

L'EVOLUCIÓ DEL CERVELL HUMÀ

COM L'AUGMENT DE LA PLASTICITAT CEREBRAL ENS VA CONVERTIR EN UNA ESPÈCIE CULTURAL

AIDA GÓMEZ-ROBLES i CHET C. SHERWOOD

Per què els humans són tan diferents d'altres espècies de primats? Què ens fa tan aptes per a crear llenguatges, art i música? Les especialitzacions en l'anatomia del cervell humà responsables dels nostres trets cognitius i conductuals únics han evolucionat en un període de temps molt curt (entre sis i vuit milions d'anys). Evidències recents suggereixen que, junt amb un augment en la grandària i la reorganització del cervell, la plasticitat cerebral també pot tenir un paper important en la història evolutiva de la nostra espècie. La plasticitat és la propensió del cervell a ser modelat per influències externes, incloent-hi el context ecològic, social i cultural. L'impacte d'aquestes influències ambientals sobre el desenvolupament del comportament humà es coneix des de fa temps, però només recentment els científics han començat a descobrir que el cervell humà és més plàstic que els dels nostres parents pròxims.

Paraules clau: gens, ambient, desenvolupament, altricialitat, epigenètica.

■ INTRODUCCIÓ

Els humans i els ximpanzés són sorprenentment semblants en termes genètics. Comparteixen prop del 98 % de seqüències codificants d'ADN. A més, els humans i els ximpanzés comparteixen la major part de la seua història evolutiva. Només van divergir fa entre sis i vuit milions d'anys. Aquesta proximitat genètica i evolutiva contrasta notablement amb les clares diferències conductuals i cognitives entre els humans i els ximpanzés, els nostres parents vius més pròxims junt amb els bonobos. Aquestes diferències es basen en modificacions anatòmiques que han evolucionat després de la divergència entre ximpanzés i humans a partir del seu avantpassat comú. No obstant això, els cervells no fossilitzen, per la qual cosa es fa difícil estudiar l'evolució cerebral en espècies d'hominins fòssils. Per a evitar aquest problema, els científics poden comparar els cervells humans i els de ximpanzés i altres animals per a aprofundir en les característiques cerebrals que fan única la nostra espècie. Aquests estudis s'han centrat en la grandària i la reorganització del cervell, i destaquen

que l'evolució humana es va caracteritzar per la tripliació de les dimensions del cervell i per una expansió desmesurada de les àrees d'associació frontal i parietal del còrtex cerebral (figura 1). No obstant això, estudis més recents s'han centrat en altres propietats del cervell.

Entre aquestes, considerem que la plasticitat és especialment important perquè confereix als individus l'habilitat d'adaptar-se a entorns concrets i ofereix una base per als processos d'evolució conductual i cultural que són tan importants per a la nostra espècie. En aquest article hem revisat i sintetitzat l'evidència disponible sobre l'evolució de la plasticitat del cervell en humans, centrant-nos en estudis comparatius d'humans i ximpanzés i en l'avaluació del registre fòssil d'hominins, incloent-hi l'evidència paleontològica i les dades paleogenètiques.

«LA GRANDÀRIA DEL CERVELL EN ELS NOUNATS HUMANS REPRESENTA NOMÉS UNA QUARTA PART DE LA GRANDÀRIA DEL CERVELL D'UN ADULT, MENTRE QUE EN XIMPAZÉS I ORANGUTANS ÉS APROXIMADAMENT UNA TERCERA PART»

■ ESTUDIS COMPARATIUS DE L'EVOLUCIÓ DE LA PLASTICITAT DEL DESENVOLUPAMENT

En comparació amb altres mamífers, el ritme de desenvolupament dels primats es considera relativament pre-

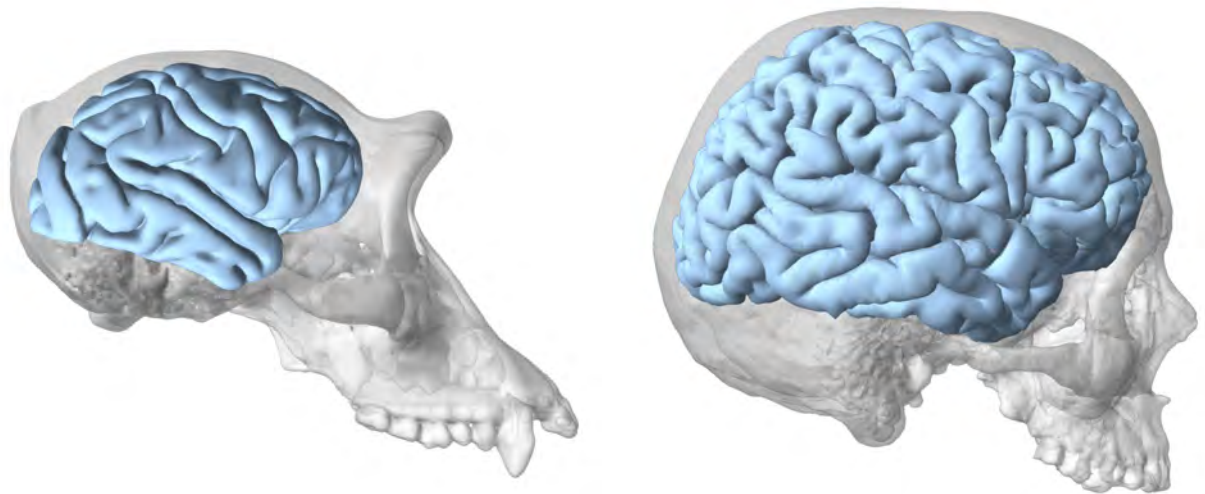


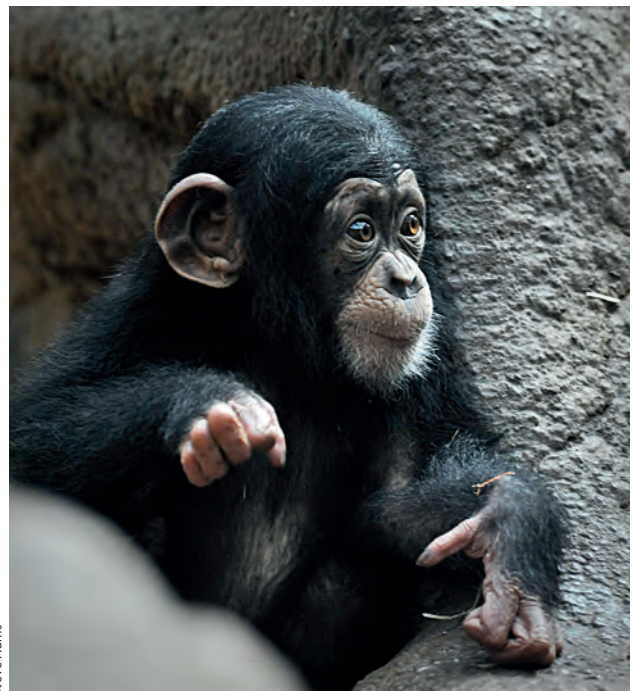
Figura 1. Diferències en la grandària i l'anatomia del cervell entre ximpanzés i humans. La grandària del cervell està determinada en gran mesura pels gens en ambdues espècies, mentre que els patrons de solcs també estan determinats genèticament en ximpanzés, però no tant en humans.

Models cranials per cortesia de José Manuel de la Cuétara.

coç; és a dir, les cries naixen després d'un llarg període de gestació amb unes conductes i una mobilitat relativament avançades i madures (figura 2). No obstant això, els humans som secundàriament altricials (Portmann, 1969), la qual cosa significa que naixem en un estat relativament immadur en comparació amb altres primats. L'altricialitat és evident en humans, ja que la independència de les cries és relativament lenta i requereixen una major atenció i cura parental (figura 3). Aquest subdesenvolupament neonatal inicial es pot mesurar d'acord amb diferents variables. La duració de la gestació en humans és d'aproximadament 270 dies, molt semblant a la duració de la gestació observada en goril·les i orangutans (265 i 270 dies, respectivament) i sis setmanes més llarga que el període corresponent en ximpanzés (230 dies) (Sacher i Staffeldt, 1974).

En termes absoluts, els nounats humans són al voltant de dues vegades més grans que els simis, el que inclou tant la grandària corporal com la cerebral (taula 1). Per tant, l'afirmació que els humans són secundàriament altricials no es basa en la duració de la gestació o la grandària absoluta del cos o el cervell. La mitjana del pes corporal dels humans nounats és un 5,6% del pes corporal adult, que també és major en comparació amb la proporció observada en els grans simis: 3,4% en ximpanzés, 1,2% en goril·les i 4,1% en orangutans, d'acord amb les dades de Sacher i Staffeldt (1974). Al contrari, la grandària del cervell en els nounats humans representa només una quarta part de la grandària del cervell d'un adult, mentre que en ximpanzés i orangutans la grandària del cervell dels nounats és aproximadament una tercera part de la grandària del cervell d'un adult, i els goril·les naixen amb un cervell d'aproximadament la meitat del seu volum adult (taula 1).

«LES ANÀLISIS DE GRANS MOSTRES DE RESSONÀNCIES MAGNÈTIQUES DE CERVELLS HUMANS I DE XIMPANZÉS HAN DEMOSTRAT QUE L'ORGANITZACIÓ CORTICAL NO TÉ UNA FORTA DETERMINACIÓ GENÈTICA EN HUMANS, COM SÍ QUE OCORRE EN XIMPANZÉS»



Steve Hams

Espècie	Temps de gestació	Pes del cervell neonatal	Pes corporal neonatal	Pes del cervell adult	Pes corporal adult	Pes del cervell neonatal/adult	Pes corporal neonatal/adult
Gibó	210 dies	65 g	400 g	102 g	5.500 g	63,72%	7,27%
Orangutan	270 dies	129 g	1.500 g	343 g	36.900 g	37,61%	4,06%
Goril·la	265 dies	227 g	1.750 g	406 g	140.000 g	55,91%	1,25%
Ximpanzé	230 dies	128 g	1.560 g	360 g	45.000 g	35,55%	3,47%
Humans	270 dies	335 g	3.660 g	1.300 g	65.000 g	25,77%	5,63%

Dades de Sacher i Staffeldt (1974)

Taula 1. Variació en el pes corporal i cerebral entre simis nounats i adults.

L'altricialitat en la grandària relativa del cervell es reflecteix també en característiques neurològiques i de comportament, que tampoc són madures en els humans en nàixer (Portmann, 1969). En termes anatòmics, s'ha demostrat que els patrons principals de solcs (el patró de replers característic del cervell) ja estan establerts en nàixer, però els solcs secundaris i terciaris, que estan relacionats amb patrons regionals d'expansió cortical, continuen la seua formació després del naixement (Hill et al., 2010). A escala microestructural, la major part del procés de neurogènesi (la producció de neurones) i de migració cortical està complet en nàixer, per la qual cosa l'estructura laminar típica del còrtex cerebral està establida

en acabar l'embaràs. Les primeres connexions sinàptiques es formen durant el primer trimestre de desenvolupament prenatal, però són connexions transitòries que més avant donaran lloc a circuits madurs (Tau i Peterson, 2009).

**«EL RITME DE
DESENVOLUPAMENT DELS
PRIMATS ES CONSIDERA
RELATIVAMENT PRECOÇ:
LES CRIES NAIXEN
DESPRÉS D'UN LLARG
PERÍODE DE GESTACIÓ AMB
UNES CONDUCTES I UNA
MOBILITAT RELATIVAMENT
AVANÇADES I MADURES»**

En el moment del naixement, l'arborització dendrítica i la sinaptogènesi (la formació de sinapsi o connexions entre neurones), que més tard s'estendran durant el període inicial de la vida postnatal, es produeixen a la màxima velocitat. L'excés de neurones i de connexions sinàptiques formades durant el desenvolupament primerenc s'eliminarà més tard mitjançant un procés de «poda». La poda sinàptica i neuronal és en essència una reorganització dels circuits locals i d'associació que facilita la integració d'informació

entre dominis corticals. La mielinització, el procés pel qual les cèl·lules glials embolcallen els àxons de les neurones per formar múltiples capes de membrana cel·lular glial, augmenta la velocitat i fidelitat amb què es transmet informació. També és essencial per a permetre la sincronització de l'activitat neuronal en el processament sensorial i la cognició. En el moment en què naixen els humans, el teixit cerebral predominant és la matèria blanca sense mielinitzar i la proporció del volum total del cervell que conté matèria blanca mielinitzada és tan sols un 5% (Tau i Peterson, 2009). El desenvolupament altricial de la nostra espècie implica que l'establiment primerenc de la connectivitat ocorre durant un període crític durant el qual estem exposats a una gran variabilitat social i ambiental. Això podria ser especialment important per a aconseguir fites de desenvolupament que típicament ocorren en el període inicial de la vida, com les primeres paraules.

Diversos estudis comparatius han descrit diferències entre espècies en l'anatomia cortical que poden estar relacionades amb la plasticitat. Aquests estudis han mostrat algunes similituds en els patrons de



Figura 2. Les cries de primats no humans naixen amb una mobilitat relativament avançada. El seu ritme de desenvolupament es considera precoç en comparació amb el d'humans i altres mamífers. A dalt, un grup de ximpanzés i, a l'esquerra, una cria.

desenvolupament postnatal de la distribució neuronal i la morfologia dendrítica en àrees prefrontals de ximpanzés i humans. L'estudi dels patrons de sinaptogènesi en ximpanzés en desenvolupament també ha mostrat que, de manera semblant als humans, la densitat de sinapsi en ximpanzés aconsegueix el punt màxim durant el període juvenil, seguit d'un període posterior de poda sinàptica dependent de l'entorn que condueix a la formació de circuits neuronals i comportaments adults (Bianchi et al., 2013). No obstant això, s'ha demostrat que la mielinització neocortical s'allarga més en el desenvolupament dels humans que en els ximpanzés. Aquests arriben a nivells de mielinització adults quan assoleixen la maduresa sexual, mentre que la mielinització s'allarga en humans fins a l'adolescència tardana (Miller et al., 2012). Aquesta maduració prolongada en els humans podria ser producte dels canvis del desenvolupament que ocorren en etapes anteriors de la vida, o d'una adaptació concreta relacionada amb una major refinació en les funcions cognitives i executives que caracteritzen la transició de l'adolescència al començament de l'edat adulta en humans (Miller et al., 2012). Canvis fonamentals en la presa de decisions i la regulació d'emocions ocorren durant aquesta etapa en la vida dels humans, però no hi ha dades comparables per a determinar si altres primats pateixen canvis semblants en el seu desenvolupament de la cognició durant el període final de desenvolupament pre-adult.

Les anàlisis de grans mostres de ressonàncies magnètiques de cervells humans i de ximpanzés han demostrat que l'organització cortical no té una forta determinació genètica en humans, com si ocorre en ximpanzés. Aquesta diferència apunta a un major nivell d'influència de l'entorn en l'organització cortical en humans (Gómez-Robles, Hopkins, Schapiro i Sherwood, 2015). Esta feble heretabilitat genètica en humans és especialment marcada en les àrees d'associació, que també mostren la major expansió des del naixement fins l'edat adulta i durant l'evolució dels primats (Hill et al., 2010). Curiosament, alguns estudis han trobat una correlació entre els canvis en aquestes mateixes àrees i els resultats d'alguns tests cognitius que reflecteixen la funció intel·lectual (Fjell et al., 2015).

L'estudi de petites mostres longitudinals de ressonàncies magnètiques de ximpanzés ha proporcionat informació addicional rellevant per a estudiar la plasticitat del desenvolupament (Sakai et al., 2012). Els



Figura 3. Els humans naixen en un estat relativament immadur en comparació amb altres primats i necessiten una major atenció parental.

**«DIVERSOS ESTUDIS
COMPARATIUS HAN DESCRIT
DIFERÈNCIES ENTRE
ESPÈCIES EN L'ANATOMIA
CORTICAL QUE PODEN
ESTAR RELACIONADES AMB
LA PLASTICITAT»**

increments en el volum cerebral mostren un curs prolongat tant en ximpanzés com en humans, però només els humans es caracteritzen per un increment molt més ràpid en el volum de matèria blanca en la infància primerenca (Sakai et al., 2012). Això suggereix que els canvis dinàmics del desenvolupament observats en el teixit cerebral humà, que estan relacionats amb la creació de

connexions neuronals, podrien haver sorgit després de la separació entre ximpanzés i humans del seu avantpassat comú.

**■ EL REGISTRE FÒSSIL I L'EVOLUCIÓ DE LA
PLASTICITAT DEL CERVELL HUMÀ**

L'estudi de l'evolució de la plasticitat del cervell en homínins és un gran repte a causa la naturalesa fragmentària del registre fòssil i al fet que els teixits blans no es preserven. En conseqüència, la paleoantropologia ha

estudiat aquesta qüestió mitjançant anàlisi de l'evolució del desenvolupament inferit a partir dels canvis en el volum endocranial i altres indicadors de creixement. Generalment s'accepta que el canvi cap a un patró del desenvolupament més altricial observat en l'evolució dels hominins està relacionat amb un augment en el nivell de plasticitat cerebral a causa del creixement i maduració del cervell al llarg d'un període més llarg de temps (Hublin, Neubauer i Gunz, 2015). No obstant això, la plasticitat no s'ha estudiat directament en motlles endocranials d'hominins. L'estudi dels patrons de desenvolupament en hominins s'enfronta a importants reptes, en particular a la falta d'acord respecte a quan va sorgir el patró altricial humà modern. Així mateix, els processos de creixement, la seua duració i ritme són extraordinàriament difícils d'analitzar en mostres que no són representatives de tot el període de desenvolupament. Hi ha molt poques restes endocranials d'infants i joves hominins.

Diversos autors han suggerit dues classes principals de limitacions per a explicar l'evolució inicial de l'altricialitat humana: limitacions obstètriques (Rosenberg, 1992) o metabòliques (Dunsworth, Warrener, Deacon, Ellison i Pontzer, 2012). Ambdós tipus de restriccions estan relacionades amb l'evolució d'un cervell progressivament més gran que, en combinació amb el canal del part reduït típic dels hominins bípedes, planteja limitacions espacials durant el part (Rosenberg, 1992), o que requereix grans quantitats d'energia que la mare no pot proporcionar, truncant així la gestació (Dunsworth et al., 2012). En ambdós models, l'evolució d'un patró de desenvolupament altricial està relacionada amb l'augment de la grandària del cervell en els hominins. En conseqüència, és probable que els australopitecs i altres hominins primerencs amb cervells relativament petits i configuracions corporals diferents de les modernes mostraren un patró de desenvolupament més precoç, semblant al que caracteritza les espècies vives de grans simis. Es podria inferir que espècies d'hominins amb una grandària cerebral comparable a la dels humans moderns, com els neandertals i, possiblement, l'últim avantpassat comú dels neandertals i els humans moderns, haurien mostrat un patró altricial de desenvolupament i de creixement cerebral. No obstant això, alguns autors han observat que el patró de desenvolupament postnatal primerenc difereix substancialment entre neandertals i humans moderns; aquests últims mostren una

fase de globulització que no s'observa en els primers (Gunz, Neubauer, Maureille i Hublin, 2010). Els factors funcionals relacionats amb la reorganització del lòbul parietal superior en els humans moderns podrien estar darrere d'aquestes diferències (Bruner, De la Cuétara i Holloway, 2011; Gunz et al., 2010), però s'ha suggerit també que l'adquisició d'aquesta forma globular pot ser el resultat d'interaccions genètiques generalitzades entre diversos elements del complex craniofacial (Martínez-Abadías et al., 2012).

La determinació del patró de desenvolupament d'espècies amb una grandària cerebral intermèdia entre la dels humans moderns i la dels grans simis, com *Homo erectus*, és més complicada. Mentre que alguns investigadors han estimat que el patró de desenvolupament cerebral postnatal d'*Homo erectus* estava en un punt intermedi entre el dels ximpanzés i el dels humans moderns, altres suggereixen que el seu patró de desenvolupament estava dins del rang de variació d'*Homo sapiens* (revisat en Hublin et al., 2015). És difícil escollir entre una d'aquestes dues hipòtesis perquè les dues s'enfronten a inconvenients

semblants. En primer lloc, la majoria d'inferències en relació amb els patrons de desenvolupament d'*Homo erectus* es basen en l'estudi d'un sol espècimen, el nen de Mojokerto. Com que el ritme de creixement del cervell s'estima basant-se en la proporció de la grandària cerebral adulta que havia assolit aquest nen en el moment de la seua mort, les inferències depenen críticament de la seua edat, que es calcula entre un i vuit anys. En segon lloc, els pa-

trons de desenvolupament sovint s'estimen a partir de comparacions entre la grandària endocranial infantil i adulta, la qual cosa ofereix una estimació massa general del ritme i la duració del creixement cerebral i no pot oferir informació sobre els mecanismes cel·lulars i moleculars de desenvolupament, incloent-hi els processos de creixement axonal i dendrític, la sinaptogènesi i la poda sinàptica i neuronal que subjau a l'establiment dels circuits neuronals, la mielinització o el replegament del neocòrtex. En tercer lloc, una altra font de discrepància correspon a l'edat geològica del nen de Mojokerto, que s'estima entre 1,2 i 1,8 milions d'anys. Encara que aquesta variació és notable per si mateixa i té conseqüències importants per a les inferències sobre el desenvolupament, certament correspon a un representant primerenc d'*Homo erectus*, el rang temporal del qual s'estima entre fa 1,8 milions

«ELS CANVIS DINÀMICS DEL DESENVOLUPAMENT OBSERVATS EN EL TEIXIT CEREBRAL HUMÀ PODRIEN HAVER SORGIT DESPRÉS DE LA SEPARACIÓ ENTRE XIMPANZÉS I HUMANS DEL SEU AVANTPASSAT COMÚ»

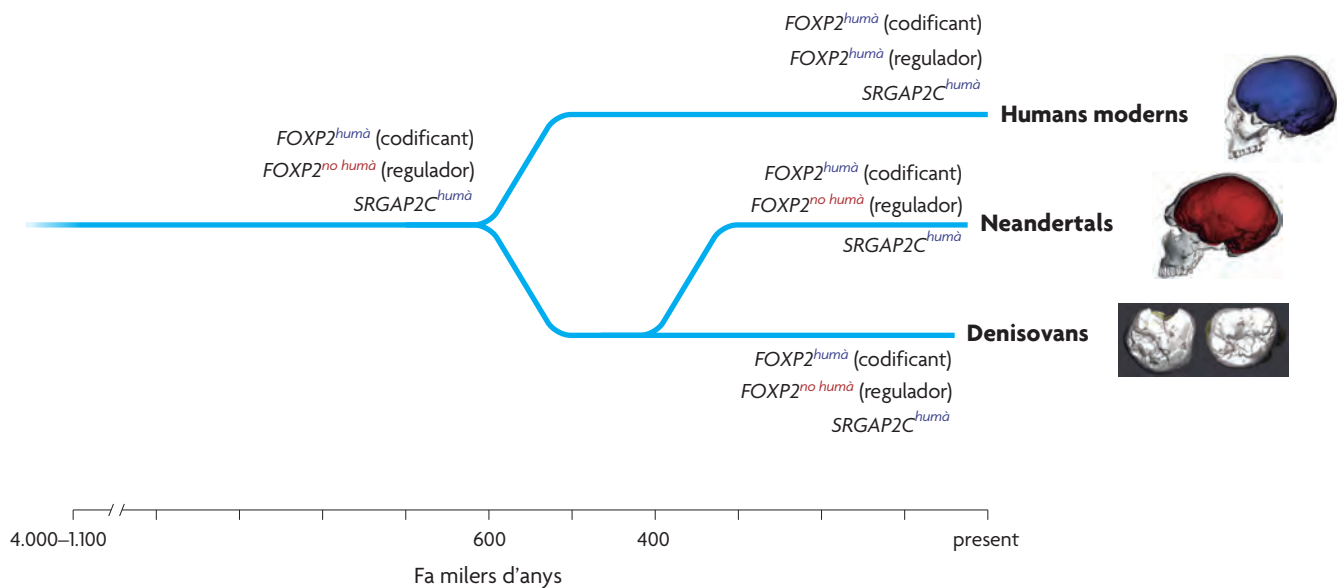


Figura 4. Evolució de gens relacionats amb la plasticitat inferits a partir d'ADN antic. Els canvis en la seqüència de FOXP2 típics dels humans moderns també es troben en els neandertals i els denisovans, mentre que els canvis en la seua regulació semblen ser únics dels humans moderns. Les tres espècies comparteixen els canvis en l'evolució de formes paralògues de SRGAP2.

d'anys i menys de 100.000 anys. Per a complicar més aquest escenari, hi ha una tendència cap a l'increment de la grandària del cervell entre els primers i els últims *Homo erectus*, motiu pel qual no es pot bandejar una modificació gradual en els patrons de desenvolupament durant l'evolució d'*Homo erectus*.

Els canvis en el desenvolupament tardà també poden tenir un efecte en la plasticitat cerebral. El període estès de desenvolupament cerebral observat en *Homo sapiens* ofereix una oportunitat addicional per a la maduració cerebral dependent de l'entorn durant l'adolescència i el començament de l'edat adulta, durant el qual ocorren processos importants com la mielinització (Miller et al., 2012) i la poda continuada de les espines sinàptiques en el còrtex prefrontal (Petanjek et al., 2011). És d'esperar que aquest període de maduració cerebral prolongat compleixca un paper menys crític que el període postnatal inicial en l'augment de la plasticitat cerebral, ja que durant el període inicial és quan tenen lloc els processos més importants de creixement cerebral i establiment de dominis corticals. No obstant això, s'ha suggerit que el període d'adolescència és important en l'adquisició d'habilitats socials i en l'establiment de formes adultes de llenguatge i comunicació,

així com en l'adquisició d'habilitats adultes relacionades amb la cerca d'aliment (Schuppli et al., 2012).

Els estudis sobre la història vital de les espècies d'hominins es basen majoritàriament en inferències a partir del desenvolupament dental. A més de ser molt abundants i estar molt ben conservades en el registre fòssil, les dents són menys sensibles que altres teixits a les pertorbacions relacionades amb el desenvolupament i a pertorbacions ecològiques a curt termini; per això són útils per a inferir patrons de maduració a partir de la microestructura dental, la seua seqüència temporal i d'erupció. Aquests estudis dentals han mostrat que alguns aspectes del patró de desenvolupament típic de la nostra espècie podrien haver sorgit fa prop d'un milió d'anys (Bermúdez de Castro et al., 2010), però altres estudis han mostrat diferències subtils en el patró de desenvolupament entre els neandertals i els humans moderns (Smith et al., 2010) que podrien estar relacionades amb diferències en la plasticitat cerebral.

«L'ESTUDI DELS PATRONS DE DESENVOLUPAMENT EN HOMININS S'ENFRONTA A IMPORTANTS REPTES, EN PARTICULAR A LA FALTA D'ACORD PEL QUE FA A QUAN VA SORGIR EL PATRÓ ALTRICIAL HUMÀ MODERN»

■ INFERÈNCIES A PARTIR DE L'ADN ANTIC

La informació sobre l'evolució de la plasticitat cerebral també es pot adquirir mitjançant l'estudi d'ADN antic,

comparant el genoma d'humans moderns, neandertals i denisovans. Tot i que recentment s'ha obtingut ADN mitocondrial i nuclear d'alguns hominins del Plistocè mitjà, la informació paleogenòmica sobre aquests hominins encara és massa limitada com perquè s'inclouga en aquesta comparació. Entre els gens que mostren canvis específics dels humans, n'hi ha que tenen a veure amb el creixement i el desenvolupament cerebral. En particular, diversos estudis han demostrat que la versió humana de *FOXP2*, un gen la mutació del qual està relacionada amb trastorns greus de la parla, augmenta la plasticitat en els circuits del còrtex i el cos estriat quan s'expressa en ratolins (Enard et al., 2009). La versió humana d'aquest gen, que difereix de la del ximpanzé, també s'ha trobat en neandertals i denisovans, el que indica que les tres espècies poden haver compartit les formes de plasticitat cerebral associades amb la versió humana de *FOXP2* (figura 4). No obstant això, altres estudis han suggerit que, encara que alguns canvis en la seqüència de *FOXP2* podrien haver evolucionat abans de la divergència de neandertals, denisovans i humans moderns, determinats canvis en la regulació d'aquest gen podrien ser únics dels humans moderns (Maricic et al., 2013).

SRGAP2, un gen implicat en el desenvolupament neocortical, també pot haver jugat un paper clau en l'evolució de la plasticitat del cervell humà. Aquest gen ha patit dues duplicacions després de la divergència entre ximpanzés i humans. Una d'aquestes duplicacions, designada *SRGAP2C*, s'expressa en el cervell humà en desenvolupament, on dimeritza amb la forma ancestral de *SRGAP2*, inhibint la seua funció. Aquesta inhibició subjau a certs canvis de desenvolupament neuronal específics dels humans relacionats amb la plasticitat cerebral, incloent-hi la neotènia durant la maduració de les espines sinàptiques. Aquesta duplicació va ocórrer fa entre dos i tres milions d'anys (Dennis et al., 2012), coincidint aproximadament amb l'aparició del gènere *Homo*, en què s'observa una expansió neocortical continuada i una intensificació de la manufactura generalitzada d'eines. D'acord amb aquesta estimació, els mateixos investigadors han demostrat que tant els neandertals com els denisovans presentaven les mateixes duplicacions que els humans (Dennis et al., 2012). Com en el cas de l'evolució de *FOXP2*, espècies diferents del gènere *Homo* semblen haver compartit aspectes específics de la plasticitat cerebral relacionats

amb l'evolució de les formes paràlogues de *SRGAP2* (figura 4).

La regulació epigenètica està influïda per diversos factors, incloent-hi efectes estocàstics, genètics i ambientals. Per tant, l'estudi de l'epigenoma és una nova i prometedora eina per a avaluar l'evolució de la plasticitat cerebral. La metilació de la citosina és un dels marcadors epigenètics més coneguts, i sovint s'associa amb el silenciament genètic. Diversos estudis recents han utilitzat el procés natural de degradació de citosines metilades i no metilades per a inferir els mapes de metilació en denisovans i neandertals (Gokhman et al., 2014), per als quals existeix informació detallada del seu genoma. La comparació dels epigenomes de neandertals, denisovans i humans moderns ha mostrat regions amb diferents nivells de metilació que són especialment comunes en gens relacionats amb el cervell (Gokhman et al., 2014).

En un principi podria semblar que aquesta observació protegeix la conclusió que hi ha diferències en la plasticitat cerebral entre aquestes espècies. No obstant això, aquests resultats són difícils d'interpretar considerant les dificultats intrínseques d'estudiar la variació epigenètica en un context paleoantropològic. Els patrons de metilació de l'ADN són específics per al tipus de cèl·lula i l'etapa de desenvolupament. Com que els mapes de metilació en neandertals i denisovans s'han obtingut a partir de teixit ossi, és difícil saber com es pot extrapol·lar l'empremta epigenètica observada al teixit cerebral en desenvolupament. Els mapes de metilació en neandertals i denisovans poden representar empremtes epigenètiques individuals i específiques dels ossos, però la seua utilitat per a fer llum sobre la complexitat dels canvis epigenètics durant el desenvolupament de diferents òrgans és limitada.

■ OBSERVACIONS FINALS

Cada vegada hi ha més proves que una de les especialitzacions clau del cervell humà és l'alt grau de plasticitat de què gaudeix. Els estudis comparatius amb grans simis mostren que els cervells humans són substancialment més plàstics que els dels nostres parents vius més pròxims. Les anàlisis paleontològiques i paleogenètiques, però, mostren que altres espècies fòssils del nostre arbre evolutiu, com els neandertals i els denisovans, poden haver compartit certs aspectes d'aquesta plasti-

«LA INFORMACIÓ SOBRE L'EVOLUCIÓ DE LA PLASTICITAT CEREBRAL TAMBÉ ES POT ADQUIRIR MITJANÇANT L'ESTUDI D'ADN ANTIC, COMPARANT EL GENOMA D'HUMANS MODERNS, NEANDERTALS I DENISOVANS»



Fotografia: Alex González Bañón

Lidó Rico. *Brillant*, 2016. Sèrie «Genoarquitectures». Resina de polièster, 12x15x10 cm.

ciat cerebral amb els humans moderns. Un alt nivell de plasticitat pot ser el resultat indirecte de la selecció pels parts primerencs en espècies d'hominins amb una grandària cerebral major, la qual cosa representa límits obstètrics i metabòlics que es poden relaxar donant a llum cries immadures amb un cervell que es desenvoluparà després del naixement i sota la influència de nombroses influències ambientals, socials i culturals. Diferents estudis han mostrat que aquestes influències poden modelar l'anatomia cerebral i el comportament. Un cervell plàstic pot utilitzar l'experiència externa de forma més eficient per a formar els circuits neuronals que són responsables del comportament, per la qual cosa la plasticitat cerebral pot servir com a enllaç entre l'evolució biològica i l'evolució cultural. ☉

**«CADA VEGADA HI HA
MÉS PROVES QUE UNA
DE LES ESPECIALITZACIONS
CLAU DEL CERVELL HUMÀ
ÉS EL SEU ALT GRAU
DE PLASTICITAT.
ELS CERVELLS HUMANS
SÓN SUBSTANCIALMENT
MÉS PLÀSTICS QUE
ELS DELS NOSTRES
PARENTS VIUS MÉS
PRÒXIMS»**

REFERÈNCIES

- Bermúdez de Castro, J. M., Martín-Torres, M., Prado, L., Gómez-Robles, A., Rosell, J., López-Polín, L., ... Carbonell, J. L. (2010). New immature hominin fossil from European Lower Pleistocene shows the earliest evidence of a modern human dental development pattern. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(26), 11739–11744. doi: 10.1073/pnas.1006772107
- Bianchi, S., Stimpson, C. D., Duka, T., Larsen, M. D., Janssen, W. G. M., Collins, Z., ... Sherwood, C. C. (2013). Synaptogenesis and development of pyramidal neuron dendritic morphology in the chimpanzee neocortex resembles humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(2), 10395–103401. doi: 10.1073/pnas.1301224110
- Bruner, E., De La Cuétara, J. M., & Holloway, R. L. (2011). A bivariate approach to the variation of the parietal curvature in the genus *Homo*. *The Anatomical Record*, 294(9), 1548–1556. doi: 10.1002/ar.21450
- Dennis, M.Y., Nuttle, X., Sudmant, P. H., Antonacci, F., Graves, T. A., Nefedov, M., ... Eichler, E. E. (2012). Evolution of human-specific neural *SR-GAP2* genes by incomplete segmental duplication. *Cell*, 149(4), 912–922. doi: 10.1016/j.cell.2012.03.033
- Dunsworth, H. M., Warrener, A. G., Deacon, T., Ellison, P. T., & Pontzer, H. (2012). Metabolic hypothesis for human altriciality. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(38), 15212–15216. doi: 10.1073/pnas.1205282109
- Enard, W., Gehre, S., Hammerschmidt, K., Hölter, S. M., Blass, T., Somel, M., ... Pääbo, S. (2009). A humanized version of *FOXP2* affects cortico-basal ganglia circuits in mice. *Cell*, 137(5), 961–971. doi: 10.1016/j.cell.2009.03.041
- Fjell, A. M., Westlye, L. T., Amlien, I., Tamnes, C. K., Grydeland, H., Engvig, A., ... Walhovd, K. B. (2015). High-expanding cortical regions in human development and evolution are related to higher intellectual abilities. *Cerebral Cortex*, 25(1), 26–34. doi: 10.1093/cercor/bht201
- Gokhman, D., Lavi, W., Prüfer, K., Fraga, M. F., Riancho, J. A., Kelso, J., ... Carmel, L. (2014). Reconstructing the DNA methylation maps of the Neandertal and the Denisovan. *Science*, 344(6183), 523–527. doi: 10.1126/science.1250368
- Gómez-Robles, A., Hopkins, W. D., Schapiro, S. J., & Sherwood, C. C. (2015). Relaxed genetic control of cortical organization in human brains compared with chimpanzees. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(51), 14799–14804. doi: 10.1073/pnas.1512646112
- Gunz, P., Neubauer, S., Maureille, B., & Hublin, J. J. (2010). Brain development after birth differs between Neanderthals and Modern Humans. *Current Biology*, 20(21), R921–R922. doi: 10.1016/j.cub.2010.10.018
- Hill, J., Inder, T., Neil, J., Dierker, D., Harwell, J., & Van Essen, D. (2010). Similar patterns of cortical expansion during human development and evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(29), 13135–13140. doi: 10.1073/pnas.1001229107
- Hublin, J. J., Neubauer, S., & Gunz, P. (2015). Brain ontogeny and life history in pleistocene hominins. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 370(1663), 20140062. doi: 10.1098/rstb.2014.0062
- Maricic, T., Günther, V., Georgiev, O., Gehre, S., Curlin, M., Schreiwies, C., ... Pääbo, S. (2013). A recent evolutionary change affects a regulatory element in the human *FOXP2* gene. *Molecular Biology and Evolution*, 30(4), 844–852. doi: 10.1093/molbev/mss271
- Martínez-Abadías, N., Esparza, E., Sjøvold, T., González-José, R., Santos, M., Hernández, M., & Klingenberg, C. P. (2012). Pervasive genetic integration directs the evolution of human skull shape. *Evolution*, 66(4), 1010–1023. doi: 10.1111/j.1558-5646.2011.01496.x
- Miller, D. J., Duka, T., Stimpson, C. D., Schapiro, S. J., Baze, W. B., McArthur, M. J., ... Sherwood, C. C. (2012). Prolonged myelination in human neocortical evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(41), 16480–16485. doi: 10.1073/pnas.1117943109
- Petanjek, Z., Judaš, M., Šimić, G., Rašin, M. R., Uylings, H. B. M., Rakic, P., & Kostović, I. (2011). Extraordinary neoteny of synaptic spines in the human prefrontal cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(32), 13281–13286. doi: 10.1073/pnas.1105108108
- Portmann, A. (1969). *Biologische Fragmente Zu Einer Lehre Vom Menschen*. Basel: Benno Schwabe.
- Rosenberg, K. R. (1992). The evolution of modern human childbirth. *American Journal of Physical Anthropology*, 35(S15), 89–124. doi: 10.1002/ajpa.1330350605
- Sacher, G. A., & Staffeldt, E. F. (1974). Relation of gestation time to brain weight for placental mammals: Implications for the theory of vertebrate growth. *American Naturalist*, 108(963), 593–615.
- Sakai, T., Matsui, M., Mikami, A., Malkova, L., Hamada, Y., Tomonaga, M., ... Matsuzawa, T. (2012). Developmental patterns of chimpanzee cerebral tissues provide important clues for understanding the remarkable enlargement of the human brain. *Proceedings of the Royal Society B*, 280(1753), 20122398. doi: 10.1098/rspb.2012.2398
- Schuppli, C., Isler, K., & Van Schaik, C. P. (2012). How to explain the unusually late age at skill competence among humans. *Journal of Human Evolution*, 63(6), 843–850. doi: 10.1016/j.jhevol.2012.08.009
- Smith, T. M., Tafforeau, P., Reid, D. J., Pouech, J., Lazzari, V., & Zermeno, J. P. (2010). Dental evidence for ontogenetic differences between modern humans and Neanderthals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(49), 20923–20928. doi: 10.1073/pnas.1010906107
- Tau, G. Z., & Peterson, B. S. (2009). Normal development of brain circuits. *Neuropsychopharmacology*, 35(1), 147–168. doi: 10.1038/npp.2009.115

Aida Gómez Robles. Investigadora postdoctoral al Laboratori de Neurociència Evolutiva de la Universitat George Washington (EUA). Va realitzar la seua tesi doctoral sobre paleoantropologia al Centre Nacional d'Investigació sobre l'Evolució Humana (Burgos, Espanya). La seua investigació actual se centra en l'estudi de l'evolució cerebral en ximpanzés i humans, particularment en l'evolució de la plasticitat cerebral en la nostra espècie.

Chet C. Sherwood. Professor d'Antropologia, membre del Centre per a l'Estudi Avançat de la Paleobiologia Humana i co-director de l'Institut Ment-Cervell de la Universitat George Washington (EUA). És autor de nombrosos articles científics sobre l'evolució del cervell i les seues implicacions en primats i altres mamífers. Ha realitzat, entre d'altres, estudis comparats dels processos del desenvolupament neocortical d'humans i grans simis.