't we know? *Science*, 309, 75.
- Kleinman, K. (2015). Darwin and Spencer on the origin of music: Is music the food of love? In E. Altenmüller, S. Finger, & F. Boller (Eds.), *Music, neurology, and neuroscience: Evolution, the musical brain, medical conditions, and therapies* (Vol. 217, pp. 3–15). Netherlands: Elsevier.
- Krumhansl, C. L. (2000). Rhythm and pitch in music cognition. *Psychological Bulletin*, 126, 159–179.
- Large, E. W., & Gray, P. M. (2015). Spontaneous tempo and rhythmic entrainment in a bonobo (*Pan paniscus*). *Journal of Comparative Psychology*, 129, 317–328.
- Larsson, M. (2014). Self-generated sounds of locomotion and ventilation and the evolution of human rhythmic abilities. *Animal Cognition*, 17, 1–14.
- Li, W. J., Yu, H., Yang, J. M., Gao, J., Jiang, H., Feng, M., ... Chen, Z. Y. (2010). Anxiolytic effect of music exposure on BDNF<sup>Met/Met</sup> transgenic mice. *Brain Research*, 1347, 71–79.
- Liu, X. Y., Kanduri, C., Oikkonen, J., Karma, K., Raijas, P., Ukkola-Vuoti, L., ... Järvelä, I. (2016). Detecting signatures of positive selection associated with musical aptitude in the human genome. *Scientific Reports*, 6, 21198.
- Mallik, A., Chanda, M. L., & Levitin, D. J. (2017). Anhedonia to music and mu-opioids: Evidence from the administration of naltrexone. *Scientific Reports*, 7, 41952.
- Martínez-Molina, N., Mas-Herrero, E., Rodríguez-Fornells, A., Zatorre, R. J., & Marco-Pallarés, J. (2016). Neural correlates of specific musical anhedonia. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113, E7337–E7345.
- Mas-Herrero, E., Zatorre, R. J., Rodríguez-Fornells, A., & Marco-Pallarés, J. (2014). Dissociation between musical and monetary reward responses in specific musical anhedonia. *Current Biology*, 24, 699–704.
- McDermott, J. (2008). The evolution of music. *Nature*, 453, 287–288.
- McDermott, J., & Hauser, M. D. (2007). Nonhuman primates prefer slow tempos but dislike music overall. *Cognition*, 104, 654–668.
- Miani, A. (2016). Sexual arousal and rhythmic synchronization: A possible effect of vasopressin. *Medical Hypotheses*, 93, 122–125.
- Miller, G. (2000). Evolution of human music through sexual selection. In N. L. Wallin, B. Merker, & S. Brown (Eds.), *The origins of music* (pp. 329–360). Cambridge, MA: MIT Press.
- Mingle, M. E., Eppley, T. M., Campbell, M. W., Hall, K., Horner, V., & de Waal, F. (2014). Chimpanzees prefer African and Indian music over silence. *Journal of Experimental Psychology: Animal Learning and Cognition*, 40, 502–505.
- Mithen, S. J. (2007). Music and the origin of modern humans. In P. Mellars, K. Boyle, O. Bar-Yosef, & C. Stringer (Eds.), *Rethinking the Human Revolution* (pp. 107–117). Cambridge: McDonald Institute.
- Mosing, M. A., Madison, G., Pedersen, N. L., Kuja-Halkola, R., & Ullén, F. (2014). Practice does not make perfect: No causal effect of music practice on music ability. *Psychological Science*, 25, 1795–1803.
- Mosing, M. A., Madison, G., Pedersen, N. L., & Ullén, F. (2016). Investigating cognitive transfer within the framework of music practice: Genetic pleiotropy rather than causality. *Developmental Science*, 19, 504–512.
- Mosing, M. A., Pedersen, N. L., Madison, G., & Ullén, F. (2014). Genetic pleiotropy explains associations between musical auditory discrimination and intelligence. *PLoS One*, 9, e113874.
- Mosing, M. A., Vervaeij, K. J. H., Madison, G., Pedersen, N. L., Zietsch, B. P., & Ullén, F. (2015). Did sexual selection shape human music? Testing predictions from the sexual selection hypothesis of music evolution using a large

- genetically informative sample of over 10, 000 twins. *Evolution and Human Behavior*, 36, 359–366.
- Naj, A. C., Park, Y. S., & Beaty, T. H. (2012). Detecting familial aggregation. In R. C. Elston, J. M. Satagopan, & S. Y. Sun (Eds.), *Statistical human genetics: Methods and protocols* (pp. 119–150). New York: Humana Press.
- Oikkonen, J., Huang, Y., Onkamo, P., Ukkola-Vuoti, L., Raijas, P., Karma, K., ... Järvelä, I. (2015). A genome-wide linkage and association study of musical aptitude identifies loci containing genes related to inner ear development and neurocognitive functions. *Molecular Psychiatry*, 20, 275–282.
- Oikkonen, J., & Järvelä, I. (2014). Genomics approaches to study musical aptitude. *BioEssays*, 36, 1102–1108.
- Oikkonen, J., Kuusi, T., Peltonen, P., Raijas, P., Ukkola-Vuoti, L., Karma, K., ... Järvelä, I. (2016). Creative activities in music - A genome-wide linkage analysis. *PLoS One*, 11, e0148679.
- Palmer, C., Lidji, P., & Peretz, I. (2014). Losing the beat: Deficits in temporal coordination. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 369, 20130405.
- Patel, A. D. (2006). Musical rhythm, linguistic rhythm, and human evolution. *Music Perception*, 24, 99–104.
- Patel, A. D. (2008a). *Music, language, and the brain*. New York, NY: Oxford University Press.
- Patel, A. D. (2008b). Science & music: Talk of the tone. *Nature*, 453, 726–727.
- Patel, A. D. (2014). The evolutionary biology of musical rhythm: Was darwin wrong? *PLoS Biology*, 12, e1001821.
- Patel, A. D., Iversen, J. R., Bregman, M. R., & Schulz, I. (2009). Experimental evidence for synchronization to a musical beat in a nonhuman animal. *Current Biology*, 19, 827–830.
- Payne, K. (2000). The progressively changing songs of humpback whales: A window on the creative process in a wild animal. In N. L. Wallin, B. Merker, & S. Brown (Eds.), *The origins of music* (pp. 135–150). Cambridge, MA: MIT Press.
- Peretz, I., Ayotte, J., Zatorre, R. J., Mehler, J., Ahad, P., Penhune, V. B., & Jutras, B. (2002). Congenital amusia: A disorder of fine-grained pitch discrimination. *Neuron*, 33, 185–191.
- Peretz, I., Champod, A. S., & Hyde, K. (2003). Varieties of musical disorders. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 999, 58–75.
- Peretz, I., Cummings, S., & Dubé, M.-P. (2007). The genetics of congenital amusia (tone deafness): A family-aggregation study. *The American Journal of Human Genetics*, 81, 582–588.
- Peretz, I., & Vuvan, D. T. (2017). Prevalence of congenital amusia. *European Journal of Human Genetics*, 25, 625–630.
- Perlovsky, L. (2015). Origin of music and embodied cognition. *Frontiers in Psychology*, 6, 538.
- Perlovsky, L. (2016). The ANN and learning systems in brains and machines. In *Handbook on computational intelligence: Volume 1: Fuzzy logic, systems, artificial neural networks, and learning systems* (pp. 281–316). Singapore: World Scientific Publishing.
- Perlovsky, L. (2017). *Music, passion, and cognitive function*. Cambridge, MA: Academic Press.
- Phillips-Silver, J., Toivianen, P., Gosselin, N., & Peretz, I. (2013). Amusic does not mean unmusical: Beat perception and synchronization ability despite pitch deafness. *Cognitive Neuropsychology*, 30, 311–331.
- Phillips-Silver, J., Toivianen, P., Gosselin, N., Piché, O., Nozaradan, S., Palmer, C., & Peretz, I. (2011). Born to dance but beat deaf: A new form of congenital amusia. *Neuropsychologia*, 49, 961–969.
- Phillips-Silver, J., & Trainor, L. J. (2005). Feeling the beat: Movement influences infant rhythm perception. *Science*, 308, 1430–1430.
- Pinker, S. (1999). How the mind works. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 882, 119–127.
- Platel, H., Price, C., Baron, J. C., Wise, R., Lambert, J., Frackowiak, R. S. J., ... Eustache, F. (1997). The structural components of music perception: A functional anatomical study. *Brain*, 120, 229–243.
- Plomin, R., DeFries, J. C., Knopik, V. S., & Neiderhiser, J. (2013). *Behavioral genetics*. New York, NY: Palgrave Macmillan.
- Profita, J., Bidder, T. G., Optiz, J. M., & Reynolds, J. F. (1988). Perfect pitch. *American Journal of Medical Genetics*, 29, 763–771.
- Pulli, K., Karma, K., Norio, R., Sistonen, P., Göring, H. H., & Järvelä, I. (2008). Genome-wide linkage scan for loci of musical aptitude in Finnish families: Evidence for a major locus at 4q22. *Journal of Medical Genetics*, 45, 451–456.
- Ravignani, A., Fitch, W. T., Hanke, F. D., Heinrich, T., Hurgitsch, B., Kotz, S. A., ... de Boer, B. (2016). What pinnipeds have to say about human speech, music, and the evolution of rhythm. *Frontiers in Neuroscience*, 10, 274.
- Reichmuth, C., & Casey, C. (2014). Vocal learning in seals, sea lions, and walruses. *Current Opinion in Neurobiology*, 28, 66–71.
- Repp, B. H. (2005). Sensorimotor synchronization: A review of the tapping literature. *Psychonomic Bulletin & Review*, 12, 969–992.
- Repp, B. H., & Su, Y.-H. (2013). Sensorimotor synchronization:

- A review of recent research (2006–2012). *Psychonomic Bulletin & Review*, 20, 403–452.
- Roberts, T. F., Gobes, S. M. H., Murugan, M., Ölveczky, B. P., & Mooney, R. (2012). Motor circuits are required to encode a sensory model for imitative learning. *Nature Neuroscience*, 15, 1454–1459.
- Roberts, T. F., & Mooney, R. (2013). Motor circuits help encode auditory memories of vocal models used to guide vocal learning. *Hearing Research*, 303, 48–57.
- Roederer, J. G. (1984). The search for a survival value of music. *Music Perception*, 1, 350–356.
- Schachner, A., Brady, T. F., Pepperberg, I. M., & Hauser, M. D. (2009). Spontaneous motor entrainment to music in multiple vocal mimicking species. *Current Biology*, 19, 831–836.
- Seesjärvi, E., Särkämö, T., Vuoksima, E., Tervaniemi, M., Peretz, I., & Kaprio, J. (2016). The nature and nurture of melody: A twin study of musical pitch and rhythm perception. *Behavior Genetics*, 46, 506–515.
- Sievers, B., Polansky, L., Casey, M., & Wheatley, T. (2013). Music and movement share a dynamic structure that supports universal expressions of emotion. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110, 70–75.
- Sloboda, J. (2008). Science and music: The ear of the beholder. *Nature*, 454, 32–33.
- Solomon, E. P., Berg, L. R., & Martin, D. W. (2011). *Biology* (9th ed.). Belmont, CA: Brooks/Cole, Cengage Learning.
- Spencer, H. (1857). The origin and function of music. *Fraser's Magazine*, 56, 396–408.
- Tan, Y. T., McPherson, G. E., Peretz, I., Berkovic, S. F., & Wilson, S. J. (2014). The genetic basis of music ability. *Frontiers in Psychology*, 5, 658.
- Teie, D. (2016). A comparative analysis of the universal elements of music and the fetal environment. *Frontiers in Psychology*, 7, 1158.
- Theusch, E., Basu, A., & Gitschier, J. (2009). Genome-wide study of families with absolute pitch reveals linkage to 8q24.21 and locus heterogeneity. *American Journal of Human Genetics*, 85, 112–119.
- Theusch, E., & Gitschier, J. (2011). Absolute pitch twin study and segregation analysis. *Twin Research and Human Genetics*, 14, 173–178.
- Trainor, L. (2008). Science & music: The neural roots of music. *Nature*, 453, 598–599.
- Trainor, L. J., & Cirelli, L. (2015). Rhythm and interpersonal synchrony in early social development. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1337, 45–52.
- Trainor, L. J., & Unrau, A. (2012). Development of pitch and music perception. In L. Werner, R. R. Fay, & A. N. Popper (Eds.), *Human auditory development* (pp. 223–254). New York, NY: Springer.
- Trehub, S. E. (2000). Human processing predispositions and musical universals. In N. L. Wallin, B. Merker, & S. Brown (Eds.), *The origins of music* (pp. 427–448). Cambridge, MA: MIT Press.
- Trehub, S. E. (2003). The developmental origins of musicality. *Nature Neuroscience*, 6, 669–673.
- Uchiyama, M., Jin, X., Zhang, Q., Amano, A., Watanabe, T., & Niimi, M. (2012). Music exposure induced prolongation of cardiac allograft survival and generated regulatory CD4<sup>+</sup> cells in mice. *Transplantation Proceedings*, 44, 1076–1079.
- Ukkola, L. T., Onkamo, P., Raijas, P., Karma, K., & Järvelä, I. (2009). Musical aptitude is associated with AVPR1A-Haplotypes. *PLoS One*, 4, e5534.
- Ukkola-Vuoti, L., Kanduri, C., Oikkonen, J., Buck, G., Blancher, C., Raijas, P., ... Järvelä, I. (2013). Genome-wide copy number variation analysis in extended families and unrelated individuals characterized for musical aptitude and creativity in music. *PLoS One*, 8, e56356.
- Wallin, N. L. (1982). *Den musikaliska hjärnan: en kritisk essä om musik och perception i biologisk belysning* (Unpublished doctoral dissertation). University of Gothenburg.
- Wallin, N. L. (1991). *Biomusicology: Neurophysiological, neuropsychological and evolutionary perspectives on the origins and purposes of music*. New York, NY: Pendragon Press.
- Wallin, N. L., Merker, B., & Brown, S. (2001). *The origins of music*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Wang, T. Y. (2015). A hypothesis on the biological origins and social evolution of music and dance. *Frontiers in Neuroscience*, 9, 30.
- Wood, G. A. (1984). Tool use by the palm cockatoo *Probosciger aterrimus* during display. *Corella*, 8, 94–95.
- Xing, Y. S., Chen, W. X., Wang, Y. R., Jing, W., Gao, S., Guo, D. Q., ... Yao, D. Z. (2016). Music exposure improves spatial cognition by enhancing the BDNF level of dorsal hippocampal subregions in the developing rats. *Brain Research Bulletin*, 121, 131–137.
- Xing, Y. S., Qin, Y., Jing, W., Zhang, Y. X., Wang, Y. R., Guo, D. Q., ... Yao, D. Z. (2016). Exposure to Mozart music reduces cognitive impairment in pilocarpine-induced status epilepticus rats. *Cognitive Neurodynamics*, 10, 23–30.
- Zanette, D. (2008). Playing by numbers. *Nature*, 453, 988–989.
- Zatorre, R. J. (2015). Musical pleasure and reward: Mechanisms and dysfunction. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1337, 202–211.
- Zentner, M., & Eerola, T. (2010). Rhythmic engagement with music in infancy. *Proceedings of the National Academy of*

- Sciences of the United States of America*, 107, 5768–5773.
- Zentner, M. R., & Kagan, J. (1996). Perception of music by infants. *Nature*, 383, 29.
- Zhang, J. Z., Harbottle, G., Wang, C. S., & Kong, Z. C. (1999). Oldest playable musical instruments found at Jiahu early Neolithic site in China. *Nature*, 401, 366–368.

## Current situations and challenges of evolutionary musicology

WANG Tianyan; FENG Shengzhong

(Center for High Performance Computing, Shenzhen Institutes of Advanced Technology,  
Chinese Academy of Sciences, Shenzhen 518055, China)

**Abstract:** The origin of musicality has puzzled scientists and still puzzles. Since Darwin proposed that music must be a biological adaptation, more and more researchers come to study musicality from a biological perspective. This leads to the rise of an interdisciplinary named biomusicology. Evolutionary musicology, as a branch of biomusicology, focuses on the genetic basis, cross-species characterisation and evolutionary significance of musicality. Although experiencing dramatic development over the last decades, most aspects of this field remain largely unknown. Here we propose a conceptual framework for addressing the origin of musicality. Firstly, musicality is to be deconstructed into minimal functional units. Then animal models are to be used to investigate the genetic bases. Finally the evolutionary route is to be reconstructed by systematically combining all the units.

**Key words:** biomusicology; musicality; evolutionary musicology