

P. Indefrey (2004), Hirnaktivierungen bei syntaktischer Sprachverarbeitung: eine Meta-Analyse, in: Horst M. Müller & Gerd Rickheit (Eds), Neurokognition der Sprache, Band 1, Tübingen: Stauffenburg Verlag, 31-50.

Hirnaktivierungen bei syntaktischer Sprachverarbeitung: eine Meta-Analyse

Peter Indefrey

To date, a considerable number of PET and fMRI experiments on sentence comprehension have been conducted using a variety of experimental procedures. This paper presents the results of a meta-analysis identifying cerebral areas that have been reliably replicated. The paper also discusses the influence of three experimental design and procedure factors: 1. technique (PET or fMRI), 2. presentation mode (auditory or visual), and 3. whether the syntactic processing conditions were contrasted with conditions involving no syntactic processing or with conditions where syntactic processing was involved but was easier or less attended to. The reported cerebral activation sites of 28 studies involving syntactic processing during sentence comprehension were recoded in a common anatomical reference system of 110 regions covering the whole brain. Only regions with a (uncorrected) probability for chance replication below 0,01 were considered reliable. The left posterior inferior frontal gyrus (Broca's area) and the left posterior superior temporal gyrus (Wernicke's area) were reliably found across experimental procedures. Activations of the right-hemispheric Broca-homologue were reliably found in studies with syntactic control conditions. Additional temporal areas (bilateral mid superior temporal gyri, left mid middle temporal gyrus) were reliably replicated for auditory but not for visual sentence presentation.

1. Einleitung

Die sprachliche Fähigkeit, einzelne Wörter in strukturierter Weise zu größeren Satzeinheiten zusammenzufügen, erlaubt menschlichen Sprechern, eine nahezu unbegrenzte Bandbreite von komplexen Bedeutungen auszudrücken. Umgekehrt können die Adressaten der so entstandenen Äußerungen deren Struktur analysieren, die Beziehungen der Wörter zueinander rekonstruieren und so die Bedeutung der Sätze verstehen. Diese Fähigkeiten gründen sich auf das syntaktische Wissen der Sprecher und Zuhörer (oder Leser) und werden in den Verarbeitungsprozessen des syntaktischen Enkodierens und der syntaktischen Analyse (*Parsing*) angewendet. Beide

Prozesse sind hochautomatisiert, operieren weitgehend ohne bewusste Wahrnehmung und finden parallel zu anderen Sprachverarbeitungsprozessen statt.

Die syntaktische Verarbeitung, nicht jedoch z.B. der Zugriff auf die Bedeutung von Inhaltswörtern, ist beim neurologischen Syndrom des 'Agrammatismus' gestört. Patienten mit diesem Syndrom haben Schwierigkeiten, die syntaktischen Beziehungen zwischen den Wörtern eines Satzes mittels grammatischer Endungen oder Funktionswörtern auszudrücken. Umgekehrt verstehen sie auch bestimmte Arten von Sätzen nicht, deren Bedeutung sich nicht aus den Wörtern allein erschließen lässt. Dies ist z.B. bei reversiblen Passivsätzen wie *Der Junge wurde von dem Mädchen geküsst* im Gegensatz zu *Der Junge küsste das Mädchen* der Fall. Wer hier wen küsst kann nur durch die grammatische Analyse der Sätze entschieden werden.

Die Möglichkeit einer solchen relativ isolierten Störung der grammatischen Verarbeitung legt nahe, dass syntaktisches Enkodieren und Parsen weitgehend autonome Verarbeitungskomponenten sind. Für diese Annahme finden sich auch bei gesunden Zuhörern Hinweise. So konnten etwa Marslen-Wilson und Tyler (1980) zeigen, dass die Erkennung von vorgegebenen Wörtern in sinnlosen, aber syntaktisch korrekten Sätzen (Etwa *Baum* in *Der vergessliche Ofen trank den Baum*) schneller erfolgt als in sinnlosen randomisierten Sätzen (*Der den trank Ofen vergessliche Baum*). Die syntaktische Struktur wurde demnach selbst in sinnlosen Sätzen analysiert und half bei der Erkennung der Zielwörter.

Indirekte Evidenz für die Existenz neuronaler Populationen, die an der Verarbeitung der syntaktischen Struktur von Sätzen beteiligt sind, liefern EEG-Experimente, in denen während der Satzverarbeitung die von Nervenzellen generierten elektrischen Potentiale gemessen wurden. Dabei konnte gezeigt werden, dass zum Zeitpunkt des Auftretens einer grammatischen Verletzung selbst in sinnlosen Sätzen (*Der vergessliche Ofen tranken den Baum*) Veränderungen so genannter ereigniskorrelierter Potentiale (*event-related potentials*, ERPs) gegenüber grammatisch korrekten Sätzen auftreten (Osterhout & Holcomb, 1992; Hagoort, Brown & Groothusen, 1993; Münte, Matzke & Johannes, 1997). Dieser so genannte P600/SPS-Effekt war deutlich verschieden von dem so genannten N400-Effekt (Kutas & Hillyard, 1980), der bei semantischen Verletzungen (*Die heftigen Windböen tranken den Baum*) beobachtet wird. Da solche auf der Kopfhaut messbaren Potentialveränderungen durch eine große Anzahl gleichzeitig aktiver Nervenzellen verursacht sein müssen, können wir davon ausgehen, dass es Ansammlungen von Neuronen gibt, die bei der Sprachverarbeitung speziell an der Analyse der syntaktischen Struktur beteiligt sind (Dies schließt nicht aus, dass die gleichen Neuronen noch andere, möglicherweise auch nichtsprachliche Aufgaben wahrnehmen).

Leider erlauben ERP-Experimente nur sehr ungenaue Aussagen darüber, wo im Gehirn die Neuronen zu finden sind, deren elektrische Aktivität

syntaxsensitiv ist, und auch die Untersuchung der Hirnschädigung bei agrammatischen Patienten hat bis heute – abgesehen von der Tatsache, dass die sprachdominante, meistens linke Hemisphäre betroffen ist – keine eindeutige Lokalisation ergeben (Caplan, Hildebrand & Makris, 1996).

Seit einigen Jahren erlauben zwei neuere Verfahren, die Positronenemissionstomographie (PET) und die funktionelle Kernspintomographie (functional magnetic resonance imaging, fMRI) die Messung von lokalen Blutflussveränderungen im Gehirn – und damit indirekt der Nervenzellaktivität – mit einer recht guten räumlichen Auflösung von unter einem Zentimeter. Inzwischen wurden mehr als 25 Arbeiten über (hämodynamische) zerebrale Aktivierungen beim Verstehen geschriebener und gesprochener Sätze publiziert. Diese Zahl reicht aus, um in einer Meta-Analyse zu untersuchen, welche der gefundenen zerebralen Aktivierungen unter welchen Bedingungen zuverlässig repliziert wurden.

2. Zielsetzung der Meta-Analyse

Die bisher publizierten Arbeiten über hämodynamische Aktivierungen bei der Satzverarbeitung unterscheiden sich hinsichtlich der angewendeten Technik, des Darbietungsmodus und des Designs. Obwohl bei allen Arbeiten davon ausgegangen werden kann, dass syntaktische Verarbeitung auf der Satzebene erfolgte, war es nicht das Ziel aller Arbeiten, neurale Korrelate des syntaktischen Parsers zu isolieren. In vielen Fällen wurde die Kontrollbedingung so gewählt, dass außer der syntaktischen Analyse der dargebotenen Sätze auch andere Sprachverarbeitungsprozesse mit erfasst wurden. Im Extremfall wurde in der Kontrollbedingung keinerlei sprachlicher Input dargeboten (Ruhebedingung), so dass die gemessenen Aktivierungen auch alle beim Sprachverstehen stattfindenden sublexikalischen und lexikalischen Prozesse reflektierten. Im Gegensatz dazu wurden bei den meisten der Arbeiten, deren Ziel die Isolierung der syntaktischen Verarbeitungskomponente war, Designvarianten gewählt, bei denen auch in der Kontrollbedingung Sätze dargeboten wurden, deren syntaktische Verarbeitung jedoch weniger anspruchsvoll war. Dies wurde z.B. dadurch erreicht, dass in der Aktivierungsbedingung eine syntaktische Beurteilung der Sätze gefordert war, in der Kontrollbedingung aber eine andere Beurteilung (semantisch, orthographisch), oder es wurde die grammatische Komplexität variiert. Beispielsweise wurden schwieriger zu verarbeitende eingebettete Objektrelativsätze (*Der Dieb, den die Polizei suchte, hielt sich im Keller versteckt*) mit rechtsverzweigenden Subjektrelativsätzen (*Die Polizei suchte den Dieb, der sich im Keller versteckt hielt*) verglichen. Durch dieses experimentelle Design wurde zwar einerseits der Einfluss nichtsyntaktischer

Sprachverarbeitungs-komponenten minimiert, andererseits wurde aber auch die neurale Aktivierung bei der syntaktischen Verarbeitung der einfacheren Sätze nicht mehr miterfasst, streng genommen also nur ein Mehr an syntaktischer Verarbeitung bei besonders komplexen Sätzen gemessen. Es kann nicht ausgeschlossen werden, dass dieses Mehr auch die zusätzliche Rekrutierung allgemeiner kognitiver Ressourcen, wie z.B. Aufmerksamkeit oder Arbeitsgedächtnis, umfasste. Die vorliegende Meta-Analyse geht davon aus, dass am ehesten solche Aktivierungsgebiete als neurales Substrat der syntaktischen Verarbeitung in Frage kommen, die unabhängig vom Design, d.h. sowohl bei syntaktisch einfacheren Sätzen als auch bei syntaktisch komplexeren Sätzen gefunden wurden. Darüber hinaus wird in Übereinstimmung mit den meisten Modellen des Sprachverstehens (Cutler & Clifton, 1999) angenommen, dass der syntaktische Parser modalitäts-unabhängig ist, d.h. sowohl geschriebene als auch gesprochene Sprache verarbeitet. Ein neurales Korrelat des syntaktischen Parsers sollte demnach ebenfalls unabhängig vom Darbietungsmodus aktiviert werden. Schließlich sollte ein neurales Korrelat des syntaktischen Parsers im Idealfall auch unabhängig von der angewendeten Technik (PET oder fMRI) sein.

Das Ziel der Meta-Analyse ist also zunächst die Identifikation von hämodynamischen Aktivierungen beim Verstehen von Sätzen, die unabhängig von der Kontrollbedingung, dem Darbietungsmodus und der Technik gefunden wurden. Ferner soll der Einfluss aller drei Variablen auf mögliche zusätzliche zerebrale Aktivierungen untersucht werden.

3. Datengrundlage und Methode

Datengrundlage: Die Meta-Analyse beruht auf 28 bis zum Ende des Jahres 2000 publizierten Studien zu hämodynamischen zerebralen Aktivierungen beim Verstehen geschriebener oder gesprochener Sätze. In einer der Studien (Kang et al., 1999) wurden als Stimuli Verbalphrasen anstelle von Sätzen verwendet. Wie Abbildung 1 zeigt, wurden den Versuchspersonen in 17 der 28 Studien die Sätze visuell dargeboten (obere Hälfte der Tabelle), in den restlichen 11 Studien auditorisch (untere Hälfte der Tabelle). Kontrollbedingungen ohne syntaktische Verarbeitung wurden in 17 Studien (linke Hälfte der Tabelle), Kontrollbedingungen mit syntaktischer Verarbeitung, also Sätze, wurden in 11 Studien verwendet (rechte Hälfte der Tabelle). 12 der Studien wurden mit PET und 16 mit fMRI durchgeführt.

Anatomische Kodierung: Die berichteten Aktivierungsgebiete wurden in ein aus 110 Regionen bestehendes anatomisches Referenzsystem auf der Basis des stereotaktischen Atlases von Talairach und Tournoux (1988) kodiert.

S Ä T Z E L E S E N

Nichtsyntaktische Kontrollbedingung		Syntaktische Kontrollbedingung	
Bottli et al., 1994 PET Beurteilung (p) Sätze vs. Wortketten	Stowe et al., 1994 PET keine Aufgabe Sätze vs. Ruhe	Nichelli et al., 1995 PET Beurteilung (s) syntaktische Fehler vs. Schrifttypmodifikationen	Just et al., 1996 fMRI Verständnisüberprüfung syntaktische komplex vs. weniger komplex, ROI
Nathaniel-James et al., 1997 PET Wort vorlesen Sätze vs. Ruhe	Neville et al., 1998 fMRI keine Aufgabe Sätze vs. Konsonantenketten	Stowe et al., 1998 PET keine Aufgabe mit syntaktischer Komplexität korrelierende Gebiete	Inui et al., 1998 fMRI keine Aufgabe syntaktisch komplex vs. weniger komplex
Kang et al., 1999 fMRI keine Aufgabe syntaktische Fehler vs. Warten (VPs)	Robertson et al., 2000 fMRI Erkennungsaufgabe indef. Sätze vs. Kunstbuchstaben	Emblück et al., 2000 fMRI Beurteilung (s) grammatische Fehler vs. Rechtschreibfehler	Caplan et al., 2000 PET Beurteilung (p) syntaktisch komplex vs. weniger komplex

S Ä T Z E H Ö R E N

Nichtsyntaktische Kontrollbedingung		Syntaktische Kontrollbedingung	
Mazoyer et al., 1993 PET keine Aufgabe Sätze vs. Ruhe	Müller et al., 1997 PET keine Aufgabe Sätze vs. Ruhe	Caplan et al., 1999 PET Beurteilung (p) syntaktisch komplex vs. weniger komplex	Dapretto & Bookheimer, 1999 fMRI Beurteilung (ü) syntaktische vs. lexikalisch-semantische Variation
Wong et al., 1999 PET keine Aufgabe Sätze vs. Wörter	Ozawa et al., 2000 fMRI keine Aufgabe Sätze vs. Ruhe	Friederici et al., 2000 fMRI keine Aufgabe (Pseudo-) Sätze vs. Wortlisten	Meyer et al., 2000 fMRI Beurteilung (s) grammatikalitäts-sensitive Gebiete
Ni et al., 2000 fMRI Beurteilung (s) syntaktische Fehler vs. Tonhöhen	Kuperberg et al., 2000 fMRI Beurteilung (p) Sätze vs. randomisierte Wortketten		

(s) = syntaktische Beurteilung
(p) = Plausibilitätsbeurteilung
(ü) = semantische Übereinstimmung

Abb. 1: Übersicht der in der Meta-Analyse ausgewerteten Studien

Wie in Indefrey und Levelt (2000) beschrieben, wurden dabei die Großhirnlappen in etwa gleich große vordere, mittlere und hintere Abschnitte eingeteilt (der Okzipitallappen in einen medialen und einen lateralen Abschnitt). Innerhalb der Abschnitte folgten die Regionen den anatomischen Strukturen des Talairach-Atlas. Aktivierungen des Cingulum, der Insel und des Kleinhirns wurden ebenfalls wie in Indefrey und Levelt (2000) in Unterabschnitte eingeteilt.

Reliabilitätskriterium: Die 28 Studien wurden nicht nach Größe oder Design gewichtet. Dies bedeutet, dass zwar ein gewisses Maß an Übereinstimmung zwischen verschiedenen Studien als reliabel angesehen wurde, dies jedoch nicht im Sinne einer statistischen Signifikanz interpretiert werden sollte. Dennoch war die angenommene Schwelle der Reliabilität nicht willkürlich, sondern berücksichtigte die Wahrscheinlichkeit der beobachteten Übereinstimmung zwischen zwei oder mehr Studien unter der Annahme einer zufälligen Verteilung der berichteten Aktivierungen über alle 110 Regionen. Dieses Kriterium berücksichtigte die durchschnittliche Anzahl der berichteten Aktivierungen sowie für jede Region nicht nur die Anzahl der Studien, die diese Region tatsächlich aktiviert fanden, sondern auch die Anzahl der Studien, die eine Aktivierung dieser Region hätten finden können (in denen dies also nicht etwa durch die Festlegung bestimmter Regions-of-Interest von vornherein ausgeschlossen war). Regionen, die in mindestens so vielen Studien gefunden wurden, dass die Wahrscheinlichkeit einer zufälligen Übereinstimmung unter 1% lag, wurden als zuverlässig aktiviert angesehen. Dies war z.B. für eine Region der Fall, die in allen 28 Studien untersucht und bei der eine Aktivierung in mindestens fünf der 28 Studien gefunden wurde. Das Kriterium wurde bewusst recht milde gewählt, um zwar seltene Aktivierungen aufgrund von experimentellen Besonderheiten in einzelnen Studien herauszufiltern, nicht aber solche Aktivierungen, die wegen systematischer Unterschiede in Design oder Methode nur bei einem Teil der Studien gefunden wurden. Die Anzahl der Studien reichte nicht aus, um in ähnlicher Weise Regionen identifizieren zu können, die zuverlässig *nicht* aktiviert waren.

4. Ergebnisse

Übersicht: Im Durchschnitt wurden 5,1 Aktivierungsgebiete pro Studie berichtet. 50 der 110 Regionen wurden in mindestens einer Studie gefunden. Von diesen wurden 9 Regionen in so vielen Studien gefunden, dass die Wahrscheinlichkeit einer zufälligen Übereinstimmung unter 0,01 lag (Reliabilitätskriterium). Im Einzelnen waren dies der hintere Abschnitt des Gyrus

frontalis inferior beiderseits, der hintere Abschnitt des linken Gyrus frontalis medius, die mittleren Abschnitte der oberen Temporalwindung beiderseits, der mittlere Abschnitt der linken mittleren Temporalwindung, der vordere Abschnitt der linken oberen Temporalwindung und die hinteren Abschnitte der linken oberen und mittleren Temporalwindung (siehe Abbildung 2 und Anhang).

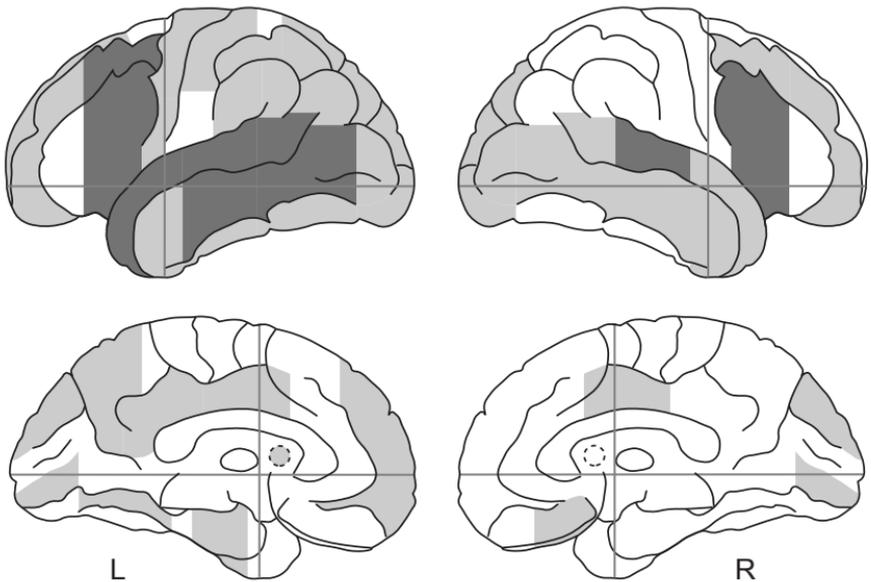


Abb. 2: Übersicht aller aktivierten Regionen basierend auf 28 Studien. Regionen, die wenigstens einmal gefunden wurden, sind hellgrau, zuverlässig replizierte Regionen dunkelgrau dargestellt.

Einfluss des Designs: Um eine Konfundierung des Vergleiches zwischen Studien mit syntaktischen und Studien mit nichtsyntaktischen Kontrollbedingungen durch die Art der Stimulusdarbietung auszuschließen, hätte die Verteilung der visuellen und auditorischen Stimulusdarbietung in beiden Designgruppen annähernd gleich sein müssen. Wie in Abbildung (1) erkennbar, war aber in der Gruppe der Studien mit syntaktischen Kontrollbedingungen die auditorische Stimulusdarbietung erheblich seltener, so dass ein Vergleich hinsichtlich des Designs nur bei den 17 Studien mit visueller Stimulusdarbietung sinnvoll war.

Bei den 8 (5 PET-, 3 fMRI-) Studien mit syntaktischen Kontrollbedingungen wurden im Mittel 2,4 Aktivierungsgebiete berichtet. Bei den 9 (3 PET-, 6 fMRI-) Studien mit nichtsyntaktischen Kontrollbedingungen wurden im Mittel 8,0, also mehr als dreimal so viele Aktivierungsgebiete berichtet. Dieser Unterschied stützt die Annahme, dass in diesen Studien Aktivierungen durch nichtsyntaktische Sprachverarbeitungsprozesse mit erfasst wurden (siehe oben). Abbildung (3) zeigt, dass Aktivierungen der hinteren Abschnitte der linken unteren Frontalwindung und der linken oberen Temporalwindung unabhängig von der Art der Kontrollbedingung zuverlässig gefunden wurden, der hintere Abschnitt der unteren Frontalwindung der *rechten* Hemisphäre dagegen nur bei Studien mit syntaktischen Kontrollbedingungen. Der hintere Abschnitt der linken mittleren Frontalwindung wurde nur bei Studien mit nichtsyntaktischen Kontrollbedingungen zuverlässig gefunden. Wie die angegebenen Verteilungen der beiden Untersuchungstechniken in den beiden Designgruppen zeigen, wurden Studien mit syntaktischen Kontrollbedingungen überwiegend mit PET, solche mit nichtsyntaktischen Kontrollbedingungen überwiegend mit fMRI durchgeführt. Bezüglich der häufigeren Aktivierung des rechtshemisphärischen Broca-Homologs in den Studien mit syntaktischen Kontrollbedingungen kann ein Einfluss der Untersuchungstechnik ausgeschlossen werden, da dieses Gebiet in PET-Studien nicht häufiger gefunden wurde als in MR-Studien. Bezüglich der häufigeren Aktivierung der linken hinteren Frontalwindung in den Studien mit nichtsyntaktischen Kontrollbedingungen dagegen ist ein Einfluss der Untersuchungstechnik wahrscheinlich, da dieses Gebiet nahezu ausschließlich bei fMRI-Studien gefunden wurde (siehe Diskussion).

Einfluss des Darbietungsmodus: Aufgrund der gleichen Überlegung wie oben war ein Vergleich zwischen visueller und auditorischer Stimulusdarbietung nur für die 17 (6 PET-, 11 fMRI-) Studien mit nichtsyntaktischen Kontrollbedingungen sinnvoll.

Bei den 8 (3 PET, 5 fMRI) Studien mit gesprochenen Sätzen wurden im Mittel 5,9 Aktivierungsgebiete berichtet, bei den 9 Studien mit visuell dargebotenen Sätzen (3 PET, 6 fMRI) im Mittel 8,0 Aktivierungsgebiete. Wiederum wurden Aktivierungen der hinteren Abschnitte der linken unteren Frontalwindung und der linken oberen Temporalwindung in beiden Gruppen, d.h. in diesem Falle unabhängig von der Art der Stimulusdarbietung, zuverlässig gefunden (Abbildung 4 und Anhang). Bei visueller Stimulusdarbietung wurde darüber hinaus der hintere Abschnitt der linken mittleren Frontalwindung zuverlässig gefunden. Nur bei auditorischer Darbietung von Sätzen wurden die mittleren Abschnitte der oberen (beiderseits) und mittleren (links) Temporalwindung zuverlässig gefunden.

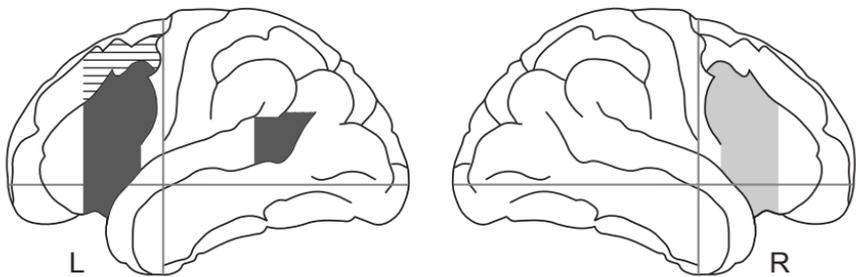


Abb. 3: Abhängigkeit der Aktivierungen vom experimentellen Design bei Studien mit visuell dargebotenen Sätzen ($n = 17$). Die hintere untere Frontalwindung der rechten Hemisphäre (hellgrau) wurde nur bei syntaktischen Kontrollbedingungen zuverlässig gefunden. Die hintere mittlere Frontalwindung der linken Hemisphäre (gestreift) wurde nur bei nichtsyntaktischen Kontrollbedingungen zuverlässig gefunden. Die hintere untere Frontalwindung (Broca-Gebiet) und die hintere obere Temporalwindung (Wernicke-Gebiet) der linken Hemisphäre wurden unabhängig vom Design zuverlässig gefunden (dunkelgrau).

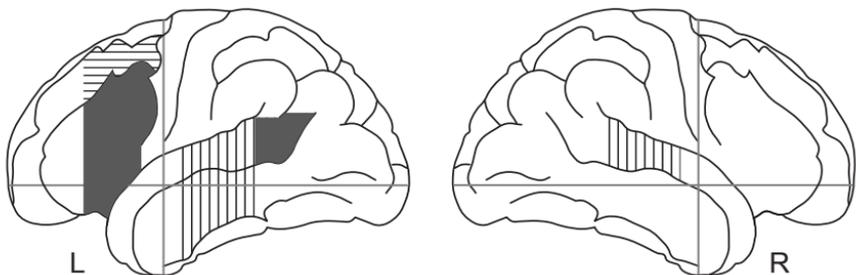


Abb. 4: Abhängigkeit der Aktivierungen von der Stimulusdarbietung bei Studien mit nichtsyntaktischen Kontrollbedingungen ($n = 17$). Die hintere mittlere Frontalwindung der linken Hemisphäre (waagrecht gestreift) wurde nur beim Lesen von Sätzen zuverlässig gefunden. Mittlere Abschnitte der beiden Temporalappen (senkrecht gestreift) wurden nur beim Hören von Sätzen zuverlässig gefunden. Broca- und Wernicke-Gebiet (dunkelgrau) wurden unabhängig von der Art der Stimulusdarbietung zuverlässig gefunden.

Einfluss der Untersuchungstechnik: Auch der Vergleich zwischen PET- und fMRI-Studien war nur für die 17 Studien mit nichtsyntaktischer Kontrollbedingung sinnvoll. Bei den 6 PET-Studien (3 visuell, 3 auditorisch) wurden im Mittel 6,5 Aktivierungsgebiete berichtet, bei den 11 fMRI-Studien (6 visuell, 5 auditorisch) im Mittel 7,3 Aktivierungsgebiete.

Mit beiden Untersuchungstechniken wurden Aktivierungen des hinteren Abschnitts der linken unteren Frontalwindung zuverlässig gefunden (Abbildung 5 und Anhang). Bei den PET-Studien wurden darüber hinaus Aktivierungen des mittleren Abschnitts der linken mittleren Temporalwindung zuverlässig festgestellt. Bei den fMRI-Studien wurden zusätzlich zuverlässige Aktivierungen des hinteren Abschnitts der linken mittleren Frontalwindung sowie mittlere (beiderseits) und hintere (links) Abschnitte der oberen Temporalwindung gefunden.

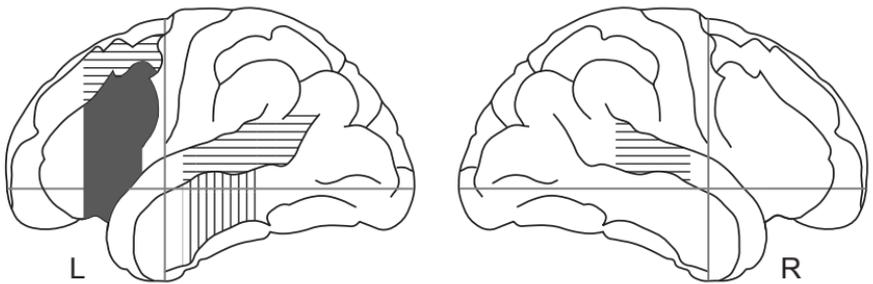


Abb. 5: Abhängigkeit der Aktivierungen von der Untersuchungstechnik bei Studien mit nichtsyntaktischen Kontrollbedingungen ($n = 17$). Frontale und temporale Regionen, die nur bei fMRI-Studien zuverlässig gefunden wurden, sind waagrecht gestrichelt. Die nur bei PET-Studien zuverlässig gefundene temporale Region ist senkrecht gestrichelt. Das Broca-Gebiet (dunkelgrau) wurde bei beiden Techniken zuverlässig gefunden.

Mit beiden Untersuchungstechniken wurden Aktivierungen des hinteren Abschnitts der linken unteren Frontalwindung zuverlässig festgestellt (Abbildung 5 und Anhang). Bei den PET-Studien wurden darüber hinaus Aktivierungen des mittleren Abschnitts der linken mittleren Temporalwindung zuverlässig ermittelt. Bei den fMRI-Studien wurden zusätzlich zuverlässige Aktivierungen des hinteren Abschnitts der linken mittleren Frontalwindung sowie mittlere (beiderseits) und hintere (links) Abschnitte der oberen Temporalwindung gefunden.

Sprachverarbeitung wahrnimmt, z.B. phonologische Verarbeitung (Demonet et al., 1992) kann streng genommen nicht ausgeschlossen werden, dass den Aktivierungen des Broca-Gebietes bei syntaktischen und nicht-syntaktischen Kontrollbedingungen zwei verschiedene Funktionen zugrunde liegen. Unter Berücksichtigung beider Befunde kann daher eine Funktion des Broca-Gebietes bei der syntaktischen Verarbeitung während des Sprachverstehens angenommen werden. Diese Annahme wird gestärkt durch die Beobachtung, dass Aktivierungen des linken hinteren Frontalkortex nicht nur bei der Darbietung von sinnvollen Sätzen, sondern auch von Pseudowortsätzen (*Der Donke, der die Grumeln feumt, mahrt den Leumer*) auftreten (Friederici, Meyer & von Cramon, 2000; Indefrey et al., 2001b). Da in solchen Sätzen keine semantische Integration von Inhaltswörtern erfolgt, kann weitgehend ausgeschlossen werden, dass Aktivierungen des Broca-Gebietes nichtsyntaktische Verarbeitung als solche reflektieren, sondern vielmehr deren Auswirkung auf die Satzbedeutung.

Eine Beteiligung des Broca-Gebietes wurde auch in der bisher einzigen Studie zur syntaktischen Verarbeitung bei der Sprachproduktion gefunden (Indefrey et al., 2001a; vgl. auch Dogil et al., 2002, mit Broca-Aktivierung bei einer kombinierten syntaktischen Verstehens- und Produktionsaufgabe). Allerdings war der Aktivierungsfokus in dieser Studie im Vergleich zu den meisten der hier analysierten Studien weiter posterior, so dass zur Zeit keine endgültige Aussage darüber gemacht werden kann, ob syntaktisches Parsen und Enkodieren auf ein gemeinsames neurales Substrat zurückgreifen.

Eine weitere Frage betrifft das Niveau der grammatischen Verarbeitung im Broca-Areal, d.h. ob die beobachteten Aktivierungen sowohl die Analyse syntaktischer Relationen auf der Satzebene als auch die Analyse lokaler syntaktischer Relationen innerhalb einzelner Satzbestandteile widerspiegeln. So stellte etwa Grodzinsky (2000) auf der Basis einer linguistischen Analyse der Sprachdaten aphasischer Patienten die Hypothese auf, das Broca-Areal sei ausschließlich an der Konstruktion höherer Elemente des syntaktischen Strukturbaumes und der Verarbeitung von Beziehungen zwischen im Satz bewegten Konstituenten und ihren an der ursprünglichen Position verbliebenen 'Spuren' (*traces*) beteiligt. Unter dieser Annahme sollte das Broca-Gebiet nur bei grammatischer Verarbeitung auf der Satzebene aktiviert werden. Auch diese Frage kann nicht abschließend beantwortet werden, da das Stimulusmaterial der hier ausgewerteten Arbeiten mit Ausnahme der Studie von Kang et al. (1999) syntaktische Verarbeitung auf allen Ebenen erforderte. Jedoch fanden sowohl Kang et al. (1999) als auch Indefrey et al. (2001a) Aktivierungen des Broca-Areals bei grammatischer Verarbeitung innerhalb von Satzkonstituenten (Verbal- bzw. Nominalphrasen), was mit der Hypothese von Grodzinsky (2000) nicht vereinbar ist.

Hintere untere Frontalwindung der rechten Hemisphäre: Das dem Broca'schen Sprachzentrum homologe Areal der rechten (nichtdominanten) Hirnhälfte wurde nur in der Gruppe der Studien mit syntaktischen Kontrollbedingungen zuverlässig gefunden. Da in solchen Studien die Verarbeitung der in der Aktivierungsbedingung dargebotenen Sätze syntaktisch anspruchsvoller war als die Verarbeitung der Sätze der Kontrollbedingung, könnte dem rechtshemisphärischen Homolog des Broca-Areals eine Art Unterstützungsfunktion zukommen, die bei höheren Anforderungen an die syntaktische Analyse eher nachweisbar ist. Auch die in den letzten Jahren mehrfach nachgewiesene kompensatorische Mehraktivierung des dem Broca-Gebiet homologen Areals bei Schlaganfallpatienten mit Schädigungen des Broca-Gebietes (Mimura et al., 1998; Thulborn, Carpenter & Just, 1999; Heiss et al., 1999; Rosen et al., 2000) weist auf eine solche unterstützende Funktion hin. Fraglich ist dabei allerdings, ob das Gebiet selbst zur syntaktischen Verarbeitung in der Lage ist oder eher zusätzliche nicht-syntaktische kognitive Ressourcen bereitstellt. Für die letztere Annahme spricht, dass das Gebiet bei der Verarbeitung syntaktisch einfacherer Sätze nicht zuverlässig aktiviert gefunden wurde, sowie die klinische Beobachtung, dass eine Läsion des hinteren unteren Frontalkortex der nicht sprachdominanten Hemisphäre für die Fähigkeit zur syntaktischen Analyse in der Regel folgenlos bleibt (oder jedenfalls keine größeren Beeinträchtigungen nach sich zieht als der funktionelle Verlust ähnlich großer anderer Areale der nichtdominanten Hemisphäre).

Eine alternative Erklärung der häufigeren Aktivierung der rechten unteren Frontalwindung in der Gruppe der Studien mit syntaktischen Kontrollbedingungen beruht auf der Beobachtung, dass in dieser Gruppe den Versuchsteilnehmern am häufigsten neben der Satzverarbeitung noch eine zusätzliche Entscheidung über die Grammatikalität oder Plausibilität der Sätze abverlangt wurde. Die Aktivierung könnte demnach eine Funktion bei Entscheidungsaufgaben im Allgemeinen ganz unabhängig von der syntaktischen Verarbeitung widerspiegeln. Indefrey et al. (2001b) haben diese Möglichkeit in einer PET-Studie untersucht und konnten zeigen, dass das dem Broca-Gebiet homologe Areal der rechten Hemisphäre in der Tat nicht nur bei grammatischen Beurteilungsaufgaben, sondern auch bei einer nichtsyntaktischen phonologischen Beurteilungsaufgabe aktiviert wurde. Dieser Befund muss jedoch keinen Widerspruch zur Unterstützungsfunktion des Gebietes bei Syntaxverarbeitung darstellen, wenn man annimmt, dass Beurteilungsaufgaben möglicherweise nur eine weitere Bedingung sind, unter der zusätzliche kognitive Ressourcen herangezogen werden.

Hinterer Abschnitt der linken mittleren Frontalwindung: Dieses Gebiet wurde ausschließlich bei Studien mit nichtsyntaktischen Kontrollbedingungen und visueller Stimulusdarbietung gefunden und innerhalb dieser Gruppe in erster Linie bei fMRI-Studien. Diese sehr spezifische Kombination

von Bedingungen lässt sich kaum mit einer einzelnen Funktion des Gebietes bei der Satzverarbeitung vereinbaren. Da der hintere mediale Teil des Gebietes zum so genannten frontalen Augenfeld gehört, das an der Koordination der Bewegungen beider Augen beteiligt ist, könnten die Aktivierungen des Gebietes möglicherweise noch am ehesten mit vermehrten Augenbewegungen beim Lesen von Sätzen im Vergleich zu den nichtsyntaktischen Kontrollstimuli zusammenhängen. Andere Funktionen können aber sicher nicht ausgeschlossen werden. So wird der größte Teil des Gebietes zum dorsolateralen Präfrontalkortex gerechnet, dem eine wichtige Rolle beim Arbeitsgedächtnis zukommt (Ungerleider, 1995; Goldman-Rakic, 1996). Jedenfalls macht die Abhängigkeit der berichteten Aktivierungen von Design und Darbietungsmodus eine Rolle des Gebietes bei der syntaktischen Verarbeitung unwahrscheinlich.

Mittlere Abschnitte des rechten und linken Schläfenlappens: Zuverlässige Aktivierungen der mittleren Abschnitte der beiden oberen Temporalwindungen sowie der linken mittleren Temporalwindung fanden sich bei auditorischer, nicht aber bei visueller Darbietung von Sätzen. Es ist daher unwahrscheinlich, dass sie eine unmittelbare Rolle bei der syntaktischen Verarbeitung spielen. Da die Gebiete den primären auditorischen Kortex und umgebende Areale umfassen, die an der akustischen, phonetischen und phonologischen Verarbeitung des sprachlichen Inputs beteiligt sind, liegt die Annahme nahe, dass auch die beobachteten Aktivierungen bei der Verarbeitung gehörter Sätze auf diese Prozesse zurückgehen. Dies bedeutet jedoch nicht notwendigerweise, dass in den Studien mit auditorischer Stimulusdarbietung Verarbeitungsprozesse unterhalb der Satzebene unzureichend kontrolliert wurden. Die beobachteten Aktivierungen könnten zum einen Korrelate der prosodischen Verarbeitung von Sätzen sein (Friederici, Meyer & von Cramon, 2000), zum anderen sind die Anforderungen an die phonetische und phonologische Analyse des sprachlichen Inputs möglicherweise bei syntaktischem Stimulusmaterial, z.B. aufgrund der Notwendigkeit, grammatische Morpheme zu identifizieren, höher. Dies könnte auch die Abhängigkeit dieser Aktivierungen von der verwendeten Untersuchungstechnik erklären, da Interaktionen mit dem lauten Geräusch des fMRI-Scanners sowohl für hämodynamische Aktivierungen bei einer phonetischen Diskriminationsaufgabe (Shah et al., 1999) als auch für syntaktische Verarbeitung (Herrmann et al., 2000) beschrieben sind. Allerdings wurden in beiden Studien die hämodynamischen bzw. elektrophysiologischen Korrelate der Sprachverarbeitung durch das Scannergeräusch abgeschwächt. Für die bei fMRI-Experimenten häufiger gefundenen Aktivierungen der oberen Temporalwindung müsste also eine kompensatorische Verstärkung der zugrunde liegenden Verarbeitungskomponente angenommen werden.

Hinterer Abschnitt der linken oberen Temporalwindung: Dieses Gebiet, das zum Wernicke'schen Sprachzentrum gerechnet wird, wurde neben dem Broca-Gebiet als einziges unabhängig vom Darbietungsmodus der Sätze sowohl für syntaktische als auch für nichtsyntaktische Kontrollbedingungen zuverlässig gefunden. Das Wernicke-Areal scheint demnach an der syntaktischen Verarbeitung von Sätzen beteiligt zu sein. Obwohl auch dieses temporale Areal überwiegend bei fMRI-Experimenten gefunden wurde, ist ein Einfluss des Scannergeräusches hier weniger wahrscheinlich, da sich die gleiche Tendenz auch bei der Verarbeitung geschriebener Sätze zeigte. Berücksichtigt man, dass die PET-Experimente im Durchschnitt einige Jahre früher durchgeführt wurden, ist die Abhängigkeit von der Untersuchungstechnik möglicherweise mit der geringeren Sensitivität älterer PET-Kameras zu erklären.

6. Schlussfolgerungen

Nach den Ergebnissen der Meta-Analyse kommen zwei linkshemisphärische kortikale Areale für die syntaktische Verarbeitung von Sätzen in Betracht: die hintere untere Frontalwindung und die hintere obere Temporalwindung. Die beiden Gebiete entsprechen weitgehend den klassischen Sprachzentren von Broca und Wernicke. Dieses Ergebnis ist mit einem wesentlichen Befund der klinischen Aphasie sehr gut vereinbar, wonach Störungen der grammatischen Verarbeitung sowohl bei vorderen als auch bei hinteren Läsionen im Bereich der linken sylvischen Furche vorkommen (Caplan, Hildebrand & Makris, 1996). Selbstverständlich besagt das Ergebnis der Meta-Analyse weder, dass die Areale von Broca und Wernicke ausschließlich zur syntaktischen Verarbeitung herangezogen werden, noch, dass sie im Rahmen der syntaktischen Verarbeitung die gleiche Aufgabe erfüllen. Beide Gebiete werden auch bei der Produktion einzelner Wörter zuverlässig gefunden, wobei im Wernicke-Areal der Zugriff auf die lexikalisch gespeicherte Wortform erfolgt, während das Broca-Gebiet an der postlexikalischen phonologischen Verarbeitung beteiligt ist (Indefrey & Levelt, 2000). Um festzustellen, ob auf neuraler Ebene auch für die syntaktische Verarbeitung eine ähnliche Aufgabenteilung in lexikalische (z.B. Zugriff auf Funktionswörter und grammatische Morpheme) und nichtlexikalische (z.B. Berechnung der hierarchischen und linearen Beziehungen) Prozesse besteht, sind neuartige experimentelle Designs erforderlich. Das gilt auch für die Frage, ob die beobachteten kortikalen Aktivierungen syntaktischen Berechnungen im engeren Sinne dienen oder vielmehr der Zwischenspeicherung von syntaktisch relevanter Information.

Anhang

			alle Studien		visuelle Stimuli syntaktische Kontrollbed.		visuelle Stimuli nichtsynt. Kontrollbed.		auditorische Stimuli nichtsynt. Kontrollbed.		PET-Studien nichtsynt. Kontrollbed.		fMRI-Studien nichtsynt. Kontrollbed.		
durchschnittliche Anzahl aktivierte Gebiete	5,1		2,4		8		5,9		6,5		7,3				
Anzahl Studien	28		8		9		8		6		11				
visuell/auditorisch PET/fMRI	17		5/3		3/6		3/5		3/3		6/5				
Beurteilungsaufgabe ja/nein	12/16		5/3		7/2		2/6		1/5		3/8				
Regionen	gef.	mögl.	gef.	mögl.	gef.	mögl.	gef.	mögl.	gef.	mögl.	gef.	mögl.	gef.	mögl.	
Frontal	R anterior	GFs	0	24	0	7	0	8	0	7	0	6	0	9	
		GFm	1	24	0	7	0	8	1	7	0	6	1	9	
		GFf	0	24	0	7	0	8	0	7	0	6	0	9	
		GFd	0	22	0	7	0	6	0	7	0	6	0	7	
		GR, GO	0	22	0	7	0	6	0	7	0	6	0	7	
	posterior	GFs	0	24	0	7	0	8	0	7	0	6	0	9	
		GFm	1	24	0	7	1	8	0	7	0	6	1	9	
		GFf	6	27	3	8	1	8	2	8	2	6	1	10	
		GFd	0	22	0	7	0	6	0	7	0	6	0	7	
		GR, Gsc	1	22	0	7	0	6	1	7	0	6	1	7	
	motorisch	ventralGPrC	0	24	0	7	0	8	0	7	0	6	0	9	
		dorsalGPrC	0	24	0	7	0	8	0	7	0	6	0	9	
		SMA	0	24	0	7	0	8	0	7	0	6	0	9	
	L	anterior	GFs	1	25	0	7	1	9	0	7	1	6	0	10
			GFm	2	25	0	7	1	9	1	7	0	6	2	10
GFf			0	25	0	7	0	9	0	7	0	6	0	10	
GFd			0	23	0	7	0	7	0	7	0	6	0	8	
GR, GO			1	23	0	7	1	7	0	7	1	6	0	8	
posterior		GFs	2	25	0	7	2	9	0	7	1	6	1	10	
		GFm	5	25	0	7	5	9	0	7	1	6	4	10	
		GFf	20	28	6	8	8	9	4	8	4	6	8	11	
		GFd	0	23	0	7	0	7	0	7	0	6	0	8	
		GR, Gsc	0	23	0	7	0	7	0	7	0	6	0	8	
motorisch		ventralGPrC	2	25	0	7	2	9	0	7	0	6	2	10	
		dorsalGPrC	4	25	0	7	3	9	1	7	1	6	3	10	
		SMA	0	25	0	7	0	9	0	7	0	6	0	10	
Temporal		R anterior	GTs	2	26	0	7	0	8	2	8	1	6	1	10
			GTm	1	24	0	7	0	8	1	7	1	6	0	9
	GH		0	24	0	7	0	8	0	7	0	6	0	9	
	Mitte		GTs	6	26	0	7	1	8	5	8	1	6	5	10
	GTm	4	24	0	7	2	8	2	7	1	6	3	9		
	GTi	0	24	0	7	0	8	0	7	0	6	0	9		
	GF	0	22	0	7	0	6	0	7	0	6	0	7		
	GH	0	22	0	7	0	6	0	7	0	6	0	7		
	posterior	GTs	3	27	1	8	1	8	1	8	0	6	2	10	
		GTm	2	25	1	8	1	8	0	7	1	6	0	9	
		GTi	0	24	0	7	0	8	0	7	0	6	0	9	
		GF	0	24	0	7	0	8	0	7	0	6	0	9	
		GL	0	24	0	7	0	8	0	7	0	6	0	9	
		L anterior	GTs	5	27	0	7	2	9	2	8	2	6	2	11
	GTm	3	25	0	7	1	9	2	7	2	6	1	10		
GH	0	25	0	7	0	9	0	7	0	6	0	10			
Mitte	GTs	9	27	1	7	2	9	5	8	1	6	6	11		
	GTm	6	25	0	7	3	9	3	7	4	6	2	10		
	GTi	2	25	0	7	2	9	0	7	2	6	0	10		
	GF	0	23	0	7	0	7	0	7	0	6	0	8		
	GH	2	23	0	7	2	7	0	7	1	6	1	8		
	posterior	GTs	12	28	3	8	4	9	4	8	1	6	7	11	
GTm	6	26	2	8	3	9	1	7	2	6	2	10			
GTi	2	25	0	7	1	9	1	7	1	6	1	10			
GF	1	23	0	7	0	7	1	7	0	6	1	8			
GL	0	23	0	7	0	7	0	7	0	6	0	8			

Anhang (Fortsetzung)

Regionen				alle Studien		visuelle Stimuli		visuelle Stimuli		auditorische Stimuli		PET-Studien		fMRI-Studien	
						syntaktische Kontrollbed.		nichtsynt. Kontrollbed.		nichtsynt. Kontrollbed.		nichtsynt. Kontrollbed.		nichtsynt. Kontrollbed.	
				gef.	mögl.	gef.	mögl.	gef.	mögl.	gef.	mögl.	gef.	mögl.	gef.	mögl.
Parietal	R	sensorisch	ventralGPoc	0	24	0	7	0	8	0	7	0	6	0	9
			dorsalGPoc	0	24	0	7	0	8	0	7	0	6	0	9
		anterior	LPI	0	24	0	7	0	8	0	7	0	6	0	9
			LPs	0	24	0	7	0	8	0	7	0	6	0	9
			Lpc	0	24	0	7	0	8	0	7	0	6	0	9
			PCu	0	24	0	7	0	8	0	7	0	6	0	9
			posterior	LPs	0	24	0	7	0	8	0	7	0	6	0
		Lpi		0	24	0	7	0	8	0	7	0	6	0	9
		Gsm		0	24	0	7	0	8	0	7	0	6	0	9
		Ga		0	24	0	7	0	8	0	7	0	6	0	9
	PCu	0		24	0	7	0	8	0	7	0	6	0	9	
	L	sensorisch	ventralGPoc	0	24	0	7	0	8	0	7	0	6	0	9
			dorsalGPoc	1	24	0	7	0	8	1	7	0	6	1	9
		anterior	LPI	1	24	0	7	1	8	0	7	0	6	1	9
			LPs	0	24	0	7	0	8	0	7	0	6	0	9
			Lpc	0	24	0	7	0	8	0	7	0	6	0	9
			PCu	0	24	0	7	0	8	0	7	0	6	0	9
			posterior	LPs	1	24	0	7	1	8	0	7	0	6	1
		LPI		1	24	0	7	1	8	0	7	1	6	0	9
		Gsm		2	24	1	7	1	8	0	7	0	6	1	9
Ga		3		24	1	7	2	8	0	7	0	6	2	9	
PCu	1	24		0	7	1	8	0	7	1	6	0	9		
Occipital	R	medial	Sca	0	22	0	7	0	6	0	7	0	6	0	7
			Cu	1	22	0	7	1	6	0	7	1	6	0	7
			GL	1	22	0	7	1	6	0	7	0	6	1	7
			GF	0	22	0	7	0	6	0	7	0	6	0	7
		lateral	Go	2	24	0	7	2	8	0	7	1	6	1	9
	L	medial	Sca	0	22	0	7	0	6	0	7	0	6	0	7
			Cu	1	22	0	7	1	6	0	7	1	6	0	7
			GL	2	22	0	7	1	6	1	7	0	6	2	7
			GF	0	22	0	7	0	6	0	7	0	6	0	7
		lateral	Go	3	24	0	7	3	8	0	7	2	6	1	9
Cingulum	R	anterior	0	22	0	7	0	6	0	7	0	6	0	7	
		mid	1	22	0	7	1	6	0	7	0	6	1	7	
		posterior	0	22	0	7	0	6	0	7	0	6	0	7	
	L	anterior	0	22	0	7	0	6	0	7	0	6	0	7	
		mid	2	22	0	7	2	6	0	7	0	6	2	7	
		posterior	1	22	0	7	0	6	1	7	0	6	1	7	
Insula	R	anterior	1	24	0	7	0	8	1	7	0	6	1	9	
		posterior	0	24	0	7	0	8	0	7	0	6	0	9	
	L	anterior	0	24	0	7	0	8	0	7	0	6	0	9	
		posterior	0	24	0	7	0	8	0	7	0	6	0	9	
Subkortikale Strukturen	R	N. Caudatus	0	22	0	7	0	6	0	7	0	6	0	7	
		NL	0	22	0	7	0	6	0	7	0	6	0	7	
		Thalamus	0	22	0	7	0	6	0	7	0	6	0	7	
		Hypothalamus	0	22	0	7	0	6	0	7	0	6	0	7	
		Mittelhirn	0	22	0	7	0	6	0	7	0	6	0	7	
	Hippocampus	0	22	0	7	0	6	0	7	0	6	0	7		
	L	N. Caudatus	1	22	0	7	0	6	1	7	0	6	1	7	
		NL	1	22	0	7	0	6	1	7	0	6	1	7	
		Thalamus	0	22	0	7	0	6	0	7	0	6	0	7	
		Hypothalamus	0	22	0	7	0	6	0	7	0	6	0	7	
Mittelhirn		0	22	0	7	0	6	0	7	0	6	0	7		
Hippocampus	0	22	0	7	0	6	0	7	0	6	0	7			
Cerebellum	R	medial	0	22	0	7	0	6	0	7	0	6	0	7	
		lateral	1	22	0	7	1	6	0	7	0	6	1	7	
	L	medial	1	22	0	7	0	6	1	7	0	6	1	7	
		lateral	2	22	0	7	2	6	0	7	0	6	2	7	

7. Literatur

- Bavelier, D., Corina, D., Jezzard, P., Padmanabhan, S., Clark, V. P., Karni, A., Prinster, A., Braun, A., Lalwani, A., Rauschecker, J. P., Turner, R. & Neville, H. (1997). Sentence reading: A functional MRI study at 4 tesla. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 9, 664-686.
- Bottini, G., Corcoran, R., Sterzi, R., Paulesu, E., Schenone, P., Scarpa, P., Frackowiak, R. S. J. & Frith, C. D. (1994). The role of the right hemisphere in the interpretation of figurative aspects of language – A positron emission tomography activation study. *Brain*, 117, 1241-1253.
- Caplan, D., Alpert, N. & Waters, G. (1998). Effects of syntactic structure and propositional number on patterns of regional cerebral blood flow. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 10, 541-552.
- Caplan, D., Alpert, N. & Waters, G. (1999). PET studies of syntactic processing with auditory sentence presentation. *Neuroimage*, 9, 343-351.
- Caplan, D., Alpert, N., Waters, G. & Olivieri, A. (2000). Activation of Broca's area by syntactic processing under conditions of concurrent articulation. *Human Brain Mapping*, 9, 65-71.
- Caplan, D., Hildebrandt, N. & Makris, N. (1996). Location of lesions in stroke patients with deficits in syntactic processing in sentence comprehension. *Brain*, 119, 933-949.
- Chee, M. W. L., Caplan, D., Soon, C. S., Sriram, N., Tan, E. W. L., Thiel, T. & Weekes, B. (1999). Processing of visually presented sentences in Mandarin and English studied with fMRI. *Neuron*, 23, 127-137.
- Cutler, A. & Clifton, C. J. (1999). Comprehending spoken language: A blueprint of the listener. In C. M. Brown & P. Hagoort (Eds.), *The neurocognition of language* (pp. 123-166). Oxford: Oxford University Press.
- Dapretto, M. & Bookheimer, S. Y. (1999). Form and content: Dissociating syntax and semantics in sentence comprehension. *Neuron*, 24, 427-432.
- Demonet, J. F., Chollet, F., Ramsay, S., Cardebat, D., Nespoulous, J. L., Wise, R., Rascol, A. & Frackowiak, R. (1992). The anatomy of phonological and semantic processing in normal subjects. *Brain*, 115, 1753-1768.
- Dogil, G., Ackermann, H., Grodd, W., Haider, H., Kamp, H., Mayer, J., Riecker, A. & Wildgruber, D. (2002). The speaking brain: A tutorial introduction to fMRI experiments in the production of speech, prosody and syntax. *Journal of Neurolinguistics*, 15, 59-90.
- Embick, D., Marantz, A., Miyashita, Y., O'Neil, W. & Sakai, K. L. (2000). A syntactic specialization for Broca's area. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97, 6150-6154.
- Friederici, A. D., Meyer, M. & von Cramon, D. Y. (2000). Auditory language comprehension: An event-related fMRI study on the processing of syntactic and lexical information. *Brain & Language*, 74, 289-300.
- Goldman-Rakic, P. S. (1996). The prefrontal landscape: Implications of functional architecture for understanding human mentation and the central executive. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 351, 1445-1453.
- Grodzinsky, Y. (2000). The neurology of syntax: Language use without Broca's area. *Behavioral and Brain Sciences*, 23, 1-21.
- Hagoort, P., Brown, C. M. & Groothusen, J. (1993). The Syntactic Positive Shift (SPS) as an ERP measure of syntactic processing. *Language and Cognitive Processes*, 8, 439-484.

- Heiss, W. D., Kessler, J., Thiel, A., Ghaemi, M. & Karbe, H. (1999). Differential capacity of left and right hemispheric areas for compensation of poststroke aphasia. *Annals of Neurology*, 45, 430-438.
- Herrmann, C. S., Oertel, U., Wang, Y., Maess, B. & Friederici, A. D. (2000). Noise affects auditory and linguistic processing differently: An MEG study. *Neuroreport*, 11, 227-229.
- Indefrey, P., Brown, C. M., Hellwig, F., Amunts, K., Herzog, H., Seitz, R. J. & Hagoort, P. (2001a). A neural correlate of syntactic encoding during speech production. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98, 5933-5936.
- Indefrey, P., Hagoort, P., Herzog, H., Seitz, R. J. & Brown, C. M. (2001b). Syntactic processing in left prefrontal cortex is independent of lexical meaning. *Neuroimage*, 14, 546-555.
- Indefrey, P. & Levelt, W. J. M. (2000). The neural correlates of language production. In M. S. Gazzaniga (Ed.), *The new cognitive neurosciences* (2nd ed., pp. 845-865). Cambridge: MIT Press.
- Inui, T., Otsu, Y., Tanaka, S., Okada, T., Nishizawa, S. & Konishi, J. (1998). A functional MRI analysis of comprehension processes of Japanese sentences. *Neuroreport*, 9, 3325-3328.
- Just, M. A., Carpenter, P. A., Keller, T. A., Eddy, W. F. & Thulborn, K. R. (1996). Brain activation modulated by sentence comprehension. *Science*, 274, 114-116.
- Kang, A. M., Constable, R. T., Gore, J. C. & Avrutin, S. (1999). An event-related fMRI study of implicit phrase-level syntactic and semantic processing. *Neuroimage*, 10, 555-561.
- Kuperberg, G. R., McGuire, P. K., Bullmore, E. T., Brammer, M. J., Rabe-Hesketh, S., Wright, I. C., Lythgoe, D. J., Williams, S. C. R. & David, A. S. (2000). Common and distinct neural substrates for pragmatic, semantic, and syntactic processing of spoken sentences: An fMRI study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 12, 321-341.
- Kutas, M. & Hillyard, S. A. (1980). Reading senseless sentences: Brain potentials reflect semantic incongruity. *Science*, 207, 203-205.
- Marslen-Wilson, W. & Tyler, L. K. (1980). Temporal structure of spoken language understanding. *Cognition*, 8, 1-71.
- Mazoyer, B. M., Tzourio, N., Frak, V., Syrota, A., Murayama, N., Levrier, O., Salamon, G., Dehaene, S., Cohen, L., & Mehler, J. (1993). The cortical representation of speech. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 5, 467-479.
- Meyer, M., Friederici, A. D. & von Cramon, D. Y. (2000). Neurocognition of auditory sentence comprehension: Event related fMRI reveals sensitivity to syntactic violations and task demands. *Cognitive Brain Research*, 9, 19-33.
- Mimura, M., Kato, M., Sano, Y., Kojima, T., Naeser, M. & Kashima, H. (1998). Prospective and retrospective studies of recovery in aphasia – Changes in cerebral blood flow and language functions. *Brain*, 121, 2083-2094.
- Müller, R. A., Rothermel, R. D., Behen, M. E., Muzik, O., Mangner, T. J. & Chugani, H. T. (1997). Receptive and expressive language activations for sentences: A PET study. *Neuroreport*, 8, 3767-3770.
- Münste, T. F., Matzke, M. & Johannes, S. (1997). Brain activity associated with syntactic incongruencies in words and pseudo-words. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 9, 318-329.
- Nakai, T., Matsuo, K., Kato, C., Matsuzawa, M., Okada, T., Glover, G. H., Moriya, T. & Inui, T. (1999). A functional magnetic resonance imaging study of listening comprehension of languages in human at 3 tesla – Comprehension level and activation of the language areas. *Neuroscience Letters*, 263, 33-36.

- Nathaniel-James, D. A., Fletcher, P. & Frith, C. D. (1997). The functional anatomy of verbal initiation and suppression using the Hayling test. *Neuropsychologia*, *35*, 559-566.
- Neville, H. J., Bavelier, D., Corina, D., Rauschecker, J., Karni, A., Lalwani, A., Braun, A., Clark, V., Jezzard, P. & Turner, R. (1998). Cerebral organization for language in deaf and hearing subjects: Biological constraints and effects of experience. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *95*, 922-929.
- Ni, W., Constable, R. T., Mendel, W. E., Pugh, K. R., Fulbright, R. K., Shaywitz, S. E., Shaywitz, B. A., Gore, J. C. & Shankweiler, D. (2000). An event-related neuroimaging study distinguishing form and content in sentence processing. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *12*, 120-133.
- Nichelli, P., Grafman, J., Pietrini, P., Clark, K., Lee, K. Y. & Miletich, R. (1995). Where the brain appreciates the moral of a story. *Neuroreport*, *6*, 2309-2313.
- Osterhout, L. & Holcomb, P. J. (1992). Event-related brain potentials elicited by syntactic anomaly. *Journal of Memory and Language*, *31*, 785-806.
- Ozawa, F., Matsuo, K., Kato, C., Nakai, T., Isoda, H., Takehara, Y., Moriya, T. & Sakahara, H. (2000). The effects of listening comprehension of various genres of literature on response in the linguistic area: An fMRI study. *Neuroreport*, *11*, 1141-1143.
- Robertson, D. A., Gernsbacher, M. A., Guidotti, S. J., Robertson, R. R. W., Irwin, W., Mock, B. J. & Campana, M. E. (2000). Functional neuroanatomy of the cognitive process of mapping during discourse comprehension. *Psychological Science*, *11*, 255-260.
- Rosen, H. J., Petersen, S. E., Linenweber, M. R., Snyder, A. Z., White, D. A., Chapman, L., Dromerick, A. W., Fiez, J. A. & Corbetta, M. (2000). Neural correlates of recovery from aphasia after damage to left inferior frontal cortex. *Neurology*, *55*, 1883-1894.
- Shah, N. J., Jäncke, L., Grosse-Ruyken, M. L. & Müller-Gärtner, H. W. (1999). Influence of acoustic masking noise in fMRI of the auditory cortex during phonetic discrimination. *Journal of Magnetic Resonance Imaging*, *9*, 19-25.
- Stowe, L. A., Broere, C. A. J., Paans, A. M. J., Wijers, A. A., Mulder, G., Vaalburg, W. & Zwarts, F. (1998). Localizing components of a complex task: Sentence processing and working memory. *Neuroreport*, *9*, 2995-2999.
- Stowe, L. A., Wijers, A. A., Willemsen, A., Reuland, E., Paans, A. M. J. & Vaalburg, W. (1994). PET studies of language – An assessment of the reliability of the technique. *Journal of Psycholinguistic Research*, *23*, 499-527.
- Stromswold, K., Caplan, D., Alpert, N. & Rauch, S. (1996). Localization of syntactic comprehension by positron emission tomography. *Brain and Language*, *52*, 452-473.
- Talairach, J. & Tournoux, P. (1988). *Co-planar stereotaxic atlas of the human brain. 3-dimensional proportional system: An approach to cerebral imaging*. Stuttgart: Thieme.
- Thulborn, K. R., Carpenter, P. A. & Just, M. A. (1999). Plasticity of language-related brain function during recovery from stroke. *Stroke*, *30*, 749-754.
- Ungerleider, L. G. (1995). Functional brain imaging studies of cortical mechanisms for memory. *Science*, *270*, 769-775.
- Wong, D., Miyamoto, R. T., Pisoni, D. B., Sehgal, M., & Hutchins, G. D. (1999). PET imaging of cochlear-implant and normal-hearing subjects listening to speech and nonspeech. *Hearing Research*, *132*, 34-42.