DOI:10.12300/j.issn.1674-5817.2021.133

比较生物医学。

Comparative Biomedicine

# 语言的比较生物学研究

#### 李 慧

(北京师范大学人文和社会科学高等研究院, 珠海 519000)

**[摘要]** 比较分析是生物学的基本工具。比较生物语言学强调认知的基础构件在广泛物种间的共性,通过比较人类、动物、古人类交流机制的保守性和差异,可以洞察人类言语、语言和社交的本质。本文通过回顾现代人群中、现代人类与古人类之间、发声学习的动物模型中的比较生物语言学研究进展,从基因组、神经遗传学、动物行为学等水平揭示比较生物学对发育性语言障碍、语言演化等研究的重要意义。

[关键词] 比较生物语言学;发声学习;发育性交流障碍;语言演化;动物模型 [中图分类号] Q594; R-332 [文献标志码] A [文章编号] 1674-5817(2022)03-0255-07

# A Comparative Biological Study of Language

#### LI Hui

(Institute of Advanced Studies in Humanities and Social Sciences, Bejing Normal University, Zhuhai 519000, China)

Correspondence to: LI HUI (ORCID: 0000-0002-4911-1321), E-mail: huisp@163.com

[ABSTRACT] Comparative analysis is a fundamental tool in biology. Comparative biolinguistics emphasizes that the foundations of cognition are shared between a wide range of species and provides insights into the nature of human speech, language, and social interaction by comparing the communication mechanisms of humans, animals, and hominins. This paper reviewed comparative biolinguistic studies in the modern population (between modern humans and hominins, and in model animals of vocal learning) to reveal the significance of comparative biology in the study of developmental language disorders and language evolution at the levels of genome, neurogenetics, and ethology.

[Key words] Comparative biolinguistics; Vocal learning; Developmental communication disorder; Language evolution; Animal models

人类语言是以发声解剖结构和神经认知为基础构件,可实现声音与意义相互映射的一整套机能。因此,我们对语言的理解,不仅应借鉴语言学的数据和理论,更应来源于生物学研究。调控广泛物种发育的基因集合、蛋白质序列和细胞机制在进化过程中具有广泛的保守性,这激发了人们使用模式生物来研究更复杂的系统。而识别种间差异对于探索人类的特性以及生物多样性的产生至关重要。近二十年来,许多模式生物的基因组计划相继完成,大量的基因组数据被存入数据库,涉及的物种种类不断增加,其中包括两种灭绝的古人类——尼安德特人和丹尼索瓦人,为比较生物语言学的实证研究提供了重要机遇。

目前,将比较生物学方法运用于语言研究已形成

共识,即利用动物模型、古人类研究的数据来帮助分析人类关键特征的机制和进化基础。例如叉头框P (forkhead box P, FOXP) 转录因子是一个古老的蛋白质亚家族,在脊椎动物体内协调多个器官系统的发育。研究发现FOXP基因与神经发育障碍相关联,人们开始特别关注该基因在脑中的表达模式和功能。研究FOXP在人脑中的表达以及在脊椎动物脑发育中的作用,为了解认知行为背后的分子路径和脑回路提供了重要的参考。通过靶向不同脑回路来挽救动物模型中的行为缺陷是未来该领域研究的一个重要方向[1]。

人类独特的语言能力是通过对古老的神经、生理 和解剖系统以新型配置的方式组合在一起而产生的, 这一观点已得到比较生物语言学研究的支持。例如 Lieberman <sup>[2]</sup> 提出,产生言语的基本节奏频率模式的解剖学器官——肺和喉有着深刻的进化史。连接皮层、基底神经节和其他皮层下结构的神经回路组织可执行运动和认知行为,从而产生言语、吟唱的节奏。本文将从现代人群中语言的比较遗传学、现代人类与古人类的比较遗传学和发声学习的动物模型这三个方面讨论语言的比较生物学研究进展,为理解语言等复杂、高级的认知行为可能涉及的神经机制、遗传变异和进化历程提供见解。

### 1 现代人群中语言的比较遗传学研究

研究人类个体发育、特异性和进化起源等问题的核心是了解其遗传机制。研究人类如何获得复杂的言语和语言能力对遗传学家构成了挑战,因为发现其中的关键遗传机制必须依赖于对"我们"的研究,即把人群视为一种自然实验对象来寻找基因型和表型之间的联系。长期以来,语言学家把语言视为在"现代人类"中恒定的特征,专注于对语言"普遍性"的研究。尽管语言研究中包含了研究病理语言学的观点,但并未大力开发人群中差异化的语言资源,因此,目前并没有得到相关表型变异程度的完全图示。然而,比较分析已成为在多种水平上揭示生物学机制的强有力的实证工具。目前,我们对语言分子遗传水平的"保守"与"变异"有了更多的认识。

#### 1.1 罕见变异与常见变异

现代人群中包含一系列的基因组变异,如大规模的染色体重排、基因拷贝数变化和 DNA 单个碱基变化。变异范围从非常常见的"多态性"到特定家庭或个人的极为罕见的突变。基因组中许多突变属于沉默突变,对基因功能及表型影响不明显。然而,如果变异发生在基因的编码区序列,这可能改变编码蛋白的氨基酸序列,从而影响蛋白功能。如果变异位于调控区,也能改变蛋白质编码基因表达的方式。在发育或成熟的生物体中,蛋白质何时何地表达以及表达的数量多少,可对神经元增殖、迁移、连接和可塑性等过程产生影响,从而导致发育和功能的改变。这些原则、方法和技术也适用于研究包括言语和语言在内的人类认知和行为特征。如研究者已发现一些罕见的基因突变有巨大的效应,如FOXP2突变导致儿童言语失用。

此外,对特异性语言损伤 (specific language impairment, SLI) 病例的研究揭示了语言损伤与常见基因变异之间复杂的联系。如当 SLI 儿童中ATP酶 2C2

(ATP2C2) 和/或 c-Maf 诱导蛋白(C-Maf inducing protein, CMIP)(16号染色体上的两个相邻基因)发生常见基因变异时,在重复无义单词等语言能力测试中显示出成绩偏低<sup>[3]</sup>。有时同一基因的不同变体会促成不同类型的障碍。如接触蛋白相关蛋白样 2(contactin-associated protein-like 2,CNTNAP2)的常见基因变体是SLI的风险因子,而其罕见的编码区突变可与脑皮质发育不全伴病灶性癫痫综合征(cortical dysplasia-focal epilepsy syndrome,CDFES)、智力障碍(intellectual disability,ID)等神经发育障碍相关<sup>[4]</sup>。

#### 1.2 语言遗传基础的鉴定

随着分子生物学的发展,人们对基因和基因组之 间的差异有了比较全面的了解。但是如何寻找言语和 语言相关机能的潜在遗传学基础,还需要不断探索。

首先从发育性交流障碍着手。有5%~10%的儿童 存在永久性获得的严重的口语和书面语障碍[5],足以 影响其教育与社交发展。其中一些病例是在认知功能 相对保留以及有充分语言输入的背景下, 其感知和产 生语言的能力受限,例如耳聋和腭裂。另有一些病例 是在更广泛的认知缺陷的背景下出现言语和语言问题, 如脑创伤、ID或者是自闭症谱系障碍(autistic spectrum disorder, ASD)。还有相当一部分儿童在没有 任何明显的解释性原因的情况下存在言语和语言问题。 以上问题统一称为"发育性交流障碍"[6]。在行为水 平上,不同的言语和语言障碍之间,"语言特异 (language specific) "障碍与影响更广泛的认知功能的 障碍之间,以及"障碍"与"偏低的正常能力"之间, 都鲜有清晰的界限, 其部分原因是障碍的诊断基于心 理测量和对交流能力的临床观察, 在正常与异常表现 之间没有绝对的分界线。此外,每一儿童有独特的缺 陷谱系, 随着儿童发育而变化, 大多数障碍都存在高 水平的"共病"现象。其固有原因是:言语、语言和 阅读大致依赖于共同的认知过程,同时也与其他认知 系统密不可分。因此,每种发育性交流障碍都是一个 笼统的术语,它不仅涵盖了许多表型变异,也有巨大 的基因型差异。例如罕见的言语和语言障碍是由单一 基因促成。但常见形式的障碍都是非孟德尔遗传形式, 来源于大量常见变体的累加效应。也许最典型的场景 是: 多种罕见和常见变体组合起来决定了风险的水平, 后者又受到环境影响以及神经发育中随机过程的 调控 [6]。

再者从正常的语言变异以及非凡的语言能力着手。 在非语言损伤人群中鉴定语言能力的个体间变异,最 近在语言学研究中得到了重视。过去倾向于集中鉴定 语言获得和处理过程中"普遍性"的方面。其中一些 变异是由于环境因素以及神经发育中的随机效应。但 双生子研究和双生子收养研究显示, 很大比例的语言 变异是可遗传的,例如在口语和书面语获得的发育轨 迹、词汇量等参数的最终成就水平, 以及儿童期过后 的语言学习能力等方面[7]。因此,语言能力的正常变 异也是言语和语言遗传基础研究的新型资源,目前正 使用全基因组关联 (genome-wide association studies, GWAS) 进行研究。未来,人们通过探索语言能力谱 系的最高端(在口语和书面语获得以及有优异语言能 力的成年人中该研究尤其成功),将会对语言的遗传基 础有更深入的了解。还有一些经常发生在ASD背景下, 且伴随其他认知区域损伤的异常卓越的语言能力(如 阅读早慧与通晓数种语言)[6]的病例,也是亟待发掘 的语言遗传研究资源。

鉴定语言遗传基础可为实证研究人类语言的演化 提供重要线索。把语言相关基因的DNA和蛋白质序列 与不同动物物种的相应序列进行比对, 有可能重构该 基因的进化史, 从而判断其出现的时间段、在不同世 系中如何改变, 以及在人类最近的祖先中是否表现出 独特的变化特征。另外, 在发育人群以及成年人群脑 的不同组织结构中,确定该基因产物何时何地具有活 性,并把它的神经表达模式与其他物种进行比较。如 果在目标基因中探测到潜在的进化差异, 可用模型系 统评估其功能影响。例如比较研究发现<sup>[8]</sup>, FOXP2远 非人类独有, 其有深远的进化史, 且在远缘脊椎动物 物种中以同源的形式存在。该基因不仅在DNA/蛋白质 序列水平, 而且在神经表达模式上都相对保守。在鸣 禽中其同源基因 (FoxP2) 似乎通过影响特定脑区 (如 X区)参与鸣曲学习和可塑性,而小鼠Foxp2影响运动 协调、学习、超声发声 (ultrasonic vocalizations) 以及 脑发育,显示该基因在包括皮层、基底核和小脑某些 回路的发育和功能中有着古老的作用, 也与感觉运动 整合和运动技能学习有关; 当把关键的进化氨基酸变 化序列插入到小鼠中时, 小鼠在皮层基底回路中显示 出更高水平的突触可塑性;相反,持KE家族Foxp2基 因突变的鼠在皮层基底回路中显示出更低水平的突触 可塑性。这些研究结果提示FOXP2具有重要的进化 意义。

# 1.3 精神疾病相关的言语交流缺陷动物模型

ASD是一种神经发育障碍,其特征是社交障碍以 及受限和重复的行为模式。虽然语言和社会交际方面 的缺陷是自闭症谱系障碍的一个显著特征,但结构语 言能力,尤其是语义和句法,存在显著的个体差 异[9]。使用动物模型来分析分子通路,并将其与认知 障碍的行为内表型联系起来,已被证明是开发和测试 疾病相关疗法的有效方法。最近开发出与ASD相关的 脆性 X 智力低下蛋白 1 (fragile X mental retardation 1, Fmr1)、神经配蛋白3 (neuroligin-3, Nlgn3) 和神经 突触黏附分子 1-α (neurexin1-α, Nrxn1-α) 的基因 敲除大鼠模型。虽然Fmr1或Nlgn3敲除大鼠表现出与 ASD 相关的一些行为改变, 但在幼鼠社交互动中的超 声发声没有显著差异。相比之下, Fmrl KO大鼠表现 出对听觉刺激的反应减弱,与在脆性X综合征患者中 听觉皮层反应异常相一致[10]。此外,比较常见的非遗 传动物模型是产前或产后早期给药的丙戊酸钠 (valproic acid, VPA) 诱导的大鼠和小鼠ASD模型 [11]。 虽然在人类 ASD 病例中,只有少数与产前暴露于 VPA 相关,但VPA 动物模型仍然是探讨 ASD 病因学中基 因-环境相互作用的有价值的研究工具,尤其是在表观 基因组修饰的背景下[12]。目前的动物模型对进一步了 解与ASD相关的行为缺陷、基因突变和生理学方面非 常有价值,为开发出新的治疗策略提供了条件。但 ASD核心症状的动物模型仍面临着缺乏生物标志物、 症状严重程度的异质性和适当的评价终点等问题。尽 管如此,来自动物模型的研究数据已经促使几种药物 进入临床试验[13]。

语言障碍是精神分裂症临床诊断的重要方面,但它或许是语言功能的特定缺陷,例如句法理解准确性损伤,而并非整体性认知缺陷,或作为普遍思维障碍的指征,而非言语或语言上的特定缺陷。除了少数基因之外,精神分裂症领域一直缺乏研究与这种疾病有关的生物学和大脑回路的遗传模型 [10]。然而,最近一项大规模的全基因组关联研究已经确认,精神分裂症相关 108个基因位点集中于大约 90 个基因。一些诱发大鼠精神分裂症样症状的药理学模型已被用于研究发声效果。例如甲基氧化偶氮甲醇(methyl azoxy methanol,MAM)会使 DNA 甲基化,明显增加足底电击诱发的超声发声等应激反应,从而使啮齿动物的超声发声及其他行为和神经解剖学特征发生类似于精神分裂症的改变 [10]。

# 2 现代人类与古人类的比较遗传学研究

两种灭绝的古人类基因组高质量测序结果,已经 并继续革新着人们对人类进化的理解。现代人类、人 类祖先、尼安德特人、丹尼索瓦人和类人猿的完整基 因组序列的获得对描述人类特征的起源发挥了巨大价 值。在古 DNA 证据出现之前,通常认为人类语言是相 对新近的特征,出现于大约5~10万年前;语言的出 现是单个、骤然的突变导致形成的完整的"现代装 备"。尼安德特人缺乏特异的言语装备、更高水平的语 言适应以及有效利用语言的整体认知灵活性。例如 Pinker等<sup>[14]</sup> 曾提出,语言是为了实现交流的自然选择 压力下进化的复杂适应系统,语言演化的时间段是在 过去5万年间。Chomsky [15] 认为,大约在10万年前, 第一个问题(为什么会有语言?)并没有出现,因为没 有语言,而脑的重构仅仅发生在"我们"这个物种中 的某一个体中, 生成了无限合并的操作, 运用于具有 错综复杂 (而鲜少了解的) 属性的概念中。而认为 "尼安德特人缺乏语言,而使用某种形式的原语言"的 证据包括: 首先, 尼安德特人与现代人类的整体解剖 结构差异提示,他们之间有相当大的进化距离,尼安 德特人的强健身形被认为是力量对受限的智力的补偿; 其二,早期对古 DNA 的提取和分析专注于线粒体 DNA, 从而认为现代人与尼安德特人的基因组有显著 区别, 所以他们是不同的物种; 其三, 复原的部分声 道和听力系统的化石也显示两者之间在言语能力上存 在重要差异;第四,两者之间的文化产品存在差距, 这似乎也可从语言是否有缺陷中得到解释 [16]。

遗传学的最新进步使人们能够从古人类化石上提取和分析 DNA。如前所述,对复原的尼安德特人线粒体 DNA 进行分析,结果似乎支持了它们对现代人类基因多样性没有贡献的观点;可能原因包括,他们与现代人类完全没有杂交,或仅是最初有低水平的杂交,而后来消失了。然而随着下一代测序技术的进步,完整的尼安德特人和丹尼索瓦人的基因组序列得以发布,揭示了3种古人类支系之间的复杂交错的遗传史。Dan等 [16] 总结了3种古人类基因组的比较数据,并进行了详尽的分析,认为:

(1)"我们"的进化史远非单一世系的简单而持续的进程,而是反映了一个网状的历史,包含至少3种紧密相关的支系之间(反复)互换基因的可能。随着古人类化石的进一步发现,这一网络也许会变得更复杂。由于在不同的现代人类个体中发现了不同的尼安德特人基因,说明了两者之间基因组混合的机会并不是非常少。也许一些尼安德特人和丹尼索瓦人的基因在"走出非洲"后被赋予了强大的选择优势,尤其是在免疫系统方面,从而对现代人群有了高频率的基因

- 贡献,其中包括在人类白细胞抗原(human leukocyte antigen, HLA)系统中的免疫系统基因、STAT2基因和OAS基因簇。尼安德特人和丹尼索瓦人有现代人言语和语言的基本遗传基础,可能现代人在一些参数上会更胜一筹(也许是言语声音或言语的快速,句法的复杂度、词汇量大小等)。
- (2)语言是把声音映射于意义的全套能力,包含了支持它的基础设施(如声道结构、神经认知、交流行为学和心智理论等)。这些先决条件发生在深度时间内。因此,言语和语言是古老的,存在于50多万年前尼安德特人和现代人的共同祖先中,即从直立人进化而来的海德堡古人类。现代语言的时间深度应该是在语言科学文献中经常提到时间深度(典型的是5~10万年)的约10倍,而这样一个错综复杂的系统不可能仅仅在几千代内进化出来。在海德堡人之后,生物和文化进化在每一人类支系中继续着,一个在非洲,一个在非洲外,从而导致文化的累积。当然还有支持言语和语言的一些微小的生物差异。因此,简化的突变论不再成立。人们必须从语言认知能力累积的进化轨迹来思考,语言演化在今天仍然在延续。
- (3)言语和语言两者之间大致是协同进化的机能。研究言语的生成与理解应以研究呼吸、舌、腭帆和声带的皮层控制为核心,而非过度强调句法,因为前者给予了更多了解语言进化的线索和实证理据。例如,镜像神经元的发现使"人类语言最初经历了一个手势语言的阶段"的观点再度流行起来;这是因为发现类人猿缺乏皮层和喉之间直接联系的侧皮层系统,从而判断类人猿的手势与意向性交流相关,而其发声更多的是本能反应。
- (4)人类基因和语言多样性之间有着充分的相互影响。某些参与脑生长和发育的基因如异常纺锤体样小头畸形相关蛋白基因(abnormal spindle microtubule assembly, ASPM)和小脑症基因(microcephalin)的频率与声调语言的流行有相关性,说明人群基因中微小的差异可充当文化的"引子",使某种语言类型更可能散布,称为"遗传偏向性"。随着对它们功能以及它们在人群中变体功能的了解不断加深,可推测它们在语言的文化进化中发挥着特定作用。

#### 3 发声学习的动物模型

广义上讲,发声学习是在经验基础上改变发声输出的能力。区分发声能力的一种依据是:一些发声是

天生的,不需依赖经验;另一些发声不仅依赖天生技能,也依赖经验。前者为大多数动物所常见,例如哭和笑。后者相对不广泛,大致包含3种亚型:(1)将声音与行为反应联系起来的能力,如犬对人的命令的回应;(2)学习"发声语境"的能力,例如长尾猴对捕食者的发声回应;(3)根据经验修改发声的能力,可以与发声模型偏离或趋同,例如鸟鸣,该能力称为声音产生学习(vocal production learning),简称为发声学习(vocal learning)<sup>[17]</sup>。发声学习并非人类所独有,其存在于多种远缘物种中。到目前为止,已经无可争议地确认了鲸目动物、鳍足类动物、大象、某些蝙蝠物种、三目鸟类(鸣禽、鹦鹉和蜂鸟)和人类一样均具有发声学习能力<sup>[18]</sup>。

发声学习的研究有助于阐明感觉运动通路、发声 运动控制和听觉运动整合机制。Tyack等[19]对不同的 发声动物模型进行了分类,认为人类和一些鸣禽通过 聆听声音来学习语言或鸣唱,形成听觉模板,然后产 生与模板匹配的声音。这些类群已经进化出专门的端 脑通路来完成这种复杂的发声学习形式。还有许多哺 乳动物和鸣禽,可以通过倾听同类的声音或噪音来调 整遗传的声音运动模式的声学特征。这些有限形式的 发声学习可能涉及不同于复杂声乐学习的神经机制, 如脑干、中脑和/或端脑网络。相比之下,大多数动物 发声的声学结构是由特定物种脑干中的发声运动程序 产生的,不需要听觉反馈,不属于发声学习的范畴。 要理解人类语言的基础——复杂的发声学习,需要仔 细分析哪些物种具备哪些形式的发声学习能力。选择 多种动物模型来比较产生这些不同学习形式的神经通 路,将为了解复杂发声学习的进化和其神经机制提供 更丰富的观点。在研究人类语言神经机制时成功采用 的非侵入性方法应广泛应用于发声学习的其他分类群。 另外, 许多有发声学习能力的物种都濒临灭绝, 或受 到威胁或列于保护范围内, 因此发声学习的研究不应 对野生种群产生负面影响。

发声学习物种也用于研究人类言语的进化。 Martins等<sup>[20]</sup>认为,语言进化应为镶嵌式,不同的语言组分有各自的进化模式。最近他们在发声学习"连续体(continuum)"的概念之上提出了发声学习"联合体(contiguum)"的概念。"联合体"是"连续体"的延伸,在这一形态空间内,有不同的力让一个物种接近某种行为或远离它。"连续体"可视为"联合体"的向量。该模型主张从多维视角研究发声学习,使对发声学习特征的描述更加复杂,也更加准确,并能促 进进一步的比较生物学研究。

驯化和发声学习物种可作为研究人类世系中应激性攻击减少和语言出现的模型生物。越来越多的证据表明,驯化可以改变不同物种的发声技能。在人类和鸣禽中,发声学习似乎依赖于共享的神经生物学基质,这也许是趋同进化的结果。白腰文鸟和驯化的孟加拉雀之间的鸣曲对比研究可为人类物种的自我驯化和发声学习演化机制提供线索<sup>[18]</sup>。最近O'Rourke等<sup>[18]</sup>把研究重点放在驯化的孟加拉雀上,孟加拉雀的鸣曲比野生的白腰文鸟更复杂。O'Rourke等<sup>[18]</sup>对这种效应的解释围绕谷氨酸神经递质系统展开,认为谷氨酸信号与鸣曲学习有关,它控制对发声学习至关重要的神经回路中的多巴胺活动,调节应激反应和驯化后攻击行为的减弱,而应激相关神经回路的兴奋减弱可通过多巴胺能信号的改变来增强发声学习能力。

# 4 讨论与展望

比较生物语言学强调了认知系统的保守性和语言 发育的可塑性, 而只有足够了解其他物种的认知体系 以及人类非语言认知区域的特征才能对现代语言机能 的构建作出合理的推断。通过比较现代人群语言中的 罕见变异与常见变异,研究人类交流障碍,将对教育、 科学、经济和社会进步都有重要意义,而对其潜在风 险因子的了解有利于早鉴定、早干预和早治疗。在 ASD、ID、癫痫失语谱系障碍(epileptic-aphasia spectrum, EAS)病例中,遗传学研究已经革新了人们 对这些障碍病因的理解,而且开启了从"表型为先" 到"基因型为先"的诊断转型。分子生物学技术进步 正在加速研究语言障碍中基因型-表型之间联系的步 伐,其中一个关键进步是高通量基因分型 DNA 芯片的 生产。通过 DNA 芯片,每人只需几百美元,就可在基 因组中同时筛查百万个不同的遗传标记, 靶向到每一 基因内所有已知的变异位点 [21]。因此研究者可以开展 全基因组关联的大规模筛查,从而揭示特定基因与目 标表型之间的新型关联。然而这种研究需要成百甚至 成千的人群才能取得充分的数据效能。全基因组关联 筛查已经使用于常见语言相关障碍研究, 但由于较之 人类基因学其他领域来说样本规模太小, 因此需招募 大量的受试者以及描述其语言机能, 而且不同领域的 国际合作才能获得成功。此外还需要实验研究来确定 基因变体对蛋白质功能的影响,这些实验包括分子和 细胞生物学实验、动物模型实验和脑成像实验等。脑

成像遗传学实验是一项用非侵入性神经成像技术评估 基因组变体与脑结构和功能之间关联的新兴技术。例 如 ProcessGeneLists(PGL)通过使用与疾病相关的基 因并计算这些基因在每个大脑区域的标准化 mRNA 表 达平均值,将遗传学和人类大脑成像联系起来。这些 基因表达最多的共同脑区域成为感兴趣区域,用于在 有或没有疾病的受试者中进行脑成像,从而减少了多 重比较<sup>[22]</sup>。

基因组大数据的涌入也为语言进化研究者提供了独特的新希望。许多现存物种以及不断增加的灭绝动物(包括古人类)的丰富的遗传数据都可在网上自由取用。这些数据之间相互参考对于在语言进化的多因子背景下确定哪些候选基因显示出人类祖先中有趣的变化模式很有价值。古人类遗传学研究类似时光机器,可重构人类交流的起点,从而使语言起源研究从"推测"和"假说"过渡到实证科学。发声学习是人类语言的一个重要特征,显示发声学习能力的物种是有关人类语言本质和进化的重要信息来源,尤其是关于语音方面。

同时参与语言进化研究的有认知神经科学、考古 学、行为学、计算机科学、人类学和理论语言学等。 这种跨学科的讨论对于语言学家来说可能是一个警钟, 因为语言学界长期从事内部专业化的理论研究, 这可 能成为一道阻碍跨学科合作的防火墙。然而大数据的 涌入以及学科的异质性对研究也造成了挑战。例如, 需要在极为异质的实证证据中找到一个趋同点, 能集 中多学科知识,妥协一些对立的立场,排除仅仅在单 一学科内适用的解决办法, 从而实现对语言进化的全 面了解。而且不同学科领域的交流需要一个共同的基 础,即一个可以在多样性学科中构建联系的共享概念 空间。共享概念空间的建立需通过每种学科各自的不 断发展以及构建,能够对不同数据提供统一视角的动 态开放解释性模型。比较生物语言学着力在人类语言 与其他生物的认知构件中寻找普遍性和变异性,已成 为生物语言学繁荣的动因。这可能为语言研究提供一 个共享的概念区, 用以处理异质的数据, 实现语言跨 学科研究的深入发展。

#### [利益声明 Declaration of Interest]

作者声明本文不存在利益冲突。

#### [参考文献 References]

[1] CO M, ANDERSON A G, KONOPKA G. FOXP transcription factors in vertebrate brain development, function, and

- disorders[J]. Wiley Interdiscip Rev Dev Biol, 2020, 9(5): e375. DOI:10.1002/wdev.375.
- [2] LIEBERMAN P. The antiquity and evolution of the neural bases of rhythmic activity[J]. Ann N Y Acad Sci, 2019, 1453(1): 114-124. DOI:10.1111/nyas.14199.
- [3] NEWBURY D F, WINCHESTER L, ADDIS L, et al. CMIP and ATP2C2 modulate phonological short-term memory in language impairment[J]. Am J Hum Genet, 2009, 85(2): 264-272. DOI:10.1016/j.ajhg.2009.07.004.
- [4] POOT M. Connecting the CNTNAP2 networks with neuro-developmental disorders[J]. Mol Syndromol, 2015, 6(1): 7-22. DOI:10.1159/000371594.
- [5] SANFILIPPO J, NESS M, PETSCHER Y, et al. Reintroducing dyslexia: early identification and implications for pediatric practice[J]. Pediatrics, 2020, 146(1): e20193046. DOI: 10.1542/ peds.2019-3046.
- [6] GRAHAM S A, DERIZIOTIS P, FISHER S E. Insights into the genetic foundations of human communication[J]. Neuropsychol Rev, 2015, 25(1):3-26. DOI:10.1007/s11065-014-9277-2.
- [7] CHRISTOPHER M E, HULSLANDER J, BYRNE B, et al. Modeling the etiology of individual differences in early reading development: evidence for strong genetic influences [J]. Sci Stud Read, 2013, 17(5):350-368. DOI:10.1080/10888438. 2012.729119.
- [8] FRENCH C A, FISHER S E. What can mice tell us about Foxp2 function?[J]. Curr Opin Neurobiol, 2014, 28:72-79. DOI:10.1016/ j.conb.2014.07.003.
- [9] FRIEDMAN L, STERLING A. A review of language, executive function, and intervention in autism spectrum disorder[J]. Semin Speech Lang, 2019, 40(4):291-304. DOI:10.1055/s-0039-1692964.
- [10] KONOPKA G, ROBERTS T F. Animal models of speech and vocal communication deficits associated with psychiatric disorders[J]. Biol Psychiatry, 2016, 79(1): 53-61. DOI: 10.1016/j. biopsych.2015.07.001.
- [11] ORNOY A, WEINSTEIN-FUDIM L, ERGAZ Z. Prevention or amelioration of autism-like symptoms in animal models: will it bring us closer to treating human ASD? [J]. Int J Mol Sci, 2019, 20(5):1074. DOI:10.3390/ijms20051074.
- [12] KONG Y, ZHOU W, SUN Z. Nuclear receptor corepressors in intellectual disability and autism[J]. Mol Psychiatry, 2020, 25 (10):2220-2236. DOI:10.1038/s41380-020-0667-y.
- [13] CHADMAN K K, FERNANDES S, DILIBERTO E, et al. Do animal models hold value in Autism spectrum disorder (ASD) drug discovery? [J]. Expert Opin Drug Discov, 2019, 14(8):727-734. DOI:10.1080/17460441.2019.1621285.
- [14] PINKER S, BLOOM P. Natural language and natural selection
  [J]. Behav Brain Sci, 1990, 13(4): 707-727. DOI: 10.1017/s0140525x00081061.
- [15] CHOMSKY N. Some simple evo Devo theses: how true might they be for language? [M]//LARSON R K, DEPREZ V, YAMAKIDO H. eds. The Evolution of Human Language. Cambridge: Cambridge University Press, 2010: 45-62. DOI: 10.1017/cbo9780511817755.003.

- [16] DAN D D, LEVINSON S C. On the antiquity of language: the reinterpretation of Neandertal linguistic capacities and its consequences[J]. Front Psychol, 2013, 4: 397. DOI: 10.3389/ fpsyg.2013.00397.
- [17] MARTINS P T, BOECKX C. Vocal learning: Beyond the continuum[J]. PLoS Biol, 2020, 18(3): e3000672. DOI:10.1371/journal.pbio.3000672.
- [18] O'ROURKE T, MARTINS P T, ASANO R, et al. Capturing the effects of domestication on vocal learning complexity[J]. Trends Cogn Sci, 2021, 25(6):462-474. DOI:10.1016/j.tics. 2021. 03.007.
- [19] TYACK P L. A taxonomy for vocal learning[J]. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci, 2020, 375(1789):20180406. DOI:10.1098/

- rstb.2018.0406.
- [20] MARTINS P T, BOECKX C. Vocal learning: Beyond the continuum[J]. PLoS Biol, 2020, 18(3):e3000672.
- [21] FISHER S E, VERNES S C. Genetics and the language sciences[J]. Annu Rev Linguist, 2015, 1(1):289-310. DOI:10.1146/annurev-linguist-030514-125024.
- [22] POBLETE G F, GOSNELL S N, MEYER M, et al. Process genes list: an approach to link genetics and human brain imaging[J]. J Neurosci Methods, 2020, 339: 108695. DOI: 10.1016/j. jneumeth.2020.108695.

(收稿日期:2021-08-13 修回日期:2021-12-16) (本文编辑:富群华,张俊彦,周培)

\*

# 《实验动物与比较医学》常用英文缩略词表

英文缩略词	英文全称	中文全称(备注)
WHO	World Health Organization	世界卫生组织
FDA	Food and Drug Administration	食品药品监督管理局(美国)
SPF	specific pathogen-free	无特定病原体
PCR	polymerase chain reaction	聚合酶链式反应
CT	computerized tomography	计算机体层摄影
ELISA	enzyme-linked immunosorbent assay	酶联免疫吸附测定
CCK-8	cell counting kit-8	细胞计数试剂盒-8
MTT	thiazolyl blue	噻唑蓝(细胞增殖活性检测试剂)
BCA	bicinchonininc acid	二辛可宁酸(蛋白浓度测定试剂)
PAGE	polyacrylamide gel electrophoresis	聚丙烯酰胺凝胶电泳
SDS	sodium dodecyl sulfate	十二烷基硫酸钠
DMSO	dimethyl sulfoxide	二甲基亚砜
EDTA	ethylenediamine tetraacetic acid	乙二胺四乙酸
SP	streptavidin-perosidase	链霉抗生物素蛋白-过氧化物酶
HE	hematoxylin and eosin	苏木精-伊红
DAB	3,3'-diaminobenzidine	二氨基联苯胺
ddH₂O	distillation-distillation H <sub>2</sub> O	双蒸水
PBS	phosphate-buffered saline	磷酸盐缓冲溶液
DPBS	Dulbecco's phosphate-buffered saline	杜氏磷酸盐缓冲液
PBST	phosphate-buffered saline with Tween-20	含Tween-20的磷酸盐缓冲液
TBST	Tris-buffered saline with Tween-20	含Tween-20的Tris盐酸缓冲液
DEPC	diethyl pyrocarbonate	焦碳酸二乙酯
DAPI	4',6-diamidino-2-phenylindole	4',6-二脒基-2-苯基吲哚
FITC	fluorescein insothiocyanate	异硫氰酸荧光素
PE	phycoerythrin	藻红蛋白
PVDF	polyvinylidene difluoride	聚偏二氟乙烯
RIPA	radio immunoprecipitation assay	放射免疫沉淀法
FBS	fetal bovine serum	胎牛血清
BSA	bovine serum albumin	牛血清白蛋白
PI	propidium iodide	碘化丙啶
Bcl-2	B-cell lymphoma-2	B淋巴细胞瘤-2基因
GAPDH	glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase	甘油醛-3-磷酸脱氢酶(内参)
Ras	rat sarcoma gene	大鼠肉瘤基因
DNA	deoxyribonucleic acid	脱氧核糖核酸
RNA	ribonucleic acid	核糖核酸
cDNA	complementary DNA	互补(反向转录)DNA
siRNA	small interfering RNA	小干扰 RNA
miRNA	microRNA	微RNA