

SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO- MATEMATIČKI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK

EVOLUCIJA MOZGA I PONAŠANJA

EVOLUTION OF BRAIN AND BEHAVIOR

SEMINARSKI RAD

Doris Brkić

Preddiplomski studij molekularne biologije
(Undergraduate Study of Molecular Biology)

Mentor: izv.prof.dr.sc. Damjan Franjević

Zagreb, 2019.

Sadržaj

1. Uvod.....	1
2. Zašto mozak?	2
3. Početci razvoja živčanog sustava.....	3
4. Razvoj mozga	7
5. Ponašanje kao odgovor na osjetilne informacije	9
6. <i>Homo sapiens</i> vs. primati	13
6.1. Što nas čini posebnima?	13
6.2. Anatomija	14
6.3. Genska pozadina	16
6.4. Evolucija ljudskih sposobnosti	17
7. Literatura	21
8. Sažetak.....	25
9. Summary	26

1. Uvod

Teoriju evolucije postavio je slavni engleski znanstvenik Charles Darwin 1859. godine. On je primijetio da su jedinke unutar populacije međusobno različite, da se te fenotipske razlike nasljeđuju s predaka na potomke te da različite jedinke s različitim karakteristikama imaju različitu stopu preživljavanja (Charles Darwin, 1859.). Neke karakteristike olakšavaju preživljavanje jedinkama u određenom okolišu te će se one nastaviti nasljeđivati, dok će jedinke s lošijim karakteristikama prije ugibati što će ograničiti njihovo nasljeđivanje, ovaj proces naziva se selekcija. Ukratko, evoluciju čine nasljedne promjene u fenotipu unutar neke populacije koje se prenose iz generacije u generaciju (Krubitzer i Seelke, 2012.). Danas znamo da se evolucija događa na molekularnoj razini, na razini DNA, a projicira se u obliku fenotipske promjene. Tomu prethodi nekoliko događaja: na molekuli DNA treba se dogoditi mutacija koju stanica ne popravi, ta mutacija treba biti unutar kodirajućeg dijela gena te mora uzrokovati promjenu na razini proteina tj. u konačnici bi protein trebao izgledati drugačije i obavljati drukčiju funkciju ili biti nefunkcionalan. Promjena ili gubitak funkcije proteina dovest će do fenotipske promjene koja može biti morfološka ili se može očitavati u ponašanju jedinki. O evoluciji mozga ne možemo govoriti bez osvrta i na evoluciju ponašanja, iz razloga što ponašanje proizlazi iz funkcija mozga. Selekcija kao jedna od glavnih pokretačkih sila evolucije djeluje upravo na ponašanje, ako je ponašanje životinje u određenom okolišu neodrživo, jedinka će uginuti, svojstvo se neće naslijediti i gen koji je odgovoran za procese u mozgu koji potiču na to ponašanje izgubit će se iz populacije.

2. Zašto mozak?

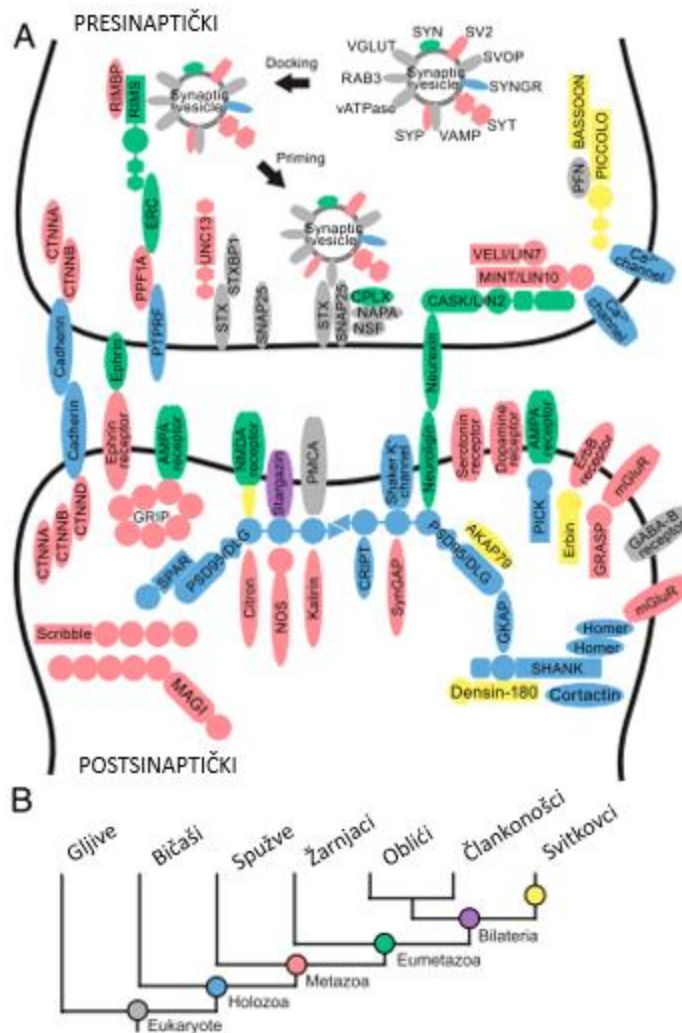
Smatra se da se prva struktura koja se može nazvati mozgom pojavila kod dvobočno simetričnih životinja (Metazoa) koje su živjele u periodu edijakarija prije 600–700 milijuna godina (Northcutt, 2012., Peterson *et al.*, 2008.). Flora i fauna edijakarija uključivala je organizme koji su uglavnom živjeli na površini morskog dna u takozvanom 2D prostoru te nema zabilježenih podataka o postojanju razvijenih osjetila poput vida ili njuha iz toga vremena (Plotnick, Dornbos i Chen, 2010.). Stvari su se promijenile početkom kambrijske eksplozije prije 540 milijuna godina kada je došlo do nagle evolucije i do razvoja svih danas poznatih koljena Metazoa. Odjednom je ocean bio pretrpan raznim informacijama, prvenstveno u obliku kemijskih i vizualnih informacija, što je dovelo do evolucije osjetila i poboljšanog snalaženja u prostoru. Tko je imao osjetila koja su brže i točnije detektirala prisutnost drugog organizma imao je prednost u preživljavanju. Došlo je do pojave predatorstva i natjecanja u „naoružanosti“ između predatora i plijena što je pružilo dovoljan selektivni pritisak za razvoj kompleksnog živčanog sustava - mozga.



Slika 1. Prikazi flore i faune: a) edijakarija, b) kambrija.

3. Počeci razvoja živčanog sustava

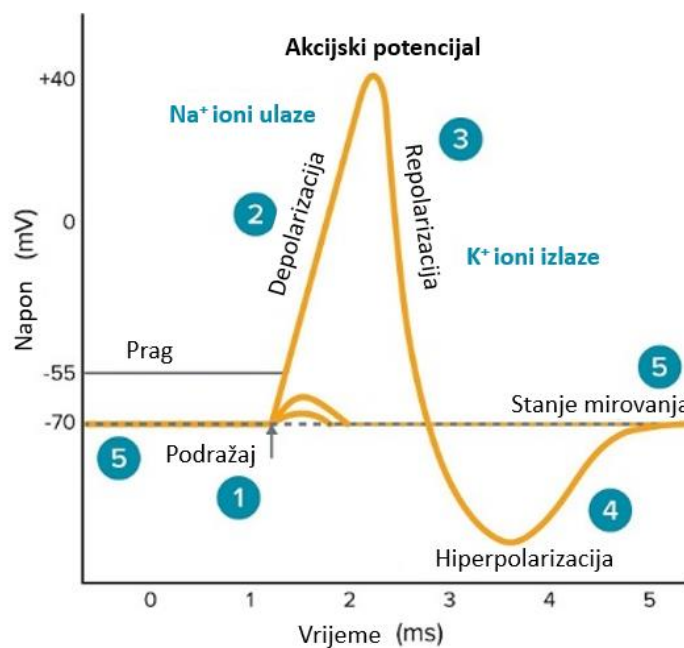
Pojavi živčanog sustava kakav nam je poznat danas prethodio je postanak mnogih gena bez kojih ovaj tjelesni sustav ne bi bio održiv. Dvije glavne značajke živčanog sustava su nastanak akcijskog potencijala u neuronima i njihov prijenos na druge neurone pomoću neurotransmitera kroz sinaptičku pukotinu. Akcijski potencijal je kratkotrajna promjena naboja s unutarnje strane membrane živčane stanice, iz negativnog u pozitivni, a nastaje kao posljedica ulaska pozitivnih natrijevih iona kroz transmembranske proteine koji formiraju natrijeve kanale (Stuart i Häusser, 1994.). Otvaranje kanala i ulazak iona omogućeno je vezanjem liganda na receptorski dio proteina, što je u slučaju živčanog sustava neurotransmiter iz sinaptičke pukotine, ili promjenom napona membrane (Hille, 1978.). Stoga je za funkcionalni živčani sustav potrebno imati stanice koje mogu tvoriti sinapse i u njih ispuštati neurotransmitere, te stanice koje imaju transmembranske proteine koji propuštaju natrijeve ione u postsinaptički neuron. U spužvama (Porifera), koje nemaju razvijen živčani sustav, pronađeni su geni potrebni za uspješan prijenos signala kroz sinaptičku pukotinu (Slika 2.) te su oni homologni sinaptičkim genima u organizmima s funkcionalnim živčanim sustavom (Conaco *et al.*, 2012.). Postavlja se pitanje zašto onda spužve nemaju razvijen živčani sustav. Conaco *et al.* (2012.) pokazali su da za funkcionalan živčani sustav nije samo potrebno imati sinaptičke gene, već njihova interakcija mora biti precizno koordinirana čineći mrežu ekspresije tih gena. Prema Yule (1925.), ekspresijske mreže evoluiraju proširivanjem na način da im se dodaju novi čvorovi koji se preferencijalno vežu na već dobro povezana mjesta. Tada stupanj razvijenosti živčanog sustava ne ovisi o broju gena već o kompleksnosti ekspresijske mreže tj. što ima više interakcija među genima, to će organizam imati učinkovitiji i brži prijenos signala kroz živčani sustav. Kako kod spužvi nije pronađena regulacija protosinaptičkih gena (Conaco *et al.*, 2012.) formacija živčanog sustava kod ovog koljena unutar kraljevstva životinja nije moguća.



Slika 2. Proteini sinaptičke pukotine. U spužvama su pronađeni geni za proteine obojani sivo, plavo i ružičasto. Izvor: Conaco *et al.*, 2012.

No prijenos signala ne bi bio moguć bez akcijskog potencijala za čiji su nastanak zaslužni natrijevi kanali. Oni su se u živčanim stanicama prije pojave mijelina nalazili locirani u većoj mjeri na vršnim dijelovima aksona (Kole *et al.*, 2008.), a s mijelinizacijom neurona natrijevi kanali se grupiraju u Ranvierove čvorove duž aksona gdje pomažu u ubrzanom prijenosu akcijskog potencijala kroz neuron (Boiko *et al.*, 2003.). Prvi ionski kanal bio je kalijev, koji se pojavio prije 3 milijarde godina, a građen je od 6 transmembranskih alfa zavojnica koje se grupiraju u tetramere i čine kanal (Anderson i Greenberg, 2001.). Dvostrukom duplikacijom gena nastaje kanal s četiri domene koji je danas poznat kao kanal za kalcij (Zakon, 2012.). Ovaj kanal u središtu svoje transmembranske domene ima selektivnu aminokiselinu. Ukoliko je ta aminokiselina glutamat, kanal propušta i kalcijeve i natrijeve ione, a kada mutira u lizin dozvoljava prolaz samo natrijevim ionima te tako čini natrijev kanal (Zakon, 2012.). U

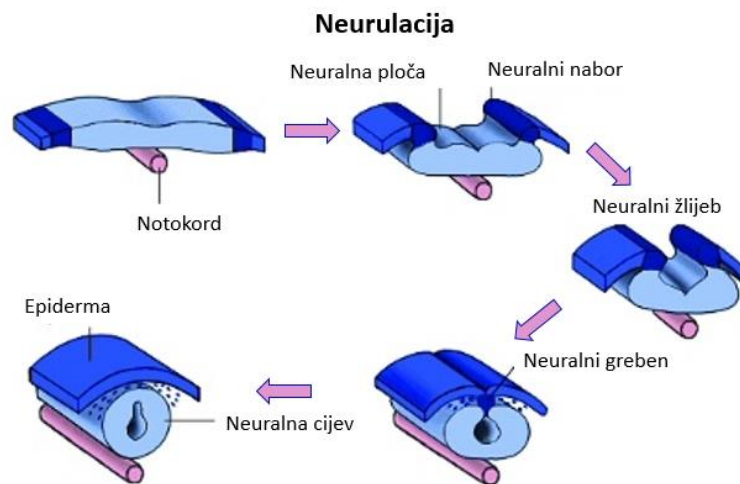
beskralješnjaka su pronađene dvije vrste natrijevih kanala Nav1 i Nav2, dok je kod kralješnjaka prisutan samo Nav1 koji se duplicirao te danas postoji više kopija toga gena, kod sisavaca čak deset (Widmark *et al.*, 2011.). Uočeno je da se tijekom duplikacije gena za natrijeve kanale nisu duplicirali susjedni geni što govori da je selekcija djelovala na način da ih sačuva (Zakon, 2012.). Veliki broj natrijevih kanala je koristan jer dolazi do njihove specijalizacije koja dovodi do bržeg provođenja akcijskog potencijala i do štednje energije. Prilikom nastanka akcijskog potencijala prvo dolazi do otvaranja natrijevih kanala te pozitivno nabijeni ioni natrija koji ulaze u stanicu čine napon na unutarnjoj strani membrane pozitivnijim što dovodi do otvaranja kalijevih kanala i izlaska kalijevih iona iz stanice (Slika 3.). Ako se natrijevi kanali u potpunosti zatvore prije otvaranja kalijevih kanala, potrošnja ATP-a potrebnog za rad natrij-kalijeve pumpe koja vraća kalijeve ione unutar stanice, a natrijeve izvan bit će minimizirana. S više različitih natrijevih kanala veća je mogućnost da se neki prije zatvaraju i tako smanjuju potrošnju energije tj, ATP-a (Zakon, 2012.).



Slika 3. Prikaz nastanka akcijskog potencijala i protoka iona kroz staničnu membranu.

Preuzeto s: www.moleculardevices.com

Koordinirana ekspresija gena za uspješan prijenos signala od neurona do neurona kao i evolucija različitih tipova ionskih kanala koji su taj proces ubrzali, doveli su do formacije prvih živčanih sustava. Njih je činila mreža neurona raspoređenih po cijelom tijelu životinje, što se danas može vidjeti kod žarnjaka (Cnidaria). Pojava živčanog sustava omogućila je brz odgovor na podražaj, u slučaju žarnjaka, kada bi plijen podražio neurone na vrhovima njihovih lovki, iz žarnih stanica bi izletila žarna nit koja bi u plijen ubrizgala otrov i paralizirala ga. Odvedenija razina razvoja živčanog sustava podrazumijeva formaciju cerebralnog ganglija kojeg nalazimo kod gastropodnih mekušaca (Northcutt, 2012.). Strukturu koju zovemo mozak imaju neki beskralježnjaci i svi svitkovci, ali se on kod ovih skupina životinja formira na posve različite načine. Kod beskralježnjaka s najrazvijenijim živčanim sustavom (kolutićavci, artropoda i neki glavonošci) do formacije mozga dolazi daljnjim razvojem jednog ili više cerebralnih ganglija, dok se kod svitkovaca neuralna ploča koja se nalazi dorzalno od svitka savija u neuralnu cijev iz koje se anteriorno razvija mozak (Slika 4.).

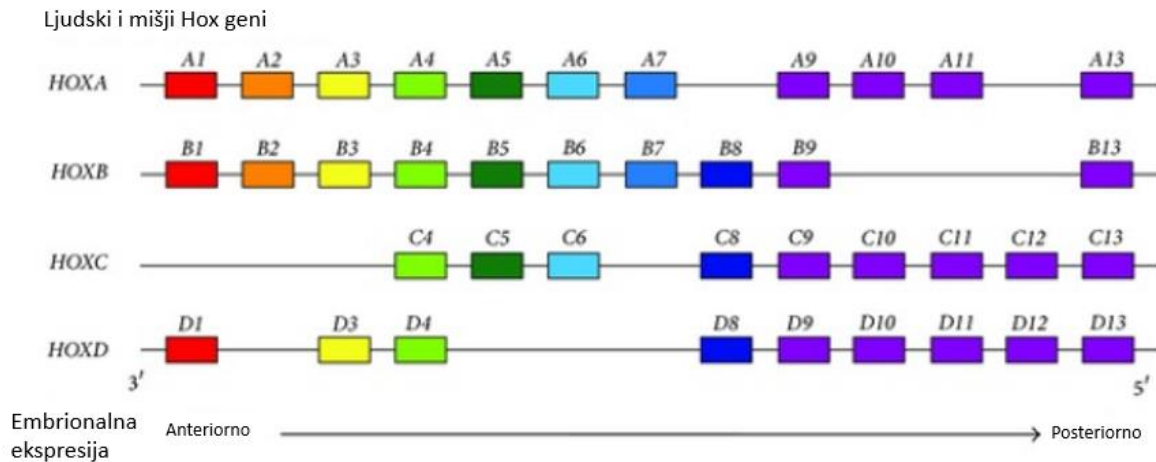


Slika 4. Razvoj neuralne cijevi iznad notokorda (svitka) kod svitkovaca. Daljnjom diferencijacijom neuralne cijevi nastaje mozak i leđna moždina. Preuzeto s: [www.http://biology.kenyon.edu](http://biology.kenyon.edu)

U znanstvenoj zajednici donedavno nije bio postignut dogovor je li se mozak pojavio više puta u različitim skupinama životinja, ili ga je posjedovao posljednji zajednički bilateralni predak te su ga sve životinje naslijedile od njega. Danas je poznato da su temelj za razvoj mozga u svih bilateralnih Metazoa bile konzervirane regulatorne genske mreže koje su međusobno homologne, a iz njih su potom mozgovi u različitim skupina životinja evoluirali na različite načine (Northcutt, 2012.). Složeni mozak kod ljudi i drugih kralježnjaka evoluirao je iz jednostavnijih živčanih sustava kroz procese divergentne specijalizacije područja i struktura mozga, stoga mnogi mehanizmi i procesi u ljudskom mozgu pokazuju homologne odnose (Striedter, 2005.).

4. Razvoj mozga

Kod dvobočno simetričnih životinja koje imaju segmentirano tijelo prilikom razvoja segmenata oni se razlikuju prema ekspresiji gena. Hox geni (Slika 5.) koji su po svojoj ulozi transkripcijski faktori, svojom ekspresijom definiraju anteriorno-posteriornu os tijela prilikom razvoja životinja tj. određuju diferencijaciju stanica unutar pojedinog segmenta (Myers, 2008). To rade na način da utječu na proliferaciju i apoptozu stanica čime reguliraju broj stanica u segmentu. Nadalje, svojom ekspresijom određuju tip stanice te su bitni u razvoju živčanog sustava jer reguliraju nastanak aksona koji su potrebni za stvaranje sinapsi. Kako igraju važnu ulogu u razvoju cijelog tijela, ujedno olakšavaju proces postupne evolucije jer će mikroevolucija na razini ekspresije jednog Hox gena potaknuti promjenu u ekspresiji svih ostalih Hox gena i gena povezanih s njima što će u konačnici dovesti do značajnih morfoloških promjena i makroevolucije u živčanom sustavu (Jarvis, Bruce i Patel, 2012.). Jedan od primjera kako količina, mjesto i vrijeme ekspresije određenih gena tijekom razvoja sisavaca mogu utjecati na razvikanje morfološki različite strukture je razvoj krila šišmiša. Krilo šišmiša i mišja šapa su homologni organi, oboje su prednji udovi sisavaca i na njihov razvoj utječu isti geni, ali nemaju istu ulogu (Crettekos, Rasweiler i Behringer, 2001.). Tijekom razvoja krila, geni koji u tome sudjeluju, između ostalog i Hoxd13 gen (Chen *et al.*, 2005.), ekspimirani su na način da u konačnici nastaju udovi s manjim brojem kostiju, kosti su duže i „prsti“ su međusobno povezani opnom koja čini krilo.



Slika 5. Ljudski i mišji Hox geni dijele se u 4 klastera A, B, C i D. Prikazani su s lijeva na desno s obzirom na svoju anteriorno-posteriornu ekspresiju u tijelu. Preuzeto iz Taniguchi, 2014.

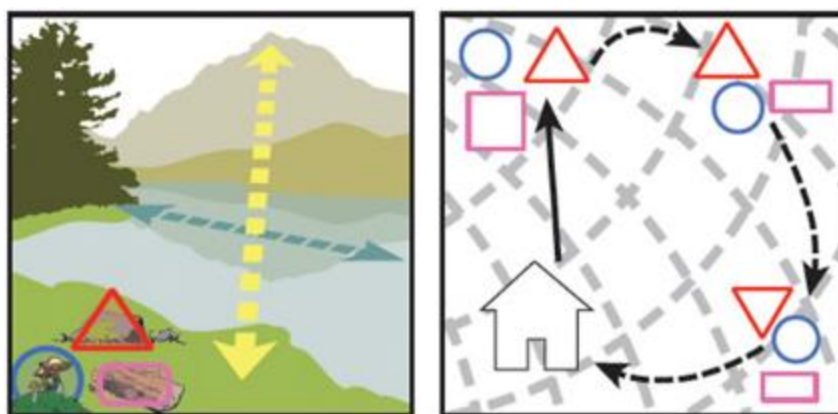
Prilikom proučavanja evolucije nekog organskog sustava, pa tako i živčanog, vrlo je važno primijetiti da se oni sastoje od više dijelova koji su svi međusobno povezani i kontrolirani ekspresijom različitih gena koji međusobno interagiraju. Ukoliko dođe do promjene u ekspresiji jednog gena to će nesumnjivo utjecati na ekspresiju i drugih gena koji možda imaju ulogu u potpuno drukčijim putevima, te u konačnici, zbog samo jedne mutacije može doći do velike promjene u cijelom organizmu. Jačina utjecaja neke mutacije ovisi o vremenu ekspresije gena koji mutira, ako je taj gen bitan na samom početku razvoja jedinke npr. morfogen ili transkripcijski faktor, onda su promjene najizraženije, a najčešće dovode do nevijabilnog fenotipa (Krubitzer i Seelke, 2012.). Stoga, da bi evolucija mozga bila uspješna mora doći do usklađene promjene u više dijelova koji ga čine, a ne samo u jednom. To je zorno prikazano u istraživanju McGowan *et al.*, 2012. gdje je, da bi došlo do uspješnog povećanja volumena optičkog predjela mozga pilića, bilo potrebno povećati i moždanu ovojnicu pia mater, u suprotnom se događala delaminacija i ovojnica je pucala.

5. Ponašanje kao odgovor na osjetilne informacije

Danas još uvijek nije sasvim poznato kako evolucija živčanih mreža utječe na evoluciju ponašanja, ali jedan od pojašnjenih primjera uključuje izgled i funkciju neurona zaslužnih za poticanje različitih načina plivanja morskih puževa (Nudipleura). Kod ovih puževa postoje dva načina plivanja, tijelo im se ritmično steže ili lijevo-desno ili dorzo-ventralno. Broj neurona koji potiču ova dva načina plivanja razlikuje se, te ti neuroni međusobno nisu homologni. Unatoč tomu, kod svih proučavanih vrsta nađeni su neuroni potrebni za obje vrste plivanja, ali su oni koji ne sudjeluju u plivanju poprimili neku drugu funkciju (Newcomb *et al.*, 2012.). Kako unutar jedne vrste mogu postojati multifunkcionalni neuroni, smatra se da je središnji regulator odašiljanja signala (eng. *central pattern generator*) za plivanje evoluirao iz već postojeće živčane mreže tako što su stare neurone zamijenili novi s drukčijim funkcijama (Newcomb *et al.*, 2012.).

Da bi jedinka mogla prenijeti informacije bitne za opstanak populacije, potrebni su joj različiti oblici komunikacije. Najzastupljeniji načini komuniciranja u životinjskom svijetu su glasanje i pektoralna gestikulacija. Prema istraživanju Bass i Chagnaud (2012.) evolucija ovih puteva komunikacije potječe još od riba. Dio mozga zaslužan za motoriku zvučno-vokalne komunikacije i prsne gestikulacije započeo je svoj razvoj iz kaudalnog dijela stražnjeg mozga. Tamo su se nalazili neuroni koji su prethodili neuronima zaslužnima za kontinuirano odašiljanje signala (eng. *pacemaker* neuronima), a koji čine središnji regulator odašiljanja signala. Ribe se glasaju tako što ispuštaju jedan ton što može potrajati čak i do sat vremena. Do vokalno-respiratornog usklađivanja došlo je zbog povećane potrebe za kisikom do koje su dovele ponavljajuće mišićne kontrakcije tijekom glasanja. Zajedno s time, pomicanje grudne peraje stabiliziralo je tijelo tijekom dugotrajnog pozivanja te je pomagalo u povećanom kretanju vode pa tako i kisika preko škrga. U prilog teoriji porijekla ove vrste komunikacije govore mjerenja moždane aktivnosti na ljudima tijekom obavljanja zadataka koji zahtijevaju precizno tempirano kretanje glasnica, ruku i šaka gdje je pokazano da ti pokreti dijele zajedničke moždane mehanizme (Iverson i Thelen, 1999.). Evolucija ponašanja također može djelovati i preko hormona. Kod ptica je česta pojava sezonskih promjena ponašanja poput potrebe za gniježđenjem koje potiču njihovi endokrini mehanizmi. Hormoni koji utječu na ponašanje putuju mozgom i ovisno o tome na koji se membranski receptor u kojem dijelu mozga vežu, mogu potaknuti različite vrste ponašanja (Goodson i Kingsbury, 2011.). Primjerice, jedan od proteina čija je koncentracija u neuronima vidljivo veća tijekom zimskog perioda povezuje se

s osjećajima stresa i tjeskobe što potiče ptice na gniježđenje (Goodson, Wilson i Schrock, 2012.). Dosadašnja saznanja o evoluciji mozga kralježnjaka nisu uspjela objasniti veliku varijabilnost u veličini olfaktornog režnja jer on, u odnosu na ostale dijelove mozga, nije uvijek proporcionalan veličini mozga. Zanimljivo je da sve vrste životinja koje koriste kemijske podražaje kao oblik osjetilnog signala dijele i slične mehanizme njihovog zapažanja tj. njuha (Ache i Young, 2005.). Ti mehanizmi uključuju receptore spregnute s G-proteinom, proteine koji na sebe vežu mirisne molekule, a locirani su u tekućem mediju oko olfaktornih neurona, te jednak mehanizam prijenosa signala mirisa putem neurona koji detektiraju signal i neurona koji taj signal prenose do centra za njuh u mozgu. Snalaženje u prirodi pomoću osjeta njuha podrazumijeva stvaranje kognitivne mape prema zapaženim mirisima, njihovom intenzitetu i međusobnom uspoređivanju različitih mirisa. Ova vrsta mape naziva se osnovna mapa (eng. *bearing map*) te se pretpostavlja da je za njezino stvaranje kod sisavaca zaslužna struktura u mozgu zvana nazubljeni žlijeb (lat. *gyrus dentatus*). U blizini te strukture u mozgu nalazi se hipokampus koji stvara mapu skica (eng. *sketch map*) pomoću zapamćenih pozicijskih znakova te ona sadrži informacije o lokaciji različitih predmeta u prostoru. U hipokampusu se događa integracija ovih dviju mapa u jednu, što se naziva teorija paralelnih mapa (Slika 6.), a pomoću integrirane mape se životinja snalazi u prostoru (Jacobs i Schenk, 2003.). Iz eksperimenata rađenih na štakorima kojima je oštećen olfaktorni režanj zaključeno je da je on ključan za orijentaciju, bez obzira na prisutnost vizualnih znakova (van Rijzingen, Gispén i Spruijt, 1995.) što je uz razlikovanje mirisa njegova glavna funkcija.



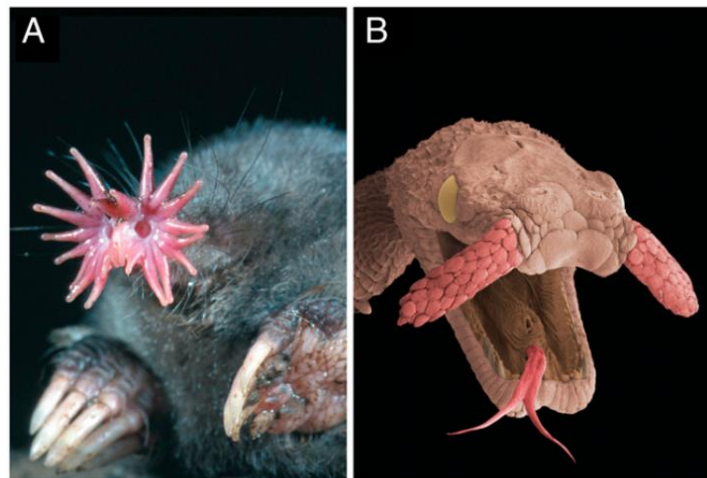
Slika 6. Lijevo je prikaz osnovne mape, a desno je mapa skica.

Preuzeto iz Jacobs, 2012.

Kod bliskih srodnika ptica teropodnih dinosaura pronađena je podudarnost između veličine olfaktornog režnja i predatorskog načina života. Oni su kao predatori morali moći pronaći plijen koji je bježao od njih te se nalazio raštrkan posvuda, u tome im je pomogla prostorna orijentacija pomoću osjeta njuha opisana ranije te je iz tog razloga njihov olfaktorni režanj bio velik (Jacobs, 2012.). Kod riba, olfaktorni režanj je veći kod vrsta koje žive u dubokim dijelovima oceana iz razloga što je na velikim dubinama mračno pa vid tamo životinjama ne pruža adaptivnu vrijednost, već im osjet njuha pomaže u pronalaženju plijena i snalaženju u prostoru (Jacobs, 2012.). Ako primijenimo teoriju prostorne orijentacije pomoću njuha na kukce, koji ne posjeduju hipokampus, a pokazuju stvaranje kognitivnih mapa, vidjet ćemo da je kod njih antenalni režanj, koji prima kemijske signale iz okoliša, veći kod onih vrsta koje se orijentiraju pomoću mirisa (Jacobs, 2012.). Osnovni plan mozga je kod svih sisavaca sličan, iako neke životinje uopće ne upotrebljavaju određene dijelove mozga oni su i dalje prisutni. Nadalje, životinje koje posjeduju analogne dijelove tijela, koji služe za obavljanje sličnih funkcija, dijele i slično organizirane dijelove kore mozga potrebne za ispravno obavljanje tih funkcija. Ove informacije govore nam da je mozak organ koji ne daje prostora za mnogo promjena te da je evolucija mozga dosta ograničena (Krubitzer i Seelke, 2012.). Postavlja se pitanje kako je onda moguće da neke životinje imaju razvijeniji neki osjet od drugih. Odgovor leži u veličini regije odgovorne za detekciju i davanje smisla tom osjetu, životinje kojima je za preživljavanje potreban npr. osjet njuha, imat će veću i razvijeniju strukturu u mozgu koja sadrži centar za njuh od životinja kojima njuh nije ključan osjet. Ova pravilnost dokazana je i na pripadnicima iste vrste, štakori koji su živjeli u divljini imali su veću regiju mozga s centrom za njuh od štakora uzgajanih u zatočeništvu iz razloga što je divljim štakorima njuh bio potrebniji (Campi i Krubitzer, 2010.).

Kod nekih predatora, koji dugo vremena žive u nepromijenjenom okolišu došlo je do visoke specijalizacije i pojave novih osjetilnih organa koji onemogućavaju bijeg plijenu. Primjer takvih predatora su zmija s tentakulima (*Erpeton tentaculatum*) i krtica sa zvjezdastim nosom (*Condylura cristata*) (Slika 7.). Tentakuli ovim zmijama služe kao detektori kretanja riba tako što pomoću veoma osjetljivih von Freyevih dlačica detektiraju strujanje vode (Catania, 2012.), nakon što zapaze ribu zmija pomakne rep te natjeraju ribe na bijeg u smjeru svojih usta. Za ovaj način lova potrebna je usklađenost vizualnih signala i osjetnih signala detektiranih tentakulima, a kod ovih zmija je percepcija ta dva osjeta integrirana u optičkom dijelu mozga što joj omogućava uspješniji lov (Catania, Leitch i Gauthier, 2010.). Ove zmije rađaju se „sa znanjem“ kako predvidjeti kretanje lovine što je rezultat duge evolucijske povijesti u natjecanju između

lovine i plijena te je odličan primjer pozitivnog djelovanja selekcije na ponašanje, a ne na učenje (Catania, 2012.). Krticama sa zvjezdastim nosom on služi za brzo pretraživanje podzemlja i pronalazak hrane. Ovaj organ sadrži visoku koncentraciju mehanoreceptora te je izuzetno dobro inerviran s preko 100000 mijeliniziranih živčanih vlakana. Veliki dio somatosenzoričkog dijela kore mozga otpada na primanje signala iz zvjezdastog nosa, te je ova vrsta jedina zasada poznata vrsta koja ima anatomske različite dijelove unutar somatosenzoričke kore mozga, pri čemu je svaki od njih zadužen za percepciju signala s određenih dijelova zvjezdastog organa (Catania, 2012.). Na samom organu, 11. nastavak je zaslužan za preciznu detekciju te je on također najinerviraniji nastavak i zauzima najveći dio mozga zaduženog za zvjezdasti organ, što predstavlja općenitu sliku evolucije visoko-osjetljivih osjetilnih sustava (Azzopardi i Cowey, 1993.). Nadalje, kod ove vrste krtica razvijen je dodatan dio kore mozga zadužen za zvjezdasti nos te je na taj način poboljšana obrada informacija primljenih iz tog organa.

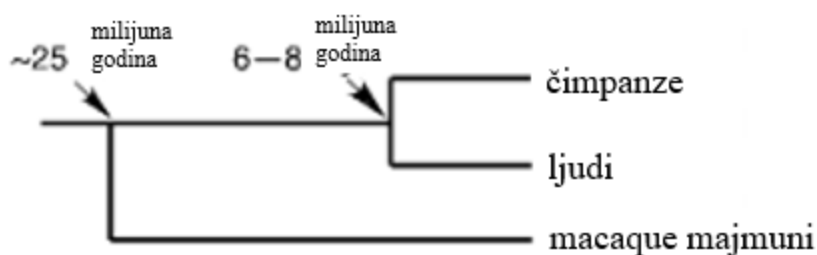


Slika 7. Predatori sa specijaliziranim organima za lov:
A) krtica sa zvjezdastim nosom (*Condylura cristata*),
B) zmija s tentakulima (*Erpeton tentaculatum*).

6. Homo sapiens vs. primati

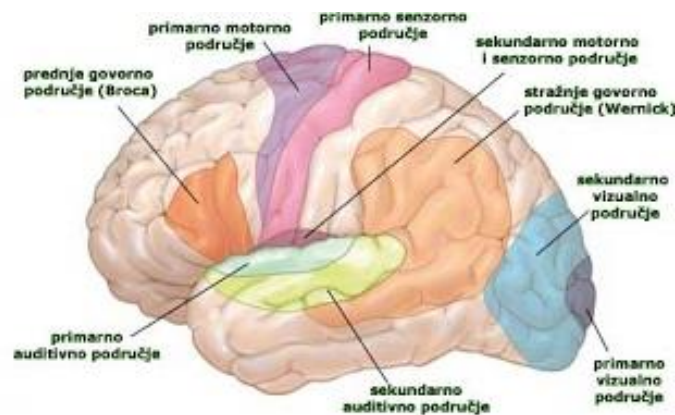
6.1. Što nas čini posebnima?

Najbliži živi srodnici vrsti *Homo sapiens* su čimpanze (Slika 8.). Moderni ljudi razlikuju se od čimpanza, a vjerojatno i od našeg zajedničkog pretka koji je živio prije 6 do 8 milijuna godina (Preuss, 2012.) na više načina. Ljudi govore jezike sa složenim gramatikama, koriste metafore i simbole kojima daju značenje (Pinker, 1994.). Mi živimo i surađujemo u većim i raznolikijim društvenim skupinama, i jedina smo vrsta za koju se zna da ima kumulativnu kulturnu evoluciju gdje se kulturni proizvodi (jezici, alati, običaji) iz generacije u generaciju usložnjavaju (Richerson i Boyd, 2005.). Ljudi su mnogo brži i uspješniji u socijalnom učenju od čimpanzi, dijelom i zbog veće osjetljivosti na tuđe ciljeve i mentalna stanja (Whiten, 2011.). Promjene u ljudskom mozgu i ljudski način života vjerojatno su koevoluirali putem povratnih informacija, a doveli su do višestrukih promjena u mozgu i ponašanju.



Slika 8. Filogenetsko stablo primata najbližih srodnika ljudima.
Preuzeto od Preuss (2012.).

6.2. Anatomija



Slika 9. Motorička i senzorička područja mozga vrste *Homo sapiens*.

Preuzeto sa: <https://psidra.com/neurofeedback/razne-teskoce-ucenja/>

Ljudski mozak sastoji se od sto milijardi neurona i 10 do 50 puta više glia stanica. Glavna značajka koja razlikuje mozak primata od mozgova ostalih sisavaca je izuzetno razvijena kora mozga - neokorteks. Ljudska kora mozga obuhvaća oko 75% cijelog mozga što je najveći postotak unutar sisavaca (Rilling i Insel, 1999.). Ona se sastoji od 6 slojeva neurona, a podijeljena je na područja koja imaju različite funkcije. Postoje primarna i sekundarna motorička i senzorička područja te asocijacijska područja koja analiziraju signale iz ostalih područja kore (Slika 9.). Broj kortikalnih područja razlikuje se od vrste do vrste sisavaca te ljudi zauzimaju prvo mjesto s više od 200 područja (Kaas i Preuss, 2013.), što ukazuje na način evolucije kore mozga dodavanjem i modifikacijom novih područja. Područja se dijele na manje podjedinice koje proširuju i modificiraju njihove funkcije, a to su kortikalni stupovi, mali stupovi, domene i moduli. Za evoluciju cijelih područja prvo su trebale evoluirati njihove podjedinice. Vertikalni snopovi neurona koji se protežu kroz više slojeva kore mozga i nalazimo ih u svim dijelovima neokorteksa, nazivaju se mali stupovi (minicolumns), a smatra se da su evoluirali zajedno sa slojevima kore mozga (Kaas, 2012.). Klasični stupovi kore mozga definirani su ponavljajućim uzorkom dva ili više tipova tkiva koji se razlikuju po tome što primaju različite dolazne informacije te sadrže neurone s različitim svojstvima odgovora. Svaki stup aktiviran je različitim osjetnim signalima te pozicije stupova alterniraju kroz sve slojeve kore. Osjetni signali čija se orijentacija kontinuirano mijenja mogu pobuditi određenu grupu neurona koji nisu locirani blizu, tada nastaju stupovi bez točno određenih granica koje nazivamo

moduli (Kaas, 2012.). Somatotopija je pojava da je neki dio tijela inerviran živcima koji vode do točno određenog dijela mozga. Za razliku od toga, domene su dijelovi kore mozga u kojima se miješaju motorički centri odgovorni za više različitih dijelova tijela. Ovakve domene pronađene su kod svih primata (Kaas, Gharbawie i Stepniewska, 2011.), a rezultat toga su složeni pokreti za koje je potrebna usklađenost više ne susjednih dijelova tijela poput penjanja, hvatanja, posezanja za nečime, približavanja ruke ustima itd. Glavna značajka koja je ključ u otkrivanju razlike između ljudskog mozga i mozga ostalih sisavaca je ta što ljudi imaju najveći kvocijent encefalizacije (Jerison, 1973.). Kvocijent encefalizacije označava omjer između veličine tijela i veličine mozga, dakle veličina mozga sama po sebi ne znači nužno i razvijeniji mozak, već se on mora staviti u odnos s tijelom. Kada je masa mozga koja preostane nakon oduzimanja mase potrebne za funkcioniranje tijela velika, tada mozak ima prostora za evoluciju veće kompleksnosti i plastičnosti (Jerison i Barlow, 1985.). Mozak se kod primata povećava linearno s dodatkom novih neurona te je primijećeno da je dodatak neurona u kori mozga popraćen dodatkom neurona i u malom mozgu (cerebellumu). Na ovaj način povećanje broja neurona u mozgu ne dovodi do drastičnog povećanja veličine mozga, već se povećava njihova gustoća (Herculano-Houzel, 2012.). Iako se broj neurona u malom mozgu i u kori povećava jednakom brzinom, neuroni u malom mozgu su manji te je u konačnici mali mozak puno manji od kore, što implicira da je kora funkcionalno značajnija te da je kroz evoluciju favorizirana (Jerison, 2011.). Nadalje, što je veća struktura mozga, veći je i broj gljiva stanica koji također raste linearno te se njihova gustoća se ne mijenja značajno. Dakle, gljiva stanicama nije bila dopuštena promjena veličine tokom evolucije sisavaca što govori o preciznoj regulaciji i bitnoj funkciji ovih stanica (Herculano-Houzel, 2011.). Kada se uspoređi ekspresija metaboličkih gena ljudskog mozga i mozgova ostalih primata, zamijećeno je da je kod ljudi ona veća, što znači da je mozgu dana prednost u odnosu na ostatak tijela, tj. puno više energije se kod ljudi troši na funkcioniranje mozga. U fosilnim nalazima nije pronađena nijedna životinja koja bi imala veliki mozak kao ljudi i veliko tijelo kao majmuni što implicira da je to energetski prezahtjevna kombinacija te da nije moguće imati oboje. Smatra se da se ljudski mozak razvio u svoj današnji oblik zbog naše vještine da iskoristimo vatru za kuhanje jer smo termički obrađenom hranom omogućili veći i brži unos potrebne energije što je dalo prostora za evoluciju novonastalih neurona da nam omogućuje prednost nad drugim vrstama (Herculano-Houzel, 2012.).

6.3. Genska pozadina

Iako su anatomski i funkcionalno mozgovi primata i ljudski mozgovi slični, danas se intenzivno radi na pronalaženju gena koji su zaslužni za razvoj jedinstvenih fenotipskih specijalizacija mozga vrste *Homo sapiens*. Tri glavne fenotipske značajke koje čine naš mozak posebnim su njegova veličina, sposobnost spoznaje i jezik. Do zaključaka se dolazi komparativnim istraživanjima koja se provode neinvazivnim metodama proučavanja aktivnosti mozga i ponašanja primata, no najčešće je jako teško pronaći prihvatljive metode za proučavanje bitnih razlika u anatomiji mozga kao što je izgled aksonskih spojeva između regija mozga koji su važni za funkcionalnu organizaciju mozga (Preuss, 2012.). Ljudi posjeduju puno gena koji su specifični za našu vrstu što je posljedica brojnih duplikacija segmenata kromosoma kao i mnoštva rekombinacija. Jedan od tako nastalih gena koji je povezan s ljudskim kognitivnim i bihevioralnim značajkama je FOXP2 gen. On je otkriven kod osoba kod kojih je bio mutiran, što je dovelo do gubitka funkcije gena, a fenotipski se ispoljilo kao poremećaj u kontroli pokreta (Hurst *et al.*, 1990.). Osobe s nefunkcionalnim FOXP2 genom u prosjeku imaju niži kvocijent inteligencije, 25% manji volumen kaudalne jezgre bazalnih ganglija koja je povezana s govorom, te smanjenje sive tvari u području Broca regije, također bitne u oblikovanju riječi (Watkins *et al.*, 2002.; Belton *et al.*, 2003.; Liégeois *et al.*, 2011.). Kod proučavanja ekspresije tog gena tijekom fetalnog razvoja čovjeka uočeno je da je, osim u dijelovima mozga povezanim s govorom, eksprimiran i u drugim dijelovima mozga, kao i u nekim dijelovima tijela (Spiteri *et al.*, 2007.). Iako je kod svih sisavaca ovaj gen izrazito konzerviran, ljudski FOXP2 gen se razlikuje od istog gena kod čimpanzi, gorila i macaque majmuna u dvije aminokiseline. Kako su se obje supstitucije dogodile unutar istog eksona, malo je vjerojatno da bi se takva mutacija zadržala slučajno te se smatra da je ovaj gen podvrgnut pozitivnoj selekciji (Preuss, 2012.) Novonastali, promijenjeni gen povezuje se s mogućnošću pokretanja usne šupljine i lica potrebnih za govor. Nadalje, knockout mutanti ortologa ovog gena u drugim vrstama su uglavnom funkcionalni s manje ozbiljnim posljedicama. Kod jedne vrste zeba (*Taeniopygia guttata*) gen je inače eksprimiran u području mozga za učenje pjesama, pogotovo u periodu vokalnog učenja (Teramitsu *et al.*, 2004.). Dok su se kod *knock out* miševa u regiji striatuma nalazili neuroni prekursori s duljim neuritima tj. aksonima i dendritima (Enard *et al.*, 2009.). FOXP2 je gen koji djeluje kao transkripcijski faktor te regulira brojne druge gene. Dosad je pronađeno da utječe na ekspresiju gena bitnih za morfogenezu, unutarstaničnu signalizaciju, homeostazu kationa, izduživanje neurona te za morfologiju aksona (Spiteri *et al.*, 2007.).

6.4. Evolucija ljudskih sposobnosti

Nedavno je otkrivena uloga ventrolateralnog prefrontalnog korteksa kod macaque majmuna, a to je procesiranje i integracija vokalizacije i lica. Točnije bazoventralni dio koji je povezan s više neurona s ventralnim vizualnim područjem služi za prepoznavanje predmeta i razlikovanje njihovih značajki, dok se medijalni i dorzalni dio koji su povezani sa zatiljnim i tjemenim dijelovima vizualnog područja povezuju s vizualno-prostornim funkcijama (Barbas, 1988.). Neuronima ovog dijela prefrontalnog korteksa reagiraju na jednostavne i na složene podražaje te razlikuju boje, oblike i tip predmeta. Za razliku od toga neuronima dorzolateralnog prefrontalnog korteksa se aktiviraju prilikom izvođenja testova koji uključuju vizualno-prostorno pamćenje (Wilson, Scallan i Goldman-Rakic, 1993.). Regija mozga u kojoj se događa jezična obrada nalazi se u čeonom režnju, a obuhvaća tri dijela: *pars opercularis*, *pars triangularis* i *pars orbitalis*. *Pars opercularis* je zajedno s ventralnim premotornim korteksom aktivan tijekom obrade riječi i proizvodnje govora, dok su *pars triangularis* i *orbitalis* uključeni u razumijevanje, obradu semantike i zvučnu radnu memoriju (Paulesu, Frith i Frackowiak, 1993.; Demb *et al.*, 1995.; Gelfand i Bookheimer, 2003.) U istraživanju Romanski (2012.), neuronima koji su bili istovremeno podraženi s više stimulansa davali su prednost glasanju i licima koja su ih proizvodila, što implicira specijaliziraniju ulogu u integraciji informacija o društvenoj komunikaciji. Neuronima za prepoznavanje lica zabilježeni u anterolateralnom području ventrolateralnog prefrontalnog korteksa, koji su bili selektivni za gledanje prema naprijed, što je slučaj kod komunikacije licem u lice, također su imali veću vjerojatnost da će biti slušni. Iz toga je zaključeno da ista područja koja čine osnovu za obradu govora i jezika u sljepoočnom i čeonom korteksu igraju ključnu ulogu u integraciji audio-vizualnih podataka tijekom komunikacije. Povezivanje ili integriranje izgovorenih glasova sa slušnim objektima rezultira percepcijom izgovorenih riječi, dok integracija vizualne slike slova s njihovim naučenim značenjima prenosi pojam riječi. U tom slučaju integracija je jedan od mnogih osnovnih procesa koje ljudski prednji režanj izvodi tijekom govora, jezika i komunikacije. Povezivanje, odnosno integriranje podataka o licu i glasu u prednjem režnju macaque majmuna je vjerojatno preteča složenijih funkcija koje ovaj dio mozga obavlja u ljudskom mozgu gdje se apstraktni pojmovi sjedinjuju sa slikama i zvukovima. U ljudskom mozgu su riječi, zvukovi, geste i vizualne slike međusobno integrirani u značenje. Romanski (2012.) je u istraživanju pokazala da ventrolateralni prefrontalni korteks može asociirati slušne znakove s gestikulacijom, što je potrebno tijekom komunikacije.

Matematika je temelj prirodoslovnih znanosti. No za razvoj kompleksne tehnologije prvo je bilo potrebno moći zamisliti brojeve i zapisati ih te razviti apstraktan način razmišljanja. Svi primati mogu prikazati numeričke vrijednosti, posjeduju opće mehanizme za mentalno uspoređivanje količina, te razumiju aritmetičke algoritme za izvođenje jednostavnih matematičkih operacija zbrajanja i oduzimanja (Brannon i Terrace, 1998.; Beran i Beran, 2004.; Cantlon i Brannon, 2005.). Kod ljudi je vidljiv napredak u rješavanju nekog problema, ako je uloženi trud da se problem razumije i nauči rješavati, dok kod ostalih primata to nije slučaj (Campbell, 2005.). Pretpostavlja se da su razlog tomu simboli pomoću kojih si mi ljudi možemo predočiti aritmetičke probleme i na taj način ih lakše zapamtiti, za razliku od drugih vrsta koje to ne mogu. Nedavno je otkriveno da prostorni i numerički kontinuumi mogu biti zajednički oštećeni kod bolesnika s oštećenjem desnog parijetalnog režnja, u tom slučaju pacijenti zanemaruju lijevo vidno polje i kod testiranja točku stavljaju desno od središta, ali i precjenjuju srednju vrijednost dva broja u brojčanom zadatku. Iz ovog otkrića proizašlo je razmišljanje da su prostor i broj međusobno povezani u ljudskom mozgu (Zorzi, Priftis i Umiltà, 2002.). Postoji nekoliko načina kako mozak povezuje različite količine, jedan od njih je učenje pomoću asocijacije i korelacije. Na primjer, da prijedemo neku udaljenost treba nam dugo vremena, ovdje vidimo korelaciju vremena i prostora, ili ako veliki broj nekih objekata zauzima veliku površinu, tada koreliraju broj i prostor. Zatim numeričke prosudbe putem analognih prikaza koje ljudi dijele s ostalim životinjama, s obzirom da su i vrijeme i brojevi organizirani od manjeg prema većem oni su analogni i mozak može analizirati odnose između njih. Općeprihvaćena je teorija da je numeričko rasuđivanje primarno u ljudskom razvoju, tj. da se javilo odmah na početku nastanka vrste. Interakcije između čeonih i tjemenih regija su bile važne za razvoj ljudskog numeričkog načina razmišljanja kao što je korištenje simbola. Nadalje, s obzirom na brojčano specifične poveznice između ove dvije regije mozga može se predvidjeti rezultat matematičkoga testa kvocijenta inteligencije kod djece (Emerson i Cantlon, 2012.). Zaključak je da su tijekom razvoja ljudske vrste analogni numerički prikazi interagirali s jedinstvenom ljudskom sposobnošću simboličkoga predstavljanja numeričkih vrijednosti, što ukazuje na odnos između prvotnih i modernih numeričkih sustava u ljudima. Međutim, opća priroda odnosa između „primitivnih“ i modernih brojeva proizlazi iz evolucijskih ograničenja u oblikovanju numeričkih pojmova u mozgu, kao i od konceptualnih i neuronskih temelja koje je evolucija osigurala za razvoj numeričkog mišljenja kod ljudi. Postoje dvije vrste adaptivnih mehanizama za obradu informacija u ljudskom mozgu, specijalizirani i općeniti. Specijalizirani mehanizmi se još zovu i kognitivni moduli koji se razvijaju slično u različitim pojedincima bez obzira na okolišni utjecaj. Oni su urođeni i stvoreni za obavljanje specifičnih zadataka i obradu

određenih informacija, te djeluju neovisno o drugim sustavima poput svijesti pa uvijek dovode do istih ishoda (Barrett, 2012.). Općeniti adaptivni mehanizmi, s druge strane, su plastični tokom razvoja i interaktivni, a ne autonomni poput specijaliziranih. Mišljenje znanstvene zajednice je da ova dva mehanizma zajedno čine temelj za ljudsku spoznaju što se naziva dualni sustav (Stanovich, 2004.). Razvoj mozga odvija se kao i bilo koji drugi morfološki razvoj kroz serijsku diferencijaciju, tako što će se postupno dijeliti na sve sitnije elemente koji se podešavaju s obzirom na informacije koje dobivaju, te koji interagiraju sa susjednim razvojnim procesima koji su u tom trenutku aktivni (Sur i Rubenstein, 2005.). Kako razvoj napreduje, moždano tkivo se sve više posvećuje funkciji koju će obavljati, tako da će u konačnici ono postupno biti podešeno za njezino obavljanje, a taj proces se naziva modularizacija (Meunier *et al.*, 2009). Moguće je da veća modularnost koja se vidi kod većih mozgova dovodi do veće fleksibilnosti u ponašanju u usporedbi s manjim, manje modularnim mozgovima (Striedter, 2005.).

Glavni pokretači evolucije su upravo duplikacije i divergencija pa su tako oni uzrokovali nastanak novi područja i procesa u mozgu. Jedno od tako nastalih područja je i područje za prepoznavanje lica koje kod pretka nije postojalo, već su postojali samo općenitiji sustavi prepoznavanja predmeta. Izlaganjem velikom broju različitih predmeta unutar iste kategorije mogla se razviti stručnost u prepoznavanju određenog predmeta. S obzirom na to svaka početna promjena koja je dovela do toga da pojedinci posebno primjećuju lica potaknula bi razvoj stručnosti za prepoznavanje lica kao podvrstu unutar područja za prepoznavanja predmeta. Ukoliko ovakva promjena dovede do adaptivne prednosti životinje ona će biti podvrgnuta selekciji, na primjer ako dođe do takve mutacije da životinja počne obraćati pažnju na crte lica i oči, i to svojstvo se ispostavi korisno u prepoznavanju emocija druge životinje, tada bi se povećao udio regije za prepoznavanje lica unutar regije za prepoznavanje objekata i životinja bi bolje mogla razlikovati lica. Uz to, svaki događaj koji dovodi do umnožavanja ili dihotomije područja prepoznavanja objekta mogao bi postaviti temelje za daljnju specijalizaciju određenog područja lica umnožavanjem i divergencijom. U tom slučaju razvoj krajnje regije ovisi i o vanjskim podražajima, tj. izloženosti lica i o mehanizmima koji izazivaju preferencijalno posvećivanje pažnje licu tijekom razvoja. Ovako nastali mehanizmi za usmjeravanje pažnje pronađeni su kod ljudske novorođenčadi i kod drugih primata (Sugita, 2008.). Na sličan način evoluirale su i ostale ljudske sposobnosti poput jezika i mišljenja. Promjene u mozgu također mogu promijeniti samu okolinu, što dovodi do daljnjih evolucijskih promjena jer će nova okolišna svojstva zauzvrat utjecati na selekciju u tim istim ili drugim regijama mozga, ovaj

proces naziva se konstrukcija niše (Laland, Odling-Smee i Feldman, 2000.). Na primjer, početna promjena u mozgu omogućila je malo složenije komunikacijske sposobnosti, recimo sposobnost kombiniranja riječi u složenije rečenice u počecima nastanka jezika te potencijalno vodi ka selekciji kada se pojave nove varijante ovih komunikacijskih vještina (Jackendoff, 1999.).

7. Literatura

- Ache, B. W. and Young, J. M. (2005) 'Olfaction: Diverse Species, Conserved Principles', *Neuron*, 48(3), pp. 417–430. doi: 10.1016/j.neuron.2005.10.022.
- Anderson, P. A. . and Greenberg, R. M. (2001) 'Phylogeny of ion channels: clues to structure and function', *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*. Pergamon, 129(1), pp. 17–28. doi: 10.1016/S1096-4959(01)00376-1.
- Azzopardi, P. and Cowey, A. (1993) 'Preferential representation of the fovea in the primary visual cortex', *Nature*, 361(6414), pp. 719–721. doi: 10.1038/361719a0.
- Barbas, H. (1988) 'Anatomic organization of basoventral and mediodorsal visual recipient prefrontal regions in the rhesus monkey', *The Journal of Comparative Neurology*, 276(3), pp. 313–342. doi: 10.1002/cne.902760302.
- Barrett, H. C. (2012) 'A hierarchical model of the evolution of human brain specializations', 109, pp. 10733–10740. doi: 10.1073/pnas.1201898109.
- Bass, A. H. and Chagnaud, B. P. (2012) 'Shared developmental and evolutionary origins for neural basis of vocal – acoustic and pectoral – gestural signaling', 109. doi: 10.1073/pnas.1201886109.
- Beran, M. J. and Beran, M. M. (2004) 'Chimpanzees Remember the Results of One-by-One Addition of Food Items to Sets Over Extended Time Periods', *Psychological Science*, 15(2), pp. 94–99. doi: 10.1111/j.0963-7214.2004.01502004.x.
- Boiko, T. *et al.* (2003) 'Functional specialization of the axon initial segment by isoform-specific sodium channel targeting.', *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience*. Society for Neuroscience, 23(6), pp. 2306–13. doi: 10.1523/JNEUROSCI.23-06-02306.2003.
- Brannon, E. M. and Terrace, H. S. (1998) 'Ordering of the Numerosities 1 to 9 by Monkeys', *Science*, 282(5389), pp. 746–749. doi: 10.1126/science.282.5389.746.
- Campbell, J. I. D. (2005) *Handbook of mathematical cognition*. New York: Psychology Press. Available at: <https://psycnet.apa.org/record/2005-04876-000> (Accessed: 23 August 2019).
- Campi, K. L. and Krubitzer, L. (2010) 'Comparative studies of diurnal and nocturnal rodents: Differences in lifestyle result in alterations in cortical field size and number', *The Journal of Comparative Neurology*, 518(22), pp. 4491–4512. doi: 10.1002/cne.22466.
- Cantlon, J. F. and Brannon, E. M. (2005) 'Semantic congruity affects numerical judgments similarly in monkeys and humans.', *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. National Academy of Sciences, 102(45), pp. 16507–11. doi: 10.1073/pnas.0506463102.
- Catania, K. C. (2012) 'Evolution of brains and behavior for optimal foraging : A tale of two predators', 109, pp. 10701–10708. doi: 10.1073/pnas.1201885109.
- Catania, K. C., Leitch, D. B. and Gauthier, D. (2010) 'Function of the appendages in tentacled snakes (*Erpeton tentaculatus*).', *The Journal of experimental biology*. The Company of Biologists Ltd, 213(3), pp. 359–67. doi: 10.1242/jeb.039685.
- Charles Darwin (1859) *On the origin of species by means of natural selection, or preservation of favoured races in the struggle for life*. London: John Murray. Available at: <https://search.library.wisc.edu/catalog/9934839413602122/cite>.
- Chen, C.-H. *et al.* (2005) 'Hoxd13 expression in the developing limbs of the short-tailed fruit bat, *Carollia perspicillata*', *Evolution and Development*, 7(2), pp. 130–141. Available at: <http://www.gsd.lbl.gov/vista/index.shtml> (Accessed: 10 August 2019).
- Conaco, C. *et al.* (2012) 'Functionalization of a protosynaptic gene expression network', 109, pp. 10612–10618. doi: 10.1073/pnas.1201890109.

- Cretekos, C. J., Rasweiler, J. J. and Behringer, R. R. (2001) 'Comparative studies on limb morphogenesis in mice and bats: a functional genetic approach towards a molecular understanding of diversity in organ formation.', *Reproduction, fertility, and development*, 13(7–8), pp. 691–5. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11999322> (Accessed: 10 August 2019).
- Demb, J. B. *et al.* (1995) 'Semantic encoding and retrieval in the left inferior prefrontal cortex: a functional MRI study of task difficulty and process specificity.', *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience*, 15(9), pp. 5870–8. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/7666172> (Accessed: 23 August 2019).
- Emerson, R. W. and Cantlon, J. F. (2012) 'Early math achievement and functional connectivity in the fronto-parietal network', *Developmental Cognitive Neuroscience*, 2, pp. S139–S151. doi: 10.1016/j.dcn.2011.11.003.
- Enard, W. *et al.* (2009) 'A humanized version of Foxp2 affects cortico-basal ganglia circuits in mice.', *Cell*. Elsevier, 137(5), pp. 961–71. doi: 10.1016/j.cell.2009.03.041.
- Gelfand, J. R. and Bookheimer, S. Y. (2003) 'Dissociating neural mechanisms of temporal sequencing and processing phonemes.', *Neuron*, 38(5), pp. 831–42. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12797966> (Accessed: 23 August 2019).
- Goodson, J. L. and Kingsbury, M. A. (2011) 'Nonapeptides and the Evolution of Social Group Sizes in Birds', *Frontiers in Neuroanatomy*. Frontiers, 5, p. 13. doi: 10.3389/fnana.2011.00013.
- Goodson, J. L., Wilson, L. C. and Schrock, S. E. (2012) 'To flock or fight : Neurochemical signatures of divergent life histories in sparrows', 109. doi: 10.1073/pnas.1203394109.
- Herculano-Houzel, S. (2011) 'Not All Brains Are Made the Same: New Views on Brain Scaling in Evolution', *Brain, Behavior and Evolution*, 78(1), pp. 22–36. doi: 10.1159/000327318.
- Herculano-Houzel, S. (2012) 'The remarkable , yet not extraordinary , human brain as a scaled-up primate brain and its associated cost', 109, pp. 10661–10668. doi: 10.1073/pnas.1201895109.
- Hille, B. (1978) 'Ionic channels in excitable membranes. Current problems and biophysical approaches', *Biophysical Journal*. Cell Press, 22(2), pp. 283–294. doi: 10.1016/S0006-3495(78)85489-7.
- Hurst, J. A. *et al.* (1990) 'An extended Family with a Dominantly Inherited Speech Disorder', *Developmental Medicine & Child Neurology*, 32(4), pp. 352–355. doi: 10.1111/j.1469-8749.1990.tb16948.x.
- Iverson, J. M. and Thelen Hand, E. (1999) 'Hand, Mouth and Brain. The Dynamic Emergence of Speech and Gesture.', *Journal of Consciousness Studies*, 6, pp. 19–40. Available at: www.imprint-academic.com/jcs.
- Jackendoff, R. (1999) 'Possible stages in the evolution of the language capacity', *Trends in Cognitive Sciences*, 3(7), pp. 272–279. doi: 10.1016/S1364-6613(99)01333-9.
- Jacobs, L. F. (2012) 'From chemotaxis to the cognitive map : The function of olfaction', 109. doi: 10.1073/pnas.1201880109.
- Jacobs, L. F. and Schenk, F. (2003) 'Unpacking the cognitive map: the parallel map theory of hippocampal function.', *Psychological review*, 110(2), pp. 285–315. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12747525> (Accessed: 14 August 2019).
- Jarvis, E., Bruce, H. S. and Patel, N. H. (2012) 'Evolving specialization of the arthropod nervous system'. doi: 10.1073/pnas.1201876109.
- Jerison, H. (1973) 'Review: Evolution of the Brain and Intelligence', *Current Anthropology*. The University of Chicago Press Wenner-Gren Foundation for Anthropological Research, 16, pp. 403–426. doi: 10.2307/2741455.
- Jerison, H. J. (2011) 'What Fossils Tell Us about the Evolution of the Neocortex', *Evolution of Nervous Systems: A Comprehensive Reference*, 3, pp. 500–508. Available at: <http://brainmuseum.org/Specimens/index.html> (Accessed: 21 August 2019).
- Jerison, H. J. and Barlow, H. B. (1985) 'Animal Intelligence as Encephalization [and Discussion]', *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. The Royal Society London, 308(1135), pp. 21–35. doi: 10.1098/rstb.1985.0007.

- Kaas, J. H. (2012) 'Evolution of columns , modules , and domains in the neocortex of primates', 109, pp. 10655–10660. doi: 10.1073/pnas.1201892109.
- Kaas, J. H., Gharbawie, O. A. and Stepniewska, I. (2011) 'The organization and evolution of dorsal stream multisensory motor pathways in primates.', *Frontiers in neuroanatomy*. Frontiers Media SA, 5, p. 34. doi: 10.3389/fnana.2011.00034.
- Kaas, J. H. and Preuss, T. M. (2013) 'Human Brain Evolution', in *Fundamental Neuroscience*. Elsevier, pp. 901–918. doi: 10.1016/B978-0-12-385870-2.00042-1.
- Kole, M. H. P. *et al.* (2008) 'Action potential generation requires a high sodium channel density in the axon initial segment', *Nature Neuroscience*. Nature Publishing Group, 11(2), pp. 178–186. doi: 10.1038/nn2040.
- Krubitzer, L. A. and Seelke, A. M. H. (2012) 'Cortical evolution in mammals : The bane and beauty of phenotypic variability', 109, pp. 10647–10654. doi: 10.1073/pnas.1201891109.
- Laland, K. N., Odling-Smee, J. and Feldman, M. W. (2000) 'Niche construction, biological evolution, and cultural change.', *The Behavioral and brain sciences*, 23(1), pp. 131–46; discussion 146-75. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11303338> (Accessed: 23 August 2019).
- Liégeois, F. *et al.* (2011) 'Endophenotypes of FOXP2: Dysfunction within the human articulatory network', *European Journal of Paediatric Neurology*, 15(4), pp. 283–288. doi: 10.1016/j.ejpn.2011.04.006.
- Mcgowan, L. D. *et al.* (2012) 'Expansion , folding , and abnormal lamination of the chick optic tectum after intraventricular injections of FGF2', 109. doi: 10.1073/pnas.1201875109.
- Meunier, D. *et al.* (2009) 'Age-related changes in modular organization of human brain functional networks', *NeuroImage*, 44(3), pp. 715–723. doi: 10.1016/j.neuroimage.2008.09.062.
- Myers, P. (2008) *Hox Genes in Development: The Hox Code | Learn Science at Scitable*, *Nature Education*. Available at: <https://www.nature.com/scitable/topicpage/hox-genes-in-development-the-hox-code-41402> (Accessed: 7 August 2019).
- Newcomb, J. M. *et al.* (2012) 'Homology and homoplasy of swimming behaviors and neural circuits in the Nudipleura (Mollusca ', 109, pp. 10669–10676. doi: 10.1073/pnas.1201877109.
- Northcutt, R. G. (2012) 'Evolution of centralized nervous systems : Two schools of evolutionary thought', 109. doi: 10.1073/pnas.1201889109.
- Paulesu, E., Frith, C. D. and Frackowiak, R. S. J. (1993) 'The neural correlates of the verbal component of working memory', *Nature*, 362(6418), pp. 342–345. doi: 10.1038/362342a0.
- Peterson, K. J. *et al.* (2008) 'The Ediacaran emergence of bilaterians: congruence between the genetic and the geological fossil records', *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1496), pp. 1435–1443. doi: 10.1098/rstb.2007.2233.
- Pinker, S. (1994) *The language instinct*. New York, NY, US: William Morrow & Co. Available at: <https://psycnet.apa.org/record/1994-97282-000> (Accessed: 23 August 2019).
- Plotnick, R. E., Dombos, S. Q. and Chen, J. (2010) 'Information landscapes and sensory ecology of the Cambrian Radiation', *Paleobiology*, 36(2), pp. 303–317. doi: 10.1666/08062.1.
- Preuss, T. M. (2012) 'Human brain evolution : From gene discovery to phenotype discovery', 109, pp. 10709–10716. doi: 10.1073/pnas.1201894109.
- Richerson, P. J. and Boyd, R. (2005) *Not by genes alone : how culture transformed human evolution*. University of Chicago Press.
- van Rijzingen, I. M., Gispén, W. H. and Spruijt, B. M. (1995) 'Olfactory bulbectomy temporarily impairs Morris maze performance: an ACTH(4-9) analog accelerates return of function.', *Physiology & behavior*, 58(1), pp. 147–52. doi: 10.1016/0031-9384(95)00032-e.
- Rilling, J. K. and Insel, T. R. (1999) 'The primate neocortex in comparative perspective using magnetic resonance imaging', *Journal of Human Evolution*. Academic Press, 37(2), pp. 191–223. doi: 10.1006/JHEV.1999.0313.

- Romanski, L. M. (2012) 'Integration of faces and vocalizations in ventral prefrontal cortex : Implications for the evolution of audiovisual speech', 109, pp. 10717–10724. doi: 10.1073/pnas.1204335109.
- Spiteri, E. *et al.* (2007) 'Identification of the Transcriptional Targets of FOXP2, a Gene Linked to Speech and Language, in Developing Human Brain', *The American Journal of Human Genetics*, 81(6), pp. 1144–1157. doi: 10.1086/522237.
- Stanovich, K. E. (2004) *The Robot's Rebellion*. University of Chicago Press. doi: 10.7208/chicago/9780226771199.001.0001.
- Striedter, G. F. (2005) *Principles of brain evolution*. Sunderland, MA, US: Sinauer Associates. Available at: <https://psycnet.apa.org/record/2004-21314-000> (Accessed: 23 August 2019).
- Stuart, G. and Häusser, M. (1994) 'Initiation and spread of sodium action potentials in cerebellar purkinje cells', *Neuron*. Cell Press, 13(3), pp. 703–712. doi: 10.1016/0896-6273(94)90037-X.
- Sugita, Y. (2008) 'Face perception in monkeys reared with no exposure to faces.', *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. National Academy of Sciences, 105(1), pp. 394–8. doi: 10.1073/pnas.0706079105.
- Sur, M. and Rubenstein, J. L. R. (2005) 'Patterning and Plasticity of the Cerebral Cortex', *Science*, 310(5749), pp. 805–810. doi: 10.1126/science.1112070.
- Taniguchi, Y. (2014) 'Hox Transcription Factors: Modulators of Cell-Cell and Cell-Extracellular Matrix Adhesion', *BioMed Research International*, 2014, pp. 1–12. doi: 10.1155/2014/591374.
- Teramitsu, I. *et al.* (2004) 'Parallel FoxP1 and FoxP2 Expression in Songbird and Human Brain Predicts Functional Interaction', *Journal of Neuroscience*, 24(13), pp. 3152–3163. doi: 10.1523/JNEUROSCI.5589-03.2004.
- Watkins, K. E. *et al.* (2002) 'MRI analysis of an inherited speech and language disorder: structural brain abnormalities', *Brain*, 125(3), pp. 465–478. doi: 10.1093/brain/awf057.
- Whiten, A. (2011) 'The scope of culture in chimpanzees, humans and ancestral apes.', *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*. The Royal Society, 366(1567), pp. 997–1007. doi: 10.1098/rstb.2010.0334.
- Widmark, J. *et al.* (2011) 'Differential Evolution of Voltage-Gated Sodium Channels in Tetrapods and Teleost Fishes', *Molecular Biology and Evolution*. Narnia, 28(1), pp. 859–871. doi: 10.1093/molbev/msq257.
- Wilson, F., Scaldidhe, S. and Goldman-Rakic, P. (1993) 'Dissociation of object and spatial processing domains in primate prefrontal cortex', *Science*, 260(5116), pp. 1955–1958. doi: 10.1126/science.8316836.
- Yule, G. U. (1925) 'A Mathematical Theory of Evolution, Based on the Conclusions of Dr. J. C. Willis, F.R.S.', *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 213(402–410), pp. 21–87. doi: 10.1098/rstb.1925.0002.
- Zakon, H. H. (2012) 'Adaptive evolution of voltage-gated sodium channels :The first 800 million years', 109, pp. 10619–10625. doi: 10.1073/pnas.1201884109.
- Zorzi, M., Priftis, K. and Umiltà, C. (2002) 'Neglect disrupts the mental number line', *Nature*, 417(6885), pp. 138–139. doi: 10.1038/417138a.

8. Sažetak

Mozak je središnji organ centralnog živčanog sustava u kojemu signali iz svih dijelova tijela dobivaju smisao i značenje. Iz primljenih informacija, mozak šalje uputu tijelu kako da reagira u određenom okolišu, točnije kako da se ponaša. Evolucija mozga započela je prije više od 650 milijuna godina, tijekom perioda koje je obilovalo svim vrstama informacija te su životinje koje su ih mogle iskoristiti bolje preživljavale od onih koje nisu. Razvoju živčanog sustava pa tako i mozga, prethodio je nastanak neurona, stanica koje su podražljive te koje mogu prenositi akcijski potencijal. Hox geni su najbitnija skupina gena koja regulira formaciju mozga i leđne moždine kod kralježnjaka te je mutacijama u ovim genima došlo do razvoja naprednijih oblika mozgov koji su mogli obavljati više funkcija. Integracija signala iz osjetila, kao najbolja poveznica jedinice s okolišem, zauzima velika područja kore mozga. Što je osjetilo razvijenije i specifičnije, to će područje u mozgu zaduženo za primanje njegovih signala biti veće. Ljudi za razliku od ostalih sisavaca imaju najrazvijeniju koru mozga koja je podijeljena na više od 200 različitih područja zaslužnih za obavljanje specifičnih funkcija. Glavne funkcije mozga koje su evoluirale kod ljudi su mogućnost sporazumijevanja putem jezika i apstraktno razmišljanje koje nam omogućuje rješavanje kompliciranih matematičkih zadataka. Evolucija mozga omogućena je selekcijskim djelovanjem na ponašanje te je ona bila postupna, trajala je dugo polaganim usavršavanjem različitih komponenti te je u konačnici dala najsloženiji organ u tijelu – mozak.

9. Summary

The brain is the central organ of the central nervous system in which signals from all parts of the body gain meaning. From the information received, the brain sends instructions to the body how to react in a particular environment, more specifically how to behave. The evolution of the brain began more than 650 million years ago, during a period filled with all kinds of information, and animals that could use it survived better than those that couldn't. The development of the nervous system, including the brain, was preceded by the emergence of neurons, cells that can be stimulated and that can transmit action potential. Hox genes are the most important cluster of genes that regulate brain and spinal cord formation in vertebrates, and mutations in these genes have led to the development of more advanced brain forms that could perform multiple functions. The integration of the signals from the senses, as the best link between an individual and the environment, occupies large areas of the cerebral cortex. The more sophisticated and specific the sensory organ is, the area in the brain responsible for receiving its signals will be larger. Humans, unlike other mammals, have the most developed cerebral cortex, which is divided into more than 200 different areas that are responsible for specific functions. The main brain functions that have evolved in humans are the ability to communicate through language and abstract thinking that enables us to solve complicated mathematical problems. The evolution of the brain was made possible by a selective action on behavior, it was gradual, it lasted for a long time slowly perfecting various components, and ultimately it gave the most complex organ in the body - the brain.