

Paleoneurologie – studium evolučních procesů lidského mozku

Vladimír Blažek

Katedra antropologie, Fakulta filozofická ZČU Plzeň

blazek.vladimir@seznam.cz

Abstrakt

Přímo na základě paleoantropologických nálezů můžeme studovat pouze absolutní, příp. relativní zvětšování mozku. Rozvoj mozku se stal v evoluci člověka bezesporu jedním z klíčových aspektů vývoje a utváření člověka jako takového. Velikost mozku má pak počínaje vznikem rodu Homo exponenciálně vzrůstající průběh. I encefalizační kvocient $E.Q.$, beroucí v úvahu alometrický vztah tělesné velikosti a velikosti mozku, má podobný trend.

Udělat si bližší představu o evoluci mozku nám umožňují komparativní neuroanatomie a neurofyziologie, dále studium ontogeneze mozku (např. na základě koncepce radiálních jednotek při vytváření mozkové kůry), dědičnosti regulačních mechanismů (geny ASPM, mikrokefalinový komplex, geny FOXP) a další. Pro paleoneurologické studium nelze opominout hlubší znalost vyšších psychických funkcí, ale i poznatky etologie primátů apod.

V evoluci lidského mozku se uplatňovaly předchozí praeadaptivní strukturální a funkční změny (koncept zrcadlicích neuronů, přestavba zrakové korové oblasti, stavba gyru cinguli aj.). Zvětšování mozku bylo provázeno nejen zvětšováním rozsahu kůry koncového mozku, ale i diferenciací okrsků kůry, zvětšováním mozečku či rozšiřováním funkční plasticity ve vztahu k individualizaci během ontogeneze a spojitosti s kulturními adaptacemi.

Klíčová slova: *evoluce mozku, encefalizace, paleoneurologie*

Úvod

V rámci studia evoluce člověka zaujímá jedno z centrálních postavení problematika vývoje mozku a v návaznosti na ni vznik a vývoj lidských behaviorálních a kognitivních schopností. Přímo na základě kosterních pozůstatků můžeme sledovat jen velikost mozku u našich předků, a to ještě poměrně komplikovaně podle většinou neúplných lebek. Dříve se paleoantropologie musela s odhadem absolutní velikosti mozku spokojit. Postupně však začaly převažovat snahy o komplexnější poznání morfologických a funkčních změn mozku a různí autoři hledali možnosti komparativního srovnání zvláště s primáty. K tomu přistoupily moderní zobrazovací techniky v neurologických vědách a možnosti rekonstrukce vývojových vztahů pomocí genetických metod.

Prohloubila se také diskuze o vztahu biologických a socio-kulturních determinant ve vztahu k individuální ontogenezi.

Na uvedeném evolučně myšlenkovém základě a tím na pomezí biologických a humanitních oborů se ustálilo používání termínu „paleoneurologie“. O paleoneurologii se začalo hovořit již od 70. let minulého století (např. se jedná o přehledové články Piveteaua z r. 1962, Edingera z r. 1975 či Jerisona z r. 1976 – vyhledáno na <http://scholar.google.com/>), kdy se toto označení vztahovalo k obecnějším úvahám o evoluci mozku člověka (též Falk, 1987). Později se ve vztahu k paleoneurologii objevují články se specifitějším zaměřením (zvl. Bruner, 2003; Bruner, 2004). Škála studií o evoluci lidského mozku a jeho funkcích se v posledním období prudce rozšiřuje (i bez přímého přihlášení k paleoneurologii). Nejedná se však o jasně vymezenou vědeckou subdisciplínu, ale spíše o myšlenkové či tematické zaměření prací, ve kterých se autoři snaží využít nejrůznější zdroje pro odhalení a vysvětlení evolučních procesů lidského mozku.

Příspěvek předkládá stručný přehled nejdůležitějších témat odpovídajících tomu, co lze považovat za součást paleoneurologie.

Encefalizace

Nejnápadnějším a relativně snadno sledovatelným znakem člověka a zástupců homininní vývojové linie je velikost mozku. Svojí velikostí se zásadně lišíme od našich nejbližších příbuzných lidoopů, kteří mají kapacitu mozkovny kolem 450 cm³, což dosahuje maximálně 1/3 naší velikosti. K oddělení od šimpanzů došlo přibližně mezi 6 až 8 milióny let, přičemž se odhaduje rozdíl v genetické informaci mezi nimi a člověkem do 2%. Postupné zvětšování mozku můžeme sledovat v průběhu celé evoluce primátů a pochopitelně také pokračovalo po několik miliónů let v homininní, lidské vývojové linii. V období vzniku rodu *Homo* a jeho selektivní radiace před přibližně 2,5 milióny let dochází k prudšímu nárůstu velikosti mozku, který se u pozdních *Homo erectus* ještě umocňuje. Dá se říci, že závislost velikosti mozku na čase má téměř exponenciální charakter s rozšiřováním variability (rozevíráním rozpětí mezi minimem a maximem).

Je však známo, že velikost mozku savců úzce souvisí s celou řadou faktorů, nejvíce pak s tělesnou velikostí (nejčastěji vyjadřovanou hmotností). Na základě alometrického vztahu velikosti mozku a těla se dá vypočítat tzv. encefalizační kvocient E.Q., který ukazuje, kolikrát je mozek větší, než by vzhledem k tělesné velikosti měl být. I zde je jasný exponenciální růst, zdůrazněný ve vývojové etapě od *Homo erectus* k modernímu člověku (podrobně např. Aiello, Dean, 1990; přehled též Blažek, 2003). Je více hypotéz, které se snažily tento nárůst vysvětlit, přičemž je často zdůrazňovaná změna potravní strategie ve smyslu přechodu k všežravosti neboli využívání masité potravy. Jednou z posledních je hypotéza o oslabení žvýkacího aparátu na základě mutace genu MY16 (v období přechodu od *Homo ergaster* k *Homo erectus*) a tím umožnění zvětšování lebky (Stedman et al., 2004). Tyto aspekty sehrály jistě důležitou roli, ale bez vysvětlení na neuronální úrovni se jednalo o více méně podložené spekulace.

Rakicova koncepce radiálních jednotek (Rakic, 1995) a jejich významu pro zvětšování mozkové kůry dává těmto úvahám chybějící teoretický podklad. Základem teorie radiálních jednotek je zvětšování počtu tzv. zakladatelských buněk u vyspělých savců a zvláště možnost většího počtu jejich mitotického dělení, kdy jedna z dvou dceřiných buněk („mladý“ neuron) putuje podle výběžků radiálních glií do vznikající kůry a druhá se může dále dělit. Vlivy působící na četnost

těchto dělení (příp. diferencovaně v různých částech koncového mozku) ovlivňuje výsledný počet neuronů v kůře. Radiální glie tak umožňují organizaci a mechanismus opakovaného dělení zvětšování mozku (podrobněji Rakic, 2002). Se zvětšováním rozsahu kůry vznikla možnost jemnějšího rozlišení činnosti korových polí a složitější stavby mozku (Krubitzer, 2000). Mimo to se uplatňuje selektivní apoptóza (vymírání) neuronů (Rakic, 1999).

Uvedená teorie a důsledky pro expanzi velikosti mozku člověka včetně diferenciací okrsků kůry má nutně nějaký podmíněný základ; jinak řečeno muselo v evoluci dojít k výhodným mutacím genů regulujících tyto procesy a k jejich fixaci. Zatím jako nejvýznamnější se ukazují geny označované jako ASPM (abnormal spindle-like microcephaly associated gen) (Bond et al., 2002) a mikrokefalinový komplex MCPH1 až MCPH5 (Jackson et al., 2002). Jak nevhodná mutace genu ASPM, tak především genu MCPH5 vedou k primární mikrocefalii s až 70% redukcí velikosti mozku. To zřejmě znamená, že určité sekvence těchto genů, umožňující zvětšování mozku, byly pozitivně selektovány a staly se tak hlavní genetickou komponentou encefalizace v evoluci. Srovnání lidského genu ASPM s různými primáty ukázalo, že během vývoje přímých předků člověka došlo k většímu počtu změn (Kouprina et al., 2004), které měly zřejmě zásadní vliv na zvětšování mozku (Zhang, 2004; Wang, Su, 2004). Podobně lze doložit změny u mikrokefalinového komplexu (Evans et al., 2004). Při bližším studiu exprese těchto a dalších genů se ukazuje, že řídí velmi subtilní děje (např. ASPM tvorbu mikrotubulinových vláken) – z toho vyplývá, že i poměrně malé mutace, jejichž důsledkem je zásah do dělení a migrací neuronů, mohou vést ve svém důsledku k výrazné proliferaci neuronů a expanzi mozkové kůry.

Praeadaptivní změny mozku

Vedle kvantitativního nárůstu pochopitelně došlo k celé řadě strukturálních a funkčních změn mozku. Ze znalosti toho, co je pro člověka specifické, můžeme částečně usuzovat na význam těchto změn, ale současně nám může být vodítkem existence obdobných či shodných struktur u primátů. Jistě velmi významné pro rozvoj lidských kognitivních schopností byly praeadaptace v oblasti zpracování zrakových informací. V první řadě se jedná o vznik paralelního PARVO systému (a v rámci něho blob a interblob podsystému) vedle již dříve vytvořeného savčí MAGNO systému (podrobněji např. Koukolík, 2002). Vytvoření PARVO systému umožnilo vyšším primátům dokonalejší zrakové vnímání, a to konkrétně celkovou prostorovou orientaci, rozlišování předmětů a jejich umístění a orientaci v prostoru, jemné rozlišování barev, trojrozměrné vidění či rozlišení rychlosti pohybu (Barton, 1998), což se později ukázalo jako velmi výhodné i pro člověka.

Na úrovni společných předků šimpanze a člověka došlo k další reorganizaci zrakového analyzátoru v týlním laloku, který se projevil např. ve vytvoření gyrus cuneus (Holloway, Broadfield, Yuan, 2003)

Další významnou inovací byl vznik paralelní kontroly motoriky u vyšších primátů: objev tzv. zrcadlicích neuronů (mirror neurons) ve frontálních lalocích mozku (Pelegriano et al., 1992) má potenciální význam pro pochopení rozvoje kognitivních funkcí i u člověka. Zrcadlicí neurony se aktivují jednak vedle aktivace neuronů motorické oblasti při motorické (např. manipulační) aktivitě, ale také při pozorování téže aktivity, pokud ji vykonává jiný jedinec (Rizzolatti et al., 1996). Primárně zabezpečují kontrolu motoriky, ale v složitější podobě se podílejí i na abstrakci a zřejmě i řečových funkcích (Hurford, 2004). Ne exekučních funkcích včetně rozhodování se spolupodílí

některé oblasti gyrus cinguli a právě v tomto závitě (v jeho přední části) se vyskytují u lidoopů (Hominoidea), nejvíce u šimpanzů a samozřejmě člověka, specifické velké neurony (nazývané spindle-shaped cells – viz Koukolík, 2002).

Řeč je bez sporu zásadním fenoménem člověka, a to jak z hlediska biologické, tak socio-kulturní podmíněnosti. Motorické Brocovo centrum řeči je naznačeno na výlčích mozkovny již u raných zástupců Homo (Homo habilis). To samozřejmě ještě nedokazuje existenci článkované řeči, ale minimálně určité dispozice na úrovni mozku ano. Nedávný objev autozomálně dominantní vývojové verbální dyspraxie, podmíněné mutací genu FOXP2 (forkhead box P2), vnesl nový pohled i do problematiky vzniku a vývoje řeči (Lai et al., 2000). Gen FOXP2 je jedním z článků široké skupiny faktorů zajišťujících transkripci jiných genů a ovlivňujících migraci neuronů. Tento gen se konkrétně promítá do ontogenetického vývoje bazálních ganglií, kůry mozkové, hippkampu a talamu; obdobně s jinými efekty je tomu u genu FOXP1 či LIS1 nebo DCX. U lidského genu FOXP2 nacházíme odchylky vedoucí ke změně 2 aminokyselin a podle odhadu genetiků mohlo k příslušným mutacím dojít před 100 000 až 120 000 lety (maximálně před 200 000 lety), což je doba existence moderního člověka a jeho pozdější geografické a kulturní expanze z Afriky do celého světa a do nejrůznějších klimatických oblastí a ekologických nik. Většina autorů se domnívá, že tento gen byl rozhodující pro vznik řeči a na ni navazujících vyšších kognitivních schopností (např. Enard et al., 2002).

Vztah biologických a socio-kulturních determinant

Úzkou souvislost mezi složitou sociální organizací a komplexností chování na jedné straně a odlišnostmi mozku včetně velikosti mozečku, rozsahu kůry koncového mozku, činnosti mandloňových jader aj. dokumentuje více prací: Sawaguchi a Kudo (1990) upozornili na vývoj neokortexu podle sociální struktury u primátů; vztah chování a mozku analyzuje např. Rosenzweig (2003).

Pro pochopení souvislosti mezi evolucí, ontogenetickým vývojem a socio-kulturním prostředím má význam další zásadní koncepce, a to Mesulamova hypotéza neurokognitivních sítí (Mesulam, 1998). Podle ní jsou síťovitě propojeny různé funkční okrsky mozkové kůry, čímž vzniká holistický nový funkční celek (neurokognitivní síť) pro určité procesy, které spolu úzce souvisejí či na sebe navazují. Klasickým příkladem je řečová neurokognitivní síť, jejíž páteří je Wernickeova sluchová kůra spánkového laloku a Brocova motorická kůra čelního laloku a na niž navazují paměťové oblasti a oblasti pro syntax nebo pro lexikální a sémantickou složku řeči (Sakai, 2005). S utvářením nejen řečové neurokognitivní sítě souvisí plastičnost mozku, snad prohloubená u člověka jeho velikostí. U řečové sítě např. vidíme zapojení oblasti gyrus angularis na pomezí spánkového a temenního laloku, kam je přepojeno zpracování informací při čtení ze zrakové primární kůry (Horowitz, Braun, 2004; Syka, 2006). Toto doplnění řečové sítě nemůže být důsledkem nějaké selekce, neboť písmo vzniká až s rozvojem neolitických kultur a městských civilizací.

Jiným příkladem je také poměrně složitá neurokognitivní síť pro rozpoznávání obličeje a jeho dílčích komponent a výrazu. Na této obličejové síti se vedle primární zrakové kůry a konkrétně oblasti v dolním týlním laloku spolupodílí gyrus fusiformis na pomezí spánkového a týlního laloku (a mající zřejmě klíčovou roli v rozpoznávání obličeje), mandloňová jádra (amygdala) a prefrontální oblasti. Tato síť plní paralelně celou řadu konkrétních úkolů, zvl. analýzu mimiky a

jejím prostřednictvím emocionálního vyladění druhých, dále určování pohlaví, rozlišování příbuzných či odlišných jedinců apod. (přehled viz Blažek, 2006a; Blažek, 2006b).

Ukazuje se, že neurokognitivní sítě se utvářejí na určitém vrozeném základě v průběhu individuálního života. Tato plasticita mozku zřejmě odráží zkušenosti získané především během kritických vývojových period (Rosenzweig, 2003). Odráží se také v odlišné funkci a zapojení i rozsahu oblastí mozku podle pohlaví nebo vykonávané činnosti, což se různí podle socio-kulturních podmínek, v jejichž rámci se jedinec vyvíjí, učí a vzdělává. Obdobný význam jako neurokognitivní sítě má i funkční asymetrie obou mozkových hemisfér, resp. lateralita mozku (např. Stephen et al., 2003).

Závěry

Přímo na základě paleoantropologických nálezů můžeme studovat pouze absolutní, příp. relativní zvětšování mozku.

Nepřímo nám umožňují udělat si představu o evoluci mozku komparativní neuroanatomie a neurofyziologie, dále studium rané ontogeneze mozku, dědičnosti regulačních mechanismů, vyšších psychických funkcí, ale i etologie primátů apod.

V evoluci lidského mozku se uplatňovaly především: a) praeadaptivní strukturální a funkční změny; b) zvětšování mozku a diferenciací kůry; c) funkční plasticita a individualizace během ontogeneze v socio-kulturním kontextu.

Zvětšování mozku a struktura mozkové kůry se vyvíjely na základě selekce mutací genů ASPM, mikrokefalinového komplexu, FOXP2.

Literatura

- AIELLO, L.C., DEAN, M.C. 1990. *An Introduction to Human Evolutionary Anatomy*. Academic Press, London.
- BARTON, R.A. 1998. Visual specialization and brain evolution in primates. *Proc. of the Royal Society B: Biological Sciences* 265, s. 1933-1937.
- BLAŽEK, V. 2003. Velikost mozku v evoluci člověka. In Sládek, V., Galeta, P., Blažek, V. (eds.). *Evoluce a antropologie recentních populací. Sborník příspěvků panelu 21. kongresu SVU*. Nakl. Aleš Čeněk, Plzeň, s. 95-99.
- BLAŽEK, V. 2006a. Percepce obličeje ve vztahu utváření xenofobních postojů. In: Blažek, V., Budil, I. (eds.). *Biologická a sociální dimenze člověka*. Nakl. a vyd. Vlasta Králová, Plzeň, v tisku.
- BLAŽEK, V. 2006b. Percepce obličeje a „other-race-effect“. In *Sborník Kognice 2006*, v tisku.
- BOND, J., ROBERTS, E., MOCHIDA, G.H., HAMPSHIRE, D.J., SCOTT, S., ASKHAM, J.M., SPRINGELL, K., MAHADEVAN, M., CROW, Y.J., MARKHAM, A.F., WALSH, CH.A., WOODS, C.G. 2002. ASPM is a major determinant of cerebral cortical size. *Nature Genetics* 32, s. 316-320.

- BRUNER, E. 2003. Fossil traces of the human thought: paleoneurology and the evolution of the genus Homo. *Rivista Antropologia* 81, s. 29-56.
- BRUNER, E. 2004. Geometric morphometrics and paleoneurology: brain shape evolution in the genus Homo. *Journal of Human Evolution* 47, s. 279-303.
- ENARD, W., PRZEWORSKI, M., FISHER, S.E., LAI, G.S., WIEBE, V., KITANO, T., MONACO, A.P., PAABO, S. 2002. Molecular evolution of FOXP2, a gene involved in speech and language. *Nature* 418, s. 869-872.
- EVANS, P.D., ANDERSON, J.R., VALLENDER, E.J., CHOI, S.S., LAHN, B.T. 2004. Reconstructing the evolutionary history of microcephalin, a gene controlling human brain size. *Human Molecular Genetics* 13, s. 1139-1145.
- FALK, D. 1987. Hominid Paleoneurology. *Ann. Rev. Anthropol.* 16, s. 13-30.
- HOLLOWAY, R.L., BROADFIELD, D.C., YUAN, M.S. 2003. Morphology and Histology of Chimpanzee Primary Visual Striate Cortex Indicate That brain Reorganization Predated Brain Expansion in Early Hominid Evolution. *The Anatomical Record, Part A* 273A, s. 594-602.
- HORWITZ, B., BRAUN, A.R. 2004. Brain network interactions in auditora, visual and linqistic processing. *Brain and Language* 89, s. 377-384.
- HURFORD, J.R. 2004. Language beyond our grasp: What mirror neurons can, and cannot, do for language evolution. In Kimbrough, O.D., Griebel, U. (eds.). *Evolution of Communication Systems: A Comparative Approach*. MIT Press, Cambridge, s. 297-313.
- JACKSON, A.P., EASTWOOD, H., BELL, S.M., ADU, J., TOOMES, C., CARR, I.M., ROBERTS, E., HAMPSHIRE, D.J., CROW, Y.J., MIGHELL, A.J., KARBANI, G., JAFRI, H., RASHID, Y., MUELLER, R.F., MARKHAM, A.F., WOODS, C.G. 2002. Identification of Microcephalin, a Protein Implicated in Determining the Size of the Human Brain. *Am. J. Hum. Genet.* 71, s. 136-142.
- KOUKOLÍK, F. 2002. *Lidský mozek*. 2. vydání. Portál, Praha.
- KOUPRINA, N., PAVLICEK, A., MOCHIDA, G.H., SOLOMON, G., GERSCH, W., YOON, Y.H., COLLURA, R., RUVOLO, M., BARRETT, J.C., WOODS, C.G., WALSH, CH.A., JURKA, J., LARIONOV, V. 2004. Accelerated Evolution of the ASPM Gene Controlling Brain Size Begins Prior to Human Brain Expansion. *PLoS Biology* 2, s. 653-663.
- KRUBITZER, L.A. 2000. How Does Evolution Build a Complex Brain? *Evol. Develop. Biology Cerebral Cortex* 228, s. 206-226.
- LAI, C.S.L., FISHER, S.E., HURST, J.A., VARGHA-KHADEM, F., MONACO, A.P. 2000. A novel forkhead-domain gene is mutated in a severe speech and language disorders in twins. *J. Speech Hear Res.* 35, s. 1086-1094.
- MESULAM, M. 1998. From Sensation to Cognition. *Brain* 121, s. 1013-1052.
- PELLEGRINO, G. di, FADIGA, L., FOGASSI, L., GALLESE, V., RIZZOLATTI, G. 1992. Understanding motor events: a neurophysiological study. *Experimental Brain Research* 91, s. 176-180.
- RAKIC, P. 1995. A small step for the cell, a giant leap for mankind: a hypothesis of neurocortical expansion during evolution. *Trends Neurosci.* 18, s. 383-388.
- RAKIC, P. 1999. The Role of Cell Death in Regulating the Size and Shape of the Mammalian Forebrain. *Cerebral Cortex* 9, s. 621-626.
- RAKIC, P. 2002. Developmental and Evolutionary Adaptations of Cortical Radial Glia. *Cerebral Cortex* 13, s. 541-549.

- RIZZOLATTI, G., FADIGA, L., GALLESE, V., FORGASSI, L. 1996. Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Cognitive Brain Research* 3, s. 131-141.
- ROSENZWEIG, M.R. 2003. Effects of Differential Experience on the Brain and Behavior. *Developmental Neuropsychology* 24, s. 523-540.
- SAKAI, K.L. 2005. Language acquisition and brain development. *Science* 310, s. 815- 819.
- SAWAGUCHI, T., KUDO, H. 1990. Neocortical development and social structure in primates. *Biomedical and Life Sciences* 31, s. 283-289.
- STEDMAN, H.H., KOZYAK, B.W., NELSON, A., THESIER, D.M., SU, L.T., LOW, D.W., BRIDGES, CH.R., SHRAGER, J.B., MINUGH-PURVIS, N., MITCHELL, M.A. 2004. Myosin gene mutation correlates with anatomical changes in the human lineage. *Nature* 428, s. 415-418.
- STEPHAN, K.E., MARSHALL, J.C., FRISTON, K.J., ROWE, J.B., RITZL, A., ZILLES, K., FINK, G.R. 2003. Lateralized cognitive processes and lateralized task control in the human brain. *Science* 301, s. 384-386.
- SYKA, J. 2006. Řeč, hudba, písmo a vývoj lidského mozku. In Blažek, V.; Budil, I.T. *Biologická a sociální dimenze člověka* : [sborník příspěvků z interdisciplinárního symposia "Biologický a sociální determinismus ve vědách o člověku", Plzeň, 12.5.2006]. Plzeň : Katedra antropologie, Fakulta filozofická Západočeské univerzity, 2006.
- WANG, Y., SU, B. 2004. Molecular evolution of microcephalin, a gene determining human brain size. *Human Molecular Genetics* 13, s. 1131-1137.
- ZHANG, J. 2003. Evolution of the Human ASPM Gene, a Major Determinant of Brain Size. *Genetics* 165, s. 2063-2070.