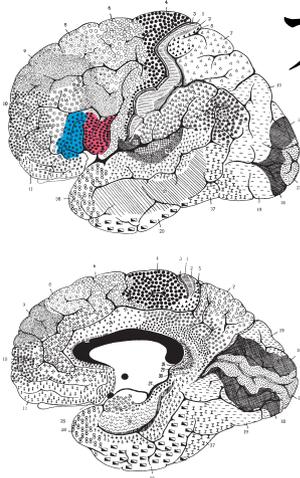


ブローカ野における文法処理

山田 亜虎^{a)}, 酒井 邦嘉^{a,b)} *



ブロードマン領野 44, 45 野はブローカ野として知られるが、真の機能的役割はいまだに明らかでない。近年のイメージング技術の発展により、ブローカ野の構造と機能が詳細に明らかになってきた。特に言語機能については、運動性のものに限らず、文法処理の中核として働くという十分な証拠が蓄積されている。本総説では、ブローカ野の文法中核としての役割を概観し、言語以外の機能への関与についても触れる。

KEY WORDS 44 野, 45 野, 言語, 文法, 機能イメージング

44
45
野

はじめに

言語は人間のみに備わった生得的な能力であり、知覚・記憶・意識などの認知機能と密接に関係しながらも独立する。また、言語はコミュニケーション(外言語)に先立って、人間の思考や内言語の全般を支えており、社会・文化活動を含めて、人間の知的な営みで言語が関与しないものはむしろ少ないであろう。そうした言語能力の基礎となる「言語知識」は、いくつかの機能的な要素から成り立っている。単語レベルの言語要素としては音韻や語彙の意味があり、文および文章レベルの言語要素としては「統辞処理」(文の構造を文法的に分析する過程)と読解(文や文章の意味理解)がある。これらの要素間の相互作用に基づいて、言語処理が自動的あるいは意識的に行われる。

言語処理に特化した脳領域のことを「言語野」と呼ぶが、それらの領域の機能が言語だけとは限らない。主要な言語野が19世紀に発見されて以来、その局在性や機能の解釈をめぐる激しい論争がなされてきた。ブローカ(Pierre Paul Broca; 1824-1880)は、左下前頭回後部が発話の運動機能をつかさどる「運動性言語野」と考え、ウェルニッケ(Carl Wernicke; 1848-1905)は左側頭回後部が言語理解の機能をつかさどる「感覚性言語野」と考えた。これらの領野はそれぞれブローカ野、

ウェルニッケ野と呼ばれる。さらに20世紀になって、ゲシュヴィンド(Norman Geschwind; 1926-1984)が言語における感覚統合の座として角回[ブロードマン領野39野(Brodmann area 39: BA39)]と縁上回(BA40)の重要性を指摘したため、これらの領野はゲシュヴィンド野と呼ばれるようになった。

前述のように、言語は文法・意味・音韻・語彙などを中心とする複数の独立した「モジュール(機能単位)」により構成される。近年の脳機能イメージング技術の進展と実験パラダイムの精緻化によって、単語レベルの音韻や語彙のモジュールだけでなく、文法のモジュールの局在が示され、ブローカ野が「文法中核」として機能することが明らかになってきた。さらに、ブローカ野での文法処理を特徴づける「再帰的計算」が、近年の理論言語学で提唱されている「併合(Merge)」という操作に対応することも実証された。本総説では、BA44とBA45に着目して、「言語の脳科学」の進展を概観する。

1. 失語症からみたブローカ野

下前頭回(第三前頭回)において、BA44は弁蓋部に、BA45は三角部に対応する(Fig. 1A)¹⁾。本総説ではBA44とBA45を合わせた解剖学的な領野のことを「ブ

a) 東京大学大学院理学系研究科物理学専攻(〒113-0033 東京都文京区本郷7-3-1)

b) 東京大学大学院総合文化研究科相関基礎科学系

*[連絡先] sakai@mind.c.u-tokyo.ac.jp

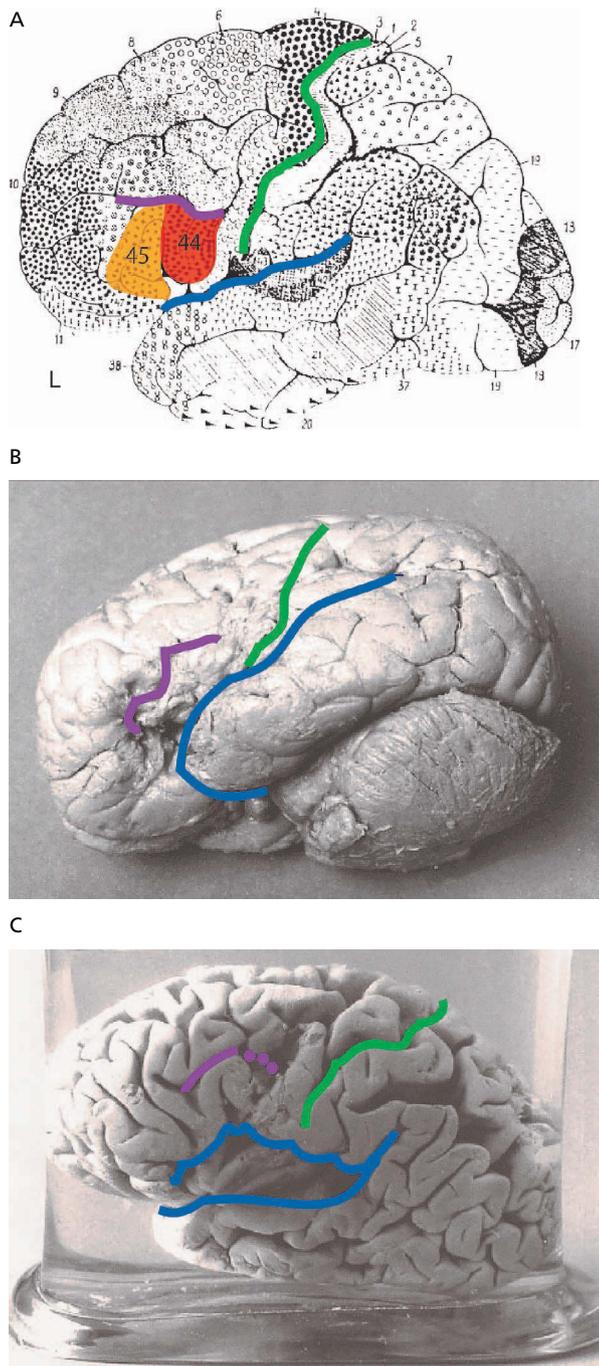


Fig. 1 44野, 45野の位置と2人の失語症患者の脳

A : Brodmann K: Vergleichende Lokalisationslehre der Großhirnrinde in ihren Prinzipien dargestellt auf Grund des Zellenbaues. Barth, Leipzig. 1909より改変して転載
B, C : Dronkers NF, Plaisant O, Iba-Zizen MT, Cabanis EA: Paul Broca's historic cases: High resolution MR imaging of the brains of Leborgne and Lelong. *Brain* **130**: 1432-1441, 2007より改変して転載

A : Brodmann K: Vergleichende Lokalisationslehre der Großhirnrinde in ihren Prinzipien dargestellt auf Grund des Zellenbaues. Barth, Leipzig. 1909より改変して転載

B, C : Dronkers NF, Plaisant O, Iba-Zizen MT, Cabanis EA: Paul Broca's historic cases: High resolution MR imaging of the brains of Leborgne and Lelong. *Brain* **130**: 1432-1441, 2007より改変して転載

ローカ野」と呼ぶ。ブローカは1860年代に2人の失語症患者について報告した。1人目のLeborgne (Fig. 1B)は、質問に答えようとするとき、「tan」という音節を繰り返すことしかできず、「Tan」というあだ名で知られていた。彼は音声のイントネーションを変えることはできたが、他人が聞いて理解できるような語句を発話できなかった。2人目の患者Lelong (Fig. 1C)は、5つの単語——「oui」（はい）、「non」（いいえ）、「tois」[「trois」（3）の誤り]、「toujours」（いつも）、「Lelo」（自分の名の誤り）——しか発話できなかった。これら2人にみられた脳の損傷部位から、右半球でなく左半球の第三前頭回の損傷が発話障害を生み出すとブローカは推論した。

これら2人の患者の脳は大切に保存されており、Dronkers²⁾がMRIでスキャンしたところ、損傷部位はブローカが報告した第三前頭回よりも深く、言語処理に重要な神経線維である弓状束や上縦束にも損傷が及んでおり、Leborgneの脳では島皮質が完全に破壊されていた。この知見は、運動性言語野が第三前頭回以外の領域、例えば島皮質の中心前回を含むというDronkers³⁾の指摘と合致する。

また、ブローカが発話に重要だと結論づけた第三前頭回は確かに損傷されていたが、Leborgneの第三前頭回の損傷は後方だけでなく前方まで及んでいるのに対し、Lelongの第三前頭回の損傷はブローカ野の後方1/3にとどまっていた²⁾。そうした症例ごとの違いはあるものの、言語機能の一部が第三前頭回に局在すること、さらには言語機能が左半球に限られるという優位半球の考えは、ブローカの卓見であり、言語の脳科学の出発点であった。

なお、60以上もの言語を通訳として駆使したクレブス (Emil Krebs; 1867-1930)のBA45において、左半球の体積のほうが右半球よりも大きいという非対称性が報告されており⁴⁾、その知見は文法能力に対するわれわれの実験とも一致する⁵⁾。したがって、ブローカ野の言語機能が運動性的なものだとは即断できないということに注意したい。

II. ブローカ野の細分類

さて、前節の冒頭で述べたようにブローカ野はBA44とBA45という2つの領域にわたるが、脳溝 (vertical ramus または anterior ascending ramus) はBA44とBA45の境界の目安にすぎず、細胞構築学的な顕微鏡像によってもなお、目視で境界を定めるのは難しい。その

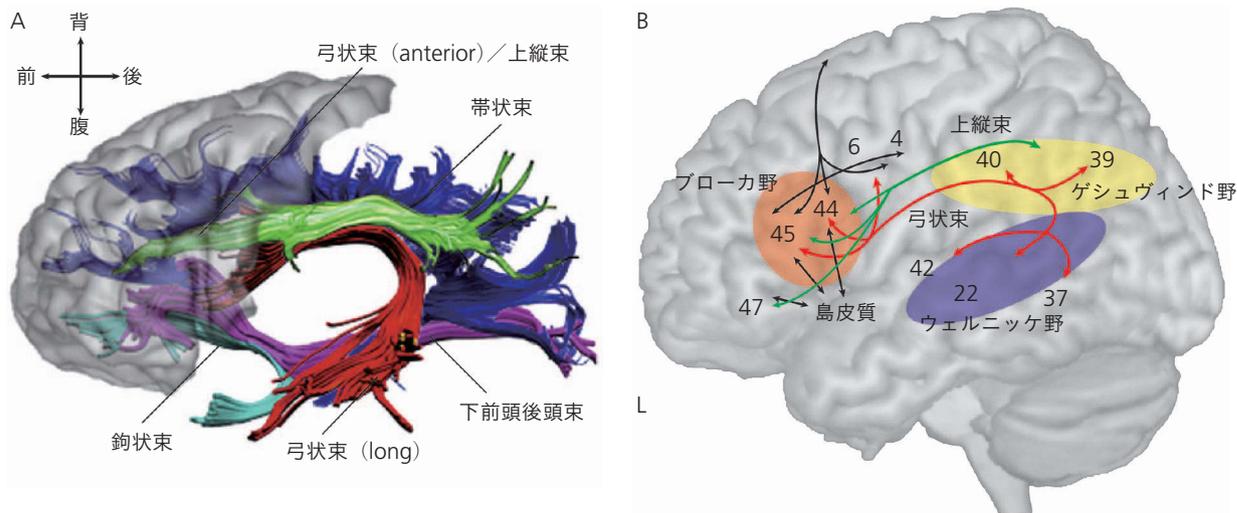


Fig. 2 前頭連合野の主な連合線維とブローカ野

A: 拡散強調画像法を用いて可視化された、前頭連合野と他の領域を連絡する主な連合線維。B: 左半球 (L) におけるブローカ野と他領域のネットワーク。数字はブロードマン領野の番号を表す。

A: 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

ため、単位体積当たりの細胞体の体積分率 (grey level index : GLI) を用いて、そのプロファイルの統計的な差異から BA44 と BA45 の境界線を自動的に決定するという提案がある⁹⁾。この方法を用いた結果、被験者内の BA44 と BA45 の細胞構築の違いよりも、被験者間の BA44 の違いや BA45 の違いのほうが大きく、さらには脳溝や脳回に対する BA44 と BA45 の境界も被験者間で異なることが報告されている。したがって、BA44 と BA45 おのこの固有の機能を議論するには慎重を要する。

また、ブローカ野の細分類についても議論の余地がある。Glasser ら^{7,8)}の磁気共鳴画像法 (magnetic resonance imaging : MRI) を用いた研究では、以前に報告されていた半球あたり 83 領域に加え、新たに 97 領域を同定して、合計 180 の領域に分割したものの、BA44 と BA45 はそれ以上細分されていない。一方 Amunts ら⁹⁾は、細胞構築と受容体の分布から BA44 は 44d (dorsal), 44v (ventral) と上下方向に分けられ、BA45 は 45a (anterior), 45p (posterior) と前後方向に分けられる可能性を示した。このように、ブローカ野にとどまらず、脳領域の細分類は発展途上の段階にある。機能的 MRI (functional MRI : fMRI) を用いて脳機能を特定する場合や、脳の責任病巣を決めるときなどで、被験者ごとに脳領域を正確に同定する必要があるため、客観的に各領域の境界を決める手法の確立が待たれる。

III. ブローカ野と他領域の結合

脳の領域は単独で存在するのではなく、他の領域と神経線維により結合してネットワークを構築する (Fig. 2A)。MRI による拡散強調画像法を用いることで、線維連絡が詳細に可視化される。Catani ら¹⁰⁻¹²⁾の研究によれば、前頭連合野と他の領域を結ぶ極めて多数の連合線維は、背側経路と腹側経路に大きく分けられ、さらに前頭葉内にも局所的な神経連絡が存在する。ブローカ野を起点として背側経路によるネットワークを考えると、頭頂葉のゲシュヴィンド野と側頭葉のウェルニッケ野には弓状束があり、頭頂間溝や下頭頂小葉には上縦束による相互の神経連絡がある。

また、前頭葉内では、BA44 と BA45 相互の神経連絡はもちろん、補足運動野や中前頭回、前帯状皮質、島皮質、線条体などとも神経連絡がある (Fig. 2B)。Friederici¹³⁾は、背側経路の中で BA6 と上側頭回を結ぶ経路と、BA44 と上側頭回を結ぶ経路を区別して、さらに BA45 と上側頭回を結ぶ線維束を腹側経路に分類するなど、ネットワークの詳細に関しては統一的な見解が得られていないのが現状である¹⁴⁾。

それでは、背側経路と腹側経路はどのような言語処理に関わっているのだろうか。Wilson ら¹⁵⁾は、腹側経路 (外包と鉤状束) の損傷が言語理解と発話どちらにも相関しないが、ブローカ野を含む領域を起点とした背側経路 (上縦束と弓状束) が言語理解と発話の両方に相関することを指摘した。さらに、右脳ではなく、左脳の背側経路の損傷が統辞処理と相関し、ブローカ野を

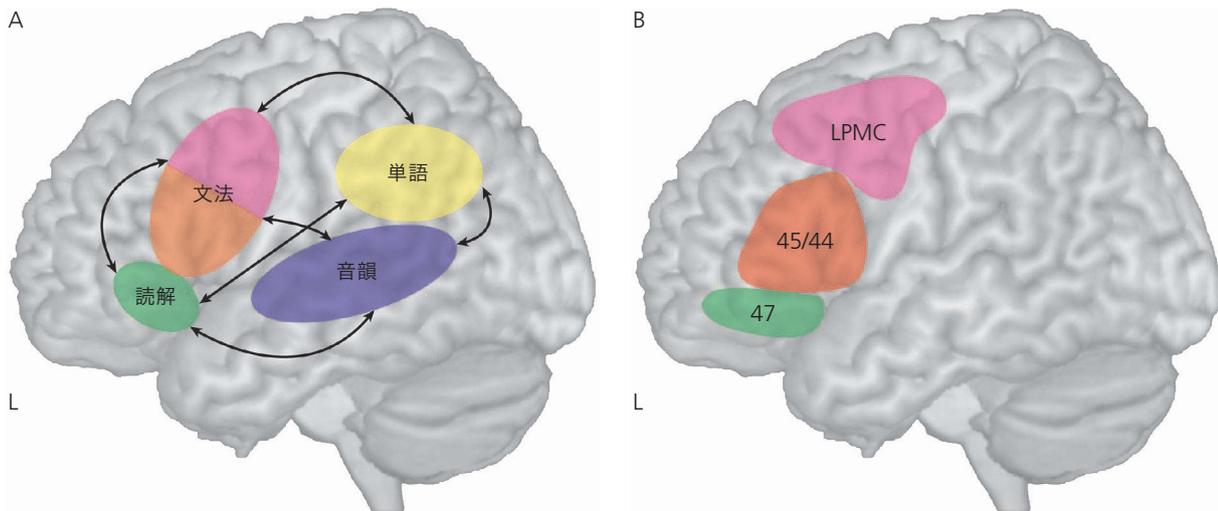


Fig. 3 言語機能のネットワークと局在性

A: 言語の独立したモジュールの局在。B: 左半球の運動前野外側部 (LPMC) とブローカ野 (44 野と 45 野) には文法のモジュールが、下前頭回眼窩部 (47 野) には読解のモジュールがある。

Sakai KL: Language acquisition and brain development. *Science* 310: 815-819, 2005 より改変して転載

含む左下前頭回の灰白質の萎縮などを考慮してもこの相関が残ることから、左脳の背側経路の重要性が示唆される。また、神経線維の揃い方を示す拡散異方性 (fractional anisotropy: FA) を用いて、背側経路の弓状束と、腹側経路の下前頭後頭束のどちらが第二言語の文法成績に相関するか調べたところ、性別や利き手、綴り方の成績などの要因を排除したうえで、左の弓状束の FA のみが相関を示した¹⁶⁾。以上の結果は、ブローカ野が文法中枢として働くことをネットワークの観点から裏づけている。

IV. 言語処理のネットワーク

文法判断は意味処理と完全に独立である。Chomsky¹⁷⁾ が明らかにしたように、例えば「Colorless green ideas sleep furiously.」という文はまったく意味はなさないが、文法的に正しいと判断できる。BA44 と BA45 における文法処理は、さらに短期記憶などの一般的な認知的負荷 (general cognitive load) とも独立であることが fMRI の実験で証明されている¹⁸⁾ (Fig. 3A)。音韻処理に関しては上側頭回の BA22 が関連することが示唆されており¹⁹⁾、語彙の意味処理に関しては左半球の角回・縁上回の関与が想定されている²⁰⁾。ただし、語彙の意味処理に関する報告は多岐にわたっており、一定した結論が出ていない。筆者ら²¹⁾ の研究では、音声刺激を用いた実験により、音韻処理を必要とする課題で両側の上側頭回が選択的に活動することを報告した。さらに読解に関しては、語彙の意味とは独立した

活動が左半球の下前頭回眼窩部 (BA47) にみられる²²⁻²⁴⁾。これらの機能モジュール間で互いに情報をやり取りすることで言語処理のネットワークが形成され、文法と意味を同時に処理することが可能となっている。

V. 統辞処理の中核としてのブローカ野

統辞処理において、BA44 と BA45 に加えて左半球の運動前野外側部 (lateral premotor cortex: LPMC) が選択的に活動することが明らかになっている²⁵⁾ (Fig. 3B)。また、経頭蓋磁気刺激 (transcranial magnetic stimulation: TMS) 法を用いて、単語の視覚提示から 150 ms 後にブローカ野へ刺激をすると、文法判断が促進されるという実験結果からも、ブローカ野が統辞処理を担うことが示唆される²⁶⁾。

さらに筆者ら²⁷⁾ は、絵と文のマッチング課題を用いた fMRI 実験で、2 者関係を伴う能動文 (例: ○が△を押してる)、受動文 (例: △が○に押される)、かき混ぜ文 (例: △を○が押してる) という異なる統辞構造を比較した。能動文は正規的な文だが、受動文とかき混ぜ文は非正規的な文であるので、後者のほうが統辞処理の負荷が高い。実際、左 BA45 では非正規的な文で活動が高くなり、左 LPMC は特にかき混ぜ文で活動が高まること示された。

ブローカ野が統辞処理の中核として機能するということを証明するためには、fMRI 実験による脳活動の課題との相関だけでなく、ブローカ野の損傷に伴う文法障害 (失文法) を示す必要がある。そこで筆者ら²⁸⁾ は、

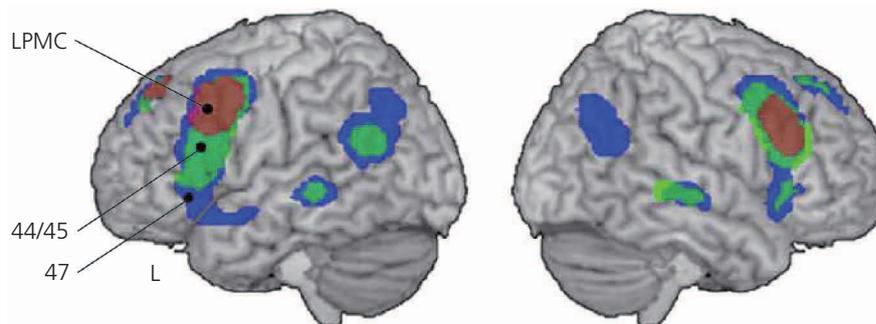


Fig. 4 日本手話での言語課題のレベルに従う脳活動の遷移

単語・文・文章レベルの言語課題遂行時の脳活動をそれぞれ赤・緑・青色と色分けし重ねて表示した。文法と読解のモジュールのある左前頭葉の言語野では、脳活動がこれらのレベルに従って順に背側から腹側へと拡大する。数字はブロードマン領野の番号を表す。

(略語) LPMC：運動前野外側部。

Inubushi T, Sakai KL: Functional and anatomical correlates of word-, sentence-, and discourse-level integration in sign language. *Front Hum Neurosci* 7 681, 2013 より改変して転載

左前頭葉に腫瘍がある患者を対象として文法機能を詳細に調べた。その結果、ブローカ野または左 LPMC に腫瘍のある患者群では、2 者関係を伴う能動文・受動文・かき混ぜ文のすべてで失文法が示されたが、この 2 領域以外の左前頭葉に腫瘍がある患者群は異常が認められなかった。またブローカ野に腫瘍のある患者群では、特に非正規的な文で誤答率が高く、左 LPMC に腫瘍のある患者群では、特にかき混ぜ文で誤答率が高いことが明らかとなった。この結果は前述した fMRI 実験の結果と合致する。以上の結果から、ブローカ野と左 LPMC が文法中枢として機能することが確立した。

VI. 手話における言語野の普遍性

自然言語である手話は、言語処理を視覚情報のみに依存して行っているが、単語・文・文章レベルでの基本的な処理は音声言語とまったく同等である²⁹⁾。また、前頭葉の言語野であるブローカ野、左 LPMC、左 BA47 は、入力と出力に対して中立であって、特定の感覚モダリティには依存しない。そこで筆者ら³⁰⁾は、日本手話が母語であるネイティブ・サイナーを対象として、左前頭葉の言語野がどのように相互に関連し合うかを調べた。単語と文レベルの課題は、ランダムな順番で提示される文の中で、それぞれ手話の非単語と文法エラーを見つけるもので、文章レベルの課題は文脈の流れに合わない表現を見つけるものである。その結果、単語・文・文章レベルの課題遂行時の脳活動が、左前頭葉の言語野で順に背側から腹側へと拡大することが明らかになった (Fig. 4)。つまり、左 LPMC は単語レベルの情報を、ブローカ野は文レベルの情報を、

そして左 BA47 は文章レベルの情報を統合すると考えられる。こうした手話の実験からも、言語野における自然言語処理の普遍性が示された。

VII. 第二言語習得におけるブローカ野の活動変化

それでは、ブローカ野の文法中枢としての働きは母語のみに限られるのであろうか。10 歳頃から第二言語を習得した群では、ブローカ野の中で 2 つの言語による活動領域が分離するという報告があったが³¹⁾、その実験結果はその後否定的である³²⁾。筆者ら^{33,34)}は、英語の動詞の過去形への活用変化を課題として、第二言語習得者である中学 1 年生 (13 歳) と大学生 (19 歳) で fMRI 実験を行った。中学生では、ビンゴゲームを用いた活用変化のトレーニングを 2 カ月間実施したところ、トレーニング前後でブローカ野に選択的な活動上昇がみられた。なお、日本語で同様に行った動詞の過去形課題でも、同じブローカ野が活動する。一方、大学生では逆にブローカ野の脳活動が課題の成績と負の相関を示すことが明らかになった。第二言語の習得初期には文法中枢の活動が上昇するが、6 年ほど継続すると活動が節約に転じることが初めて示された。

また Musso ら³⁵⁾は、自然言語である第二言語の文法を習得する場合と、人工的なルールを学習する場合とで脳活動を比較したところ、前者のみでブローカ野の活動上昇を見出した。以上のように、母語や第二言語の違いにかかわらず、ブローカ野は自然言語の統辞処理に特化しているのである。

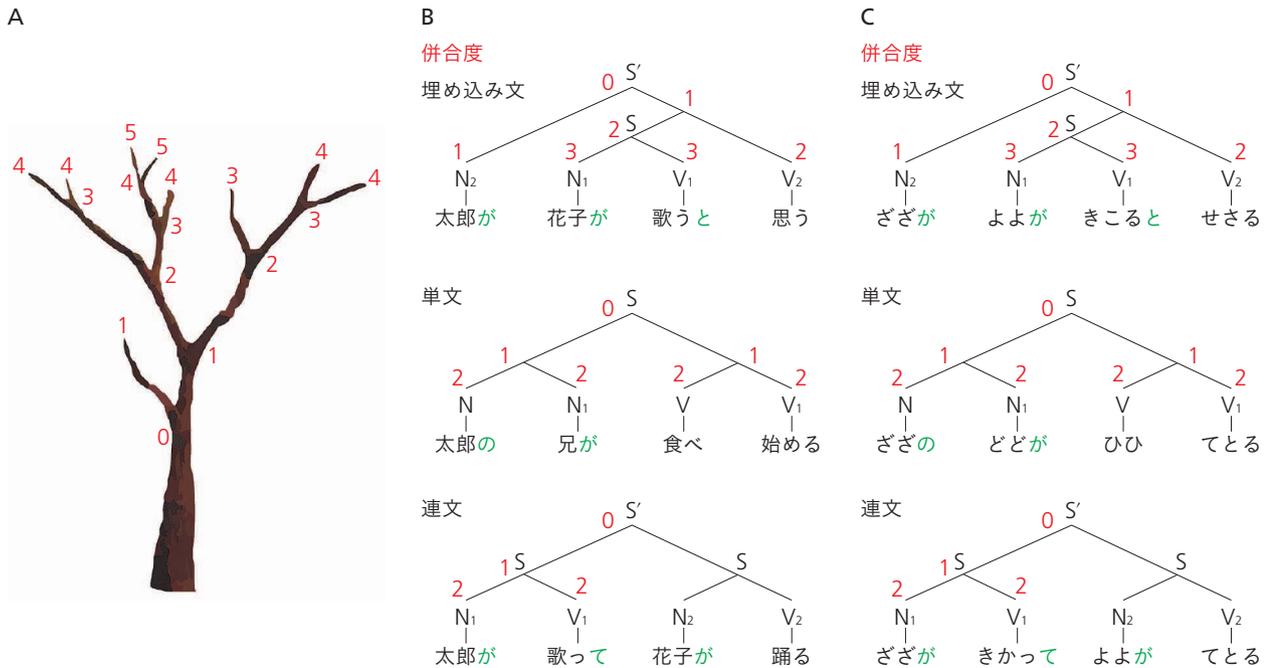


Fig. 5 併合度のモデルと日本語の基本的な種類の文の統辞構造

A : 木構造の複雑さを定量化する併合度 (Degree of Merger : DoM)。木の幹をゼロとして、枝分かれのたびに1つずつ数 (赤字) を増やしていき、枝分かれの最大数が併合度となる。この例では併合度が5である。**B** : 日本語の基本文型として、埋め込み文・単文・連文の3つを用いた。格助詞などの文法要素 (緑字) により名詞句と動詞句が対応して (添え字の同じ番号で示す)、文の統辞構造が決められる。それぞれの文の上に、木構造を示す。**C** : 実験で用いた4語文の例。非単語と文法要素からなるジャバウォッキー文は、それぞれ**B**と対応する。
 (略語) S, S' : 文, N : 名詞句, V : 動詞句。

Ohta S, Fukui N, Sakai KL: Computational principles of syntax in the regions specialized for language: Integrating theoretical linguistics and functional neuroimaging. *Front Behav Neurosci* 7: 204, 2013 より改変して転載

VIII. 理論言語学の知見との関わり

脳における統辞処理をさらに明らかにするためには、理論言語学の知見を反映させた実験のパラダイムが必須である。自然言語の文は、単語の羅列という「線形順序」として捉えることができず、文節が元の文に無限に組み込まれるような「再帰的計算」によって階層構造を成す^{17,36)}。この階層構造をつくるための基本操作として、「併合 (Merge)」が提唱されている³⁷⁾。併合とは、2つの言語要素を統合して1つの大きな言語要素をつくる操作である。例えば、「本を読んだ」という文に対して、疑問の終助詞「の」を併合すると、「本を読んだの?」という疑問文が得られる。また、併合操作でつくられた大きな言語要素に対しても、際限なく再帰的に併合操作を行うことができる。

そこで筆者ら^{38,39)}は、この併合操作が脳のどこで行われているのかを同定するための実験を行った。文の統辞構造は、基本的に二股の枝分かれを持つ「木構造」によって可視化できるが、この木構造の複雑さを定量化するために、「併合度 (Degree of Merger : DoM)」という概念を新たに導入した。木の幹をゼロとすると、枝分かれの最大数が併合度となる (Fig. 5A)。実験では、日

本語の基本文型として、埋め込み文・単文・連文の3つを用いた (Fig. 5B)。

埋め込み文では、階層の低い文 (S) が全体の文 (S') に埋め込まれており、 $[N_2[N_1V_1]V_2]$ という構造を持つ。ここで、 $[N_iV_i]$ は主語と動詞からなる1つの文を表す。単文では、名詞と動詞それぞれに同じ数の枝分かれを加えることで、 $[(NN_i)(VV_i)]$ という構造を持つ。連文では、2つの文 (S) が結合することで全体の文 (S') を成し、 $[N_1V_1][N_2V_2]$ という構造を持つ。これらの併合度を計算すると、埋め込み文・単文・連文の順に3, 2, 2である。Fig. 5では4語文のみを示したが、実験では6語文も用いており、その併合度は順に5, 3, 2である。さらに意味の要因を完全に排除するため、非単語と文法要素からなるジャバウォッキー文を用いた (Fig. 5C)。

その結果、併合度によって選択的に活動が変化する領域は、ブローカ野 (BA44 と BA45 の両方にわたる領域) と左縁上回のみであった (Fig. 6A)。さらに、ブローカ野の信号変化量は併合度と正確に一致しており、記憶の負荷などの要因では説明できないことが示された^{38,39)} (Fig. 6B)。この実験により、ブローカ野における具体的な文法計算が初めて明らかとなったのである。

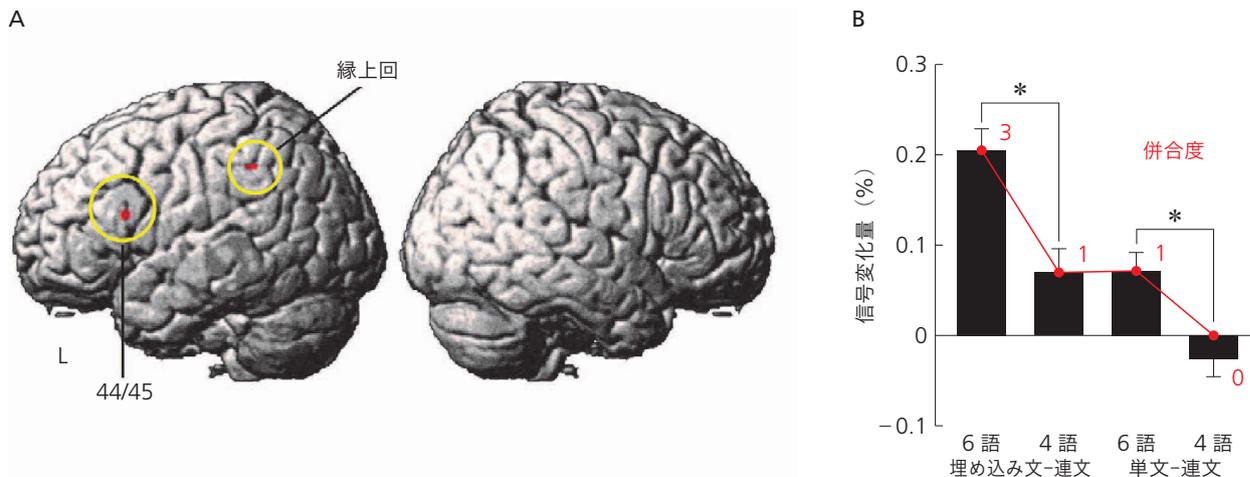


Fig. 6 ブローカ野と併合度の関連性

A : 統辞構造の複雑さに選択的な活動を示した脳領域。**B** : ブローカ野 (44 野と 45 野の両方にわたる領域) の信号変化量。[埋め込み文-連文] と [単文-連文] の差分条件で、6 語と 4 語の刺激について活動を定量化した。ブローカ野の信号変化量は併合度 (赤字) に基づくモデル (赤色の点と線) と正確に一致した。

Ohta S, Fukui N, Sakai KL: Syntactic computation in the human brain: The Degree of Merger as a key factor. PLOS ONE **8**: e56230, 2013 より改変して転載

その後、左 BA44 のみで併合の操作が行われているのではないかという示唆もある⁴⁰⁾。しかし、前述した手話における左前頭葉の背側から腹側への活動の広がりやを考慮すると、ブローカ野は、前後方向というより、上下方向に機能が細分化できる可能性があることに注意したい。

本総説では、ブローカ野が文法中枢として機能しており、脳における機能分化と機能局在の一端を概説した。その一方で、1 つの領域が複数の機能をつかさどる可能性もある。例えば、ブローカ野は、数学⁴¹⁾や音

楽⁴²⁾などに関する実験でも活動することが報告されており、言語だけでなく、数学や音楽に共通した「併合操作」を担う可能性が高い。また、ブローカ野を中心として、多数の領域が神経線維束で相互に神経連絡のネットワークを成すことも忘れてはならない。今後は、芸術などの創作や解釈においてブローカ野などの言語野がどのように働くか、そしてその働きが他の領域の処理とどのように統合されるかを明らかにしながら、さらに詳細な脳の言語地図を解明していくことになるであろう。

文献

- 1) Brodmann K: Vergleichende Lokalisationslehre der Großhirnrinde in ihren Prinzipien dargestellt auf Grund des Zellenbaues. Barth, Leipzig, 1909
- 2) Dronkers NF, Plaisant O, Iba-Zizen MT, Cabanis EA: Paul Broca's historic cases: High resolution MR imaging of the brains of Leborgne and Lelong. Brain **130**: 1432-1441, 2007
- 3) Dronkers NF: A new brain region for coordinating speech articulation. Nature **384**: 159-161, 1996
- 4) Amunts K, Schleicher A, Zilles K: Outstanding language competence and cytoarchitecture in Broca's speech region. Brain Lang **89**: 346-353, 2004
- 5) Nauchi A, Sakai KL: Greater leftward lateralization of the inferior frontal gyrus in second language learners with higher syntactic abilities. Hum Brain Mapp **30**: 3625-3635, 2009
- 6) Amunts K, Schleicher A, Bürgel U, Mohlberg H, Uylings HBM, et al: Broca's region revisited: Cytoarchitecture and intersubject variability. J Comp Neurol **412**: 319-341, 1999
- 7) Glasser MF, Coalson TS, Robinson EC, Hacker CD, Harwell J, et al: A multi-modal parcellation of human cerebral cortex. Nature **536**: 171-178, 2016
- 8) Glasser MF, Smith SM, Marcus DS, Andersson JLR, Auerbach EJ, et al: The Human Connectome Project's neuroimaging approach. Nat Neurosci **19**: 1175-1187, 2016
- 9) 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, 2010
- 10) 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
- 11) Catani M, Dell'Acqua F, Vergani F, Malik F, Hodge H, et al: Short frontal lobe connections of the human brain. Cortex **48**: 273-291, 2012
- 12) Catani M: Principles of white matter organization. Husain M, Schott JM (eds): Oxford Textbook of Cognitive Neurology and

- Dementia. Oxford University Press, Oxford, 2016, pp81–90
- 13) Friederici AD: The brain basis of language processing: from structure to function. *Physiol Rev* **91**: 1357–1392, 2011
 - 14) Dick AS, Tremblay P: Beyond the arcuate fasciculus: consensus and controversy in the connectonal anatomy of language. *Brain* **135**: 3529–3550, 2012
 - 15) Wilson SM, Galantucci S, Tartaglia MC, Rising K, Patterson DK, et al: Syntactic processing depends on dorsal language tracts. *Neuron* **72**: 397–403, 2011
 - 16) Yamamoto K, Sakai KL: The dorsal rather than ventral pathway better reflects individual syntactic abilities in second language. *Front Hum Neurosci* **10**: 295, 2016
 - 17) Chomsky N: *Syntactic Structures*. Mouton Publishers, The Hague, 1957
 - 18) Sakai KL: Language acquisition and brain development. *Science* **310**: 815–819, 2005
 - 19) Hickok G, Poeppel D: Towards a functional neuroanatomy of speech perception. *Trends Cogn Sci* **4**: 131–138, 2000
 - 20) Price CJ: The anatomy of language: contributions from functional neuroimaging. *J Anat* **197**: 335–359, 2000
 - 21) 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
 - 22) 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
 - 23) Homae F, Yahata N, Sakai KL: Selective enhancement of functional connectivity in the left prefrontal cortex during sentence processing. *NeuroImage* **20**: 578–586, 2003
 - 24) Dapretto M, Bookheimer SY: Form and content: dissociating syntax and semantics in sentence comprehension. *Neuron* **24**: 427–432, 1999
 - 25) Hashimoto R, Sakai KL: Specialization in the left prefrontal cortex for sentence comprehension. *Neuron* **35**: 589–597, 2002
 - 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) Kinno R, Kawamura M, Shioda S, Sakai KL: Neural correlates of noncanonical syntactic processing revealed by a picture-sentence matching task. *Hum Brain Mapp* **29**: 1015–1027, 2008
 - 28) 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
 - 29) Sandler W, Lillo-Martin D: *Sign Language and Linguistic Universals*. Cambridge University Press, Cambridge, 2006
 - 30) Inubushi T, Sakai KL: Functional and anatomical correlates of word-, sentence-, and discourse-level integration in sign language. *Front Hum Neurosci* **7**: 681, 2013
 - 31) Kim KHS, Relkin NR, Lee KM, Hirsch J: Distinct cortical areas associated with native and second languages. *Nature* **388**: 171–174, 1997
 - 32) Perani D, Abutalebi J: The neural basis of first and second language processing. *Curr Opin Neurobiol* **15**: 202–206, 2005
 - 33) Sakai KL, Miura K, Narafu N, Muraishi M: Correlated functional changes of the prefrontal cortex in twins induced by classroom education of second language. *Cereb Cortex* **14**: 1233–1239, 2004
 - 34) Tatsuno Y, Sakai KL: Language-related activations in the left prefrontal regions are differentially modulated by age, proficiency, and task demands. *J Neurosci* **25**: 1637–1644, 2005
 - 35) 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
 - 36) Chomsky N: *Aspects of the Theory of Syntax*. The MIT Press, Cambridge, 1965
 - 37) Chomsky N: *The Minimalist Program*. The MIT Press, Cambridge, 1995
 - 38) Ohta S, Fukui N, Sakai KL: Syntactic computation in the human brain: the degree of merger as a key factor. *PLOS ONE* **8**: e56230, 2013
 - 39) Ohta S, Fukui N, Sakai KL: Computational principles of syntax in the regions specialized for language: Integrating theoretical linguistics and functional neuroimaging. *Front Behav Neurosci* **7**: 204, 2013
 - 40) Zaccarella E, Friederici AD: The neurobiological nature of syntactic hierarchies. *Neurosci Biobehav Rev*, 2016 Jul 29 [Epub ahead print] [doi: 10.1016/j.neubiorev.2016.07.038]
 - 41) Nakai T, Sakai KL: Neural mechanisms underlying the computation of hierarchical tree structures in mathematics. *PLOS ONE* **9**: e111439, 2014
 - 42) Maess B, Koelsch S, Gunter TC, Friederici AD: Musical syntax is processed in Broca's area: an MEG study. *Nat Neurosci* **4**: 540–545, 2001

BRAIN and NERVE 69 (4): 479–487, 2017 Topics

Title

Syntactic Processing in Broca's Area: Brodmann Areas 44 and 45

Authors

Atora Yamada^{a)} and Kuniyoshi L. Sakai^{a,b)*}

a) Department of Physics, Graduate School of Science, The University of Tokyo, 7–3–1 Hongo, Bunkyo-ku, Tokyo 113–0033, Japan; b) Department of Basic Science, Graduate School of Arts and Sciences, The University of Tokyo

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

Abstract

Brodman areas 44 and 45 are known as Broca's area; however, their true functional roles are still unknown. Recent developments in neuroimaging techniques revealed the structures and functions of Broca's area in detail. More specifically regarding language functions, sufficient evidence has been accumulated that this region subserves the center of syntactic processing, not necessarily motor functions. Here, we review a role of Broca's area as the grammar center, including other roles in nonlinguistic functions.

Key words: Brodmann area 44, Brodmann area 45; language; syntax; functional imaging