

前頭連合野の言語機能

言語を生み出す脳メカニズム

山本香弥子^{a,b)}, 酒井邦嘉^{a)}*

ブローカ野が言語機能において重要な役割を果たすことが示されてから 150 年以上経過したが、近年の MRI によるイメージング研究などにより、ブローカ野の機能的・構造的な細分化が可能になった。言語情報処理の観点からは、前頭連合野と、側頭および頭頂連合野のおのおのを結ぶネットワークの重要性が目ざされる。本総説では、左下前頭回の文法機能を中心として、言語機能をつかさどる大脳と小脳のネットワークを概観する。

KEY WORDS 言語, 文法, 左下前頭回, 皮質構造, fMRI, 拡散強調画像法

はじめに

言語機能は人間に固有の高次脳機能であり、知覚・記憶・意識といったさまざまな認知機能と密接に関係しながらも独立している。言語は豊かな知的・文化的活動を生み出す基礎でもあることから、人間を人たらしめる最大の特徴と言えよう。言語学と協調したこれまでの脳機能イメージング研究により、言語をとりわけ特徴づけている文法機能において、前頭連合野の一部である左下前頭回が重要な役割を果たしていることが明らかとなった。また、前頭連合野は側頭連合野および頭頂連合野のおのおのと緊密なネットワークにより相互に連絡されている。前頭連合野の機能や構造に加え、こうしたネットワークを介した情報伝達を解明していくことが、言語を中心として生まれる「人間らしさ」を紐解く鍵となるだろう。

言語機能における前頭連合野の重要性が指摘されたのは 19 世紀のことであり、当時は失語症の研究に基づいていた。ブローカ (Pierre Paul Broca ; 1824-1880) によりブローカ野 (前頭連合野の一部) が左下前頭回後部に位置づけられ、さらにウェルニッケ (Carl Wernicke ; 1848-1905) によりウェルニッケ野 (側頭連合野の一部) が左側

頭回後方に位置づけられた。その後 20 世紀になって、ゲシュヴィンド (Norman Geschwind ; 1926-1984) が感覚統合の座として角回の重要性を指摘し、その領域はゲシュヴィンド野 (頭頂連合野の一部) と呼ばれる。ブローカ野、ウェルニッケ野、ゲシュヴィンド野という 3 つの領域は、弓状束 (arcuate fasciculus) によって相互に結びつけられている。近年のイメージング手法の発展と実験パラダイムの精緻化により、言語野のより詳細な機能や構造、さらには他の領域とのネットワークの重要性が明らかになってきた。本総説では、左下前頭回を中心とした前頭連合野の言語機能を解説し、左下前頭回と側頭連合野・頭頂連合野とのネットワークが果たす言語処理における役割について概観する。

1. MRI による脳イメージング手法

言語機能に関する神経科学研究の多くは、機能的 MRI (functional magnetic resonance imaging : fMRI) などにより、特定の処理に関わる灰白質の局所的な脳活動を空間的・時間的に特定してきた。また、VBM (voxel-based morphometry) により灰白質の局所体積を計測し、脳形態と実験課題の成績との関係を明らかにする試みもなさ

a) 東京大学大学院総合文化研究科相関基礎科学系 (〒153-8902 東京都目黒区駒場 3-8-1)

b) 日本学術振興会特別研究員

*[連絡先] sakai@mind.c.u-tokyo.ac.jp

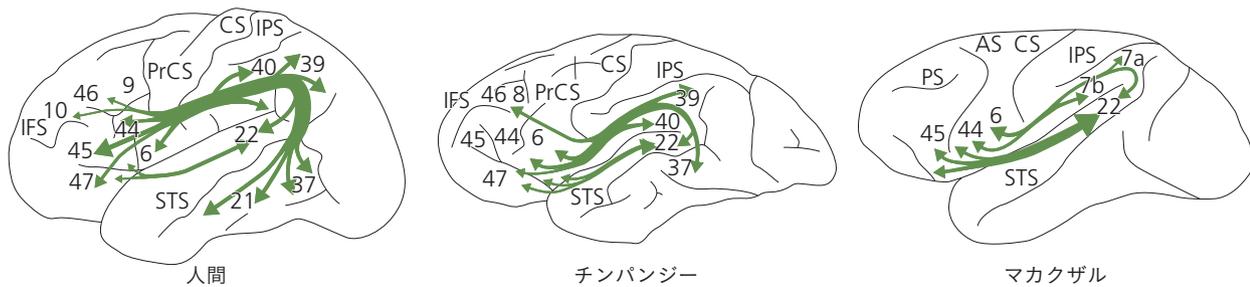


Fig. 1 人間、チンパンジー、マカクザルにおける背側および腹側経路

MRI の拡散強調画像法による結果をもとにした、人間、チンパンジー、マカクザルにおける背側および腹側経路の概略図。人間では、弓状束を中心とした背側経路が腹側経路より発達していることに加え、下前頭回、下側頭回および中側頭回までより広範に投射しており、チンパンジーやマカクザルの背側・腹側経路とは本質的に異なっている。

(略語) AS：弓状溝、CS：中心溝、IFS：下前頭溝、IPS：頭頂間溝、PrCS：中心前溝、PS：主溝、STS：上側頭溝

Rilling JK, Glasser MF, Preuss TM, Ma X, Zhao T, et al: The evolution of the arcuate fasciculus revealed with comparative DTI. *Nat Neurosci* **11**: 426-428, 2008 より改変して転載

れてきた¹⁾。これらの灰白質を対象とした研究に加え、近年では MRI による拡散強調画像法 (diffusion weighted imaging) が開発されたことにより、無侵襲的に白質神経線維束を同定することが可能となった。

拡散強調画像法は、生体内に存在する水分子が、障害物のない状態ではブラウン運動により等方的に拡散するが、白質においては線維束に沿った方向には拡散しやすいものの垂直な方向には拡散しにくいという拡散異方性 (diffusion anisotropy) を持つことを利用して、白質神経線維束を可視化する²⁾。さらに拡散異方性の程度を表す FA (fractional anisotropy) という指標を用いることで、白質を定量的に評価することが可能である。FA 値はミエリン化の程度や、グリア細胞と軸索の密度などを包括的に反映していると考えられており、FA 値の個人差と文法能力の個人差の関係³⁾や、白質の神経変性疾患における FA 値の低下と機能障害の関係を明らかにする研究⁴⁾もなされている。

従来、白質神経線維束は、主に死後脳や動物脳を対象としたトレーサー研究により調べられてきたが、拡散強調画像法により生体における白質線維束の変化を計測することも可能となった。言語機能は人間に固有であり、無侵襲的な計測方法が有用であることから、拡散強調画像法は言語の神経基盤を明らかにするうえで重要な手法の 1 つとなっている。

II. 人間と他の霊長類における弓状束の違い

言語機能に関わる脳構造が人間に特異的であるならば、人間以外の霊長類とは脳構造に明確な違いがあるに違いない。Rilling ら⁵⁾は左半球の弓状束に着目し、拡散強調画像法を用いて人間、チンパンジー、マカクザルの比較を行った (Fig. 1)。人間では、弓状束を中

心とした背側経路が腹側経路より顕著に発達していることに加え、弓状束が下前頭回 (ブロードマン 44/45/47 野: BA44/45/47)、中側頭回および下側頭回まで広範に投射している。チンパンジーでも背側経路のほうが腹側経路よりも発達しているものの、背側経路の主要な投射先は前頭前野背外側部、運動前野背側部、下頭頂小葉 (BA39/40) といった領域であった。一方マカクザルでは、背側経路よりも腹側経路のほうが発達しており、腹側経路は主に上側頭回 (BA22) と弓状溝 (BA45) に投射している。人間に対してチンパンジーやマカクザルにみられたこれらの構造の違いは、単なる脳容量の違いで説明することは不可能であり、人間への進化の過程で質的に大きく変化を遂げたと考えられる。また、弓状束以外の線維束についても拡散強調画像法を用いて人間とサルでの比較が行われている⁶⁾。人間に特徴的な脳構造を明らかにし、さらにこれらの構造がどのような言語機能と関係しているのかを詳細に調べることは、重要なアプローチの 1 つであろう。

III. 言語機能における背側・腹側経路

拡散強調画像法などによる解剖学的な知見によると、前頭連合野は他の脳領域と極めて多数の連合線維によって連絡されている⁷⁾ (Fig. 2)。fMRI による機能的な知見と合わせると (後述)、言語機能において背側経路と腹側経路が重要かつ異なる役割を果たしているものと考えられる。背側経路の 1 つである弓状束は、ブローカ野とウェルニッケ野を連絡する神経線維束として、言語機能における重要性が従来指摘されてきた。Catani ら⁸⁾は、前頭連合野と側頭連合野を連絡する「long segment」、前頭連合野と頭頂連合野を連絡する「anterior segment」、頭頂連合野と側頭連合野を連絡す

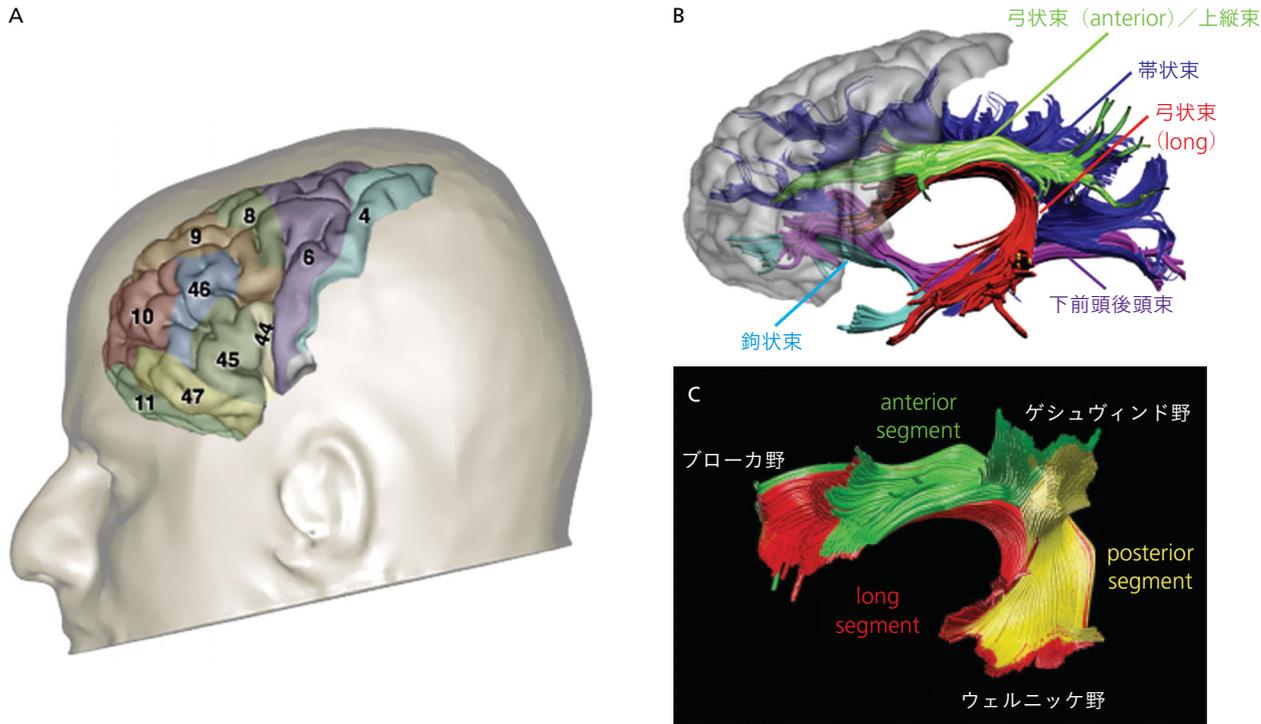


Fig. 2 前頭連合野のブロードマン領域と主な連合線維

A : 前頭連合野のブロードマン領域。**B** : 拡散強調画像法を用いて可視化された、前頭連合野と他の脳領域を連絡する主な連合線維。**C** : 弓状束の細分類。Cataniらはブローカ野（前頭連合野の一部）とウェルニッケ野（側頭連合野の一部）を連絡する「long segment」（赤）、ゲシュヴィンド野（頭頂連合野の一部）とブローカ野を連絡する「anterior segment」（緑）、ウェルニッケ野とゲシュヴィンド野を連絡する「posterior segment」（黄）の3つに分類している。

A, B は Catani M, Dell'Acqua F, Bizzi A, Forkel SJ, Williams SC, et al: Beyond cortical localization in clinico-anatomical correlation. *Cortex* **48**: 1262-1287, 2012 より改変して転載

C は Catani M, Jones DK, ffytche DH: Perisylvian language networks of the human brain. *Ann Neurol* **57**: 8-16, 2005 より改変して転載

「posterior segment」の3つに分類している。一方で Friederici らは、運動前野 (BA6) と上側頭回を連絡する経路と、下前頭回の一部 (BA44) と上側頭回を連絡する経路の2つに分類するなど⁹⁾、背側経路の細分類に関しては統一的な見解は得られていない¹⁰⁾。腹側経路に関しては、下前頭後頭束 (inferior fronto-occipital fasciculus)、鉤状束 (uncinate fasciculus)、外包 (external capsule)、最外包 (extreme capsule) といった神経線維束からなると考えられているものの、これらの線維束は近接して走行しているために、拡散強調画像法のみを用いて弁別することは困難である。fMRI 研究や臨床研究と合わせて、言語機能における白質線維束の役割を理解していく必要がある。

V 節以降で詳しく述べるように、背側経路は文法を中心とした高次の言語機能において重要な役割を果たすと考えられる。ブローカ野をトラッキングの出発点として描出した弓状束の FA 値が、言語の特徴を部分的に模した人工文法の学習成績と正の相関を示したと報告されている¹¹⁾。また、乳幼児において背側経路は腹側経路よりも未発達であることも指摘されてお

り¹²⁾、複雑な文法処理の獲得と相互に運動しながら発達が進んでいく可能性がある。一方、腹側経路に関しては、文の意味理解に関連する左下前頭回腹側部 (BA47) および左側頭葉が、最外包/中縦束/下縦束により連絡されていることが報告されている¹³⁾。今後、特定の言語機能に注目してその機能的・構造的な神経基盤を明らかにすることに加え、発達や臨床の観点から得られる知見を融合させることにより、言語処理ネットワークの全容解明が期待される。

IV. ブローカ野の細胞構築

ブローカ野 (BA44/45) は比較的大きな領域であるため、均質な性質を持つとは考えにくい。近年、細胞構築を詳細に分析することにより、ブローカ野のより精緻な地図をつくる試みがなされている。Amunts ら¹⁴⁾ は、人間のブローカ野における細胞構築と、6 種類のレセプター (AMPA 型グルタミン酸受容体、カイニン酸受容体、GABA_A 受容体、ムスカリン受容体 M1/M2、アドレナリン受容体 α₁) の分布を調べた (Fig. 3)。その結果、BA44 は上

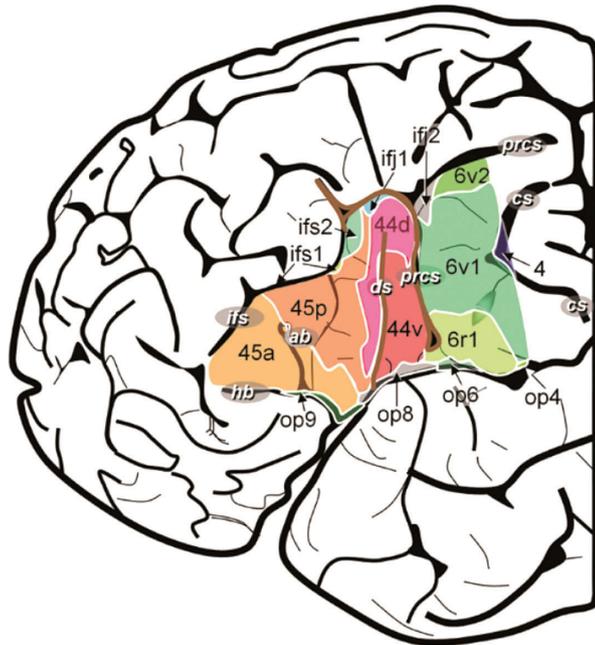


Fig. 3 細胞構築に基づいたブローカ野の脳領域分割

6種類のレセプター (AMPA型グルタミン酸受容体, カイニン酸受容体, GABA_A受容体, ムスカリン受容体 M1/M2, アドレナリン受容体 α₁) の分布に基づき, ブロードマン 6/44/45 野がより詳細に分割された¹⁴⁾。特にブロードマン 44/45 野について, 44 野は上下方向 (dorsal-ventral) に 44d (dorsal) と 44v (ventral) に, 45 野は前後方向 (anterior-posterior) に 45a (anterior) と 45p (posterior) に分類できることが報告された。白い線は細胞構築に基づいた分割を, 黒い線は解剖学的な指標を表す。

(略語) ab : 外側溝上行枝, cs : 中心溝, ds : 対角溝, hb : 外側溝水平枝, ifj : 下前頭接合部, ifs : 下前頭溝, IPS : 頭頂間溝, op : 弁蓋部, prcs : 中心前溝, 6r1, 6v1, 6v2 : 6野の一部

Amunts K, Lenzen M, Friederici AD, Schleicher A, Morosan P, et al: Broca's region: novel organizational principles and multiple receptor mapping. *PLoS Biol* **8**: e1000489, 1-16, 2010 より転載

下 (dorsal-ventral) 方向に 44d (dorsal) と 44v (ventral) に, BA45 は前後 (anterior-posterior) 方向に 45a (anterior) と 45p (posterior) に分類できることが明らかになった。このようなマイクロレベルの解剖学的な違いが, 機能的差異に結びついている可能性がある。生体で細胞構築の情報を得ることは困難であるが, 死後脳研究で得られたデータから標準化した確率的ブロードマン地図 (probabilistic map) が作成されている¹⁵⁾。確率的ブロードマン地図は SPM (statistic parametric mapping) などの画像解析ソフトウェアに実装されており, Fig. 3 ほど詳細な地図ではないものの, MNI (Montreal Neurological Institute) 座標へ標準化された脳活動が特定のブロードマン領域に位置する確率を知ることができる。また, MRI の T₁ 強調画像と T₂ 強調画像の比を用いて灰白質の髄鞘化の程度を可視化する手法が開発され, この手法で得られた領域の境界が, 細胞構築学の手法で得られた境界と一致することが報告されている¹⁶⁾。fMRI で特定された活動部位をより詳細な脳部位に対応づけることは,

言語における機能局在を明らかにするうえで有用なアプローチの1つであろう。

V. 言語機能のモジュール局在性

自然言語は, 文法以外に意味や音韻などいくつかの独立したモジュールにより構成されていると考えられている。例えば有名な例として, 「Colorless green ideas sleep furiously.」という文は意味をなさないが文法的には正しく, 文法と意味が独立であることがわかる¹⁷⁾。言語機能を細分化して特定の機能モジュールに着目した研究により, それぞれのモジュールがどの脳領域に局在するのが明らかとなってきた。例えば, 文の文法的判断を行う課題に対して, 文の意味と語句を統制した短期記憶課題を対照条件として脳活動を比較した結果, 左下前頭回弁蓋部/三角部および左運動前野外側部において選択的な活動が明らかとなった¹⁸⁾ (Fig. 4A)。また, 文の意味の整合性を判断する課題に対して, 文中で使用された語句から非単語を検出する課題を対照条件として用いた実験により, 左下前頭回眼窩部が読解 (文章理解) に関係することが示唆される¹⁹⁾。こうした脳機能イメージング研究から, 文法, 読解, 単語の音韻といったモジュールが脳の特定の場所に局在していることが明らかとなった¹⁸⁾ (Fig. 4B)。語彙の意味処理や音韻処理については, 頭頂葉や側頭葉の領域が関わるということが報告されている。

最近の研究では, 意味システムは脳の広い領域に分布しており, それぞれの領域において特定の意味や関連する概念が表象されているという報告²⁰⁾もあるが, これが聴覚や視覚表象であるのか, 言語の意味処理と関連するかは不明である。文法処理についても, 左下前頭回 (BA44/45) が重要な役割を果たすことはこれまでの多くの研究から示唆されるが, これ以外の領域が文法処理にどのように寄与するのも明らかにする必要はある。文法の本質的な要素を他の言語要素から分離し, それぞれの要素に関わる脳領域を特定することに加え, 領域間の情報のやり取りという観点からも研究を進めることが重要である。

VI. 文法処理に関わる機能・構造のネットワーク

複数の脳領域で構成されたネットワークに関する研究もなされている。例えば筆者らの研究^{21,22)}では, 失文法 (agrammatism) 症状を呈する患者と健常者を対象として, fMRI と拡散強調画像法を用いて言語のネット

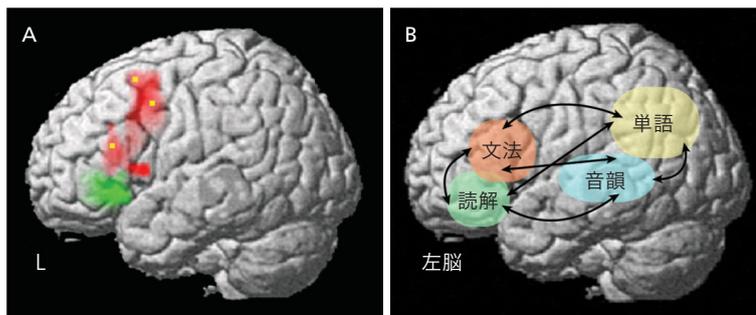


Fig. 4 言語処理モジュールの局在

A : fMRI により明らかとなった、文の文法的判断による脳活動（赤：左下前頭回弁蓋部/三角部、および左運動前野外側部）と、読解（文章理解）による脳活動（緑：左下前頭回眼窩部）。
B : これまでの研究によって明らかになってきた言語処理モジュールの局在。前頭連合野の下前頭回には文法のモジュールが、その腹側には読解のモジュールが局在している。
 Sakai KL: Language acquisition and brain development. *Science* **310**: 815-819, 2005
 より改変して転載

ワークを調べた。実験に参加した患者を、神経膠腫が、左下前頭回弁蓋部/三角部、左運動前野外側部、あるいはそれ以外の左前頭葉にあるかで、3群に分けた。文理解時の文法処理における脳活動を調べるために、絵と文の意味内容のマッチング課題を遂行中のfMRI計測を行った。課題文には、能動文（△が○を引いてる）、受動文（○が△に引かれる）、かき混ぜ文（○を△が引いてる）という異なる文型を用いた。課題の誤答率を調べたところ、神経膠腫が左運動前野外側部にある患者はかき混ぜ文で、左下前頭回弁蓋部/三角部にある患者は受動文とかき混ぜ文の両方で特に高い誤答率を示し、能動文に対しても誤答率が有意に上昇した。一方、それ以外の左前頭葉に神経膠腫がある患者では、誤答率は健常者と同じであった。これらのことから、神経膠腫の場所により、失文法的理解の種類が異なることが明らかとなった。

また、fMRI計測の結果からも、神経膠腫の場所によって、14の脳領域において異なる脳活動を生じることが明らかとなった²²⁾。なお、この14の領域は健常者においても、絵と文のマッチング課題において脳活動の有意な上昇がみられた。これら14の領域について、健常者を対象として2領域ごとにペアをつくって脳活動の時間的相関（機能的結合）を調べた結果、14の領域が明確に3つのグループに分けられることが明らかとなった（Fig. 5）。各ネットワークに含まれる脳領域は拡散強調画像法により確かに解剖学的結合も存在することが示され、文法処理が3つのネットワークに支えられていることが初めて明らかとなった。

近年、安静時の機能的結合（resting-state functional connectivity）を評価する研究もなされているが、この手法で観察された機能的結合が具体的にどのような処理と

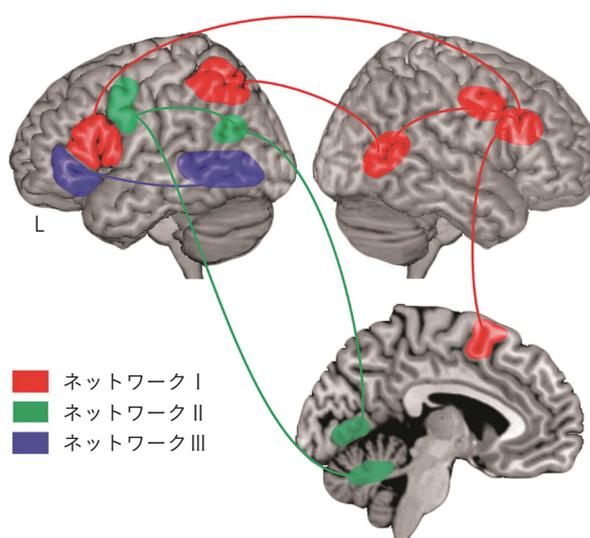


Fig. 5 文法処理を支える3つの神経回路

文法処理に関連する14の脳領域について、脳活動の時系列に関する相関（機能的結合）を調べることで、3つの神経回路が明らかとなった。14の脳領域は、失文法を呈する患者群と健常者群に対して、絵と文のマッチング課題を用いたfMRI研究で特定された。ネットワークIは文法中枢である左下前頭回弁蓋部/三角部を含む。ネットワークIIは文法中枢である左運動前野外側部に加え、視覚入力の中継する舌状回、単語中枢である左角回、運動出力に関与する小脳核を含む。ネットワークIIIは読解中枢である左下前頭回眼窩部、音韻や意味処理に関わる左上/中側頭回を含む。従来の健常者のみを対象とした研究だけでは文法機能との関連が不明であった領域が多数発見された。
 Kinno R, Ohta S, Muragaki Y, Maruyama T, Sakai KL: Differential reorganization of three syntax-related networks induced by a left frontal glioma. *Brain* **137**: 1193-1212, 2014より改変して転載

関係しているのか、実際に神経結合が存在するのかといったことは不明である。言語処理を実現している神経基盤を明らかにするには、課題遂行時に脳活動の生じる部位を特定し、これらの部位が機能的・解剖学的な結合を持っているのかを調べる必要があるだろう。ここでは文法処理における筆者らのネットワーク研究を紹介したが、同様に脳機能イメージングと拡散強調

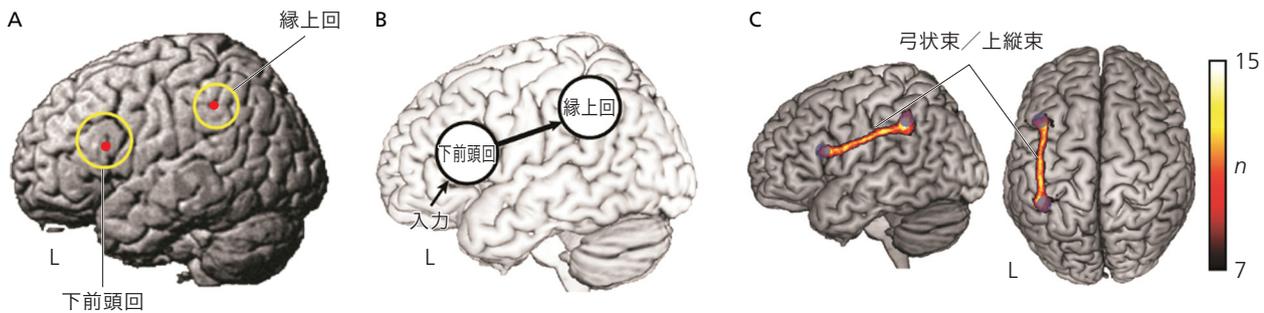


Fig. 6 文法処理に選択的な活動を示したふたつの領域と機能的・解剖学的な結合

A: 統辞構造の複雑さに選択的な活動を示した脳領域。**B:** 動的因果モデル (dynamic causal modelling) による左下前頭回と左縁上回の情報の流れ。文の木構造に関する情報が下前頭回に入力され、さらに左下前頭回から左縁上回へと情報がトップダウンで伝達されるモデルが最適であった。**C:** 拡散強調画像法による左下前頭回と左縁上回の解剖学的結合。この結合は、左弓状束/上縦束の一部であると考えられる。

Ohta S, Fukui N, Sakai KL: Syntactic computation in the human brain: the degree of merger as a key factor. PLOS ONE 8: e56230, 1-16, 2013 より改変して転載

画像法を組み合わせることにより、文法以外の言語機能におけるネットワークを調べた研究もなされている。例えば、通常の文と、音韻規則は正しいものの意味をなさない文をそれぞれ対比させた研究では、背側経路の一部が音韻処理に、腹側経路の一部は意味処理に関わることが示唆されている²³⁾。このように機能的アプローチと解剖学的アプローチの両方を用いて、前頭連合野と側頭・頭頂連合野に位置する脳領域がどのように寄与し、言語処理が実現されているのかを明らかにしていく必要がある。

VII. 理論言語学の知見を反映させた脳機能イメージング研究

言語機能の神経基盤を解明するには、言語の特性やしぐみについての深い理解を実験パラダイムに反映させることが重要である。自然言語は文法、意味、音韻などいくつかの独立した機能モジュールで構成され、中でも文法(統辞)は、「再帰的計算」というプロセスで特徴づけられる。統辞構造での再帰的計算とは、文や句の中に別の文や句を埋め込むことであり、これにより新たな文を無限に生成することができる。脳機能イメージングによる研究でも、自然言語である第2言語の文法を学習する課題と、人工的な順序配列を学習する課題を比較した結果、前者の条件でのみ左下前頭回で有意な脳活動がみられ、自然言語の特異的な性質が示唆されている²⁴⁾。この知見は、第1言語(母語)に基づいた研究による左下前頭回の役割とも一致する。

近年の理論言語学において提唱されている文法理論によれば、再帰性の根幹をなす基本演算として、2つの言語要素を統合して、より大きな構造をつくる「併合(Merge)」という操作がある。例えば、「本を読んだ」

が疑問の終助詞「の」と併合されると、「本を読んだの?」という疑問文が得られる。併合は再帰的に適用可能であり、すべての統辞構造が再帰的併合により一元的に生成されると提案されている。以下では、このような理論言語学の知見を取り入れた神経科学研究をいくつか紹介したい。

筆者らの研究では、文の木構造の複雑さを表す指標として「併合度」を用い、fMRI計測により併合度で最もよく説明できる脳活動を特定した²⁵⁾。実験では、併合度の異なる複数の条件を用意した。意味の要因を排除する目的で、課題文では最低限の文法要素と無意味単語のみで構成された文を用いた。併合度の高い条件に対して、併合度の低い条件を比較した結果、左下前頭回と左縁上回に脳活動がみられた(Fig. 6A)。さらに、左下前頭回の脳活動を説明する要因は、検討した多数のモデルの中で併合度のみであり、脳活動(MRIの信号変化量)と併合度が一致した。

また、左下前頭回と左縁上回の間情報の伝達を明らかにする目的で、動的因果モデル(dynamic causal modelling: DCM)による解析を行った。DCMとは、ある脳領域の入力や領域間での情報の伝達を仮定したときにMRIの信号をどの程度説明できるかを調べることににより、脳の機能的なネットワークを明らかにする手法である。DCM解析の結果、文の木構造に関する情報が左下前頭回に入力され、さらに左下前頭回から左縁上回へと情報がトップダウンで伝達されるモデルが最適であった(Fig. 6B)。また、拡散強調画像法により、左下前頭回と左縁上回の間解剖学的な結合が存在することが確かめられた(Fig. 6C)。この結合は、左弓状束/上縦束の一部であると考えられる。

Zaccarellaら²⁶⁾は「併合」に着目して、併合操作を含む文および句(前置詞句)を用いた課題と、併合操作を

含まない単語列 (例えば「stem ship juice」) を用いた課題を遂行しているときの脳活動を比較した。すると、文と句のいずれにおいても、左下前頭回 (BA44) と左上側頭回後部に有意な脳活動がみられた。ブローカ野に限定した解析を行った結果、文条件における脳活動のピークは BA45 にみられた一方で、句条件における脳活動のピークは BA44 にみられた。文と句という条件のみで言語処理の程度を定量的に比較するのは容易ではないと考えられるが、この知見はブローカ野の機能をより細分化できる可能性を示唆している。ブローカ野内で BA44 と BA45 のように前後 (anterior-posterior) 方向に機能を細分化できる可能性に加え、上下 (dorsal-ventral) 方向に細分化できる可能性も報告されている。筆者らの日本手話に関する研究では、単語、文、文脈レベルに対応した言語課題遂行時の脳活動を fMRI により計測したところ、左前頭皮質において活動が背側から腹側方向にかけて拡大した²⁷⁾。BA44/45 の細胞構築に関する知見からも示唆されるように、ブローカ野は構造においても機能においても細分化が可能であることを念頭に置く必要があるだろう。

併合操作それ自体は、2つの記号を統合するという極めて単純な操作である。同様の操作は、数学にもみられる。Hung ら²⁸⁾ は、複雑な数を表す語 (例えば「one hundred and thirty two」) がいくつかの簡単な数を表す語が併合されることにより生成されている [例: $(1 \times 100) + (3 \times 10) + 2$] 点に着目した実験を行った。実験課題の併合の度合いは、左下前頭回と左下頭頂小葉における脳活動と相関していた。左下頭頂小葉は数の大小判

断や四則演算に寄与することが報告されており²⁹⁾、左下前頭回の脳活動は言語と共通した併合操作を、左下頭頂小葉の脳活動は数学的な併合操作を反映している可能性がある。筆者らが行った、数列の計算における複雑さを「併合度」で定量化した実験においても、左下前頭回と左右下頭頂小葉で有意な脳活動がみられている³⁰⁾。言語と数学がどちらも再帰的構造という共通した計算に支えられていることは確かである。また、音楽においても再帰的構造があると考えられており³¹⁾、言語、数学、音楽に共通する神経基盤と、それぞれに特異的な神経基盤を明らかにしていくことは、今後の最も興味深い研究課題の1つである。

おわりに

言語機能において文法を中心としたモジュールは左半球前頭連合野の下前頭回に位置し、側頭連合野・頭頂連合野に含まれる複数の脳領域とのネットワークにより言語処理が実現されている。また、理論言語学の知見を反映して、文法の核心的な要素を他の言語的な要素から分離しようと試みた神経科学の実験研究がなされてきた。文法処理をつかさどる左下前頭回が、音韻処理や意味処理を担う領域とどのように情報をやり取りしているかについては、まだ十分に明らかになっていない。DCM などを用いた機能的結合の解析や、拡散強調画像法による解剖学的結合の解析と合わせて、言語処理の神経基盤をモデル化していく必要がある。

文献

- 1) Mechelli A, Crinion JT, Noppeney U, O'Doherty J, Ashburner J, et al: Neurolinguistics: structural plasticity in the bilingual brain. *Nature* **431**: 757, 2004
- 2) Mori S, Zhang J: Principles of diffusion tensor imaging and its applications to basic neuroscience research. *Neuron* **51**: 527-539, 2006
- 3) Yamamoto K, Sakai KL: The dorsal rather than ventral pathway better reflects individual syntactic abilities in second language. *Front Hum Neurosci* **10**: 295, 2016
- 4) Wilson SM, Galantucci S, Tartaglia MC, Rising K, Patterson DK, et al: Syntactic processing depends on dorsal language tracts. *Neuron* **72**: 397-403, 2011
- 5) Rilling JK, Glasser MF, Preuss TM, Ma X, Zhao T, et al: The evolution of the arcuate fasciculus revealed with comparative DTI. *Nat Neurosci* **11**: 426-428, 2008
- 6) Thiebaut de Schotten M, Dell'Acqua F, Valabregue R, Catani M: Monkey to human comparative anatomy of the frontal lobe association tracts. *Cortex* **48**: 82-96, 2012
- 7) Catani M, Dell'Acqua F, Bizzi A, Forkel SJ, Williams SC, et al: Beyond cortical localization in clinico-anatomical correlation. *Cortex* **48**: 1262-1287, 2012
- 8) Catani M, Jones DK, ffytche DH: Perisylvian language networks of the human brain. *Ann Neurol* **57**: 8-16, 2005
- 9) Friederici AD: The brain basis of language processing: from structure to function. *Physiol Rev* **91**: 1357-1392, 2011
- 10) Dick AS, Tremblay P: Beyond the arcuate fasciculus: consensus and controversy in the connective anatomy of language. *Brain* **135**: 3529-3550, 2012
- 11) Flöel A, de Vries MH, Scholz J, Breitenstein C, Johansen-Berg H: White matter integrity in the vicinity of Broca's area predicts grammar learning success. *NeuroImage* **47**: 1974-1981, 2009
- 12) Perani D, Saccuman MC, Scifo P, Anwander A, Spada D, et al: Neural language networks at birth. *Proc Natl Acad Sci U S A*

- 108:** 16056–16061, 2011
- 13) Saur D, Kreher BW, Schnell S, Kümmerer D, Kellmeyer P, et al: Ventral and dorsal pathways for language. *Proc Natl Acad Sci U S A* **105:** 18035–18040, 2008
 - 14) Amunts K, Lenzen M, Friederici AD, Schleicher A, Morosan P, et al: Broca's region: novel organizational principles and multiple receptor mapping. *PLoS Biol* **8:** e1000489, 1–16, 2010
 - 15) Eickhoff SB, Stephan KE, Mohlberg H, Grefkes C, Fink GR, et al: A new SPM toolbox for combining probabilistic cytoarchitectonic maps and functional imaging data. *NeuroImage* **25:** 1325–1335, 2005
 - 16) Glasser MF, Van Essen DC: Mapping human cortical areas *in vivo* based on myelin content as revealed by T1- and T2-weighted MRI. *J Neurosci* **31:** 11597–11616, 2011
 - 17) Chomsky N: *Syntactic Structures*. Mouton Publishers, The Hague, 1957
 - 18) Sakai KL: Language acquisition and brain development. *Science* **310:** 815–819, 2005
 - 19) 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
 - 20) Huth AG, de Heer WA, Griffiths TL, Theunissen FE, Gallant JL: Natural speech reveals the semantic maps that tile human cerebral cortex. *Nature* **532:** 453–458, 2016
 - 21) Kinno R, Muragaki Y, Hori T, Maruyama T, Kawamura M, et al: Agrammatic comprehension caused by a glioma in the left frontal cortex. *Brain Lang* **110:** 71–80, 2009
 - 22) Kinno R, Ohta S, Muragaki Y, Maruyama T, Sakai KL: Differential reorganization of three syntax-related networks induced by a left frontal glioma. *Brain* **137:** 1193–1212, 2014
 - 23) Saur D, Schelter B, Schnell S, Kratochvil D, Küpper H, et al: Combining functional and anatomical connectivity reveals brain networks for auditory language comprehension. *NeuroImage* **49:** 3187–3197, 2010
 - 24) Musso M, Moro A, Glauche V, Rijntjes M, Reichenbach J, et al: Broca's area and the language instinct. *Nat Neurosci* **6:** 774–781, 2003
 - 25) Ohta S, Fukui N, Sakai KL: Syntactic computation in the human brain: the degree of merger as a key factor. *PLOS ONE* **8:** e56230, 1–16, 2013
 - 26) Zaccarella E, Meyer L, Makuuchi M, Friederici AD: Building by syntax: the neural basis of minimal linguistic structures. *Cereb Cortex*, 2015 Oct 13 [Epub ahead of print] [doi: 10.1093/cercor/bhv234]
 - 27) Inubushi T, Sakai KL: Functional and anatomical correlates of word-, sentence-, and discourse-level integration in sign language. *Front Hum Neurosci* **7:** 681, 2013
 - 28) Hung YH, Pallier C, Dehaene S, Lin YC, Chang A, et al: Neural correlates of merging number words. *NeuroImage* **122:** 33–43, 2015
 - 29) Dehaene S, Spelke E, Pinel P, Stanescu R, Tsivkin S: Sources of mathematical thinking: behavioral and brain-imaging evidence. *Science* **284:** 970–974, 1999
 - 30) Nakai T, Sakai KL: Neural mechanisms underlying the computation of hierarchical tree structures in mathematics. *PLOS ONE* **9:** e111439, 1–13, 2014
 - 31) Lerdahl F, Jackendoff R: *A Generative Theory of Tonal Music*. The MIT Press, Cambridge, 1983

BRAIN and NERVE 68 (11): 1283–1290, 2016 Topics

Title

Language Functions in the Frontal Association Area — Brain Mechanisms That Create Language

Authors

Kayako Yamamoto^{a,b)}, Kuniyoshi L. Sakai^{a)}*

a) Department of Basic Science, Graduate School of Arts and Sciences, The University of Tokyo, 3–8–1 Komaba, Meguro-ku, Tokyo 153–8902, Japan; b) Japan Society for the Promotion of Science

*E-mail: sakai@mind.c.u-tokyo.ac.jp

Abstract

Broca's area is known to be critically involved in language processing for more than 150 years. Recent neuroimaging techniques, including functional magnetic resonance imaging (fMRI) and diffusion MRI, enabled the subdivision of Broca's area based on both functional and anatomical aspects. Networks among the frontal association areas, especially the left inferior frontal gyrus (IFG), and other cortical regions in the temporal/parietal association areas, are also important for language-related information processing. Here, we review how neuroimaging studies, combined with research paradigms based on theoretical linguistics, have contributed to clarifying the critical roles of the left IFG in syntactic processing and those of language-related networks, including cortical and cerebellar regions.

Key words: language; syntax; left inferior frontal gyrus; cortical structures; functional magnetic resonance imaging (fMRI); diffusion weighted imaging