

Meri Tadinac
Ivana Hromatko

EVOLUCIJA GOVORA: ŠTO NAM MOGU REĆI HOOVER I BONNIE?

Sažetak

Mnogobrojna pitanja koja su postavili istraživači evolucije govora još i danas ostaju neodgovorena. Budući da potpuno razumijevanje ovog područja nije moguće bez interdisciplinarnog i komparativnog pristupa, ovaj rad donosi kratki pregled istraživanja koja se bave anatomskim, neuralnim i genetskim preduvjetima za evoluciju govora. Pritom se poseban naglasak stavlja na komparativna istraživanja, budući da ona omogućuju zaključivanje o vokalizaciji kod ranih hominida, kao i postavljanje i testiranje hipoteza o funkcijama vokalnog učenja. Čini se da su sposobnost vokalne imitacije te specifična građa vokalnog trakta bili ključni činitelji u evoluciji ove sposobnosti koja je jedinstvena za vrstu Homo sapiens.

Ključne riječi: evolucija govora, komparativna istraživanja, pregled istraživanja

Govor je jedinstven za ljudsku vrstu. Prednosti vokalne komunikacije su neizmjerne: ona oslobađa ruke govornika, može se odvijati u tami i ne zahtijeva vidni kontakt s osobom s kojom se komunicira, jedna osoba može prenijeti poruku mnogima. Govor nam omogućava prenošenje iskustava, potreba, emocija, ali i složenih apstraktnih informacija. Iako se tekstovi iz područja evolucijske psihologije znatno više bave evolucijom jezika nego evolucijom samog govora, naglašava se i ideja da je nužno iz evolucijske perspektive objasniti specijaliziranu anatomiju i neuralne mehanizme koji omogućavaju govor – svojstvo koje ne nalazimo ni kod jedne druge vrste, čak ni kod onih blisko povezanih s čovjekom (Fitch, 2000, 2005; Lieberman, 2007). Dok je evolucija jezika zahtijevala složene pojmovne strukture, poriv da ih se reprezentira i prenese te usustave pravila za njihovo kodiranje, evolucija govora zahtijevala je dovoljno složenu vokalizaciju da može udovoljiti lingvističkim potrebama, kapacitet za vokalno učenje te vokalni trakt sa širokim fonetskim rasponom (Fitch, 2000).

Da bi se složene govorne sposobnosti javile kod naših predaka, moralo je doći do konvergencije nekoliko različitih čimbenika – promjena u perifernim mehanizmima, tj. modifikacije vokalnog trakta, te promjena u središnjim neuralnim mehanizmima koji su u osnovi vokalne kontrole i imitacije. Iako se pokazalo da, posebno kada je u pitanju vrijeme nastanka tih promjena, fosilni podaci ne mogu omogućiti donošenje nekih sigurnijih zaključaka, vrijednim su se izvorom informacija pokazala komparativna istraživanja na živućim vrstama. Podaci prikupljeni na drugim vrstama primata omogućuju zaključivanje o vokalizaciji kod

ranih hominida, dok podaci prikupljeni na vrstama koje su udaljenije od čovjeka, no kod kojih je evoluirala vokalna imitacija (kitovi, tuljani, ptice), omogućavaju postavljanje i testiranje hipoteza o funkcijama vokalnog učenja (Catchpole i Slater, 1995; Janik i Slater, 1997; Fitch, 2000, 2005). Zbog toga razumijevanje evolucije govora zahtijeva interdisciplinarni pristup i analizu nalaza komparativnih istraživanja.

PERIFERNE PROMJENE: VOKALNI TRAKT

Anatomija ljudskog vokalnog trakta razlikuje se od one drugih primata, što dovodi do naše sposobnosti proizvodjenja znatno šireg raspona obrazaca formantata. Ta je sposobnost posljedica činjenice da je kod ljudi grkljan spušten niže, što ujedno omogućava veći raspon i okomitih i vodoravnih pokreta jezika (Fitch, 2000). Nizak položaj ljudskog grkljana odraz je promjene oblika ljudskog jezika i njegova spuštanja u ždrijelo, pri čemu jezik gura grkljan prema dolje. Stoga Lieberman (2007) smatra da su, usprkos usmjerenosti na položaj grkljana u mnogim istraživanjima evolucije govora, spuštanje i promjena oblika jezika bili ključni čimbenici u razvoju i evoluciji ljudskog govornog trakta.

U nizu istraživanja pokušalo se odrediti vrijeme pojave govora ustanovljavanjem fosilnih korelata vokalne anatomije moderna čovjeka. Na nesreću, nema jasne i jednoznačne veze između morfologije kostura i anatomije vokalnog trakta jer morfologija lubanje i podjezične kosti u najboljem slučaju pruža tek neizravne podatke o mogućnostima vokalnog trakta i položaju grkljana (Fitch, 2000). Jedan od pokušaja da se ustanovi vjerojatni vokalni trakt fosila hominida temeljio se na ideji da kut baze lubanje odražava položaj grkljana, što bi značilo da se prema poznatim korelacijama između kuta baze lubanje i vokalnog trakta kod živućih primata mogu donositi zaključci o vokalnom traktu na osnovi tog kuta kod fosila. Neka su takva istraživanja, koja su povezivala kut baze lubanje s vokalnim traktom živućih primata i fosilima hominida (Laitman i sur., 1979; Laitman i Heimbuch, 1982), dovela do zaključka da neandertalci i raniji hominidi nisu imali ljudski vokalni trakt, tj. nisko spuštenu grkljan, što bi značilo da su njihove fonetske sposobnosti, iako su vjerojatno imali neki oblik govora, bile ograničene. No metodološki slična istraživanja Boea i suradnika (1999, 2002) dovela su do suprotnog zaključka. Biološki mehanizmi koji reguliraju spuštanje i promjenu oblika ljudskog jezika su nepoznati, a o položaju i obliku jezika ne može se zaključivati na osnovi kuta baze lubanje. Usprkos tome, Boe i suradnici (1999, 2002) temelje svoju rekonstrukciju neandertalca na kutu baze lubanje fosila, koja jest unutar ljudskog raspona, no to, po Liebermanovu (2007) shvaćanju, ne znači da su imali vokalni trakt kakav nalazimo kod odrasla čovjeka. Navedeni kontradiktorni nalazi donekle su objašnjeni longitudinalnim istraživanjima koja su pokazala da nema pouzdane korelacije između kuta baze lubanje i položaja grkljana kod moderna čovjeka (Lieberman i McCarthy, 1999).

Drugim se pristupom, na osnovi fosilnih nalaza, pokušala procijeniti veličina neuralnih struktura uključenih u govor. Rani pokušaji procjene veličine s govorom povezanih područja nisu doveli ni do kakvih zaključaka, budući da površinska svojstva mozga nije moguće dovesti u vezu s govornim sposobnostima (LeMay, 1975; Falk, 1980). No, kako *nervus hypoglossus* sadrži većinu motoričkih vlakana koja upravljaju strukturama zaduženima za artikulaciju govora, javila se ideja da bi se na osnovi veličine kanala kroz koji prolazi ovaj živac moglo zaključivati o omjeru motoričkih neurona i mišićnih vlakana jezika, odnosno o povećanoj kontroli govora (Kay i sur., 1998). Nažalost, otkrilo se da je i kod modernog čovjeka varijabilitet promjera ovog kanala velik, pri čemu postoji i znatno preklapanje s vrijednostima utvrđenima u istraživanjima čovjekolikih majmuna (DeGusta i sur., 1999).

Usprkos različitim pristupima i brojnim prikupljenim podacima, pokazalo se vrlo teškim rekonstruirati govorno ponašanje naših izumrlih predaka. Prevladavajuće je stajalište da su se, u razdoblju nakon odvajanja od čimpanzi, u anatomiji i fiziologiji našeg vokalnog trakta javile promjene koje su omogućile govor (Lieberman, 2007). Međutim, komparativna istraživanja dovode u pitanje i zaključke o spuštanju grkljana (što se donedavno smatralo isključivo ljudskim svojstvom) kao ključnom trenutku. Većina sisavaca pri glasanju (npr. pas koji laje) spušta grkljan, ponekad iznenađujuće nisko (Fitch, 2000), a veliki broj vrsta, poput koala, jelena i lavova, ima trajno spušten grkljan (Fitch, 2005). Budući da nijedna od ovih životinja ne rabi grkljan za govor, nužno je zaključiti da je prirodni odabir doveo do njegova spuštanja iz nekog drugog razloga. Najviše mogućnosti za testiranje hipoteza o adaptivnim prednostima spuštenog grkljana pružaju nam komparativna istraživanja.

Lieberman (1984) pretpostavlja da je glavna adaptivna prednost spuštenog grkljana bilo disanje na usta za vrijeme ekstremnih tjelesnih napora (on spuštanje grkljana datira u vrijeme *Homo erectusa*). Međutim, mnogi drugi sisavci pod stresom dišu na usta ili dahću, a da to ne zahtijeva trajno snižen grkljan. DuBrul (1976) smatra da je spuštanje grkljana neadaptivni nusproizvod uspravnog hoda. Međutim, druge vrste koje povremeno zauzimaju uspravan stav, poput gibona i orangutana, kao i druge dvonožne vrste, poput klokana ili ptica, nemaju spuštene grkljane. Nadalje, s obzirom na to da je trošak niskog grkljana velik (opasnost od gušenja), nije vjerojatno da prirodni odabir ne bi djelovao u smjeru ispravljanja takve neadaptivne osobine, ukoliko je ona samo nusproizvod (Fitch, 2000). Novije hipoteze usmjeravaju se na prednosti koje ima životinja koja moćnom vokalizacijom (spuštanjem frekvencije formanta) može proizvesti dojam da je krupnija no što uistinu jest (Maynard Smith i Harper, 2003). Ova hipoteza o preuveličavanju veličine tijela ima neizravnu potvrdu i u razvoju sekundarnih spolnih obilježja kod ljudi – spuštanje grkljana kod dječaka, ali ne i kod djevojčica u pubertetu (Fitch i Giedd, 1999). Ovi nalazi upućuju na potrebu da budemo oprezni pri donošenju zaključaka o spuštanju grkljana kao adaptaciji potrebnoj za govor – jednako je

vjerojatno da se radilo o adaptaciji neke druge funkcije, koja je zatim poslužila kao preadaptacija za govor.

SREDIŠNJI NEURALNI MEHANIZMI

Očigledno je da ljudski govor zahtijeva neuralnu osnovu kakvu ne nalazimo kod naših bliskih srodnika. Iako bi govorni trakt čimpanze mogao proizvoditi govor, čimpanze ne govore, no Lieberman (2007) smatra da bi one mogle razviti *protogovor*, kada bi imale sposobnost slobodne reiteracije, tj. preslagivanja i rekombiniranja motoričkih obrazaca koji su u osnovi govora. Njegova je daljnja teza da je tradicionalno shvaćanje o Brocinu i Wernickeovu području kao dominantnim centrima za govor pogrešno, u smislu zanemarivanja uloge bazalnih ganglija. Bazalni gangliji su, prema njegovu shvaćanju, struktura koja može obavljati reiteraciju motoričkih naredbi, a također i reiteraciju generatora kognitivnih obrazaca, omogućujući kognitivnu fleksibilnost i ulogu u asocijativnom učenju. U prilog ovom shvaćanju je nalaz da gen FOXP2 rukovodi embrionalnim razvojem bazalnih ganglija i drugih subkortikalnih elemenata ovih neuralnih krugova (prema Lieberman, 2002, 2007), kao i nalazi da ozljede subkortikalnih struktura, uz sačuvano Brocino područje, mogu dovesti do deficita u govoru sličnih onima koji se javljaju kao posljedica ozljede Brocina područja (Naeser i sur., 1982; Benson i Geschwind, 1985; Alexander i sur., 1987). Opsežna MR istraživanja *KE* obitelji, kod koje u trima generacijama nalazimo pojedince s anomalijom na 7q31 kromosomu FOXP2 gena, pokazala su značajne abnormalnosti u području bazalnih ganglija i Brocina područja (Vargha-Khadem i sur., 1995, 1998), a smanjenje *nucleus caudatusa* bilo je u značajnoj korelaciji s rezultatima na nizu testova govornih funkcija te inteligencije (Watkins i sur., 2002).

FOXP2 bi nam trebao pružiti mogućnost datiranja ljudske sposobnosti govora u evoluciji mozga. Enard i suradnici (2002) su tehnikama molekularne genetike procijenili da se ljudski oblik ovog gena (npr. ljudski i onaj čimpanze udaljeni su za dvije mutacije) pojavio relativno nedavno, tijekom posljednjih 100.000 godina – u doba koje se povezuje s pojavom anatomski modernog *Homo sapiens*, a noviji ga nalazi (Vargha-Khadem i sur., 2005) jasno dovode u vezu s evolucijom artikulirana govora. Iako na prvi pogled vrlo obećavajući, dosad prikupljeni podaci o FOXP2 genu ne daju nam jednoznačne odgovore. Najnoviji podaci Krausea i suradnika (2007) pokazuju da neandertalci s modernim čovjekom dijele dvije evolucijske promjene u FOXP2 genu (jedine koje se na tom genu razlikuju kod čovjeka i čimpanze) te su autori zaključili da one potječu iz doba prije zajedničkog pretka moderna čovjeka i neandertalaca, koji je postojao prije 300.000 do 400.000 godina, što je znatno ranije no što navode Enard i suradnici (2002).

Međutim, pitanju neuralnih mehanizama u podlozi govora može se pristupiti iz drugačije perspektive, pa se u posljednjih nekoliko desetljeća sve više pažnje posvećuje komparativnom pristupu evoluciji govora, u sklopu kojega se integriraju

podaci prikupljeni na široku rasponu različitih životinjskih (a kada je moguće i hominidnih) vrsta (Fitch, 2005).

KOMPARATIVNA ISTRAŽIVANJA

Činjenica da je govor jedinstvena sposobnost ljudske vrste ne umanjuje značaj komparativnih istraživanja, budući da: a) moramo znati što životinje mogu, a što ne mogu učiniti prije nego što zaključimo koji su aspekti ljudskog jezika uistinu jedinstveni; b) ključne elemente koje dijelimo s ostalim životinjama možemo empirijski istraživati na načine koji su inače neprimjenjivi (npr. zna se da je sposobnost vokalne imitacije ključna za govor, kao i da je primati ne posjeduju, ali je posjeduju ptice – istraživanja sustava pjevanja kod ptica kreću se od elektrofizioloških, preko genetskih, sve do ponašajnih eksperimentalnih); te naposljetku c) komparativni podaci nam omogućuju donošenje zaključaka o sposobnostima naših izumrlih predaka i evolucijskim silama koje su ih oblikovale (Fitch, 2005).

Terenska istraživanja komunikacije među životinjama pokazuju da mnoge životinjske vrste imaju funkcionalno specijalizirane oblike glasanja ovisno o tome signaliziraju li prisutnost hrane ili opasnosti, odnosno točno koje vrste opasnosti, budući da nije svejedno dolazi li ona npr. iz zraka ili sa zemlje, a također postoji i tzv. efekt publike, tj. pojava da način glasanja ovisi o tome jesu li prisutni drugi pripadnici iste vrste (Cheney i Seyfarth, 1990; Evans i Marler, 1994). O intencionalnosti tih glasova još se uvelike raspravlja (vidi npr. Tomasello, 1999), pa stoga ni polemika o glasanju primata kao izravnom prekursoru govora (koji za cilj ima prenošenje informacija) još uvijek nije završena (Fitch, 2005).

Naime, za pojavu govora je, osim već opisane rekonfiguracije vokalnog trakta, bila nužna i sposobnost vokalne imitacije. Bez sposobnosti vokalne imitacije ne bismo mogli usvajati vokabular, odnosno pamtili značenje koje treba pridati nekom arbitrarnom zvuku, što je osnovna premisa za usvajanje bilo kojeg govornog jezika. Međutim, ovo nam ne govori mnogo o prvobitnoj funkciji vokalnog učenja, budući da je postojanje velikog vokabulara posljedica postojanja kulture: vjerojatnije je da je sposobnost vokalnog učenja prvobitno služila nekoj drugoj svrsi, da bi kasnije poslužila i za usvajanje velikog vokabulara (Fitch, 2000). Na primjer, ženke ptica vrapčarki preferiraju mužjake koji imaju veći vokalni repertoar (Catchpole i Slater, 1995), a postoje i nalazi da sličan mehanizam djeluje kod kitova i tuljana. Iz ovoga bi se moglo pretpostaviti da je sposobnost vokalnog učenja evoluirala kako bi omogućila vokalnu kompleksnost, a ne kao način komuniciranja složenih koncepata, te je kao takva pružila potrebnu preadaptaciju za vokalnu komunikaciju složenih semantičkih struktura (Fitch, 2000).

Druga moguća pretpostavka jest da je ovakva vokalizacija evoluirala kao pokazatelj grupne pripadnosti – na mnogim je životinjskim vrstama pokazano da postoje specifičnosti u glasanju ("dijalekti") zajedničke pripadnicima iste populacije,

društvene grupe ili proširene obitelji. Dupini i kitovi usvajaju tipičan zvižduk od svoje majke, što im, teoretski, omogućava da, kada se odvoje od majke, prepoznaju braću koju nikada prije nisu sreli (Sayigh i sur., 1990; Ford, 1991). Budući da su oni članovi vrste kod koje postoji unutargrupna kooperacija i međugrupna kompeticija, ovakav znak prepoznavanja može biti sam po sebi adaptivan – ova *hipoteza lozinke* u skladu je s nalazima da i ljudi lako prepoznaju naglaske te pomoću njih razlikuju članove svoje primarne grupe od novopridošlica (Fitch, 2000).

Mnogo nam otkrivaju istraživanja u kojima se razne životinjske vrste pokušavalo naučiti komunikacijskim sustavima nalik jeziku. Čovjekoliki majmuni, na primjer, nemaju gotovo nikakvu sposobnost imitacije govornih zvukova (repertoar zvukova koje proizvode prilično je fiksna i izvan njihove voljne kontrole), ali mogu komunicirati znakovima (s vokabularom od više od stotinu znakova). Bonobo čimpanze, posebno ako ih se rano u razvoju izloži jeziku i potkrepljenjima, percipiraju i po nekoliko iteracija riječi te osnovne elemente sintakse poput redosljeda riječi (Savage-Rumbaugh i sur., 1993), a i psi vrlo brzo i lako nauče razlikovati značenja mnogih riječi (Kaminski i sur., 2004; Csányi, 2005). Iako većina ovih istraživanja pokazuje da ovakvo učenje zahtijeva veliki broj ponavljanja i intenzivni trening, što nije slučaj s djecom koja usvajaju jezik, ona ipak upućuju na zaključak da kod navedenih životinjskih vrsta postoje značajne latentne komunikacijske sposobnosti. Iz toga proizlazi da su slične sposobnosti mogle postojati i kod posljednjeg zajedničkog pretka nas i čimpanzi.

Vokalna imitacija najbolje je istražena kod mnogobrojnih vrsta ptica pjevica, papiga i kolibrića. Funkcija njihova pjeva varira od vrste do vrste – najčešće mužjaci pjevaju, bilo da bi privukli ženke, bilo da bi otjerali konkurente i/ili obranili teritorij – složenost njihova pjeva je proizvod prirodnog i spolnog odabira. Međutim, kod nekih vrsta ptica pjevaju ženke, bilo same, bilo u duetu s mužjacima, pa ovaj selektivni pritisak unutar ptičjeg svijeta očito nije jedinstven (Riebel, 2003), a slična pravila vrijede i za sisavce koji su jednako vrsni vokalni imitatori – npr. dupini, kitovi i tuljani (Janik i Slater, 1997). Tuljan Hoover stekao je svjetsku slavu svojom zadivljujućom sposobnošću imitiranja ljudskog glasa s bostonskim naglaskom (snimke se mogu naći na web stranici Fitch, 2009). Za istraživače evolucije govora začuđujuća je upravo činjenica da ptice, tuljani, šišmiši i kitovi bez teškoća imitiraju razne vokalizacije, dok kod naših najbližih srodnika primata ne nalazimo sposobnost imitacije (Janik i Slater, 1997). Čini se da njihov nedostatak nije na perifernoj anatomskoj, već na neuralnoj razini: anatomija vokalnog trakta kakav posjeduju čimpanze, psi, pa čak i koze mogla bi omogućiti proizvodnju mnogih fonetskih kontrasta kakve sadrže ljudski jezici, ali ono što im nedostaje je odgovarajuća neuralna kontrola (Fitch, 2005).

Međutim, nedavno je u pitanje dovedena i ova, smatralo se dobro utvrđena, činjenica o nemogućnosti naših evolucijski najbližih rodaka da imitiraju zvukove: 30-godišnja orangutanica Bonnie počela je spontano (bez treninga i potkrepljivanja) imitirati zvižduk zaposlenika zoološkog vrta koji je hrani (Wich i sur., 2009). Ovo je

prvi takav dokumentirani slučaj (iako autori rada navode i druge anegdote o orangutanima sa sposobnošću vokalne imitacije), a ukoliko se potvrdi u daljnjim istraživanjima, ovaj bi nalaz mogao objasniti mehanizme kojima različite populacije primata u divljini stječu različite repertoare vokalizacija, što bi bacilo novo svjetlo na evoluciju govora kod primata.

Zaključno, možemo reći da je govor evoluirao kroz prirodni odabir, oportunističku uporabu postojećih struktura prilagođenih za druge svrhe te mutacije regulacijskih gena. Suvremeni ljudski govor i kognitivne sposobnosti su svojstva karakteristična za vrstu *Homo sapiens*, proizašla iz anatomije i neuralnih mehanizama za koje se čini da su koevoluirali. U oblikovanje neuralnih krugova koji reguliraju ljudske motoričke i kognitivne sposobnosti uključen je gen FOXP2, čija je mutacija omogućila brzi, kodirani govor, ujedno povećavajući selektivnu vrijednost mutacija koje su oblikovale vokalni trakt moderna čovjeka. Osim samog vokalnog trakta, ključnu ulogu za razvoj govora i usvajanje vokabulara imala je i sposobnost vokalne imitacije, koju dijelimo s nekim drugim životinjskim vrstama.

REFERENCIJE

- Alexander, M. P., Naeser, M. A., Palumbo, C. L. (1987). Correlations of subcortical CT lesion sites and aphasia profiles. *Brain* **110**, 961-991.
- Benson, D. F., Geschwind, N. (1985). Aphasia and related disorders: A clinical approach. U M. M. (ur.), Mesulam *Principles of behavioral neurology*, 193-228. Philadelphia: E. A. Davis.
- Boe, L.-J., Maeda, S., Heim, J.-L. (1999). Neanderthal man was not morphologically handicapped for speech. *Evolution of Communication* **3**, 49-77.
- Boe, L.-J., Heim, J.-L., Honda, K., Maeda, S. (2002). The potential Neanderthal vowel space was as large as that of modern humans. *Journal of Phonetics* **30**, 465-484.
- Catchpole, C. K., Slater, P. L. B. (1995). *Bird song: Themes and variations*. Cambridge University Press.
- Cheney, D. L., Seyfarth, R. M. (1990). Attending to behaviour versus attending to knowledge: Examining monkeys' attribution of mental states. *Animal Behaviour* **40**, 742-753.
- Csányi, V. (2005). *If dogs could talk*. New York: North Point Press.
- DeGusta, D., Gilbert, W. H., Turner, S. P. (1999). Hypoglossal canal size and hominid speech. *Proceedings of the National Academy of Science* **96**, 1800-1804.
- DuBrul, E. L. (1976). Biomechanics of speech sounds. *Annales of New York Academy of Sciences* **280**, 631-642.
- Enard, W., Prezeworski, M., Fisher, S. E., Lai, C. S., Wiebe, V., Katano, T., Monaco, A. P., Paabo, S. (2002). Molecular evolution of FOXP2, a gene involved in speech and language. *Nature* **41**, 869-872.

- Evans, C. S., Marler, P. (1994). Food-calling and audience effects in male chickens, *Gallus gallus*: Their relationships to food availability, courtship and social facilitation. *Animal Behaviour* **47**, 1159-1170.
- Falk, D. (1980). Language, handedness, and primate brains: Did the Australopithecines sign? *American Anthropology* **82**, 72-78.
- Fitch, W. T. (2000). The evolution of speech: A comparative review. *Trends in Cognitive Sciences* **4**, 7, 258-267
- Fitch, W. T. (2005). The evolution of language: A comparative review. *Biology and Philosophy* **20**, 193-230.
- Fitch, W. T. (2009) *Hoover, a talking seal*, <http://www.st-andrews.ac.uk/~wtsf/Hoover.html> [pristupljeno 26. kolovoza 2009].
- Fitch, W. T., Giedd, J. (1999). Morphology and development of human vocal tract: A study using magnetic resonance imaging. *Journal of Acoustical Society of America* **106**, 1511-1522.
- Ford, J. K. B. (1991). Vocal traditions among resident killer whales (*Orcinus orca*) in coastal waters of British Columbia. *Canadian Journal of Zoology* **69**, 1454-1483.
- Janik, V. M., Slater, P. B. (1997). Vocal learning in mammals. *Advances in the Study of Behavior* **26**, 59-99.
- Kaminski, J., Call, J., Fisher, J. (2004). Word learning in a domestic dog: Evidence for "fast mapping". *Science* **304**, 1682-1683.
- Kay, R. F., Cartmill, M., Balow, M. (1998). The hypoglossal canal and the origin of human vocal behavior. *Proceedings of the National Academy of Science* **95**, 5417-5419.
- Krause, J., Lalueza-Fox, C., Orlando, L., Wolfgang E., Green, R. E., Burbano, H. A., Hublin J. J., Hänni, C., Fortea, J., de la Rasilla, M., Bertranpetit, J., Rosas, A., Pääbo, S. (2007). The derived *FOXP2* variant of modern humans was shared with Neandertals. *Current Biology* **17**, 21, R917-9.
- Laitman, J. T., Heimbuch, R. C. (1982). The basicranium of Plio-Pleistocene hominids as an indicator of their upper respiratory systems. *American Journal of Physical Anthropology* **59**, 323-344.
- Laitman, J. T., Heimbuch, R. C., Crelin, E. S. (1979). The basicranium of fossil hominids as an indicator of their upper respiratory systems. *American Journal of Physical Anthropology* **51**, 15-34.
- LeMay, M. (1975). The language capability of Neanderthal man. *American Journal of Physical Anthropology* **42**, 9-14.
- Lieberman, P. (1984). *The biology and evolution of language*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Lieberman, P. (2002). On the nature and evolution of the neural bases of human language. *Yearbook of Physical Anthropology* **45**, 36-63.
- Lieberman, P. (2007). The evolution of human speech: Its anatomical and neural bases. *Current Anthropology* **48**, 1, 39-66.

- Lieberman, D. E., McCarthy, R. C. (1999). The ontogeny of cranial base angulation in humans and chimpanzees and its implications for reconstructing pharyngeal dimensions. *Journal of Human Evolution* 36, 487-517.
- Maynard Smith, J., Harper, D. (2003). *Animal signals*. Oxford: Oxford University Press.
- Naeser, M. A., Alexander, M. P., Helms-Estabrooks, N., Levine, H. L., Laughlin, S. A., Geschwind, N. (1982). Aphasia with predominantly subcortical lesion sites: Description of three capsular/putaminal aphasia syndromes. *Archives of Neurology* 39, 2-14.
- Riebel, K. (2003). The "mute" sex revisited: Vocal production and perception learning in female songbirds. *Advances in the Study of Behavior* 33, 49-86.
- Savage-Rumbaugh, E. S., Murphy, J., Sevcik, R. A., Brakke, K. E., Williams, S. L., Rumbaugh, D. M. (1993). Language comprehension in ape and child. *Monographs of the Society for Research in Child Development* 58, 1-221.
- Sayigh, L. S., Tyack, P. L., Wells, R. S., Scott, M. D. (1990). Signature whistles of free-ranging bottlenose dolphins *Tursiops Truncatus*: Stability and mother – offspring comparisons. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 26, 247-260.
- Tomasello, M. (1999). *The cultural origins of human cognition*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Vargha-Khadem, F., Gadian, D. G., Copp, A., Mishkin, M. (2005). *FOXP2* and the neuroanatomy of speech and language. *Nature Review of Neuroscience* 2, 131-138.
- Vargha-Khadem, F., Watkins, K., Alcock, K., Fletcher, P., Passingham, R. (1995). Praxic and nonverbal cognitive deficits in a large family with a genetically transmitted speech and language disorder. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 92, 930-933.
- Vargha-Khadem, F., Watkins, K. E., Price, C. J., Ashburner, J., Alcock, K. J., Connelly, A., Frackowiak, R. S., Friston, K. J., Pembrey, M. E., Mishkin, M., Gadian, D. G., Passingham, R. E. (1998). Neural basis of an inherited speech and language disorder. *Proceeding of the National Academy of Sciences U. S. A.* 95, 12695-12700.
- Watkins, K. E., Vargha-Khadem, F., Ashburner, J., Passingham, R. E., Connelly, A., Friston, K. J., Frackowiak, R. S. J., Mishkin, M., Gadian, D. G. (2002). MRI analysis of an inherited speech and language disorder: Structural brain abnormalities. *Brain* 125, 465-478.
- Wich, S. A., Swartz, K. B., Hardus, M. E., Lameira, A. R., Stromberg, E., Shumaker, R. W. (2009). A case of spontaneous acquisition of a human sound by an orangutan. *Primates* 50, 56-64.

THE EVOLUTION OF SPEECH: WHAT CAN HOOVER AND BONNIE TELL US?

Abstract

Numerous questions about the evolution of speech still remain unanswered. Since the full understanding of this issue is not possible without the interdisciplinary and comparative approach, this article presents a short review of studies concerning the anatomical, neural and genetic prerequisites for the evolution of speech, with the emphasis on the comparative research. The comparative approach enables us to infer about the vocalization in early hominids and to test the hypotheses about functions of vocal learning. It seems that the capacity of vocal imitation and the specific structure of the vocal tract were crucial factors in the evolution of speech as the ability unique to Homo sapiens.

Key words: evolution of speech, comparative research, research survey