

特集 言語機能の脳内メカニズム

イメージングからみた言語機能*

橋本 龍一郎** 酒井 邦嘉**

本総説では、音声言語処理と統語処理に関する、機能的磁気共鳴映像法 (fMRI) を用いた研究の成果を紹介する。音声言語処理については、両耳分離聴課題時の皮質活動を検討したところ、一次・二次聴覚野、側頭平面、上側頭回を含む、音声言語刺激によって賦活された複数の領域において、両耳分離聴課題に対する異なる反応を観察した。この結果は、聴覚処理において複数の並列的な経路が存在することを示唆する。また、統語処理については、統語判断課題と言語性短期記憶課題を直接比較することにより、左前頭回下部、および左前頭前野背部において、統語判断課題に対する選択的な活動を観察した。この結果は、言語性短期記憶では説明できない、統語処理に特化した領域が、左前頭前野に局在することを示している。今後、fMRI と他のイメージング技術を併用することにより、大脳皮質におけるダイナミックな言語計算が明らかになることが期待される。

キーワード：機能的磁気共鳴映像法、音声言語処理、統語処理

はじめに

神経活動を無侵襲的に可視化する機能イメージング法の開発は、人間の精神機能に対する神経科学的研究に急速な変革をもたらした。特に、機能的磁気共鳴映像法 (functional magnetic resonance imaging : fMRI) の発展は目覚ましく、1991年の最初の報告以来現在に至るまで、1年あたりに発表される論文の数は、毎年急速な増加を続けている (Illes et al, 2003)。fMRI の普及に伴って、言語や思考、推論など、これまで神経科学のアプローチが著しく限られていた人間の「高次機能」が、広い関心を集めるようになった。そのなかでも言語は、人間に固有に備わる能力であり、また、記憶・知覚・意識など、様々なシステムと密接に関係している (Sakai et al, 2001 ; Sakai et al, 2003)。実際に、社会・

文化活動を含めて、人間の知的な営みにおいて、言語の関与が考えられないものは極めて少ない。したがって、言語は、人間の知的活動を理解するうえで鍵となる存在であり、その神経的基盤の解明を目指す「言語の脳科学」は、神経科学に残された最後のフロンティアの一つである (酒井, 2002)。本稿では、言語の脳科学にとって、特に重要と思われる研究テーマとして、音声言語処理と統語処理を選び、この二つの分野における最近の機能イメージングの成果を概観する。

1. 音声言語処理の脳内メカニズム

音声言語は、教育を通して学習される文字言語と異なり、幼児が言語環境に身を置くことで自然に獲得される能力である。話者により発せられた音声情報は、聴者の聴覚系末梢器官を通して大脳皮質の聴覚野に伝

2003年5月29日受稿

* Language functions revealed by neuroimaging.

** 東京大学大学院総合文化研究科 (〒153-8902 東京都目黒区駒場 3-8-1) Ryuichiro HASHIMOTO, Kuniyoshi SAKAI : Department of Cognitive and Behavioral Science, Graduate School of Arts and Sciences, The University of Tokyo, 3-8-1 Komaba, Meguro-ku, Tokyo 153-8902, Japan.

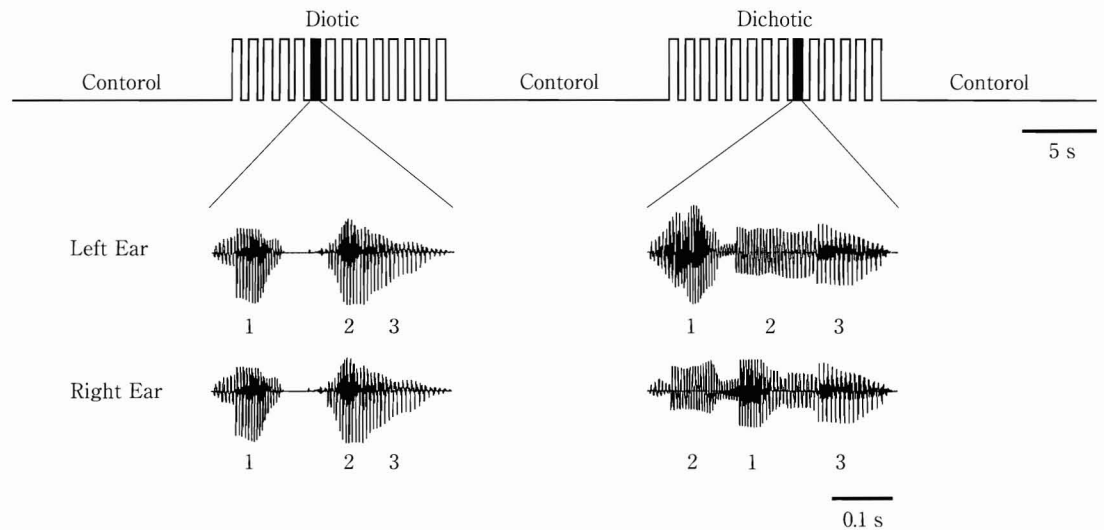


図1 Hashimoto ら (2000) で使用された音声刺激の例

音声波形の下の番号は、文節における、音節の順番を表す。DIC 条件では、左右の耳に音節の順番が異なる音声刺激 (1-2-3, 2-1-3) を提示した。

わり、連続的な音響表象から、離散的な音韻表象に変換されると考えられる。したがって、人間の聴覚野は、大脳皮質における言語計算の入り口となる組織であり、聴覚野とその周辺の言語野における音声言語処理を理解することは、言語の脳科学にとって、最初に取り組むべき目標の一つである。

1. ヒトの聴覚野・言語野における複数の領域

これまでに、細胞構築学的研究により、聴覚野・言語野は解剖学的に異なる複数の領域から構成されることが示されている (Galaburda and Sanides, 1980)。しかし、これらの領域がそれぞれ音声言語処理において、どのように異なる機能を果たしているかは、未だに明らかにされていない。これらの領域の機能分化を明らかにするために、機能イメージング法を用いて、聴覚注意 (auditory attention) が、聴覚野の活動をどのように変化させるかが検討されてきた。Grady ら (1997) の fMRI を用いた研究では、聴覚注意による音声・非音声刺激に対する皮質活動の増加は、一次聴覚野 (primary auditory cortex : A1) ではみられず、高次聴覚野において選択的に観察された。また、同じく fMRI を用いた Pugh ら (1996) の研究では、二次聴覚野 (secondary auditory cortex : A2) よりも、ウェルニケ野 (Wernicke's area) において、注意による活動量の増加が著しかったことを報告している。これらの研究は、注意による皮質活動への影響が領域の間で異なること、つまり、聴覚野において機能分化が存在することを示している。しかし一方で、注意による皮質活動の増大は、左前頭

葉の言語野では観察されたものの、聴覚野では確認されなかったという報告もある (Frith and Friston, 1996)。このように、研究間で得られた結果が異なる原因の一つとして、聴覚野の構造が、特に高次聴覚野において、個人差が大きいことが挙げられる (Westbury et al, 1999)。つまり、注意によって影響を受ける領域の位置が、被験者間で異なる可能性がある。したがって、聴覚野における各領域の機能分化を詳細に検討するためには、各被験者の脳を共通の座標に変換して行うグループ解析だけでなく、個人の脳ごとに聴覚野をマップする方法が有効である。

2. 両耳分離聴課題を用いた聴覚野・言語野における機能分化の検討

Hashimoto ら (2000) は、聴覚野・言語野における複数の領域の分化を、聴覚注意から検討を加えるため、音声言語刺激の両耳分離聴 (dichotic listening) 課題遂行時の皮質活動を、被験者個人ごとに fMRI を用いて検討した。両耳分離聴課題では、左右の耳に同時に異なる言語刺激が提示され、被験者は片方の耳に提示される刺激に注意を向け (ターゲット刺激)、もう一方の耳に提示される刺激を無視することが求められる。このパラダイムは、課題に無関係なメッセージの中から、必要な言語情報を抽出する機能や、関心のある情報の所在に空間的な注意を向ける機能など、日常的な音声言語コミュニケーションの場で必要とされる聴覚注意の要素を含んでいる。両耳分離聴条件の皮質活動を、左右の耳に同一の刺激が提示される両耳同時聴

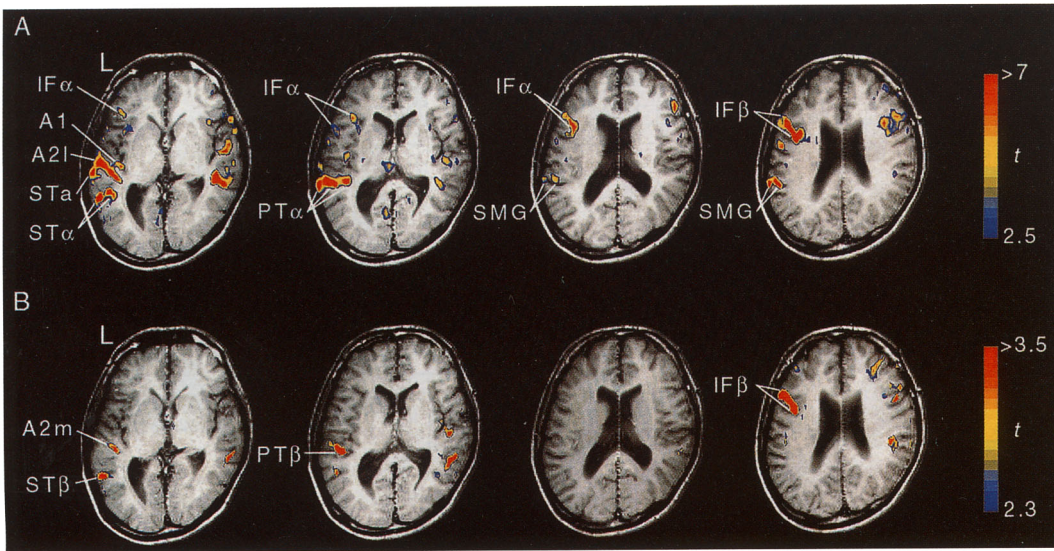


図 2 ある代表的な被験者における、聴覚野・言語野の活動を示した水平断面

A : (DIO+DIC) vs CON の *t* マップ。B : DIO vs DIC の *t* マップ。左から右に、前交連・後交連を基準として、高さがそれぞれ 4, 12, 20, 28 mm の水平断面を表す。

(diotic listening) 条件と比較することにより、聴覚注意が皮質活動に与える影響を、聴覚野・言語野における複数の領域の間で比較した。

7名の右利き男性被験者を対象に実験を行った。聴覚刺激は、物語の文章を自然な区切りで分断した意味のある文節(ターゲット刺激)と、その音節をランダムに並び替えた意味のない文節(非ターゲット刺激)の2種類を用いた。両耳同時聴(DIO)条件では、左右の耳に同一の刺激を提示し、両耳分離聴(DIC)条件では、左右の耳に音的に異なる刺激を同時に提示した(図1)。ターゲット刺激を含む試行、および非ターゲット刺激のみの試行は、ランダムな順序で行われた。被験者は、両条件において、どちらかの耳にターゲット刺激が提示されたとき、ボタンを押すことが求められた。なお、コントロール(CON)条件のターゲット刺激は、ホワイトノイズに400 Hzの純音を加えたもの、非ターゲット刺激はホワイトノイズだけのものを用いた。

DIO・DIC条件とCON条件との比較により、一次聴覚野、二次聴覚野、側頭平面(planum temporale: PT)、上側頭回(superior temporal gyrus: STG)、縁上回(supramarginal gyrus: SMG)、下前頭回(inferior frontal gyrus: IFG)にそれぞれ活動領域を同定した。

また、DIC条件とDIO条件を直接比較することにより、二次聴覚野内側部、および側頭平面、上側頭回、下前頭回の一部の領域が、DIC条件に対してDIO条件

よりも強く活動していることが示された。ある代表的な被験者について、この2種類の比較を行った結果を示す(図2)。二次聴覚野、側頭平面、上側頭回、下前頭回は、DIO・DIC条件に対して同程度の反応を示す領域と、DIO条件よりもDIC条件において強く活動する領域の両方を含んでいた。

被験者ごとに脳活動の比較をマップしたことにより、一次聴覚野周辺の脳領域の位置関係が、被験者間で一貫していることが明らかになった(図3)。すべての被験者において、一次聴覚野と二次聴覚野の解離が観察され、二次聴覚野は、ヘシュル溝(Heschl's sulcus)の前後に位置していた。この結果は、一次・二次聴覚野の境界が、ヘシュル溝に対応する場合と、それより前方に位置する場合があることを報告している解剖学的見地に一致する(Rademacher et al, 1993)。また、すべての被験者において、二次聴覚野の内側部がDIC条件に対して選択的な反応を示し(図4A)、それより外側部ではDIO・DIC条件に対して同じ程度の反応を示していた(図4B)。ヘシュル溝に沿った領域において、内外側方向に機能分化が存在することは、これまでに報告されていなかった新しい発見である。また、すべての被験者において、二次聴覚野よりもさらに外側部に位置する上側頭回に、DIO・DIC条件に対して同じ程度の反応する領域(上側頭回前部, STa)が同定された。なお、今回同定された、一次聴覚野・二次聴覚野内側部・外側部・上側頭回前部の四つの領域の位置関

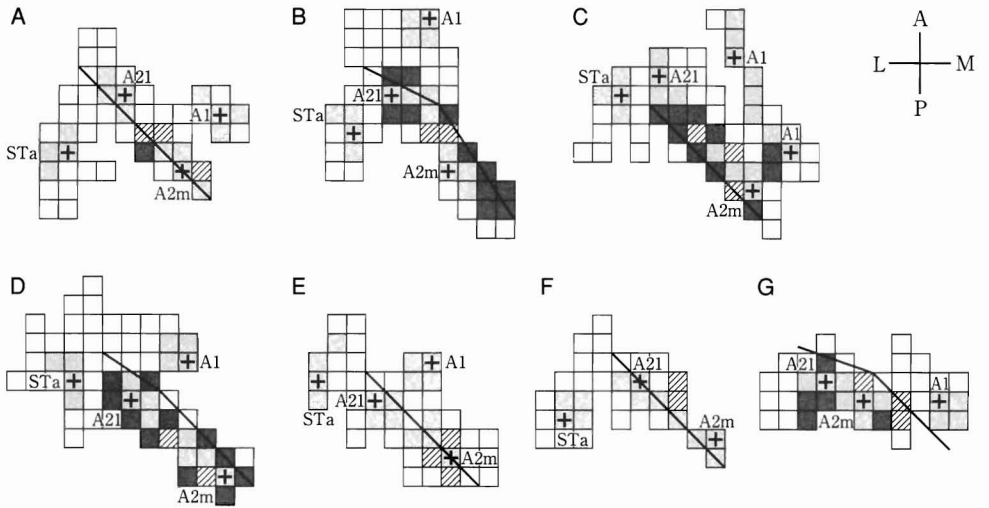


図3 左半球における, A1, A2 m, A2l, STaの空間的な関係

A から G のパネルは, 7名の被験者について, それぞれ個人ごとの解析結果を表す。各ボクセルは 3×3 mm。プラス (+) 印は各領域における活動の焦点を表し, 実線は各被験者におけるヘシュル溝を示す。

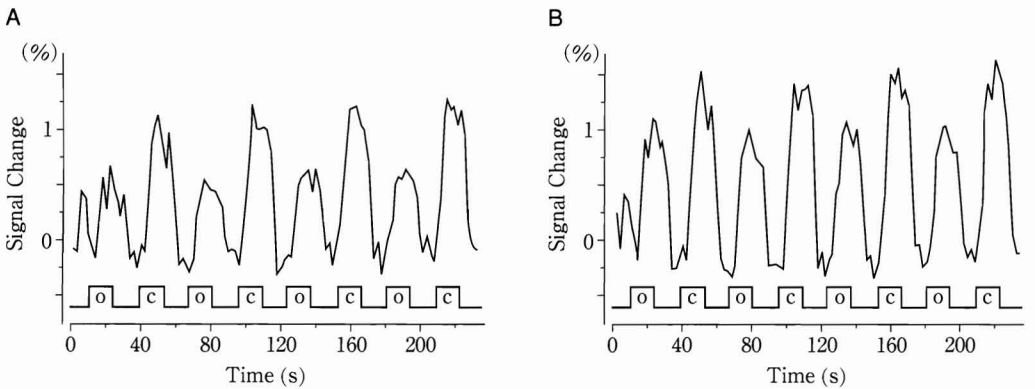


図4 二次聴覚野における信号変化率の時系列データ

7名の被験者のデータを平均している。A: 左半球の二次聴覚野内側部 (A2m)。B: 左半球の二次聴覚野外側部 (A2l)。o は DIO, c は DIC をそれぞれ表す。

係は, アセチルコリンエステラーゼ染色・チトクロームオキシターゼ活性を指標にした, 解剖学的研究の結果と一致している (Rivier and Clarke, 1997)。

ヘシュル溝周辺以外にも, 側頭平面・上側頭回・下前頭回において, それぞれ DIC に選択的に反応する領域と, DIC・DIO 両条件に同じ程度に反応する領域の 2 種類の領域が観察された。また, 緑上回では DIC に強く反応する領域は観察されなかった。左半球の聴覚野・言語野におけるこれらの 2 種類の領域の信号変化量をグラフで示した (図 5)。側頭平面・上側頭回・

下前頭回の中で, それぞれ 2 種類の下位領域が観察されたことは, 音声言語処理は, 階層的だけでなく, 並列的に行われている可能性を示唆している。ヒトの聴覚処理システムが, 聴覚情報のメッセージを処理する経路と, その音源を検出する経路に分かれている可能性は, その後の脳損傷患者の研究からも支持されている (Clarke et al, 2002)。

II. 統語処理の脳内メカニズム

聴覚野において初期の音声処理を受けた入力情報

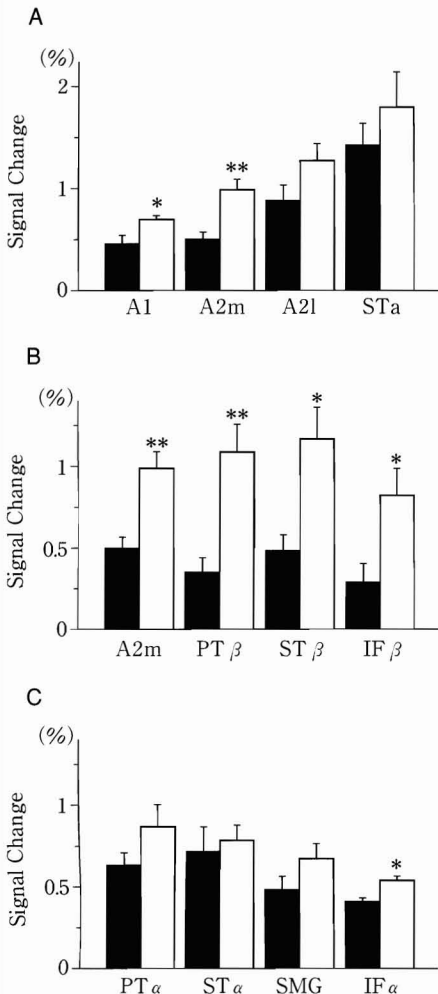


図5 DIO, DIC条件に対する左半球の聴覚野・言語野における皮質活動

黒のグラフはDIO条件、白のグラフはDICに対する平均信号変化率を示し、エラーバーは被験者間の標準誤差を表す。A: A1, A2m, A2l, STaの各領域における信号変化量。B: A2m, PT β , ST β , IF β における信号変化量。 β はDIO vs DICのtマップで同定された領域を表す。C: PT α , ST α , SMG, IF α における信号変化量。 α は(DIO+DIC) vs CONのtマップで同定された領域を表す。*および**はそれぞれ $p < 0.05$, $p < 0.005$ で有意な差がみられた組み合わせを示す。

は、言語野において、さらに高次の言語計算が行われる。言語学では、人間の言語知識は音韻・統語・意味の三つの異なる部門から成ると考えられており、なかでも統語部門は、音と意味を結ぶ中心的な役割を果たしている。

1. 統語処理のモジュール・非モジュール仮説

与えられた文に対して、統語知識を適用し、その文意を理解する過程を統語処理と呼ぶが、その過程には純粋に統語的な計算だけではなく、言語性短期記憶が関与している。統語処理から言語性短期記憶を分離することが困難なため、統語処理に固有の神経システムが存在するのか(モジュール仮説)、あるいは領域一般的な言語性短期記憶システムが統語処理を行うのか(非モジュール仮説)という問題が、現在にいたるまで議論されてきた(Caplan and Waters, 1999)。近年の機能イメージング研究により、左下前頭回(left inferior frontal gyrus: L. IFG)と左前頭前野背側部(left dorsolateral prefrontal cortex: L. DLPFC)、および左前頭前野背部(left dorsal prefrontal cortex: L. DPFC)が文法処理に特化した領域の候補として挙げられているが(Dapretto and Bookheimer, 1999; Indefrey et al, 2001)、これらの領域は、いずれも統語処理が直接要求されない単語の記憶課題や順序記憶課題においても賦活されること、および、その活動は記憶課題の難度によって強まることが報告されている(Chein and Fiez, 2001)。これらの結果は、文法処理の非モジュール仮説(Just and Carpenter, 1992)を支持する結果として解釈されている。

統語処理のモジュール・非モジュール仮説の対立をめぐって、これまで機能イメージング法を用いたアプローチがいくつか報告されている。Stromswoldら(1996)は、ポジトロン断層撮影法(positron emission tomography: PET)を用いて、ブローカ野の活動が、文における統語構造の複雑さに伴って増加することを報告した。この結果は、左前頭前野において、統語処理のモジュールが存在することを示していると解釈されたが、続くJustら(1996)によるfMRIを用いた実験では、Stromswoldらとほぼ同様の実験パラダイムが使用され、同じく統語構造の複雑性に伴うブローカ野の活動の増加が観察されたにも関わらず、非モジュール仮説を支持する結果と解釈された。これらのイメージング研究の解釈が一意に定まらない原因は、統語構造が複雑な文を理解するとき、統語処理だけではなく、言語性短期記憶や一般的な認知的負荷も同時に上がってしまうため、ブローカ野の活動がどちらの成分を反映しているかがわからないためである。この問題を克

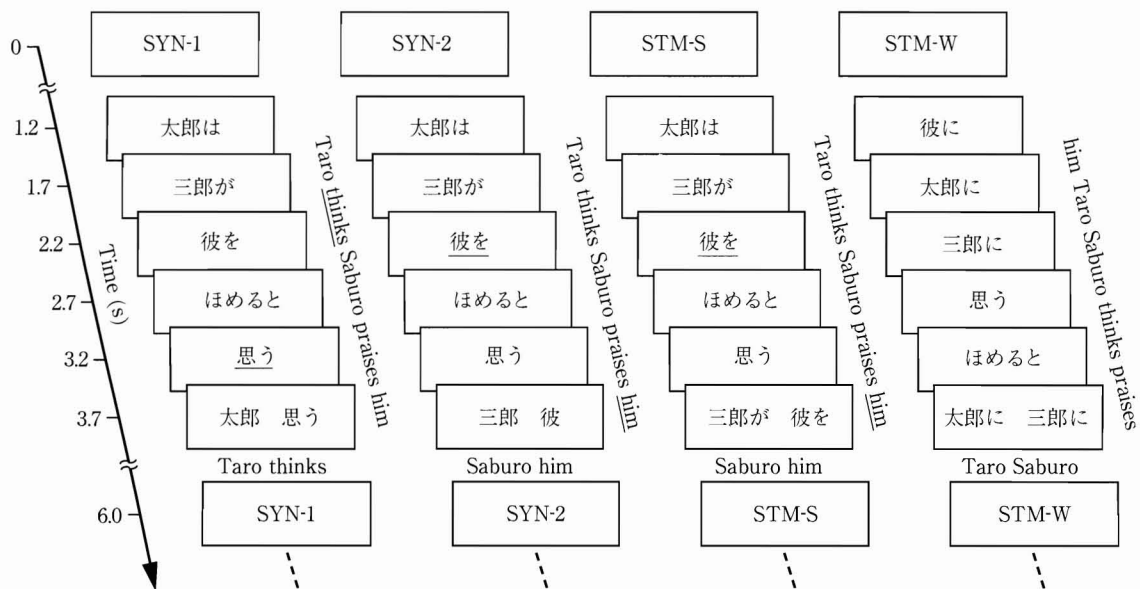


図6 統語処理と言語性短期記憶を分離するために使用された実験パラダイム (Hashimoto and Sakai, 2002)

二つの統語判断課題 (SYN-1, SYN-2) と二つの言語性短期記憶課題 (STM-S, STM-W) からなる。統語処理の負荷は SYN 課題が最も大きく、言語性短期記憶の負荷と課題の難度は STM-W において最も高い。

服するため、Embickら(2000)は、fMRIを用いて、文に含まれる文法エラーを検出する課題と、スペルエラーを検出する課題の脳活動を比較した。これらの二つの課題では、同じ文のセットが使用されたため、統語構造の複雑さは同じであり、課題の難度も同じ程度に統制されている。比較の結果、左下前頭回が、文法エラーを検出する課題に選択的に反応していることを発見した。この結果によって、左前頭前野が統語処理に関わっていることが示されたが、この領域が、言語性短期記憶や一般的な認知的負荷よりも、統語処理に対して強い選択性があるかどうかを検討するためには、両者の脳活動を直接比較する必要がある。

2. 左前頭前野における統語処理に特化した領域

Hashimoto and Sakai (2002) は、fMRIを用いて統語処理と言語性短期記憶に関わる脳活動を解離させるため、統語処理の性質の中でも、特に構造依存性と自動性に焦点を当てた実験パラダイムを作成した(図6)。課題として4条件を設定し、うち二つは統語判断(syntactic judgment: SYN)課題、残り二つは言語性短期記憶(short-term memory: STM)課題と名づけた。SYN課題では、固有名詞(人物名)二つ、動詞二つ、および代名詞一つを含む複文(例:「太郎は三郎が彼をほめると思った」)を視覚的に提示し、SYN-1では動詞に、SYN-2では代名詞にそれぞれ一つ下線を付した。課題は、(1)下線部の動詞の主語が文中のどの人物に

対応するか(SYN-1)、(2)下線部の代名詞が文中のどの人物を示し得るか(SYN-2)を判断させた。これらの課題では、明示的に統語判断が求められるため、通常に文を読むときと比較して、強く統語処理を必要とした。一方、STM課題では、SYN課題で用いた文をそのまま記憶する課題(STM for sentence: STM-S)と、同じ文の単語をランダムに並び換えた単語列を、語順を保持したまま記憶する課題(STM for words: STM-W)の2種類を用意した。STM課題においては、提示された単語(what)だけでなく、その順番(when)を記憶することが求められた。STM-Sは単語が統語的に正しい順序で提示されるため、課題内容に依存せず自動的に機能する統語処理が含まれている。また、先行研究により、文中の語順をランダムに並び換えた単語列の記憶は、統語規則に従った文の記憶・理解と比較して、著しく困難であることが示されている。したがって、STM-Wは4課題中もっとも短期記憶の負荷が高く、難度が高いことが予想された。実際に、各課題について正答率・反応時間を検討したところ、STM-Wは、他の3課題と比較して有意に正答率が低く、かつ反応時間が長いことが示された。16名の日本語を母国語とする男性(年齢:18~37歳)を被験者とし、うち15名は右利き、1名は両利きであった。1.5テスラの日立製MRI(STRATIS II)を使用し、Echo-planar法を用いて、ほぼ脳全体を撮像範囲に含め、機能画像の撮

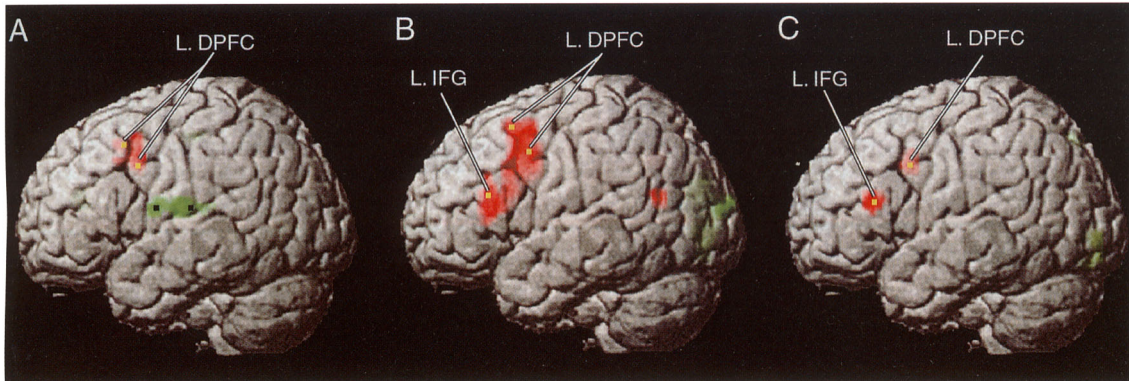


図 7 左前頭前野における統語処理に選択的な活動

A : STM-S>STM-W (赤), STM-W>STM-S (緑) を示した領域。活動の焦点をそれぞれ黄色・黒の点で示した。B : (SYN-1+SYN-2)>STM-W (赤), STM-W>(SYN-1+SYN-2) (緑) を示した領域。C : (SYN-1+SYN-2)>STM-S (赤), STM-S>(SYN-1+SYN-2) (緑) を示した領域。

影を行った。四つの課題はブロックデザインで行った。

最初に、二つの短期記憶課題、STM-S と STM-W の間で脳活動を比較した。両課題とも、提示された単語列の what・when を記憶する点においては同じであるが、STM-S は単語が統語規則に従って配列されているため、自動的な統語処理を伴うのに対し、STM-W は最も難度が高く、短期記憶をはじめとする一般的な認知負荷が強い課題である。比較の結果、L. DPFC において STM-S に有意に強い反応が観察された (図 7A)。L. DPFC は、記憶するアイテムの数を増やしたり (Rypma et al, 1999)、記憶の保持時間を長くする (Barch et al, 1997) など、言語課題の難度を上げることによって活動が増加することから、主に作動記憶 (ワーキングメモリ) の中央実行系 (central executives) に関係すると考えられてきた。しかし、STM-S と STM-W の間では、記憶する単語の数・保持時間は同一に統制されており、課題の難度は STM-W のほうが高い。したがって、今回の比較で観察された STM-S に対する選択的な反応は、言語性短期記憶や一般的な認知的負荷には還元できない、文理解に固有のシステムが左前頭前野に存在することを示している。

次に、二つの SYN 課題 (SYN-1+SYN-2) と STM-W の比較を行った。SYN 課題は、主節・従属節を階層的に含む複文に関する解釈が求められるため、構造依存的な統語規則を明示的に適用する必要がある。STM-S よりも統語処理の負荷が強い課題である。比較の結果、STM-S と STM-W の比較により同定された L. DPFC に加えて、L. IFG において、SYN 課題に選択的な活動が観察された (図 7B)。これまでに、L. IFG は、記憶課題の中でも、特に単語記憶の難度によ

って活動が高まることから、言語性ワーキングメモリに関わると考えられてきた (Chein and Fiez, 2001)。しかし、STM-W のほうが SYN 課題よりも言語記憶課題の難度が高いため、今回観察された L. IFG の活動も、言語性ワーキングメモリの負荷では説明することはできない。また、これまでに、L. IFG の活動は、文の統語構造の複雑さに伴って活動が増加することが報告されている (Caplan et al, 1999)。この結果は、L. IFG において観察された SYN 課題に選択的な活動が、文の統語構造の計算に関係していることを支持している。また、Homae ら (2002) は、L. IFG の下部、ブロードマンの 45/47 野において、語彙の選択や統合など、文レベルの意味処理に特化した領域を同定したが、この領域は、SYN 課題に選択的な活動を示した L. IFG とほとんど重複部分がなかった。したがって、今回得られた L. IFG における SYN 課題に選択的な活動は、文理解に関わる処理のなかでも、統語的な側面に強く関係していることが示唆された。

次に、SYN 課題 (SYN-1+SYN-2) と STM-S の比較を行った。その結果、L. IFG と L. DPFC において、先の比較と同様に SYN 課題に強い反応がみられた (図 7C)。SYN 課題と STM-S では、提示された文のセットが全く同じであるが、STM-S は、文の統語構造よりも、単語の線形順序に対する注意が要求されるのに対して、SYN 課題は構造依存的な統語計算に明示的な注意が向けられる。したがって L. IFG と L. DPFC の活動は、SYN 課題と STM-S 課題が要求する統語処理の負荷の差を反映していると考えられる。また、この比較でも、L. IFG において統語処理に選択的な活動がみられたことは、この領域が、自動的に行わ

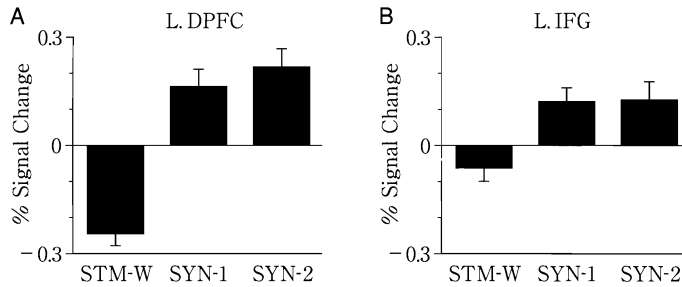


図8 左前頭前野の二つの領域における各課題に対する皮質活動
STM-Sをベースラインとし、各被験者についてSTM-W, SYN-1, SYN-2における平均信号変化量をL. DPFC (A), L. IFG (B)において計算した。エラーバーは被験者間の標準誤差を表す。

れる統語処理よりも、明示的な文法判断に特に深く関わっていることを示唆している。

最後に、L. DPFCとL. IFGの各領域において、STM-SをベースラインとしたSTM-W, SYN-1, SYN-2課題の信号変化量をそれぞれ計算した(図8)。その結果、SYN-1, SYN-2に対する信号変化量は、L. DPFCとL. IFGで有意な差はみられなかったが、STM-Wに対しては、L. DPFCにおいてL. IFGよりも有意に大きな信号変化を観察した。この結果は、L. DPFCがSTM-Sに含まれる自動的な統語処理に強く関係していること、および、L. IFGは明示的な統語判断が要求される時に選択的に関与することを示唆している。L. IFGが明示的な統語判断を行っているときに強く活動することは、その後の筆者らの研究室の実験により確かめられている。Suzuki and Sakai(2003)は、事象関連fMRIを用いて、統語的逸脱と意味的・音韻的逸脱を判断する課題を比較することにより、L. IFGの一部が、明示的に統語判断を行っているときに、より強く活動することを示した。この結果は、Embickら(2000)による意識的に文法エラーを探す課題において、有意に皮質活動が高まったL. IFGの活動の焦点と極めてよく一致している。また、この領域の活動が、正文・非文に関わらず、意識的に統語判断を行うことで増加することは、光トポグラフィーで、同様の最小対のパラダイムを用いたNoguchiら(2002)によって報告されている。さらに、Sakaiら(2002)は、事象関連経頭蓋磁気刺激(transcranial magnetic stimulation:TMS)を用いてL. IFGの活動を一時的に高めたところ、正文・非文に関わらず、意識的な統語判断課題において、選択的に反応時間が促進される効果を発見した。この事象関連TMSの結果は、fMRIや光トポグラフィーで明らかにされたL. IFGの活動と統語処理の間に因果関係が

あることを示している。これらの研究を総合すると、左前頭前野において統語処理に特化した領域の間には機能分化が存在し、L. IFGは特に意識的な統語判断に関わる一方、L. DPFCは自動的に行われる統語処理に関係している可能性が考えられる。

おわりに

本稿で取り上げた音声言語処理と統語処理の他にも、文処理(Homae et al, 2002)や発話運動(Hashimoto and Sakai, 2003)など、様々なテーマにおいてfMRIの手法を用いた成果が報告されている。また、今回紹介した研究は、脳活動を課題間で比較することによって、どの脳領域がどの機能に特化しているかを示すことが主なねらいであったが、fMRIはそれ以外の様々な目的に活用することができる。例えば、領域間のfMRI信号の時間的な相関を計算することにより、複数の脳領域が、どのように機能的結合(functional connectivity)を形成するかを検討することができる。最近では、Homaeら(2003)が、左前頭前野の二つの領域が、文処理に選択的な機能的結合を形成することを報告している。今後、fMRIの新しい解析手法の開発や、脳磁計(magnetoencephalography:MEG)など、時間解像度に優れた脳機能計測機器を併用することにより、各脳領域の機能分化だけでなく、複数の領域がダイナミックにネットワークを構成して、言語計算を行っている様子が明らかになることが期待される。

文献

- 1) Barch DM, Braver TS, Nystrom LE, Forman SD, Noll DC, Cohen JD: Dissociating working memory from task difficulty in human prefrontal cortex. *Neuropsychologia* 35: 1373-1380, 1997

- 2) Caplan D, Waters GS : Verbal working memory and sentence comprehension. *Behav Brain Sci* 22 : 77-126, 1999
- 3) Chein JM, Fiez JA : Dissociation of verbal working memory system components using a delayed serial recall task. *Cereb Cortex* 11 : 1003-1014, 2001
- 4) Clarke S, Thiran AB, Maeder P, Adriani M, Vernet O, Regli L, Cuisenaire O, Thiran JP : What and where in human audition : selective deficits following focal hemispheric lesions. *Exp Brain Res* 147 : 8-15, 2002
- 5) Dapretto M, Bookheimer SY : Form and content : Dissociating syntax and semantics in sentence comprehension. *Neuron* 24 : 427-432, 1999
- 6) Embick D, Marantz A, Miyashita Y, O'Neil W, Sakai KL : A syntactic specialization for Broca's area. *Proc Natl Acad Sci USA* 97 : 6150-6154, 2000
- 7) Frith CD, Friston KJ : The role of the thalamus in "top down" modulation of attention to sound. *NeuroImage* 4 : 210-215, 1996
- 8) Galaburda AM, Sanides F : Cytoarchitectonic organization of the human auditory cortex. *J Comp Neurol* 190 : 597-610, 1980
- 9) Grady CL, Van Meter JW, Maisog JM, Pietrini P, Krasuski J, Rauschecker JP : Attention-related modulation of activity in primary and secondary auditory cortex. *Neuroreport* 8 : 2511-2516, 1997
- 10) Hashimoto R, Homae F, Nakajima K, Miyashita Y, Sakai KL : Functional differentiation in the human auditory and language areas revealed by a dichotic listening task. *NeuroImage* 12 : 147-158, 2000
- 11) Hashimoto R, Sakai KL : Specialization in the left prefrontal cortex for sentence comprehension. *Neuron* 35 : 589-597, 2002
- 12) Hashimoto Y, Sakai KL : Brain activations during conscious self-monitoring of speech production with delayed auditory feedback : an fMRI study. *Hum Brain Mapp*, in press, 2003
- 13) Homae F, Hashimoto R, Nakajima K, Miyashita Y, Sakai KL : From perception to sentence comprehension : The convergence of auditory and visual information of language in the left inferior frontal cortex. *NeuroImage* 16 : 883-900, 2002
- 14) Homae F, Yahata N, Sakai KL : Selective enhancement of functional connectivity in the left prefrontal cortex during sentence processing. *NeuroImage*, in press, 2003
- 15) Illes J, Kirschen MP, Gabrieli JDE : From neuroimaging to neuroethics. *Nat Neurosci* 6 : 205, 2003
- 16) Indefrey P, Hagoort P, Herzog H, Seitz RJ, Brown CM : Syntactic processing in left prefrontal cortex is independent of lexical meaning. *NeuroImage* 14 : 546-555, 2001
- 17) Just MA, Carpenter PA : A capacity theory of comprehension : Individual differences in working memory. *Psychol Rev* 99 : 122-149, 1992
- 18) Just MA, Carpenter PA, Keller TA, Eddy WF, Thulborn KR : Brain activation modulated by sentence comprehension. *Science* 274 : 114-116, 1996
- 19) Noguchi Y, Takeuchi T, Sakai KL : Lateralized activation in the inferior frontal cortex during syntactic processing : An event-related optical topography study. *Hum Brain Mapp* 17 : 89-99, 2002
- 20) Paulesu E, Frith CD, Frackowiak RSJ : The neural correlates of the verbal component of working memory. *Nature* 362 : 342-345, 1993
- 21) Pugh KR, Shaywitz BA, Shaywitz SE, Fulbright RK, Byrd D, Skudlarski P, Shankweiler DP, Katz L, Constable RT, Fletcher J, Lacadie C, Marchione K, Gore JC : Auditory selective attention : An fMRI investigation. *NeuroImage* 4 : 159-173, 1996
- 22) Rademacher J, Caviness VS Jr, Steinmetz H, Galaburda AM : Topographical variation of the human primary cortices : Implications for neuroimaging, brain mapping, and neurobiology. *Cereb Cortex* 3 : 313-329, 1993
- 23) Rivier F, Clarke S : Cytochrome oxidase, acetylcholinesterase, and NADPH-diaphorase staining in human supratemporal and insular cortex : Evidence for multiple auditory areas. *NeuroImage* 6 : 288-304, 1997
- 24) Rypma B, Prabhakaran V, Desmond JE, Glover GH, Gabrieli JDE : Load-dependent roles of frontal brain regions in the maintenance of working memory. *NeuroImage* 9 : 216-226, 1999
- 25) Sakai KL, Hashimoto R, Homae F : Sentence processing in the cerebral cortex. *Neurosci Res* 39 : 1-10, 2001
- 26) Sakai KL, Noguchi Y, Takeuchi T, Watanabe E : Selective priming of syntactic processing by event-related transcranial magnetic stimulation of Broca's area. *Neuron* 35 : 1177-1182, 2002
- 27) 酒井邦嘉 : 言語の脳科学. 中央公論新社, 東京, 2002
- 28) Sakai KL, Homae F, Hashimoto R : Sentence processing is uniquely human. *Neurosci Res*, in press, 2003
- 29) Stromswold K, Caplan D, Alpert N, Rauch S : Localization of syntactic comprehension by positron emission tomography. *Brain Lang* 52 : 452-473, 1996
- 30) Suzuki K, Sakai KL : An event-related fMRI study of explicit syntactic processing of normal/anomalous sentences in contrast to implicit syntactic processing. *Cereb Cortex* 13 : 517-526, 2003
- 31) Westbury CF, Zatorre RJ, Evans AC : Quantifying variability in the planum temporale : A probability map. *Cereb Cortex* 9 : 392-405, 1999

Abstract

Language functions revealed by neuroimaging

Ryuichiro Hashimoto, Kuniyoshi L. Sakai

from

*Department of Cognitive and Behavioral Science, Graduate School of Arts and Sciences,
The University of Tokyo, 3-8-1 Komaba, Meguro-ku, Tokyo 153-8902, Japan.*

We review recent progress in fMRI studies for two topics of language processing : speech recognition and syntactic processing. First, with a dichotic listening task, we showed that auditory language systems may be functionally differentiated into multiple pathways for speech recognition. Second, by contrasting syntactic decision and short-term memory tasks, we found that regions in the left prefrontal cortex are specialized for sentence comprehension. Future fMRI studies together with other imaging methodologies will further clarify dynamic cortical networks for linguistic computations.

(Received : May 29, 2003)

Shinkei Kenkyu no Shinpo (Advances in Neurological Sciences), Vol. 47, No. 5, pp735-744, 2003.
IGAKU-SHOIN Ltd., Tokyo, Japan.