

УДК 612.821, 575.85

ЭВОЛЮЦИЯ ЦЕНТРАЛЬНЫХ МЕХАНИЗМОВ УСТНОЙ РЕЧИ

© 2020 г. Е. П. Станкова^{1,*}, О. В. Кручинина¹, А. Н. Шеповальников¹, Е. И. Гальперина^{1,**}

¹ Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова РАН, Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: stankova.ekaterina@yandex.ru

**e-mail: galperina-e@yandex.ru

Поступила в редакцию 26.08.2019 г.

После доработки 28.11.2019 г.

Принята к публикации 19.01.2020 г.

Коммуникативная система наиболее развита у социальных животных и является определяющей в эволюции человека. В статье рассматриваются возможные эволюционные пути возникновения и становления речевой функции. Обсуждается возможность формирования произвольного контроля голоса на анатомо-физиологической основе системы контроля жестов на ранних этапах эволюции Номо. Рассматривается возможная морфо-функциональная основа появления речи. Сравняется строение различных отделов коры мозга (височных, нижнелобных, теменных), связей этих отделов у человека и обезьян. Известно, что анатомия слуховой коры у разных видов приматов относительно схожа, так же как и пути, связывающие слуховую кору с ассоциативными зонами передневисочной коры и вентrolатеральной префронтальной корой (у человека гомологи этих структур формируют вентральный речевой поток). В то же время пути, соединяющие слуховую кору с вентральной премоторной и нижней моторной корой, составляющие у человека дорсальный речевой путь, у обезьян развиты плохо. Неразвитость этого пути определяет развитие коммуникации у обезьян на основе жестовой речи, поскольку морфологической основы под произвольно регулируемые вокализацию и артикуляцию в ходе их эволюции не сформировалось. Постепенно накапливающиеся в ходе эволюции изменения речевых (и не только) структур мозга, а главное — связей между ними, делают возможным формирование сложной системы коммуникации на основе устной речи. Эволюция речи обсуждается в ключе ее тесной связи с орудийно-трудовой деятельностью.

Ключевые слова: эволюция, речь, язык, дорсальный поток, вентральный поток

DOI: 10.31857/S0044452920030079

ВВЕДЕНИЕ

Несмотря на то что многие виды животных проявляют удивительные способности к коммуникации [1, 2], не вызывает сомнения, что речь является чисто человеческим приобретением. Современные представления о нейрофизиологическом обеспечении речи человека отражены в модели “двойного потока” [3], которая постулирует, что обработка речи осуществляется преимущественно по двум корковым путям: вентральному слухо-концептуальному и дорсальному слухо-моторному. Эти пути связывают следующие области мозга: (1) заднюю часть верхней височной извилины и верхней височной борозды, где происходит первичная обработка и распознавание звуков речи, и (2) вентrolатеральную префронтальную кору, а также часть премоторной коры, вовлеченные у человека в репродукцию и восприятие грамматики. Можно предположить, что такая организация речевых сетей мозга является уникальной особенностью человека как вида и что “человеческий мозг обладает новым по сравнению с животным локализацион-

ным принципом, благодаря которому он стал мозгом человека, органом человеческого сознания” [4]. С другой стороны, не исключено, что речевые нервные сети человека являются своеобразной биологической “настройкой” над ранее существовавшими у других приматов сенсомоторными системами. Следовательно, выявление сходств и отличий в организации основных речевых зон мозга и их связей у человека и его ближайших из ныне живущих родственников — низших узконосых обезьян (Catarrhini), к которым относятся макака, мартышка и др., и человекообразных (шимпанзе, горилла и пр.) обезьян — должно дать важные сведения о возможных направлениях эволюции речи. В частности, такой сравнительный анализ должен помочь ответить на два вопроса: 1. Возник ли язык в результате одной макромутации, приведшей к появлению в человеческом сознании универсального “шаблона” языка, иначе говоря универсальной грамматики [5, 6], или человеческая речь возникла путем множественных изменений нервных сетей приматов [7, 8], а универсальной грамматики не существует [9]. 2. Если речевые сети мозга фор-

мировались в процессе эволюции постепенно, то развились ли они на основе вокальной системы, существовавшей у предков человека [10], или к появлению речи привела “перенастройка” другой коммуникативной системы, например, жестовой [11–14]. К сожалению, данных для того, чтобы проследить ход эволюции речевой функции, сравнительно немного. Важные сведения о вокальном поведении может дать анализ периферической части голосового аппарата гоминид, поскольку о его строении можно судить по палеонтологическим находкам. О центральных механизмах контроля голоса можно судить только на основе формы черепа и структуры эндокранов предков человека, поскольку мягкие ткани их мозга не сохранились.

Другой подход для описания филогенеза связан с генетическими исследованиями, в данной статье этот пласт исследований не затрагивается. Наконец, сложность объектов материальной культуры предков человека может косвенно указывать на развитие когнитивных способностей, и речи в частности. Предмет обсуждения данной статьи — сопоставление сравнительно-анатомических, антропологических и археологических данных для анализа путей эволюционного становления нейрональных систем и структурных связей мозга, обеспечивающих у современного человека языковую компетенцию.

РАЗДЕЛ 1. ЦЕНТРАЛЬНЫЕ МЕХАНИЗМЫ, ЛЕЖАЩИЕ В ОСНОВЕ ВОКАЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ ПРИМАТОВ, ВКЛЮЧАЯ ЧЕЛОВЕКА

Вокальная коммуникация приматов является крайне сложной формой поведения, в центральном обеспечении которой, в особенности у человека, участвует большое количество церебральных структур. Подробное рассмотрение каждой из них заслуживает отдельного обзора. В данном разделе мы существенно упростим взгляд на вокальное поведение и достаточно кратко рассмотрим основные сходства и отличия у обезьян и человека только тех областей мозга, которые обеспечивают: 1) восприятие звука, в частности слуховую кору, и 2) продукцию вокализаций, в частности вентролатеральную префронтальную кору, моторные области коры больших полушарий и подкорковые структуры, а также 3) связи между этими зонами мозга.

Восприятие звука является системообразующим фактором вокального поведения. Как у человека, так и у обезьян корковое представительство слухового анализатора расположено в височной доле коры больших полушарий. Общей чертой организации слуховой коры у всех приматов является ее иерархическое строение с подразделением на первичную, вторичную и третичную, а также тонотопическая организация первичной слуховой коры [15, 16].

У макак первичная слуховая кора (core region) находится в верхней височной извилине, она принимает сигналы от таламуса и декодирует базовые физические характеристики звуков, такие как частота тона. Более сложные характеристики звука, такие как спектрально-временные закономерности или даже некоторые простые вокализации, обрабатываются в периферическом поясе слуховой коры (belt region) [17], который окружает первичные слуховые области с вентральной стороны. Третичная слуховая кора обезьян представлена парабелтом (parabelt region), имеющим обширные связи с соседними областями височной, теменной доли, с несколькими областями лобной доли [18, 19]. Только у человекообразных обезьян кзади от парабелта, т.е. в верхней части задней височной доли находится структура под названием planum temporale, которая образовалась, вероятно, в связи с возрастанием гирификации полушарий [20]. Интересно, что уже у человекообразных обезьян обнаруживается левосторонняя асимметрия planum temporale [20, 21].

Строение слуховых зон мозга человека во многом схоже с таковыми у человекообразных обезьян. Первичная, вторичная и третичная слуховая кора у людей топографически соответствует 41, 42 и 22 полям Бродмана, расположенным в области верхней височной извилины [22]. Вся слуховая кора, и в особенности planum temporale, расположенная кзади от 22 поля Бродмана, у человека демонстрирует выраженную функциональную асимметрию [23], впервые отмеченную Гешвиндом [24]. Planum temporale вместе с 22 полем Бродмана образуют у человека речевую зону Вернике (сенсорная речевая зона). Микро- и макроколоники в этой области у людей имеют больший размер, чем у человекообразных обезьян, в то время как в соматосенсорной и моторной коре таких различий не выявлено [22]. Зона Вернике участвует в анализе сложной слуховой информации, в первую очередь речи [25]. Клинические исследования показали, что при разрушении зоны Вернике в левом полушарии (у правшей) возникают речевая агнозия и сенсорная афазия [25]. Кроме того, при прослушивании речевых высказываний у человека активизируются зоны мозга, которые у обезьян, по-видимому, не участвуют в восприятии звуков, а именно задняя часть верхней височной борозды и средневисочная извилина [23–28].

Как у человека, так и у обезьян, иерархическая организация слуховой коры обеспечивает выделение и группировку спектральных, пространственных и временных закономерностей акустической среды в стабильные единицы восприятия (т.е. звуки или слуховые объекты). При этом признаков, которые описывают эти объекты, в конечном счете всего три: “что”, т.е. значение, “где”, т.е. месторасположение, и “когда”, т.е. последовательный сегментный анализ звуков. По мере “продвижения”

от первичной к третичной слуховым областям коры и далее к мультисенсорным ассоциативным зонам выделяются все более комплексные акустические характеристики. Это обеспечивается проводящими путями, связывающими различные иерархические уровни обработки звукового сигнала.

Анализ значения сигнала (путь “что”). Для выявления функционально-анатомического пути, который обеспечивает преобразование звука в значение, у приматов обычно используют парадигму, в которой животному предъявляют отдельные тоны, звуки природы и видоспецифические вокализации. Показано, что у макаки при прослушивании видоспецифических вокализаций активируется не только первичная слуховая кора, но и передняя часть верхней височной извилины, включая роstralные области пояса слуховой коры и парабелта, а также зоны вентролатеральной префронтальной коры, эквивалентные 12 и 45 полям Бродмана у человека [29]. В этой области префронтальной коры у макаки были обнаружены нейроны, которые предпочтительно реагируют на вокализации, а также мультимодальные нейроны, которые выдают самый большой ответ на сочетание вокализации и изображения лица, и, вероятно, обеспечивают интеграцию вокализации и мимики [30, 31]. Кроме того, в ответ на видоспецифические вокализации наблюдается активация нижней части дугообразной борозды, соответствующей 44 полю Бродмана, и вентральной премоторной коры. Примечательно, что в большинстве перечисленных областей активация наблюдается билатерально [29]. Считается, что все зоны от первичной слуховой коры до вентролатеральной префронтальной и премоторной коры, обеспечивающие распознавание видоспецифических вокализаций, входят в состав так называемого вентрального пути обработки звука и связаны посредством крючковидного пучка и наружной капсулы (extreme capsule fiber system) [32, 33].

У человека анализ значения звуков речи включает ряд последовательных стадий: 1) анализ фоном, который, как принято считать, происходит в средней части верхней височной извилины, латеральнее извилины Гешля; 2) распознавание слов — в передней части верхней височной извилины; 3) анализ фраз, который задействует заднюю часть верхней височной извилины, заднюю и переднюю часть средней височной извилины, фузиформную извилину, орбитофронтальную кору (47 поле Бродмана) и вентролатеральную префронтальную кору (45 поле Бродмана) [34, 35]. Традиционно считалось, что анализ семантики происходит преимущественно в левом полушарии, а правое обеспечивает анализ просодики, способствующей пониманию [36, 37], а также восприятие прагматических аспектов речи [38]. Однако недавний метаанализ показал, что полюс височной коры правого полушария

(temporal pole) также вовлечен в анализ семантики [39].

Сеть, связывающая области, обеспечивающие преобразование звука в значение, составляет у человека вентральный путь (“что?”). Ключевой проводящей системой вентрального пути, связывающей височные и лобные области у человека, так же, как и у обезьян, является наружная капсула, средний продольный и нижний продольный пучки. В лобной доле наружная капсула разделяется на две ветви, нижняя направляется к орбитофронтальной коре (47 поле Бродмана), а верхняя — к pars triangularis в нижнелобной извилине [35]. Другой важной частью вентрального пути у приматов является крючковидный пучок (uncinate fascicle). Он соединяет переднюю височную кору с pars opercularis и полем Бродмана 10. Функции этого тракта в настоящее время недостаточно ясны, вероятно, у человека он позволяет использовать ассоциации (например, имя + лицо + голос), хранящиеся в лобной коре, для анализа поступающей информации [40].

Таким образом, у приматов понимание видоспецифических вокализаций обеспечивается за счет вентрального пути обработки звука, который связывает первичную слуховую кору с орбитофронтальными и вентролатеральными префронтальными областями коры больших полушарий. Из всего вышеописанного видно, что строение как первичной слуховой коры, так и проводящих путей, составляющих вентральный путь, у человека и у обезьян во многом схожи. Отличительной чертой человека является более выраженная левосторонняя асимметрия, больший размер колонок в области слуховой коры и вовлечение в обработку звука областей средневисочной извилины, что может быть связано с возрастающей сложностью звуковых сигналов.

Анализ источника сигнала (путь “где?” и “когда?”). Распознавание местоположения источника звука у обезьян начинается уже на уровне слуховой коры. Показано, что каудальный пояс слуховой коры и каудальный парабелт более чувствительны к пространственным характеристикам звука, чем роstralные области [41–43]. Другой важный компонент системы пространственной ориентации у обезьян — мультисенсорная нижнетеменная кора. Было показано, что в задачах, где макаке требовалось определить местоположение источника звука в полной темноте, латеральная интрапариетальная зона была активна как во время прослушивания стимула, так и после его предъявления [44]. Эта же зона активируется в задачах, связанных с пространственной ориентировкой [45]. Как задневисочные области, так и нижняя теменная кора имеют связи с дорсолатеральной префронтальной корой, в частности зонами 46, 8 и 6. Задняя часть слуховой коры связана с дорсолатеральной пре-

фронтальной корой посредством дугообразного пучка [33, 46], а нижние теменные области — посредством верхнего продольного пучка [33]. Возможно, эта структурная связь опосредует участие дорсальной префронтальной коры у обезьян в пространственной ориентировке и удержании условий когнитивной задачи в слуховой рабочей памяти [47]. Задневисочная, нижнетеменная и дорсолатеральная префронтальная кора, связанные дугообразным и верхним продольным пучками, составляют у приматов дорсальный путь обработки звука. Следует отметить, что уже у макаки одна из ветвей дугообразного пучка достигает вентролатеральной префронтальной коры, т.е. области, гомологичной 44 полю Бродмана, хотя эта связь выражена достаточно слабо [48]. Некоторые нейрофизиологические исследования на макаках подчеркивают, что нейроны в рамках дорсального слухового пути имеют более высокое временное разрешение, чем нейроны вентрального пути [49, 50], поэтому можно предположить, что у обезьян дорсальный путь осуществляет не только обработку пространственного расположения (где?), но и анализ временных последовательностей звуков (когда?).

У человека анализ пространственного расположения источника и временной последовательности звуков также осуществляется в рамках дорсального пути, состоящего из дугообразного и верхнего продольного пучков [3, 51–53], но их топология и толщина значительно отличаются от таковой у обезьян. Дугообразный пучок у человека соединяет заднюю часть средней височной извилины, верхней височной извилины и верхней височной борозды с вентролатеральной (а не дорсолатеральной, как у обезьян) префронтальной корой, в частности с 44, 45 и 47 полями Бродмана. Он значительно толще, чем у обезьян и демонстрирует выраженную левостороннюю асимметрию [23, 52]. Верхний продольный пучок у человека соединяет не только дорсальную премоторную кору (6 поле Бродмана), но и вентролатеральную префронтальную кору (44 поле Бродмана) через нижние парietальные области и напрямую с верхней височной извилиной [35, 52, 54]. К системе дорсального пути у человека также можно отнести средний продольный пучок, связывающий передние височные области с передними теменными областями [35]. Вероятно, возрастание объема и длины пучков белого вещества, составляющих дорсальный путь (включая дугообразный пучок), происходило постепенно в ходе эволюции, поскольку у шимпанзе эти тракты выражены лучше, чем у макаки, но меньше, чем у людей [55]. Таким образом, толщина и топография проводящих путей, составляющих дорсальный путь обработки звука, значительно изменились в ходе эволюции. Важно, что у человека дорсальный путь оканчивается в вентролатеральной префронтальной коре, т.е. там же, где и вентральный, и такая конвергенция слуховых потоков, воз-

можно, стала одним из ключевых эволюционных приобретений человека.

Несмотря на то что в данном обзоре мы рассмотрели дорсальный поток с точки зрения обеспечения функций “где” и “когда”, важно отметить, что этим роль дорсального пути в восприятии речи не исчерпывается. Так, этот же путь участвует и в преобразовании звука в значение (т.е. в обеспечении функции “что”) на основе анализа артикуляторной программы, необходимой для произнесения звуков [56]. Также следует отметить, что дорсальный путь обеспечивает интеграцию речевых зон мозга с 40 полем Бродмана, где, предположительно, находится так называемая фонологическая петля, обеспечивающая удержание слуховой информации в рабочей памяти [52, 54]. Это делает возможным комплексный лексико-семантический анализ на уровне предложений (выделением тематических ролей и т.п.), а также соотнесение новой информации с контекстом [57].

Вторая важная часть вокального поведения животных связана с **продукцией звуков**. Создается впечатление, что человек — единственный вид приматов, способный достаточно тонко произвольно контролировать голос, дыхание и артикуляцию, что необходимо для членораздельной речи. В основе этого явления могут лежать как минимум две группы факторов: 1) уникальное строение периферической части голосового аппарата и (или) 2) отличия в организации центральных систем контроля движения мышц, задействованных в производстве звуков [1]. Эволюционное развитие периферической части голосового аппарата выходит за рамки настоящего обзора, однако следует упомянуть, что традиционно именно с ним связывают появление членораздельной речи. В основу этих взглядов легла пионерская работа П. Либермана [58], показавшего, что акустическое пространство для производства гласных макаки-резуса ограничено строением гортани. Однако современные исследования поставили под сомнения выводы ученого. Компьютерная модель, которой пользовался Либерман, строилась на основе гипсового слепка гортани *post mortem*. Современные рентгенографические методы позволили Фитчу с соавторами [59] впервые проанализировать конфигурацию верхних дыхательных путей живых макак во время вокализации, кормления, глотания и других поведенческих актов (более 100 позиций). Это позволило построить более совершенную компьютерную модель, на основе которой был сделан вывод, что гортань макаки позволяет издавать звуки, эквивалентные звукам человеческой речи. Следовательно, по мнению авторов, именно нейрональные изменения, связанные с контролем голосового тракта, а не особенности строения периферической части голосового аппарата обусловили возникновение речи в ходе эволюции [59]. Следует однако отметить, что членораздельная речь зависит не только от

строения гортани, но и от соотношения длины ротовой полости и глотки, строения артикуляторных мышц, способности задерживать дыхание и др. [60]. Однако вслед за Фитчем следует признать, что системы контроля вокализаций у человека и обезьян существенно различаются.

В целом можно выделить две функционально различные части системы управления голосом: 1) система генерирования вокальных паттернов, расположенная в стволе мозга и контролирующая мышцы гортани, артикуляционные и дыхательные мышцы, и 2) вокально-иницирующая сеть, управляющая генератором паттернов и расположенная в коре больших полушарий [61]. Система генерации вокальных паттернов у обезьян и человека сходна. Ее основными модулями являются околосредовое серое вещество, парабрахимальное ядро и ретикулярная формация ствола мозга. Последняя контролирует активность мотонейронов в ядрах V, VII, XII черепномозговых нервов и в двойном ядре, которые иннервируют мышцы гортани, полости рта и языка [61, 62].

Строение вокально-иницирующей сети у обезьян и человека существенно различается. Долгое время считалось, что управление голосом у обезьян осуществляется только за счет передней/средней поясной коры в рамках лимбического пути (от поясной коры через околосредовое серое вещество и ретикулярную формацию ствола к ядрам черепно-мозговых нервов) [15, 62]. Лимбический путь контроля вокализаций обеспечивает рефлекторные, врожденные голосовые реакции, которые, как правило, сигнализируют об аффективных, эмоциональных и мотивационных состояниях животного, а также о непосредственно наблюдаемых объектах и событиях. Примером таких реакций являются звуки тревоги, издаваемые при виде хищников, или сигналы о наличии пищи [63]. Тем не менее обезьяны могут производить вокализации даже тогда, когда связанные с ними мотивационные либо эмоциональные условия отсутствуют [64]. Обезьян возможно обучить инициировать, удерживать или даже переключаться между вокализациями в ответ на произвольные сигналы [65]. Более того, отмечены случаи производства человекообразными обезьянами, живущими в неволе, вокализаций, не свойственных их виду [66, 67], что может указывать на наличие у этих животных механизмов контроля гортани, осуществляющихся с участием моторной коры [64, 68]. Действительно, у макаки в области дополнительной (supplementary motor area, SMA) и преддополнительной (pre-SMA) моторной коры, расположенных в области 6 поля Бродмана, выявлены нейроны, которые вызвали движения голосовых связок. Примечательно, что эти области имеют хорошо развитые связи с передней поясной корой и, вероятно, обеспечивают произвольный запуск генетически запро-

граммированных видоспецифических вокализаций у обезьян [64].

У человека, так же как у обезьян, присутствует лимбический путь контроля голосовых реакций, который обеспечивает врожденные сигналы, такие как стон, плач, смех и т.п. [62]. Однако основной звуко-иницирующей структурой у людей является моторная кора. Мотокортикальный путь контроля вокализаций начинается от первичной моторной коры (4 поле Бродмана), примыкающей к ней премоторной (6 поле Бродмана), и вентrolатеральной префронтальной коры (44 поле Бродмана), и дальше, через ретикулярную формацию или напрямую, приходит к мотонейронам в стволе мозга [62, 64]. Важно отметить, что у человека при производстве звуков самая большая активация наблюдается в первичной моторной коре (4 поле Бродмана). Поражение этих зон, особенно в доминантном полушарии, вызывает серьезные нарушения произвольной речи при сохранных способностях стонать, плакать и смеяться и т.п. Раздражение этих зон коры у человека вызывает вокализацию артикулированных звуков [15]. Помимо первичной моторной коры, у человека при продукции звуков активируются области левой премоторной коры (область 6 поля Бродмана) [69], которые вовлечены в инициацию речи [64].

Важно отметить, что у обезьян в области первичной моторной коры проекционных зон гортани не выявлено, они обнаруживаются только в дополнительной моторной коре (pre-SMA, SMA). Таким образом, в ходе эволюции представительство гортани сместилось кзади, в область 4 поля Бродмана, которое имеет хорошо развитые проекционные связи с теменной корой, что, вероятно, обеспечивает у человека активную сенсомоторную интеграцию для произвольного управления голосом [69]. Помимо этого, исключительно у людей присутствуют моносинаптические проекции нейронов 4 поля Бродмана на мотонейроны двойного ядра (стволового центра управления мышцами гортани). Такое строение обеспечивает более быструю и точную регуляцию голосовых связок у человека. У обезьян же связь моторной коры с nucleus ambiguus осуществляется только через ядра ретикулярной формации ствола мозга [69].

Таким образом, у людей, в отличие от обезьян, управление вокализациями по большей части осуществляется за счет мотокортикального пути, а репрезентация гортани находится в первичной моторной коре, что, с одной стороны, обеспечивает более эффективную моторную моносинаптическую регуляцию, а с другой стороны, делает управление голосом более адаптивным за счет сенсомоторной интеграции. Наконец, очень важной особенностью голосовой регуляции человека является участие в ней 44 поля Бродмана (которое вместе с 45 полем Бродмана составляет зону Брока). Если

при стимуляции первичной моторной коры происходит блокада речи (speech arrest) в результате утраты контроля над артикуляторными мышцами, то при стимуляции вентролатеральной префронтальной коры пациенты отмечают, что не могут подобрать слов при сохранном контроле над мышцами [70]. Следовательно, роль вентролатеральной префронтальной коры можно определить как преобразование речевого намерения в моторную программу.

В связи с различной топологией поверхности больших полушарий у человека и обезьян выявление гомолога зоны Брока возможно только на основе анализа цитоархитектоники. Показано, что впереди от вентральной части премоторной коры (6 поле Бродмана) у обезьян имеется четко выделяемая область коры, которая по своему строению сопоставима с 44 полем Бродмана у человека — так называемая зона F5 [71]. При этом важно отметить, что микро- и макроколонки у человека в области 44 поля Бродмана имеют больший размер по сравнению с шимпанзе, кроме того, у шимпанзе не обнаружено левосторонней асимметрии зоны F5, в то время как асимметрия 44 поля хорошо выражена у человека [22]. Примечательно, что если у человека 44 поле Бродмана критически важно для речепroduкции, то у обезьян область F5 не связана с контролем голоса. Электрофизиологические исследования показали, что нейроны в зоне F5 разряжаются во время совершения животным движений руками и ртом, при этом условием активации нейронов является конечная цель действия. Нейроны в области F5 разряжаются во время выполнения одного конечного действия, например, хватания, вне зависимости от способа его совершения (моторного паттерна), например, схватить предмет сверху или снизу, но молчат при выполнении действия, имеющего другую цель, но похожий двигательный паттерн. В этом состоит важное отличие нейронов F5 от нейронов моторной коры, которые реагируют не на цель действия, а на моторную программу [72]. Зона F5 имеет обширные структурные связи с теменной корой, а также со вторичной соматосенсорной корой (SII), которые, по-видимому, обеспечивают использование зрительно-пространственной и проприоцептивной информации для корректировки движения конечностей [73]. Широкий резонанс вызвало открытие в области F5 так называемых “зеркальных нейронов” [74], которые специфически активируются не только когда особь выполняет действие самостоятельно, но и во время наблюдения за тем, как другая особь выполняет это же действие [75, 76], а также во время прослушивания звуков, специфически связанных с этим действием [77]. Таким образом, зеркальные нейроны, расположенные в вентральной части нижней лобной извилины, являются мультимодальными нейронами, которые позволяют понять цель действий другой особи благодаря соотнесе-

нию этой цели с собственной моторной программой [78]. Исследования на людях продемонстрировали, что наблюдение за целенаправленными движениями также вызывает активацию зоны Брока [75]. Поэтому роль зоны Брока, вероятно, не сводится к регуляции исключительно моторного компонента речевого высказывания [79, 80]. Эта зона является интегратором более высокого порядка: 1) связывающим намерение действия с репрезентацией этого действия, хранящейся в моторной коре, и 2) осуществляющего контроль реализации этой моторной программы (см. ниже). Азиз-Заде и соавт. [81] при исследовании мозгового обеспечения движений пальцев руки и мысленной имитации этих движений методом фМРТ пришли к выводу, что нейронные сети, объединяющие нижнелобную, нижнетеменную и верхневисочную кору, могут являться эволюционным предшественником нейрональных систем обеспечения речи. По мнению Арбиба и Мундхенка [75], принципы работы “зеркальных систем” могут являться основой для понимания путей эволюционного развития мозга человека от мозга предков-приматов до мозга, “готового к реализации языковой функции” (“language-ready”).

Важным аспектом речевого поведения человека является взаимодействие моторных и слуховых зон мозга, так называемая сенсомоторная интеграция, которая обеспечивает участие слуховой системы в производстве речи [82]. Вероятно, слуховая система обеспечивает обратную связь, необходимую, например, для корректировки и модуляции голоса [83, 84]. Как было продемонстрировано выше, связь между моторными и слуховыми зонами мозга у человека осуществляется в рамках дорсального пути. Помимо обеспечения анализа пространственного расположения звука, эта система активно задействована во время выполнения задач, связанных с речепroduкцией [35]. Важными компонентами дорсального потока, обеспечивающими в реальном времени обнаружение ошибок в моторной программе на основе анализа слухового сигнала, являются задняя часть верхней височной извилины и planum temporale [85–87]. Они активируются, когда наблюдается рассогласование между запланированным и реальным звучанием. Эти зоны имеют структурные связи с мозжечком, первичной моторной корой, благодаря чему участвуют в корректировке активности артикуляторных мышц [82, 88]. Другой структурой, обеспечивающей сенсомоторную интеграцию, является внутренняя теменная доля. В этой области происходит объединение слуховой, зрительной и соматосенсорной информации, которая направляется к моторной коре через верхний продольный пучок [35], обеспечивая пластические изменения при автоматизации моторных программ в процессе овладения речью [86]. Показано, что у человека связи моторной коры, регулирующие движения гортани (4 поле

Бродмана), с теменными областями в семь раз сильнее, чем у макаки [89]. Поскольку у человека слуховая кора также связана с нижнетеменными областями, это может косвенно указывать на более сильное влияние слуховой обратной связи на речь у человека. Что касается обезьян, нам не удалось найти экспериментальные данные, подтверждающие вовлечение слуховых зон мозга в производство вокализаций. Это может быть связано как с довольно слабым произвольным контролем вокализаций как таковым у этих животных, так и с методическими сложностями проведения такого рода экспериментов. Так или иначе, вопрос сенсомоторной интеграции у обезьян требует дальнейшего уточнения.

Таким образом, анализ литературы демонстрирует, что строение слуховой коры, а также вентрального пути, преобразующего звук в значение, у человека и обезьян относительно схожи, в то время как строение дорсального пути различается весьма существенно. У человека, в отличие от обезьян, дугообразный и верхний продольный пучки, во-первых, значительно толще, во-вторых, демонстрируют левостороннюю асимметрию и, в-третьих, соединяют задневисочные области с вендролатеральной префронтальной корой. Только у человека вентральный путь “что” сходится с дорсальным путем “где и когда” в области, известной как зона Брока (44 и 45 поля Бродмана). Такое анатомическое строение, по-видимому, возникло вследствие необходимости выделять все более сложные закономерности и использовать их для регуляции все усложняющегося в ходе эволюции поведения, в том числе и коммуникативного. Как известно, у человека область Брока, тесно связанная с первичной моторной корой, играет крайне важную роль в анализе иерархически организованной информации [90–92], в том числе сложной семантики и синтаксиса [28, 93, 94].

ЧАСТЬ 2. ДИСКУССИЯ: ВОЗНИКНОВЕНИЕ ЗВУЧАЩЕЙ РЕЧИ

Рассуждение о путях эволюции языка является весьма трудной задачей. Мы, вслед за Марком Хаузером [95], вынуждены признать, что по степени сформированности тех или иных отделов черепа и структуре эндокранов предков человека вряд ли можно с уверенностью говорить о наличии у них языка и тем более о нейронных сетях, обеспечивающих эту функцию, а мягкие ткани мозга, увы, недоступны для непосредственного изучения. Однако, опираясь на ряд палеонтологических и археологических находок, мы все же попробуем порассуждать на тему эволюционных предпосылок и времени возникновения звучащей речи, отдавая себе отчет в том, что в настоящий момент еще недостаточно фактических данных для однозначного

подтверждения какой-либо из гипотез происхождения языка.

Разделение линий, ведущих к человеку (гоминиды) и современным человекообразным обезьянам, произошло около 6 млн. лет назад [96, 97]. По подавляющему большинству признаков строения головного мозга первые предки человека (австралопитековые) были ближе к человекообразным обезьянам, чем к более поздним гоминоидам, а величина объема мозга у них составляла всего 350–550 см³ [98]. Около 2.5–1.8 млн лет назад в Южной и Восточной Африке появились популяции продвинутых гоминоид — первые представители рода *Homo*, в т.ч. *Homo rudolfensis* и *Homo habilis* [96] — которые начали добывать пищу в том числе путем охоты на мелкую дичь, а также собирали растения, богатые углеводами [99]. Переход от австралопитековых к первым *Homo* ознаменовался резким увеличением объема мозга, отчасти связанным с прямохождением [96], а также редукцией челюстей и зубов, что, по-видимому, было связано с изменением питания [98]. Большинство признаков мозга, не считая размера, у них оставались на прежнем уровне развития, за исключением некоторого роста объема орбитной области лобной доли, а также угловой и надкраевой извилин теменной доли [98]. Ранние *Homo* стали первыми создателями каменных орудий [100], они начали конкурировать за более ценные ресурсы и устраивать хранилища излишков добычи, требующие защиты [96, 99]. Все это, несомненно, требовало слаженной работы членов сообщества, и, следовательно, усложнения коммуникации между индивидами. Способности, лежащие в основе социального поведения, вероятно, возникли намного раньше, чем речь, и были уже у первых предков человека [101]. Стефан Левинсон назвал эти способности “двигателем взаимодействия” (interaction engine) [102]. Соглашение о сотрудничестве на первом этапе человеческой истории могло устанавливаться невербальным способом, в первую очередь через зрительный контакт [103]. Взгляд глаза в глаза и современным человеком расценивается как готовность действовать сообща [104], вероятно поэтому способность устанавливать зрительный контакт появляется в онтогенезе очень рано, а при рассматривании лиц психически здоровые люди фиксируются на глазах [105]. Способность фокусироваться на взгляде собеседника поддерживает совместное внимание. Совместный взгляд на одни и те же объекты создает общий смысловой контекст и позволяет понять ситуацию, в которой находится напарник, что необходимо для эффективной коммуникации [106]. Нарушение способности следить за взглядом собеседника, которое наблюдается у пациентов с расстройствами аутистического спектра, делает общение с ними крайне затруднительным [103, 105]. Другим аспектом понимания намерений партнера является анализ его движений с точки зрения цели

действия; такой анализ осуществляется на базе системы зеркальных нейронов, о которой мы упоминали выше. Следовательно, такие аспекты доязыковой коммуникации как невербальное соглашение о сотрудничестве, совместное внимание и понимание цели действий сообщников были первым шагом к языку и могли обеспечить возможность координации членов группы для совместной охоты или защиты.

Когда условия для коммуникации подготовлены, возможна передача сообщения. Выше мы обсуждали ограниченность вокальных возможностей человекообразных обезьян, которые сводятся к произвольной инициации генетически запрограммированной вокализации. Есть мнение, что вокальные способности обезьян несколько шире, что подтверждается наличием случаев модуляции человекообразными обезьянами акустических параметров звука [66, 67], однако этих данных пока недостаточно для вывода о наличии произвольной регуляции вокализаций у обезьян. С другой стороны, помимо вокализаций, обезьяны используют для общения жесты [107] и их комплексы [108], при этом характер жестикуляции изменяется произвольным образом относительно поведения партнера [109]. Более того, контроль конечностей у обезьян развит существенно лучше, чем голоса [110], поскольку он обеспечивается уже сформированной функциональной системой, включающей первичную моторную кору, связанную с зоной F5 и другими мультисенсорными областями. Эти данные позволили ряду специалистов сформулировать достаточно популярную на сегодняшний день гипотезу, что первой формой коммуникации была жестовая, а не звучащая речь [13, 111, 112]. Более того, существует точка зрения, что звучащая речь представляет не вокальную систему, а систему артикуляционных жестов (*articulatory phonology theory*) [113].

Важно учесть, что к условиям среды адаптируется не отдельная функция организма, а особь в целом [114]. В этом ключе нам кажется более вероятным параллельное использование нескольких каналов сигнализации, особенно в ситуациях, важных для выживания. Так, показано, что уже шимпанзе могут преднамеренно использовать вокализации в сочетании с коммуникативными сигналами других модальностей, например для привлечения внимания экспериментатора, повернутого к ним спиной [115–117]. Действительно, жестовая речь на первых этапах человеческой истории могла быть более гибкой системой коммуникации, а вокализации могли использоваться только для привлечения внимания или для передачи эмоциональной окраски сообщения. Однако, как и некоторые другие авторы, мы склоняемся к мнению, что жестовая и вокальная системы коммуникации развивались параллельно [52, 54, 118], и при этом должны были развиваться общие закономерности организации мозга [114], дающие преимущества в обоих видах

коммуникации, а также в другом поведении, например, орудийно-трудовой деятельности, которая, как известно, эволюционировала в тесной связи с коммуникативными способностями [119]. Дитрихом Стаутом и соавт. [120–122] было показано, что создание рабочих инструментов и язык имеют, хотя бы отчасти, общую нейрофизиологическую основу, включающую нижнюю лобную извилину и нижнетеменные области и связи между ними. В серии экспериментов участники копировали олдованские и ашельские артефакты. В процессе изготовления обоих типов орудий происходила активация задних затылочных областей, верхней и нижней теменной доли, а также латеральной и вентральной прецентральной извилин (6 поле Бродмана). При этом изготовление ашельских орудий требовало значительно большей активации нижнетеменных, дорсальных и вентральных премоторных отделов мозга в обоих полушариях, а также правого гомолога зоны Брока, чем изготовление олдованских [120, 122]. Другое масштабное исследование, проведенное в университете Эмори, показало, что, после двух лет обучения изготовлению ашельских орудий, у участников эксперимента наблюдались изменения объема белого вещества верхнего продольного пучка, которые коррелировали со временем тренировки и с успешностью изготовления орудий [122]. Верхний продольный пучок, как было показано выше, является частью дорсального пути, претерпевшего наибольшие изменения в ходе эволюции речи. По-видимому, изменения сетей головного мозга гоминид, происходящие при коммуникации и при орудийной деятельности, были однонаправленными и совместно повысили приспособляемость целостного организма к условиям среды обитания.

К общим закономерностям организации мозга, обеспечивающим орудийную и коммуникативную деятельность, можно отнести сенсомоторную интеграцию и контроль на основе обратной связи, которые позволяют имитировать действия другой особи. Нейрофизиологической основой сенсомоторной интеграции принято считать мозжечок и ассоциативные зоны теменной коры, наибольший прирост объема которых (наряду с лобным отделом) произошел у человека по сравнению с обезьянами [124]. Резкое увеличение объема нижнетеменных областей и мозжечка (наряду с увеличением мозга в целом) произошло при переходе от первых Номо к архантропам (*H. ergaster, erectus* и др.) [98]. Такое строение мозга, вероятно, позволило архантропам изготавливать более совершенные орудия труда, что подтверждается археологическими находками. Если олдованские орудия первых Номо представляли собой сколы галек и валунов с минимальной подправкой [100], то ашельские орудия, примером которых является ручное рубило — более или менее симметричный инструмент в форме капли, хорошо подходящий

для разделки мяса, — требуют совершения множества целенаправленных движений для достижения заранее определенной формы [120]. Изготовление ашельских орудий в вышеупомянутых экспериментах приводило к большей активации префронтальной коры, что может отражать повышенные требования к когнитивному контролю и рабочей памяти [122]. Эти же функции, возможно, были необходимы для анализа сложных сообщений в вокальной или жестовой форме. Повышенные требования, которые предъявлялись к функциям лобных долей при изготовлении ашельских орудий, в сочетании с участием этих зон в анализе все более сложных жестов и вокализаций, с нашей точки зрения, непременно должны были повлечь за собой изменения строения лобной доли мозга. Действительно, расширение лобной доли у *Homo heidelbergensis* уже несколько обгоняло расширение всего мозга (хотя она еще не достигла размеров таковой у неандертальцев и современных людей), а на эндокране представителей этого вида уже отмечено рельефное выступание зоны Брока [98]. Кроме того, анатомические особенности *Homo heidelbergensis* позволяют предположить, что он, как минимум, овладел произвольным контролем над голосом. У него отсутствовали голосовые мешки, что повысило влияние артикуляции на акустические характеристики звука, увеличилась толщина позвоночного канала и канала подъязычного нерва, что говорит о возможности произвольной регуляции тонуса дыхательных мышц и языка, а соотношение длины ротовой полости и глотки, а также строение подъязычной кости были, вероятно, уже как у современного человека [60, 125]. Важно учесть, что в случае использования вокальной системы коммуникации должно проследиваться соответствие между частотой издаваемых звуков и частотой, на которой обнаруживается максимальная чувствительность слуха. Реконструкция слуховых косточек *Homo heidelbergensis* позволила установить, что представители этого вида уже обладали максимальной чувствительностью слуха в диапазоне от 2 до 4 Гц, т.е. в акустическом диапазоне современной речи [60].

На основании всех этих данных можно предположить, что звучащая **речь** появилась уже у человека гейдельбергского, т.е. около 500 тыс лет назад [60], и речью обладал не только человек разумный, но и неандерталец [7, 125]. Однако споры о времени возникновения **языка** активно ведутся и по сей день, и, как считает Светлана Бурлак, “вероятно даже не потому, что не хватает палеонтологических или археологических данных, а примерно по тем же причинам, почему для ребенка, усваивающего язык, невозможно указать конкретный день овладения этим навыком” [96]. Считается, что язык в своем развитии должен проходить несколько этапов: активное использование не врожденных, создаваемых по ходу дела, сигналов; утрата их ико-

ничности в результате частого использования в одних и тех же ситуациях; выделение дифференциальных признаков сигналов; построение новых знаков на основе уже имеющихся; построение знаков с использованием соотношения этого знака с другими по образцу уже имеющихся (свойство достраиваемости), в результате чего количество знаков и возможных комбинаций сигналов в рамках одной реплики становится бесконечным; а также возникновение грамматики [126]. Вопрос заключается в том: с какого момента систему коммуникации можно считать языком?

Наум Хомский считает, что ключевым свойством языка является возможность получения бесконечного числа иерархически структурированных выражений из ограниченного набора элементов. Эта возможность опирается, с одной стороны, на внутреннюю систему понятий, необходимую для интерпретации, планирования и организации действий, а с другой стороны, на сенсомоторную систему, необходимую для перевода действия из внутреннего плана во внешнюю программу [6]. Если язык считать способностью составлять и понимать иерархически организованные структуры, то критически важную роль в овладении языком должны играть функции лобных долей. Однако у человека гейдельбергского лобные доли мозга были существенно меньше, чем у человека разумного и неандертальца [98, 127], поэтому его речь, скорее всего, нельзя считать человеческим языком в современном понимании. Важным свойством языка является символизм, поэтому для определения времени возникновения языка археологи пытаются установить, присутствовали ли уже элементы символизма в объектах материальной культуры предков человека. Существуют доказательства символического поведения (использование пигментов, захоронения в строго определенной позе и др.) среди неандертальцев и денисовцев, которые подтверждают наличие у них языковой компетенции [7]. Другие ученые считают, что доказательства символизма в культуре неандертальца не очевидны, и первыми примерами символизма можно считать только наскальные рисунки верхнего палеолита, что говорит о появлении языка только у человека разумного 100 000—50 000 лет назад [95, 128]. Тем не менее вопрос о времени возникновения языка является чрезвычайно важным: ведь с точки зрения эволюционного процесса 50 000 лет — довольно малый срок, чтобы речь развилась до современного состояния посредством небольших изменений; в этом случае придется принять точку зрения о возникновении языковой способности в результате единственной макромутации. Развитие языка до современного состояния за 500 тыс. лет теоретически возможно при условии наличия у предков человека когнитивных систем, “готовых” поддерживать эту компетенцию [7]. При этом появление языка могло, с одной стороны, способствовать эво-

люционному развитию областей мозга, обеспечивающих его эффективную реализацию (в первую очередь лобных долей мозга), а с другой стороны, стать причиной переключения эффективно работающей когнитивной системы с одной деятельности на другую. Такое приспособление уже имеющейся системы под эволюционно новую функцию описано на примере части фузиформной извилины, известной как область графического образа слова (visual word form area) в рамках recycling hypothesis [129]. Эта зона, изначально “предназначенная” для распознавания лиц в процессе обучения грамоте, переключается на новую функцию — распознавания написанных слов. Можно предположить, что область графического образа слова — не единственная структура мозга, изменившая свое функциональное значение в связи с появлением языка, и их описание ждет нас в недалеком будущем.

Таким образом, появление устной речи и языка, как эволюционное приобретение, нельзя привязать к какому-то одному изменению в изолированной функциональной системе. Вероятно, их эволюция шла по пути постепенного накопления мелких количественных изменений, рассмотрение которых в уменьшенном масштабе делает возможным обнаружение качественных функциональных сдвигов, приводящих к появлению новых свойств и функций организма. Изменения строения и иннервации голосового аппарата, развитие ассоциативных областей коры, в том числе в результате трудовой деятельности, усложнение жестовой коммуникации, а следовательно, совершенствование языка, развитие системы связей коры, обусловленное вышеперечисленными (и не только) процессами, — вот далеко не полный список событий, повлиявших на становление устной речи в недавнем, с точки зрения эволюции, прошлом. В результате постепенно накапливающиеся в ходе эволюции изменения речевых и других структур мозга, а главное — связей между ними, делают возможным формирование сложной системы коммуникации на основе устной речи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания № 075-00776-19-02.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Fitch W. T. The evolution of speech: A comparative review. *Trends. Cogn. Sci.* 4:258–267. 2000.
2. Petkov C.I., Jarvis E.D. Birds, primates, and spoken language origins: behavioral phenotypes and neurobiological substrates. *Front. Evol. Neurosci.* 4. 12. 2012.
3. Hickok G., Poeppel D. Dorsal and ventral streams: a framework for understanding aspects of the functional anatomy of language. *Cognition.* 92 (1–2): 67–99. 2004.
4. Выготский Л.С. Развитие высших психических функций. М. Издательство академии педагогических наук. 1960. [Vygotskij L.S. Razvitie vysshih psichicheskikh funkcij [Development of higher mental functions]. M. Izdatel'stvo akademii pedagogicheskikh nauk. 1960. (In Russ.)].
5. Hauser M.D., Chomsky N., Fitch W.T. The faculty of language: what is it, who has it, and how did it evolve? *Science.* 298 (5598):1569–1579. 2002.
6. Chomsky N. Language architecture and its import for evolution. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 81:295–300. 2017.
7. Dediu D., Levinson S.C. On the antiquity of language: the reinterpretation of Neandertal linguistic capacities and its consequences. *Front. Psychol.* 4 (397). 2013.
8. Hillert D.G. On the Evolving Biology of Language. *Front Psychol.* 6:1796. 2015.
9. Evans N., Levinson S.C. The myth of language universals: language diversity and its importance for cognitive science. *Behav Brain Sci.* 5:429–448. 2009.
10. Oller D.K., Griebel U., Iyer S.N., Jhang Y., Warlaumont A.S., Dale R., Call J. Language Origins Viewed in Spontaneous and Interactive Vocal Rates of Human and Bonobo Infants. *Front. Psychol.* 10: 729. 2019.
11. Corballis M.C. From mouth to hand: gesture, speech, and the evolution of right-handedness. *Behav Brain Sci.* 26 (2): 199–208. 2003.
12. McNeill D. How Language Began: Gesture and Speech in Human Evolution. 1–264. 2010.
13. Tomasello M. Origins of Human Communication. Cambridge. The MIT Press. 2008.
14. Цицеровшин М.Н., Гальперина Е.И. Коррелятивное формирование функций как один из механизмов функциональной эволюции (на примере становления в онтогенезе ребенка центрального обеспечения стереогноза и функции речи). *Ж. эвол. биохим. и физиол.* 48 (3): 296–310. 2012. [Cziczeroshin M.N., Galperina E.I. Correlative formation of functions as one of mechanisms of functional evolution (by example of development in child's ontogenesis of central maintenance of stereognosis and speech function). *Zh. evol. biokhim. i fiziol.* 48 (3): 296–310. 2012. (In Russ.)].
15. Слуховая система / под ред. Альтман Я.А. Л. Наука. 1990. [Sluhovaya sistema [Acoustical system] pod red. Al'tman YA.A. L. Nauka. 1990. (In Russ.)]
16. Wessinger C.M., VanMeter J., Tian B., Van Lare J., Pekar J., Rauschecker J.P. Hierarchical organization of the human auditory cortex revealed by functional magnetic resonance imaging. *J. Cogn. Neurosci.* 13 (1): 1–7. 2001.
17. Rauschecker J., Tian B., Hauser M. Processing of complex sounds in the macaque nonprimary auditory cortex. *Science.* 268: 111–114. 1995.
18. Kaas J.H., Hackett T.A. Subdivisions of auditory cortex and processing streams in primates. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A.* 97 (22): 11793–11799. 2000.
19. Hackett T.A., de la Mothe A.L., Camalier C.R., Falchier A., Peter L., Kajikawa. Y., Schroeder C.E. Feedforward and feedback projections of caudal belt and parabelt areas of auditory cortex: Refining the hierarchical model. *Front. Neurosci.* 8. 72. 2014
20. Hopkins W.D., Marino L., Rilling J.K., MacGregor L.A. Planum temporale asymmetries in great apes as revealed

- by magnetic resonance imaging (MRI). *Neuroreport*. 9 (12): 2913–2918. 1998.
21. Gannon P.J., Holloway R.L., Broadfield D.C., Braun A.R. Asymmetry of chimpanzee planum temporale: human-like pattern of Wernicke's brain language area homolog. *Science*. 279 (5348): 220–222. 1998.
 22. Rilling J. K. Comparative primate neurobiology and the evolution of brain language systems. *Curr. Opin. Neurobiol.* 28: 10–14. 2014.
 23. Specht K. Neuronal basis of speech comprehension. *Hear. Res.* 307: 121–135. 2014.
 24. Geschwind N., Levitsky W. Human brain: left-right asymmetries in temporal speech region. *Science*. 161 (3837): 186–187. 1968.
 25. Javed K., Wroten M. *Neuroanatomy, Wernicke Area*. StatPearls Publishing. 2019.
 26. Joly O., Pallier C., Ramus F., Pressnitzer D., Vanduffel W., Orban G.A. Processing of vocalizations in humans and monkeys: a comparative fMRI study. *Neuroimage*. 62: 1376–1389. 2012.
 27. Dronkers N.F., Wilkins D.P., Van Valin R.D. Jr., Redfern B.B., Jaeger J.J. Lesion analysis of the brain areas involved in language comprehension. *Cognition*. 92 (1–2): 145–177. 2004.
 28. Friederici A.D. White-matter pathways for speech and language processing. *Handb. Clin. Neurol.* 129: 177–186. 2015.
 29. Ortiz-Rios M., Kuśmierk P., DeWitt I., Archakov D., Azevedo F.A., Sams M., Rauschecker J.P. Functional MRI of the vocalization-processing network in the macaque brain. *Front. Neurosci.* 9: 113. 2015.
 30. Romanski L.M., Goldman-Rakic P.S. An auditory domain in primate prefrontal cortex. *Nat. Neurosci.* 5 (1): 15–16. 2002.
 31. Plakke B., Diltz M.D., Romanski L.M. Coding of vocalizations by single neurons in ventrolateral prefrontal cortex. *Hear Res.* 305: 135–143. 2013.
 32. Rauschecker J.P. Where did language come from? Precursor mechanisms in nonhuman primates. *Current opinion in behavioral sciences*. 21: 195–204. 2018.
 33. Yeterian E.H., Pandya D.N., Tomaiuolo F., Petrides M. The cortical connectivity of the prefrontal cortex in the monkey brain. *Cortex*. 48 (1): 58–81. 2012.
 34. Rauschecker J. P. Ventral and dorsal streams in the evolution of speech and language. *Front. Evol. Neurosci.* 4: 7. 2012.
 35. Saur D., Kreher B.W., Schnell S., Kümmerer D., Kellmeyer P., Vry M.S., Umarova R., Musso M., Glauche V., Abel S., Huber W., Rijntjes M., Hennig J., Weiller C. Ventral and dorsal pathways for language. *PNAS*. 105 (46): 18035–18040. 2008.
 36. Vigneau M., Beaucoisin V., Hervé P. Y., Duffau H., Crivello F., Houdé O., Tzourio-Mazoyer N. Meta-analyzing left hemisphere language areas: Phonology, semantics, and sentence processing. *NeuroIm.* 30 (4): 1414–1432. 2006.
 37. Friederici A.D. The Brain Basis of Language Processing: From Structure to Function. *Physiol. Rev.* 91 (4): 1357–1392. 2011.
 38. Ахутина Т.В. Нейролингвистический анализ лексики, семантики и прагматики. М. С. 423. 2014. [Ahutina T.V. Nejlolingvisticheskij analiz leksiki, semantiki i pragmatiki [Neurolinguistic analysis of vocabulary, semantics and pragmatics]. М. С. 423. 2014.]
 39. Walenski M., Europa E., Caplan D., Thompson C.K. Neural networks for sentence comprehension and production: An ALE-based meta-analysis of neuroimaging studies. *Human Brain Mapping*. 2019.
 40. Von Der Heide R.J., Skipper L.M., Klobusicky E., Olson I.R. Dissecting the uncinate fasciculus: disorders, controversies and a hypothesis. *Brain*. 136 (6): 1692–1707. 2013.
 41. Recanzone G.H. Spatial processing in the auditory cortex of the macaque monkey. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 97 (22): 11829–11835. 2000.
 42. Recanzone G.H., Guard D.C., Phan M.L., Su T.K. Correlation between the activity of single auditory cortical neurons and sound-localization behavior in the macaque monkey. *J. Neurophysiol.* 83 (5): 2723–2739. 2000.
 43. Wang W.J., Wu X.H., Li L. The dual-pathway model of auditory signal processing. *Neurosci. Bull.* 24: 173. 2008.
 44. Andersen R.A. Multimodal integration for the representation of space in the posterior parietal cortex. *Philos. Trans. R. Soc. London. Series B. Biolog. Sci.* 352 (1360): 1421–1428. 1997.
 45. Grefkes C., Fink G.R. The functional organization of the intraparietal sulcus in humans and monkeys. *J. Anat.* 207: 3–17. 2005.
 46. Petrides M., Pandya D.N. Association fiber pathways to the frontal cortex from the superior temporal region in the rhesus monkey. *J. Comp. Neurol.* 273 (1): 52–66. 1988.
 47. Plakke B., Romanski L.M. Auditory connections and functions of prefrontal cortex. *Front. Neurosci.* 8: 199. 2014.
 48. Petrides M., Pandya D.N. Distinct parietal and temporal pathways to the homologues of Broca's area in the monkey. *PLoS Boil.* 7 (8). e1000170. 2009.
 49. Camalier C.R., D'Angelo W.R., Sterbing-D'Angelo S.J., de la Mothe L.A., Hackett T.A. Neural latencies across auditory cortex of macaque support a dorsal stream supramodal timing advantage in primates. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 109 (44): 18168–18173. 2012.
 50. Kusmierk P., Rauschecker J.P. Selectivity for space and time in early areas of the auditory dorsal stream in the rhesus monkey. *J. Neurophysiol.* 111 (8): 1671–1685. 2014.
 51. Zaehle T., Geiser E., Alter K., Jancke L., Meyer M. Segmental processing in the human auditory dorsal stream. *Brain Res.* 1220: 179–190. 2008.
 52. Aboitiz F.A. Brain for Speech. Evolutionary Continuity in Primate and Human Auditory-Vocal Processing. *Front. Neurosci.* 12 (174): 1–14. 2018.
 53. Rauschecker J.P. Where, When, and How: Are they all sensorimotor? Towards a unified view of the dorsal pathway in vision and audition. *Cortex*. 98: 262–268. 2018.
 54. Aboitiz F.A., Ricardo G. Merging of Phonological and Gestural Circuits in Early Language Evolution. *Rev. Neurosci.* 20: 71–84. 2009.
 55. Rilling J.K., Glasser M.F., Preuss T.M., Ma X., Zhao T., Hu X., Behrens T.E.J. The evolution of the arcuate fasciculus revealed with comparative DTI *Nature Neuroscience*. 11: 426–428. 2008.

56. Hickok G., Poeppel D. Neural Basis of Speech Perception. Handbook of Clinical Neurology, 129, 149–160. 2015.
57. Walenski M., Europa E., Caplan D., Thompson C.K. Neural networks for sentence comprehension and production: An ALE-based meta-analysis of neuroimaging studies. Human Brain Mapping. 2019.
58. Lieberman P.H., Klatt D.H., Wilson W.H. Vocal tract limitations on the vowel repertoires of rhesus monkey and other nonhuman primates. Science. 164: 1185–1187. 1969.
59. Fitch W.T., de Boer B., Mathur N., Ghazanfar A.A. Monkey vocal tracts are speech-ready. Sci. Adv. 2 (e1600723): 1–7. 2016.
60. Бурлак С.А. Время появления звучащей речи по данным антропологии. Вестн. Моск. Универ. Серия XXIII Антропология 3: 110–120. 2012. [Burlak S.A. Vremya poyavleniya zvuchashchej rechi po dannym antropologii [Time of appearance of sounding speech according to anthropology]. Vestn. Mosk. Univer. Seriya XXIII Antropologiya 3: 110–120. 2012. (In Russ.)].
61. Hage S.R., Nieder A. Dual neural network model for the evolution of speech and language. Trends Neurosci. 39 (12): 813–829. 2016.
62. Jurgens U. The Neural Control of Vocalization in Mammals: A Review. Journal of Voice. 23 (1): 1–10. 2009.
63. Seyfarth R.M., Cheney D.L. Primate vocal communication. In: Oxford University Press. 84–97. 2010.
64. Loh K.K., Petrides M., Hopkins W.D., Procyk E., Amiez C. Cognitive control of vocalizations in the primate ventrolateral-dorsomedial frontal (VLF-DMF) brain network. Neurosci. Biobehav. Rev. 82: 32–44. 2017.
65. Hage S.R., Gavrilov N., Nieder A. Cognitive control of distinct vocalizations in rhesus monkeys. J. Cognit. Neurosci. 25 (10): 1692–1701. 2013.
66. Hopkins W.D., Tagliavola J., Leavens D.A. Chimpanzees differentially produce novel vocalizations to capture the attention of a human. Anim Behav. 73 (2): 281–286. 2007.
67. Lameira A.R., Hardus M.E., Mielke A., Wich S.A., Shumaker R.W. Vocal fold control beyond the species-specific repertoire in an orangutan. Sci. Rep. 6: 30315. 2016.
68. Ghazanfar A.A., Eliades S.J. The neurobiology of primate vocal communication. Curr. Opin. Neurobiol. 0: 128–135. 2014.
69. Simonyan K. The Laryngeal Motor Cortex: Its Organization and Connectivity. Curr. Opin. Neurobiol. 28: 15–21. 2014.
70. Penfield W., Rasmussen T. Vocalization and arrest of speech. Arch. Neurol. Psychiat. 61: 21–27. 1949.
71. Petrides M., Cadoret G., Mackey S. Orofacial somatomotor responses in the macaque monkey homologue of Broca's area. Nature. 435 (7046): 1235–1238. 2005.
72. Fadiga L., Craighero L., Roy A. Broca's region: a speech area? In Grodzinsky Y. and Amunts K. Broca's Region. Oxford University Press. New York. 137–152. 2006.
73. Gerbella M., Belmalih A., Borra E., Rozzi S., Luppino G. Cortical connections of the anterior (F5a) subdivision of the macaque ventral premotor area F5. Brain Struct. Funct. 216 (1): 43–65. 2011.
74. Rizzolatti G., Craighero L. The mirror-neuron system. Annu. Rev. Neurosci. 27: 169–192. 2004.
75. Arbib M.A., Mundhenk T.N. Schizophrenia and the mirror system: an essay. Neuropsychologia. 43: 268–280. 2005.
76. Gentilucci M., Corballis M.C. From manual gesture to speech: A gradual transition. Neurosci. Biobehav. Rev. 30: 949–960. 2006.
77. Kohler E., Keysers C.M., Umiltà A., Fogassi L., Gallese V., Rizzolatti G. Hearing sounds, understanding actions: Action representation in mirror neurons. Science. 297: 846–848. 2002.
78. Ferrari P.F., Rizzolatti G. Mirror neuron research: the past and the future. Phil. Trans. R. Soc. 369. 2014.
79. Tremblay P., Dick A.S. Broca and Wernicke are dead, or moving past the classic model of language neurobiology. Brain Lang. 162: 60–71. 2016.
80. Keller S.S., Crow T., Foundas A., Amunts K., Roberts N. Broca's area: nomenclature, anatomy, typology and asymmetry. Brain and Language. 109: 29–48. 2009.
81. Aziz-Zadeh L., Koski L., Zaidel E., Mazziotta J., Iacoboni M. Lateralization of the human mirror neuron system. J. Neurosci. 26 (11): 2964–2970. 2006.
82. Hickok G., Houde J., Rong F. Sensorimotor integration in speech processing: computational basis and neural organization. Neuron. 69 (3): 407–422. 2011.
83. Agnew Z.K., McGettigan C., Banks B., Scott S.K. Group and individual variability in speech production networks during delayed auditory feedback. J. Acoust. Soc. Am. 143 (5): 3009. 2018.
84. Chesters J., Baghai-Ravary L., Möttönen R. The effects of delayed auditory and visual feedback on speech production. J. Acoust. Soc. Am. 137 (2): 873–883. 2015.
85. Hickok G., Okada K., Serences J.T. Area Spt in the human planum temporale supports sensory-motor integration for speech processing. Neurophysiol. 101 (5): 2725–2732. 2009.
86. Shum M., Shiller D.M., Baum S.R. and Gracco V.L. Sensorimotor integration for speech motor learning involves the inferior parietal cortex. Europ. J. Neurosci. 1–6. 2011.
87. Isenberg A.L., Vaden K.I., Jr Saberi K., Muftuler L.T., Hickok G. Functionally distinct regions for spatial processing and sensory motor integration in the planum temporale. Human brain mapping. 33 (10): 2453–2463. 2012.
88. Pastor M.A., Vidaurre C., Fernandez-Seara M.A., Villanueva A., Friston K.J. Frequency-specific coupling in the cortico-cerebellar auditory system. J. Neurophysiol. 100: 1699–1705. 2008.
89. Kumar V., Croxson P.L., Simonyan K. Structural Organization of the Laryngeal Motor Cortical Network and Its Implication for Evolution of Speech Production. J. Neurosci. 36 (15): 4170–4181. 2016.
90. Koechlin E., Jubault T. Broca's area and the hierarchical organization of human behavior. Neuron. 50: 963–974. 2006.
91. Fazio P., Cantagallo A., Craighero L., D'Ausilio A., Roy A.C., Pozzo T., Calzolari F., Granieri E., Fadiga L. Encoding of human action in Broca's area. Brain. 132: 1980–1988. 2009.

92. Maffongelli L., D'Ausilio A., Fadiga L., Daum M.M. The Ontogenesis of Action Syntax Collabra. Psychol. 5 (1)21: 1–11. 2019.
93. Progovac L., Rakhlin N., Angell W., Liddane R., Tang L., Ofen N. Neural Correlates of Syntax and Proto-Syntax: Evolutionary Dimension. Front. Psychol. 9: 2415. 2018.
94. Rogalsky C., Hickok G. The role of Broca's area in sentence comprehension. J. Cogn. Neurosci. 23 (7): 1664–1680. 2011.
95. Hauser M.D., Yang C., Berwick R.C., Tattersall I., Ryan M.J., Watumull J., Chomsky N., Lewontin R.C. The mystery of language evolution. Front. Psychol. 5: 401. 2014.
96. Бурлак С.А. Происхождение языка: Факты, исследования гипотезы. М. Альпина нон-фикшн. 2018. [Bur-lak S.A. Proiskhozhdenie yazyka: Fakty, issledovaniya gipotezy [Origin of language: Facts, hypothesis, studies]. M. Al'pina non-fikshn. 2018. (In Russ.)].
97. Stout D., Hecht E.E. Evolutionary neuroscience of cumulative culture. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 114 (30): 7861–7868. 2017.
98. Дробышевский С.В. Эволюция мозга человека: анализ эндокраниометрических признаков гоминид. М. URSS. 2016. [Drobyshevskij S.V. Evolyuciya mozga cheloveka: analiz endokraniometricheskikh priznakov gominid. [Human brain evolution: analysis of endocran-iometric signs of hominids]. M. URSS. 2016. (In Russ.)].
99. Sterelny K. Language, gesture, skill: the co-evolutionary foundations of language. Phil. Trans. R. Soc. B. 367: 2141–2151. 2012.
100. Беляева Е.В. Сравнительный анализ раннепалеолитических индустрий: проблемы и подходы. В сборнике: Древний человек и камень: технология, форма, функция Сер. “Archaeologica Petropolitana” Институт истории материальной культуры российской академии наук. Санкт-Петербург. 46–55. 2017. [Belyaeva E.V. Sravnitel'nyj analiz rannepaleoliticheskikh industrij: problemy i podhody [Comparative Analysis of Early Palaeolithic Industries: Challenges and Approaches]. V sbornike: Drevnij chelovek i kamen': tekhnologiya, forma, funkciya Ser. “Archaeologica Petropolitana” Institut istorii material'noj kul'tury rossijskoj akademii nauk. St-Peterburg. 46–55. 2017. (In Russ.)].
101. Levinson S.C. On the human “interaction engine” In Roots of human sociality: culture, cognition and interaction. Oxford. UK: Berg. 39–69. 2006.
102. Levinson S.C., Holler J. The origin of human multi-modal communication. Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. 369 (1651): 20130302. 2014.
103. Emery N.J. The eyes have it: the neuroethology, function and evolution of social gaze. Neurosci. Biobehav. Rev. 24 (6): 581–604. 2000.
104. Sposova B., Tomasello M., Carpenter M. Communicative eye contact signals a commitment to cooperate for young children. Cognition. 179: 192–201. 2018.
105. Cañigueral R., Hamilton A. The Role of Eye Gaze During Natural Social Interactions in Typical and Autistic People. Front. Psychol. 10: 560. 2019. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2019.00560>
106. Ахутина Т.В., Засыпкина К.В., Романова А.А. Предпосылки и ранние этапы развития речи: новые данные. Вопросы психолингвистики. 17: 20–43. 2013. [Ahutina T.V., Zasypkina K.V., Romanova A.A. Predposylki i rannie etapy razvitiya rechi: novye dannye [Pre-requisites and early stages of speech development: new data.]. Voprosy psiholingvistiki. 17: 20–43. 2013. (In Russ.)].
107. Liebal K., Call J., Tomasello M. Use of gesture sequences in chimpanzees. Am. J. Primatol. 64 (4): 377–396. 2004.
108. Roberts A.I., Vick S.J., Buchanan-Smith H.M. Communicative intentions in wild chimpanzees: persistence and elaboration in gestural signalling. Anim. Cogn. 16 (2): 187–196. 2013.
109. McCarthy M.S., Jensvold M.L., Fouts D.H. Use of gesture sequences in captive chimpanzee (Pan troglodytes) play. Anim. Cogn. 16 (3): 471–481. 2013.
110. Koda H., Kunieda T., Nishimura T. From hand to mouth: monkeys require greater effort in motor preparation for voluntary control of vocalization than for manual actions. R. Soc. Open. Sci. 5 (11): 180879. 2018.
111. Corballis, M.C. From Hand to Mouth: The Origins of Language. Princeton University Press, Princeton, NJ. 2002.
112. Arbib M.A. Toward the Language-Ready Brain: Biological Evolution and Primate Comparisons. Psychon. Bull. Rev. 24 (1): 142–150. 2017.
113. Liberman A.M., Mattingly E.G. Motor theory of speech perception revised. Cognitions. 21: 1–36. 1985.
114. Наточин Ю.В. Целостность. Ж. высшей нервной деятельности. 2018. 68 (6): 771–783. [Natochin Yu.V. Celostnost' [Integrity]. Zh. vyshej nervnoj deyatel'nosti. 2018. 68 (6): 771–783. (In Russ.)].
115. Taglialatela J.P., Russell J.L., Pope S.M., Morton T., Borgia S., Reamer L.A., Schapiro S.J., Hopkins W.D. Multimodal communication in chimpanzees. Am. J. Primatol. 77 (11): 1143–1148. 2015.
116. Leavens D.A., Russell J.L., Hopkins W.D. Multimodal communication by captive chimpanzees (Pan troglodytes). Anim Cogn. 13 (1): 33–40. 2010.
117. Hostetter A.B., Cantero M., Hopkins W.D. Differential use of vocal and gestural communication by chimpanzees (Pan troglodytes) in response to the attentional status of a human (Homo sapiens). J Comp. Psychol. 115 (4): 337–343. 2001.
118. Kendon A. Reflections on the “gesture-first” hypothesis of language origins. Psychon Bull Rev. 24 (1): 163–170. 2017.
119. Черниговская Т.В. Зеркальный мозг, концепты и язык: цена антропогенеза. Рос. физиол. ж. им. И.М. Сеченова. 92 (1): 84–99. 2006. [Chernigovskaya T.V. Zerkal'nyj mozg, koncepty i yazyk: cena antropogeneza [Mirror brain, concepts and language: the price of anthropogenesis]. Ros. fiziol. zh. im. I.M. Sechenova. 92 (1): 84–99. 2006. (In Russ.)].
120. Stout D., Toth N., Schick K., Chaminade T. Neural correlates of Early Stone Age toolmaking: technology, language and cognition in human evolution. Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. 363 (1499): 1939–1949. 2008.

121. Stout D., Chaminade T. Stone tools, language and the brain in human evolution. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 367: 75–87. 2012.
122. Stout D., Hecht E., Khreisheh N., Bradley B., Chaminade T. Cognitive demands of lower paleolithic toolmaking. *PLoS One.* 10 (4): e0121804. 2015.
123. Hecht E.E., Gutman D.A., Khreisheh N., Taylor S.V., Kilner J., Faisal A.A., Stout D. Acquisition of Paleolithic toolmaking abilities involves structural remodeling to inferior frontoparietal regions. *Brain Struct. Funct.* 220 (4): 2315–2331. 2014.
124. Шевченко Ю.Г. Развитие коры мозга человека в свете онто- филогенетических соотношений. М.: Медицина. 1972. [Shevchenko Yu.G. Razvitie kory mozga cheloveka v svete onto- filogeneticheskikh sootnoshenij [Human brain cortex development in light of onto- phylogenetic ratios]. M.: Meditsina1972. (In Russ.)].
125. de Boer B. Evolution of speech and evolution of language. *Psychon. Bull. Rev.* 24: 158–162. 2017.
126. Бурлак С.А. Эволюционные механизмы и этапы формирования человеческого языка: диссертация ... доктора филологических наук. — М. 2013. [Burlak S.A. Evolyucionnye mekhanizmy i etapy formirovaniya chelovecheskogo yazyka [Evolutionary mechanisms and stages of human language formation]: dissertaciya ... doktora filologicheskikh nauk. M. 2013. (In Russ.)].
127. Bruner E., Holloway R.L. A bivariate approach to the widening of the frontal lobes in the genus Homo. *J. Hum. Evol.* 58 (2): 138–146. 2010.
128. Berwick R., Hauser M., Tattersall I. Neanderthal language? Just-so stories take center stage. *Front. Psychol.* 4: 671. 2013.
129. Dehaene S., Cohen L. Cultural recycling of cortical maps. *Neuron.* 56 (2): 384–398. 2007.

Evolution of the Central Mechanisms of Oral Speech

E. P. Stankova^{a, #}, O. V. Kruchinina^a, A. N. Shepovallnikov^a, and E. I. Galperina^{a, ##}

^a Sechenov Institute of Evolutionary Physiology and Biochemistry, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

[#]e-mail: stankova.ekaterina@yandex.ru

^{##}e-mail: galperina-e@yandex.ru

The communicative system is most developed in social animals and is a determinative factor in human evolution. Here we address the possible evolutionary ways of the emergence and formation of speech functions. Specifically, we discuss the possibility of the formation of voluntary voice control at the early stages of Homo evolution on the anatomo-physiological basis of the gesture control system. The possible morphofunctional basis for the evolutionary emergence of speech is considered. The structure and connectivity of different regions of the cerebral cortex (temporal, inferior, parietal) is compared in humans and monkeys. Anatomy of the auditory cortex is well known to be relatively alike in different primate species, likewise are the pathways that link the auditory cortex with the associative areas of the anterior temporal cortex and with the ventrolateral prefrontal cortex (human homologs of these structures form the ventral speech stream). At the same time, the pathways that link the auditory cortex with the ventral premotor and inferior motor cortex and make up in humans the dorsal speech stream are poorly developed in monkeys. The underdevelopment of this speech stream accounts for communication in monkeys based on gestural speech, because the morphological basis for voluntarily regulated vocalization and articulation has not yet formed during their evolution. The emergence of a sophisticated communication system based on oral speech may have been possible due to a gradual accumulation of evolutionary changes in speech-related and some other brain structures and, most importantly, a complication of connectivity between them. The evolution of speech is discussed in terms of its close association with tool use and labor activity.

Keywords: evolution, speech, language, dorsal pathway, ventral pathway