

Razvoj mozga kod primata

Vinković, Goran

Undergraduate thesis / Završni rad

2020

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:217:475067>

Rights / Prava: [In copyright](#)/[Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2024-09-28**



Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb](#)



Sveučilište u Zagrebu
Prirodoslovno-matematički fakultet
Biološki odsjek

Razvoj mozga kod primata
Primate brain development

Goran Vinković

Molekularna Biologija

Molecular biology

izv. prof. dr. sc. Damjan Franjević

Zagreb, 2020.

Sadržaj

1.Uvod.....	1
2.Razvoj mozga primata	3
2.1 Encefalizacija i morfologija.....	3
2.2 Kemijska osjetila.....	4
2.3 Vizualni sustav.....	5
2.4 Somatosenzorički i motorni sustav	6
2.5 Auditorni sustav	8
2.6 Limbički sustav.....	8
3. Izvori.....	10
4. Sažetak.....	16
5. Summary.....	17

1.Uvod

Primatolozi trenutno prepoznaju postojanje preko 200 postojećih vrsta primata (Purvis, 1995; Fleagle, 1999). Tradicionalno, red Primates je bio podijeljen u dvije glavne grupe, prosimiani i antropoidi, formalnije u podred Prosimii i podred Anthropoidea. Antropoidi se dalje mogu razvrstati u majmune Starog svijeta ili Catarrhin zajedno sa hominoidima (čovjekoliki majmuni), te u majmune Novog svijeta ili Platyrrhini. Majmuni Starog svijeta su najraznolikija grupa sa 87 postojećih vrsta koje se mogu naći od juga Afrike do Japana. U tu grupu se svrstavaju poznati makaki majmuni, koji je koriste u neuroznanstvenim istraživanjima. Poznato je 14 postojećih vrsta čovjekolikih majmuna u koje spadaju giboni. Grupa prosimiana sadržava u sebi vrste kao što su lemuri i galagiji. Konvencionalnom taksonomijom su se zastopalcji grupirali zajedno sa lemurima i lorisima, no smatralo se da su zapravo srodniji sa antropoidima što je dovelo do drugačije klasifikacije u kojoj su obje velike grupe primata postale podred Strepsirhini (grupa sa lemurima i galagijima) i podred Haplorhini (grupa sa zastopaljcima i antropoidima). Haplorhini – Strepsirhini je danas preferirana taksonomija jer većina primatologa prihvaća da su zastopoljci najbliži rođaci antropoida (Ross and Kay, 2004b). Određene generalizacije iz biologije i ponašanja ovih velikih grupa primata se mogu navesti (Martin, 1990; Fleagle, 1999). U usporedbi sa anthropoidima, strepsirhines imaju mala tijela i relativno mali mozak u usporedbi sa tijelom. Većina strepsirhines su noćne životinje (aktivne su noću), samostalne su, to jest ne žive u velikim zajednicama, a dijeta im se sadrži od insekata, malih kralježnjaka, voća i bilja. Za razliku od strepsirhines, antropoidi su aktivni danju, većina ih živi u većim zajednicama, a dijeta im je slična te se sastoji od voća i bilja, ponekad i od insekata te manjih kralježnjaka. Teorije evolucije ljudi i primata razvijane u ranom dvadesetom stoljeću su imale puno utjecaja od Darwina, fokusirale su se na veličinu mozga i uvjetima u kojima bi se selektiralo za veličinu mozga (Cartmill, 1982). Britanski anatom G. Elliot Smith i F. Wood Jones su predvodili ideju da život na drveću i krošnji je selektirao za veći inteligenciju i poboljšani vid. W. E. Le Gros Clark promovira arborealnu teoriju, tvrdio je da je ključ uspjeha primata bio u tome što su ostali u osnovi anatomske nespecializirani, zadržavanje generaliziranog, bihevioralno prilagodljivog kostura koji služi kao bolje vozilo za velike mozgove primata, nego bihevioralno ograničavajući, specializirani tjelesni oblici koje su razvili kopneni sisavci (Le Gros Clark, 1959). Dva su stajališta bila što se tiče razvoja mozga. Le Gros Clark je argumentirao da kako se mozak

povećavao razlike u regijama mozga su postajale jasnije i kako se povećavala diferencijacija regija to se reflektiralo na poboljšanje strukturalnih karakteristika već prisutnim u primitivnim formama radije nego nastanka novim strukturalnih elemenata. Drugo stajalište je bilo da je veća histološka diferencijacija antropoidnog i ljudskog korteksa u usporedbi sa drugim sisavcima bila uzrokovana novim strukturalnim elementima (Preuss, 1993).

2.Razvoj mozga primata

2.1 Encefalizacija i morfologija

Na primata se gleda kao visoko encefalizirane životinje. Moderni antropoidi imaju otprilike duplo veći stupanj encefalizacije nego drugi „prosječni“ sisavci (Jerison, 1973). Dok moderni strepsirhines nisu bitno encefalizirani u usporedbi s postojećim sisavcima. Kao i kod drugih grupa sisavaca kao što su kitovi i mesožderi, kod reda Primates se također dogodila ekspanzija mozga u usporedbi sa veličinom tijela kroz njihovu povijest (Jerison, 1973). Unatoč tome u bilo kojem vremenskom periodu Kenozoika, primati su bili više encefalizirani nego njihovi suvremenici, što je slučaj i prije diversifikacije antropoida u ranom kenozoiku (Jerison, 1973). Sacher (1982) argumentira da primata, uključujući i strepsirhines, ulažu neproporcionalno veliku količinu metaboličnih resursa u rast i razvoj mozga u embrionalnom razvoju, tako da nakon rođenja mozak primata sadrži 12% tjelesne mase, dok kod drugih sisavaca je on ukupno 6% tjelesne mase pri rođenju.

Povećanje vizualnog korteksa, što je uključivalo i povećanje primarnog vizualnog područja V1(područje zajedničko većini, ako ne i svim sisavcima) i razvoj novih područja u velikom dijelu se odrazilo na vanjsku morfologiju mozga primata (Allman, 1999; Kass, 1987). U većini strepsirhines-a i haplorhines-a, korteks posvećen velikim dijelom ili isključivo vizualnom modalitetu obuhvaća otprilike pola kortikalnog plašta (Allman, 1977, 1982). Širenje V1 zone vjerojatno je bilo popraćeno razvojem karakteristične sulkalne konfiguracije, triradijalne kalkarine pukotine koja se sastoji od retrokalkarinskog sulkusa i uzlazne i silazne grane koje se šire s prednjeg kraja retrokalkarina (Martin, 1990). Navedena triradijalna konfiguracija je nađena u svim živim primatima (Martin, 1990) i vjerojatno je bila prisutna u ranijim primatima. Povećanje vizualnog korteksa se isto odražava na neobičnu morfologiju temporalnog režnja primata. U većini sadašnjih strepsirhines-a i antropoida temporalni režanj formira poseban ventralni otok korteksa, razgraničenog od frontalnog i tjemenog režnja dubokom bočnom pukotinom. Dosta temporalnog režnja se sastoji od vizualnog korteksa (inferotemporalni korteks) i multimodalnog korteksa (superiorni temporalni sulkalni korteks) koji se čine da su nastali kao nove strukture, a nisu se razvili iz već postojećih (Preuss and Kaas, 1999; Preuss, 2006). Povećanje vizualnog korteksa je tako imalo utjecaj na morfologiju susjednih regija. Orijentacija auditornog korteksa, koji se nalazi s prednje strane temporalnog režnja, čini se da odražava

rotaciju temporalnog režnja; u većini sisavaca, područje za visoke frekvencije se nalazi anteriorno, a za niske frekvencije posteriorno u primarnom auditornom području (A1), dok kod primata područje za visoke frekvencije se nalazi superiorno i posteriorno, a za niske frekvencije inferoanteriorno (Stiebler et al., 1997). Iako je vizualni korteks bio podvinut ranom rastu i razvoju, argumentiralo se da je unatoč tome prednji režanj ostao dosta malen te da se počeo razvijati i rasti tek kasnije u evoluciji primata. (Radinsky, 1970; Jerison, 1973; Gurche, 1982). Iako takvo tumačenje zavisi o tome gdje se vuče granica između prednjeg režnja i njegovih susjeda, temporalnog i tjemenog režnja jer kod većine antropoidnih primata postoji centralni sulkus koji dijeli tjemeni i prednji režanj kojega nema u strepsirhines i zastopaljcima, također se granica ne može odrediti sa sigurnošću u odljevima mozga (Radinsky, 1970; Gurche, 1982). Stoga treba biti oprezan kod donošenja zaključaka povezanim sa veličinom prednjeg režnja kod primata.

2.2 Kemijska osjetila

Evolucijske promjene u olfaktornom sustavu u primata su bile popraćene sa promjenom anatomije lica. Većina sisavaca posjeduje dva olfaktorna sustava: Primarni sustav koji se sastoji od epitela nosa i sekundarni sustav koji se sastoji od receptora unutar specijaliziranog područja u epitelu gornje vilice koji se još naziva i Jakobsonov organ ili vomeronazalni organ (VNO) (Martin, 1990). Sekundarni olfaktorni sustav služi za detektiranje feromona. Kod većinu sisavaca dva gore navedena su spojena preko nazalne membrane koja se prostire od nosa do usta gdje se spaja sa mekim tkivom gornje vilice. Neki sisavci, uključujući i strepsirhines primata, imaju dobro razvijenu srednju pukotinu koja se proteže od nosa do prostora između gornjih sjekutića. Kanali u prednjem nepcu omogućuju prolaz tekućine do Jacobsonovog organa. Poznati haplorhine/antropoidnim primatima nedostaje otkriveni rinarij upravo opisanog tipa, živeći strepsirhine primati pokazuju ovo predačko stanje sisavaca. Zadržavanje predačke nazalne morfologije u strepsirhina je praćeno dobro razvijenim centralnim olfaktornim sustavom u usporedbi s haplorhinima, glavni mirisni pupoljci su prilično veliki (Charles-Dominique, 1977). Međutim, VNO je prošao dramatične promjene u antropoidnoj evoluciji. Majmuni Novog svijeta očito posjeduju funkcionalne VNO-ove, ali oni se čine uvelike smanjeni u majmunima Starog svijeta, do te mjere da postanu rudimentarni organi kod hominoida ili ih nema kod majmuna Starog svijeta. To ne mora značiti da ne postoji komunikacija putem feromona kod antropoida

Starog svijeta jer je moguće da se feromoni mogu detektirati receptorima u primarnom olfaktornom sustavu (Wysocki and Preti, 2004).

Informacije od njušnih receptora u epitelu nosa dopijevaju u mozak kroz njušne pupoljke koji šalju signal dalje do talamusa, amigdale i na kraju u dijelove orbitalnog korteksa. Signali za okus se prenose kroz moždanu deblo i talamus iz kojih signali također završava u orbitalnom korteksu. Zna se relativno malo o evolucijskim promjenama u središnjim putovima i strukturama koje predstavljaju kemijska osjetila kod primata. Jedna promjena koja je dobro dokumentirana evolucijski je smanjenje veličine mirisne bulbe u haplorhinesa u usporedbi sa mirisnim bulbama strepsirhina (Stephan and Andy, 1969; Stephan, 1972; Stephan et al., 1988).

2.3 Vizualni sustav

Mrežnica šalje informacije prema brojnim strukturama moždanog debla, od kojih će se dva uzeti u obzir, lateralno koljenasto tijelo (LGN) i gornji kolikul (SC), od kojih su oboje doživjeli važne promjene u evoluciji primata. Signal se iz mrežnice prenosi aksonima ganglija mrežnice (RGC). Trenutno tri glavne klase RGC-a se prepoznaju, imenovane M, P i K stanice (Casagrande & Khaytin, 2009). LGN je važan za slanje informacija do moždane kore. Struktura LGN-a se obično čini da se sastoji od zasebnih stanica lamine te u primata je vrlo upadljiva. Štoviše LGN-ovi primata su laminirani na različite načine (Kaas et al., 1978; Kaas and Preuss, 1993; Casagrande & Khaytin, 2009). U većini istraživanih sisavaca, M- i P-like stanice su pomiješane u barem jednom sloju LGN-a. Kod primata su one segregirane i postoji jedan par M i P slojeva, 1 za svako oko te daju četveroslojni uzorak. Gornji kolikul okupira većinu gornjeg dijela srednjeg mozga te je homologan strukturi zvanj „optic tectum“ kod drugih kralježnjaka, funkcionalno ta struktura igra bitnu ulogu u vođenju ponašanja potaknutim vidom. Gornji kolikul je također laminarna struktura; gornji slojevi primaju vizualne informacije dok donji slojevi primaju auditorne i somatosenzorne informacije (Huerta and Harting, 1984). Signal iz gornje kolikule silazi do motorne jezgre u moždanom deblu, pogotovo onih uključenih u pokrete oka, dok drugi uzlazni signal dolazi do K sloja u LGN-u i donji pulvinarni nukleus u talamusu. Velike regije neokorteksa provode signal do gornje kolikule u sisavaca dok gornji kolikul u primata

zaprima većinu signala iz dorzolateralnog prefrontalnog korteksa (Preuss, 2006). Primati su također posebni po uzorku signala koji se provode iz nje u gornji kolikul. U većine sisavaca gornji kolikul zaprima signale iz mrežnice kontralateralnog oka, s malim doprinosom ipsilateralne mrežnice. U primata, za razliku od toga, gornji kolikul prima signale iz obje mrežnice, ali samo iz dijela svake mrežnice koji predstavlja kontralateralno vidno polje (Lane et al., 1973). Preuss (2006) sugerira da je adaptivni značaj primatne specijalizirane organizacije SC-a leži u činjenici da pojedini neuroni dobivaju ulaze s oba oka i pretpostavlja da primatni SC koristi binokularni disparitet za precizne prilagodbe pokreta očiju i vizualno vođene pokreta dosezanja i hvatanja.

Područje V1 je prisutno u svim proučavanim sisavcima i nesumnjivo je jedno od područja koje je bilo prisutno u ranim sisavcima (Kaas, 1995). U primata, kao i kod ostalih sisavaca, vizualne informacije dopijevaju u područje V1 putem LGN-a iz pulvinarne jezgre talamusa. Bez obzira na ove zajedničke osobine, primati posjeduju specijalizacije V1 područja koje je razlikuju od ostalih sisavaca, a također postoje i vidljive razlike organizacije V1 unutar reda Primates (Casagrande & Khaytin, 2009; Kaas, 1993; Preuss, 2004a, 2006). Još jedna karakteristika V1 područja primata je njegov izgled kada se boja za citokrom oksidazu (CO), metabolički enzim. CO bojanje otkriva redovite, ponavljajuće serije tamnih mrlja u gornjim slojevima područja V1. Mrlje su bile opisane u svim strepsirhine-ma i haplorhine-ma (Preuss and Kaas, 1996), uključujući i zastopaljce (Collins et al., 2005). U redu Scandentia (verirovke) nisu pronađene mrlje, kao ni kod drugih pripadnika sisavaca (Preuss, 2006). Nešto slično mrljama je bilo nađeno kod mesoždera, ali pošto oni nisu srodni s primatima ovo je sigurno slučaj konvergentne evolucije (Preuss and Kaas, 1996; Preuss, 2000a).

2.4 Somatosenzorički i motorni sustav

Korisno je promatrati centralni somatosenzorni i somatički motorni sustav zajedno jer su usko povezani jedan sa drugim kako u funkciji tako i strukturalno (Kaas and Pons, 1988; Kaas, 2004; Kaas, 2010). Na primjer, fina kontrola sile hvatanja je posredovana transkortikalnom petljom: prenose se osjetni signali koji potječu iz ruku i stopala kroz leđnu moždinu u moždanu deblo, talamus i somatosenzorni korteks, odatle se dalje prenosi signal do motorne kore te kroz nju u kortikospinalni trakt te završno to motorneurona koji kontroliraju ekstenziju i fleksiju prstiju (Evarts and Fromm, 1981). Slično taktilni osjećaj uključuje procjenu somatosenzornih

povratnih informacija o obliku, teksturi i drugih fizičkih karakteristika predmeta koje proizlaze iz hvatanja i manipuliranja njima (Lederman and Klatzky, 2004). Primata karakteriziraju specijalizacije ekstremiteta povezane za hvatanje. Sposobnost hvatanja jako se razlikuje među primatima (Bishop, 1964; Napier, 1993). Strepsirhines i većina majmuna Novog svijeta imaju jako malu ili nikakvu kontrolu zasebnih prstiju dok ljudi i majmuni Starog svijeta imaju puno veću mogućnost hvata zbog palca koji se sklapa nasuprot ostalim prstima, što dovodi do preciznijeg i boljeg stiska. Kod ljudi je ovo jako dobro razvijeno i popraćeno je sa modifikacijom kosti i mišića ruku (Susman, 1994).

Relativno se malo zna o neurološkoj podlozi prepoznatljivog hvatanja i obrasca hoda primata na razini spinalnog mehanizma. Međutim, postoje dokazi za specijalizaciju primata sa osjetilne strane (Kaas, 2010). Osjet dodira posreduje nekoliko vrsta receptora, od kojih Meissnerova tjelešca su jedna od važnijih. Tjelešca se sastoje od živčanog završetka zavijenog u kapsulu od stanica i povezane s okolnim tkivom, na takav način da su izuzetno osjetljiva na deformacije kože (Martin, 1990; Hoffmann et al., 2004). Oni su koncentrirani u epidermalnim grebenima, posebno u prstima 1-3. (Hoffmann et al., 2004). Dodatno, Meissnerova tjelešca mogla bi igrati važnu ulogu u korištenju ruka kao taktilni organ: neki primati, posebno catarrhines, čini se da aktivno koriste dodir za istraživanje mehaničkih svojstva hrane i drugih predmeta. Hoffmann et al. (2004) predlažu da putem Meissnerovim tjelešcima dobivaju informaciju za procjenu teksture pa tako i zrelosti voća. Meissnerova tjelešca nisu strogo govoreći specifična za primata: morfološki slični organi su također prisutni na naboranoj koži udova tobolčara i na vrhovima slonovih surli (Hoffmann et al., 2004). Izgleda da su Meissnerova tjelešca evoluirala samostalno u nekoliko grupa sisavaca.

Kortikospinalni trakt (CTS) je privukao veliku pozornost od neurobiologa. Rana istraživanja su pokazala da su lezije korteksa imale duboke i trajne učinke na kretanje i motornu kontrolu u primata, dok su kod mnogih drugih sisavaca efekti bili minimalni. Oštećenje motornog korteksa kod ljudi i drugih antropoida rezultirali su parezom, to jest djelomičnim gubitkom pokreta (Kuypers, 1981). Komparativne anatomske studije CTS-a ojačale su ideju da CTS igra ulogu u kontroli kretanja kod primata. Nađeno je da se CTS značajno razlikuje u sisavcima na svome mjestu unutar moždanog debla i leđne moždine, broju i promjeru vlakana koje sadrži i do djela kralježnice koji doseže (Kaas, 2010). Već se dugo tvrdi da se primati

razlikuju od većine ostalih sisavaca po tome što imaju kortikospinalna vlakna koja završavaju izravno na motoričkim neuronima koji inerviraju mišiće ruku i nogu; među ne primatama, samo rakuni imaju sličnu monosinaptičku inervaciju motorneurona udova (Kuypers, 1981).

2.5 Auditorni sustav

Postoji malo naznaka da je podrijetlo primata popraćeno značajnim modifikacijama slušnog aparata, iako promjene u središnjem auditornom sustavu su poznate. Mali, noćni primati strepsirhinea, kao i zastopaljci, koriste sluh zajedno sa vidom za lokaliziranje svoga plijena što su insekti, a ako je predak primata isto bio noćni predator onda bi navedeno bilo točno i za njega (Kaas, 2010). Znakovito je za neke noćne primate da imaju velike vanjske uši (pinnae), koje su nazubljene i mogu se pomicati i oblikovati kako bi se pomoglo pri lokalizaciji zvuka (Charles-Dominique, 1977).

Glendenning i Masterton (1998) uspoređivali volumene slušnih jezgri moždanog debla u raznim sisavcima i došli do zaključka da su primati prilično tipični među sisavcima s obzirom na međusobnu veličinu jezgri. Međutim, dorzalna kohlearna jezgra bila je podvrgnuta smanjenom stupnju laminacije u podrijetlu antropoidnih primata, s daljnjim smanjenjem u hominoidima (Moore, 1980; Johnson et al., 1994).

Jedan od misterija ljudske evolucije je kako se modificirao auditorni korteks s obzirom na razvijanje jezika. Vjerojatno, kora Tpt je morala pretrpjeti promjene u svojoj unutarnjoj organizaciji i/ili odnosu prema drugim kortikalnim područjima da podrži ljudski jezik. Budući da ljudi imaju tendenciju da im je lijeva hemisfera dominantna za jezik, činjenica da je planum temporale obično veći u lijevoj hemisferi nego u desnoj mogla bi se shvatiti kao mogla bi se shvatiti kao modifikacija povezana s jezikom (Galaburda et al., 1978). Međutim, ovo ne može biti cijela priča pošto veliki čovjekoliki majmuni imaju istu posteriorno temporalnu asimetriju kakva se nalazi u ljudima (Gannon et al., 1998; Hopkins et al., 1998).

2.6 Limbički sustav

Limbički sustav se sastoji od prstena korteksa koji čini lateralnu i medijalnu marginu korteksa, uključujući hipokampus i parahipokampalni korteks, retrosplenijalni i posteriorni cingulatni korteks, anteriarnu cingulu i prelimbična područja, orbitalni i inzularni korteks, zajedno sa nekortikalnim strukturama koje su povezane sa navedenim regijama, kao što su

amigdala i dijelovi hipotalamusa (Kaas, 2010). Postavlja se pitanje u vezi limbičkog sustava i kako su specijalizirane kortikalne strukture u primata došle do interakcija sa limbičkom regijom koja se većinski sastoji od struktura homolognim ne samo sisavcima nego i drugim vertebratama (Rolls, 2004). Naime, postoje dobri dokazi da su kortikalni dijelovi limbičkog sustava u primata bili modificirani kroz njihovu evoluciju (Kaas, 2010). Primati posjeduju odjele stražnjeg parahipokampalnog korteksa (područja TH i TF) koji nemaju odgovarajuće dijelove u ostalim sisavcima (Preuss, 2006). Ova područja su važne poveznice između neokorteksa i memorijskog sustava hipotalamusa. Uz to, posteriorna regija cingula sadrži područje 23 koje nije prepoznato u drugim sisavcima (Preuss, 2006). Područje 23 bilo je podvrgnutom daljnjim modifikacija u evoluciji antropoida, sa dodatkom unutarnjeg granuloznog sloja stanica (Zilles et al., 1986; Preuss and Goldman-Rakic, 1991a). Isto, sub divizije područja 23 i područja 29 su prepoznatljive kod antropoida, a ne prepoznatljivi su kod strepsirhines-a, dok kod strepsirhines-a postoji divizija područja 30 koja nije prisutna u antropoidima (Zilles et al., 1986). Čini se da zastopaljci ipak dijele neke značajke posteriornog cingulatnog korteksa antropoida koje nisu prisutne u strepsirhines-ima (Zilles et al., 1986). Majmuni Novog svijeta se također razlikuju od drugih primata u debljini i gustoći stanica vanjskog sloja područja 29 (Armstrong et al., 1986). Za promjene tijekom evolucije posteriornog cingulatnog i retrosplenialnog korteksa se vjeruje da su dio sustava koji predstavlja samorefleksiju kod ljudi (Fink et al., 1996; Vogt and Laureys, 2005).

Postoje dokazi i o promjenama na finijim razinama organizacije u limbičkom sustavu. Naime, ljudi i veliki majmuni posjeduju neobičnu vrstu velikih neurona u obliku vretena u sloju 5 anteriornog cingularnog i orbitoinsularnog korteksa (Nimchinsky et al., 1999). Te „vretenaste stanice“ ili „Von Economo neuroni“ su posebno istaknuti i veliki kod ljudi i sugerira se da imaju ulogu u ljudskim socijalnim presudama.

3. Izvori

- Allman, J. 1977. Evolution of the visual system in the early primates. In: *Progress in Psychobiology and Physiological Psychology* (eds. J. M. Sprague and A. N. Epstein), pp. 1-53. Academic Press.
- Allman, J. 1982. Reconstructing the evolution of the brain in primates through the use of comparative neurophysiological and anatomical data. In: *Primate Brain Evolution. Methods and Concepts* (eds. E. Armstrong and D. Falk), pp. 13-28. Plenum.
- Allman, J. M. 1999. *Evolving Brains*. Scientific American Library.
- Armstrong, E., Zilles, K., Schlaug, G., and Schleicher, A. 1986. Comparative aspects of the primate posterior cingulate cortex. *J. Comp. Neurol.* 253, 539-548.
- Bishop, A. 1964. Evolutionary and genetic biology of primates. In: *Use of the Hands in Lower Primates* (ed. J. Buettner Janusch), vol. 2, pp. 133-225. Academic Press.
- Cartmill, M. 1982. Basic primatology and prosimian evolution. In: *A History of American Physical Anthropology 1930-1980* (ed. F. Spencer), pp. 147-186. Academic Press.
- Charles Dominique, P. 1977. *Ecology and Behaviour of Nocturnal Primates*. Columbia University Press.
- Collins, C., Hendrickson, A., and Kaas, J. 2005. Overview of the visual system of *Tarsius*. *Anat. Rec. A Discov. Mol. Cell. Evol. Biol.* 287, 1013-1025.
- Evarts, E. V. and Fromm, C. 1981. Transcortical reflexes and servo control of movement. *Can. J. Physiol. Pharmacol.* 59, 757-775.
- Fink, G. R., Markowitsch, H. J., Reinkemeier, M., Bruckbauer, T., Kessler, J., and Heiss, W. D. 1996. Cerebral representation of one's own past: Neural networks involved in autobiographical memory. *J. Neurosci.* 16, 4275-4282.
- Fleagle, J. G. 1999. *Primate Adaptation and Evolution*. Academic Press.
- Galaburda, A. M., LeMay, M., Kemper, T. L., and Geschwind, N. 1978. Right-left asymmetries in the brain. *Science* 199, 852-856.

- Glendenning, K. K. and Masterton, R. B. 1998. Comparative morphometry of mammalian central auditory systems: Variation in nuclei and form of the ascending system. *Brain Behav. Evol.* 51, 59-89.
- Gannon, P. J., Holloway, R. L., Broadfield, D. C., and Braun, A. R. 1998. Asymmetry of chimpanzee planum temporale: Humanlike pattern of Wernicke's brain language area homolog. *Science* 279, 220-222.
- Gurche, J. 1982. Early primate brain evolution. In: *Primate Brain Evolution* (eds. E. Armstrong and D. Falk), pp. 227-246. Plenum.
- Hoffmann, J., Montag, A., and Dominy, N. 2004. Meissner corpuscles and somatosensory acuity: The prehensile appendages of primates and elephants. *Anat. Rec. A Discov. Mol. Cell. Evol. Biol.* 281, 1138-1147.
- Hopkins, W. D., Marino, L., Rilling, J. K., and MacGregor, L. A. 1998. Planum temporale asymmetries in great apes as revealed by magnetic resonance imaging (MRI). *Neuroreport* 9, 2913-2918.
- Huerta, M. F. and Harting, J. K. 1984. The mammalian superior colliculus: Studies of its morphology and connections. In: *Comparative Neurology of the Optic Tectum* (eds. H. Vanegas), pp. 687-773. Plenum.
- Jerison, H. J. 1973. *Evolution of the Brain and Intelligence*. Academic Press.
- Johnson, J., Kirsch, J., Reep, R., and Switzer, R. R. 1994. Phylogeny through brain traits: More characters for the analysis of mammalian evolution. *Brain Behav. Evol.* 43, 319-347.
- Kaas, J. H. 1993. The organization of visual cortex in primates: Problems, conclusions, and the use of comparative studies in understanding the human brain. In: *The Functional Organization of Human Visual Cortex* (eds. B. Gulyas, D. Ottoson, and P. E. Roland), pp. 1-11. Pergamon.
- Kaas, J. H. 1995. The evolution of isocortex. *Brain Behav. Evol.* 46, 187-196.

- Kaas, J. H. 2004. Evolution of somatosensory and motor cortex in primates. *Anat. Rec. A Discov. Mol. Cell. Evol. Biol.* 281, 1148 1156.
- Kaas, J. H., Huerta, M. F., Weber, J. T., and Harting, J. K. 1978. Patterns of retinal terminations and laminar organization of 822 Primate Brain Evolution the lateral geniculate nucleus of primates. *J. Comp. Neurol.* 182, 517 553.
- Kaas, J. H. 1987. The organization and evolution of neocortex. In: *Higher Brain Function: Recent Explorations of the Brain's Emergent Properties* (ed. S. P. Wise), pp. 347 378. Wiley.
- Kaas, J. H. and Pons, T. P. 1988. The somatosensory system of primates. In: *Comparative Primate Biology. Volume 4: Neurosciences* (eds. H. D. Steklis and J. Erwin), pp. 421 468. Liss.
- Kaas, J. H. and Preuss, T.M. 1993. Archontan affinities as reflected in the visual system. In: *Mammal Phylogeny* (eds. F. S. Szalay, M. J. Novacek, and M. C. McKenna), pp. 115 128. Springer.
- Kuypers, H. G. J. M. 1981. Anatomy of the descending projections. In: *Handbook of Physiology: Section I. The Nervous System. Volume II: Motor Control, Part 2* (ed. V. B. Brooks), pp. 597 666. American Physiological Society.
- Lane, R. H., Allman, J. M., Kaas, J. H., and Miezin, F. M. 1973. The visuotopic organization of the superior colliculus of the owl monkey (*Aotus trivirgatus*) and the bush baby (*Galago senegalensis*). *Brain Res.* 60, 335 349.
- Lederman, S. J. and Klatzky, R. L. 2004. Haptic identification of common objects: Effects of constraining the manual exploration process. *Percept. Psychophys.* 66, 618 628.
- Le Gros Clark, W. E. 1959. *The Antecedents of Man*. Edinburgh University Press.
- Martin, R. D. 1990. *Primate Origins and Evolution*. Princeton University Press.
- Moore, J. K. 1980. The primate cochlear nuclei: Loss of lamination as a phylogenetic process. *J. Comp. Neurol.* 193, 609 629.

- Napier, J. 1993. *Hands*. 2nd edn. Princeton University Press (revised by R. H. Tuttle).
- Nimchinsky, E. A., Gilissen, E., Allman, J. M., Perl, D. P., Erwin, J. M., and Hof, P. R. 1999. A neuronal morphologic type unique to humans and great apes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96, 5268-5273.
- Purvis, A. 1995. A composite estimate of primate phylogeny. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B: Biol. Sci.* 348, 405-421.
- Preuss, T. M. 2000a. Taking the measure of diversity: Comparative alternatives to the model animal paradigm in cortical neuroscience. *Brain Behav. Evol.* 55, 287-299.
- Preuss, T. M. 2004a. Specializations of the human visual system: The monkey model meets human reality. In: *The Primate Visual System* (eds. J. H. Kaas and C. E. Collins), pp. 231-259. CRC Press.
- Preuss, T. M. 2006. Evolutionary specializations of primate brain systems. In: *Primate Origins: Evolution and Adaptations* (eds. M. J. Ravosa and M. Dagosto). Springer (in press).
- Preuss, T. M., Beck, P. D., and Kaas, J. H. 1993. Areal, modular, and connectional organization of visual cortex in a prosimian primate, the slow loris (*Nycticebus coucang*). *Brain Behav. Evol.* 42, 321-335.
- Preuss, T. M. and Goldman-Rakic, P. S. 1991a. Architectonics of the parietal and temporal association cortex in the strepsirhine primate *Galago* compared to the anthropoid primate *Macaca*. *J. Comp. Neurol.* 310, 475-506.
- Preuss, T. M. and Kaas, J. H. 1996. Cytochrome oxidase 'blobs' and other characteristics of primary visual cortex in a lemuroid primate, *Cheirogaleus medius*. *Brain Behav. Evol.* 47, 103-112.
- Preuss, T. M. and Kaas, J. H. 1999. Human brain evolution. In: *Fundamental Neuroscience* (eds. F. E. Bloom, S. C. Landis, J. L. Roberts, L. R. Squire, and M. J. Zigmond), pp. 1283-1311. Academic Press.

- Preuss, T. M., Qi, H., and Kaas, J. H. 1999. Distinctive compartmental organization of human primary visual cortex. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96, 11601-11606.
- Radinsky, L. B. 1970. The fossil evidence of prosimian brain evolution. In: *The Primate Brain* (eds. C. R. Noback and W. Montagna), pp. 209-224. Appleton Century Crofts.
- Rolls, E. T. 2004. Convergence of sensory systems in the orbito frontal cortex in primates and brain design for emotion. *Anat. Rec. A Discov. Mol. Cell. Evol. Biol.* 281, 1212-1225.
- Ross, C. and Kay, R. F. 2004b. Anthropoid origins: Retrospective and prospective. In: *Anthropoid Origins: New Visions* (eds. C. Ross and R. F. Kay), pp. 701-737. Kluwer Academic/Plenum
- Sacher, G. A. 1982. The role of brain maturation in the evolution of the primates. In: *Primate Brain Evolution: Methods and Concepts* (eds. E. Armstrong and D. Falk), pp. 97-112. Plenum.
- Stephan, H. 1972. Evolution of primate brains: A comparative anatomical investigation. In: *The Functional and Evolutionary Biology of Primates* (ed. R. Tuttle), pp. 155-174. Aldine.
- Stephan, H. and Andy, O. J. 1969. Quantitative comparative neuroanatomy of primates: An attempt at a phylogenetic interpretation. *Ann. NY Acad. Sci.* 167, 370-387.
- Stephan, H., Baron, G., and Frahm, H. D. 1988. Comparative size of brains and brain components. In: *Comparative Primate Biology. Volume 4: Neurosciences* (eds. H. D. Steklis and J. Erwin), pp. 1-38. Liss.
- Stiebler, I., Neulist, R., Fichtel, I., and Ehret, G. 1997. The auditory cortex of the house mouse: left-right differences, tonotopic organization and quantitative analysis of frequency representation. *J. Comp. Physiol. A* 181, 559-571.
- Susman, R. L. 1994. Fossil evidence for early hominid tool use. *Science* 265, 1570-1573.
- Vogt, B. A. and Laureys, S. 2005. Posterior cingulate, precuneal and retrosplenial cortices: Cytology and components of the neural network correlates of consciousness. *Prog. Brain Res.* 150, 205-217.

Wysocki, C. J. and Preti, G. 2004. Facts, fallacies, fears, and frustrations with human pheromones. *Anat. Rec. A Discov. Mol. Cell. Evol. Biol.* 281, 1201-1211.

Zilles, K., Armstrong, E., Schlaug, G., and Schleicher, A. 1986. Quantitative cytoarchitectonics of the posterior cingulate cortex in primates. *J. Comp. Neurol.* 253, 514-524.

4. Sažetak

Promjene u razvoju mozga primata tijekom njihove evolucije ne mogu se prikazati samo sa aspekta veličine mozga i njegovom diferencijacijom nego se pokazalo da su se mozgovi primata mijenjali na jako specifične načine u određenim trenutcima u povijesti. Za razumjeti kako određene promjene na mozgu i živčanom sustavu primata se odražavaju na njihovu promjenu ponašanja i načina života treba provoditi komparativne studije na širokom spektru sisavaca, pogotovo na strepsirhine i antropoidnim primatama te sa životinja na koje se misli da su usko povezane sa primatima kako bi dobili bolju sliku sa evolucijskog stajališta. Trenutačno nije moguće povući jake zaključke po pitanju zašto se neki dio živčanog sustava razvio i dobio svojstva koja je. Primjer bi bio mrlje u V1 području kod primata bogate CO. Trebaju nam bolji načini za razvijanje teorija o povezanosti struktura sa funkcijom jer trenutačne teorije koje upravo to čine nisu dovoljno dobro razvijene da bi nam dale uvid u problem na detaljnijoj razini. Sa sve većim razvojem molekularne biologije, bioinformatike i molekularne genetike, možemo očekivati da ćemo dobiti sve veća saznanja o evoluciji mozga primata na razini molekula koja ćemo onda moći povezati sa promjenama u fenotipu.

5. Summary

Changes in the development of the primate brain during the evolution cannot be shown only in regards to the aspect of brain size and its differentiation, rather it has been shown that primate brains have changed in very specific ways at certain points in history. To understand how certain changes in the brain and nervous system of primates are reflected in their behavior, lifestyle and cognition, comparative studies should be conducted on a wide range of mammals, especially strepsirrhines and anthropoid primates, and with animals thought to be closely related to primates to get a better picture from an evolutionary point of view. It is currently not possible to draw strong conclusions as to why some parts of the nervous system has evolved and acquired the properties that it has. An example would be the blobs with rich CO in area V1. We need methods to develop better theories of structure to function relationship because current theories do not give us enough insight in a detailed enough manner. With the increasing development of molecular biology, bioinformatics and molecular genetics, we can expect to gain increasing insight into the evolution of the primate brain at the molecular level that we will then be able to link to a change in phenotype.