

Evoluzione e Paleoneurologia

Emiliano Bruner *

Centro Nacional de Investigacion sobre la Evolucion Humana, Burgos

Email: emiliano.bruner@cenieh.es

Web: <http://www.emilianobruner.it/>

Blog: <http://neuroantropologia.wordpress.com/>

L'aumento del record fossile e delle informazioni di dettaglio sul processo evolutivo (da quelle molecolari a quelle anatomiche e morfologiche) è stato piuttosto limitato, se proporzionato all'enorme sforzo logistico e economico del progresso scientifico moderno. Al contrario, ciò che sembra presentare incrementi sostanziali e a volte salti discreti in questo cammino culturale, è l'interpretazione dei dati, la forma di leggere (o meglio di rileggere) le informazioni, e soprattutto la capacità di correlarle tra di loro in associazioni nuove e più complesse. Lo scenario paleontologico offre spesso quadri frammentari e molto incompleti, a causa della scarsa reperibilità dei fossili, dei problemi associati al loro stato di conservazione, e delle incertezze associate al contesto di ritrovamento. Non bisogna però dimenticare che sono l'unica evidenza effettiva dei cambiamenti biologici avvenuti all'interno dei processi filogenetici, offrendo una informazione limitata, ma sincera. Sarebbe sbagliato voler ricostruire complessi processi di selezione e adattamento basandosi sui soli resti fossili, ma allo stesso tempo sarebbe ancor più insensato voler rinunciare a questa informazione. A parte le difficoltà oggettive associate con le evidenze fossili, ci sono poi ostacoli di tipo sociale, soprattutto nell'interfaccia tra scienza e pubblico. Purtroppo le forzature di una divulgazione sempre più vendibile e commerciabile stanno aumentando la separazione che c'è tra i contenuti della vera ricerca scientifica e la sua presentazione alla società. Se questo vale un po' per tutte le discipline, è vero soprattutto per quelle collegate all'evoluzione umana - in particolare per la paleoantropologia - che da sempre ha avuto un ruolo più iconografico e narrativo che non scientifico all'interno delle necessità sociali e delle richieste culturali. Sebbene certe semplificazioni siano ormai state lasciate fuori dal contesto specialistico da decine di anni, spesso l'evoluzione umana viene ancora rappresentata al di fuori dei contesti professionali come un processo *lineare, graduale, e progressivo*. Lineare in quanto unidirezionale, e graduale nella ricerca forsennata di "forme intermedie" e "anelli di congiunzione". La progressività viene invece dalla comune accezione che vuole le specie evolvere da forme meno efficienti a forme "migliori". Di questa triade teleologica e finalista non rimane ormai più quasi nulla nelle teorie biologiche attuali, e l'evoluzione viene interpretata invece come un processo multidirezionale, a tratti discreto e relativamente repentino, e soprattutto basato su sostituzioni di specie che tengono conto di fattori contingenti e spesso aleatori non necessariamente associati a concetti assoluti di "miglioramento". Abbiamo quindi da un lato una scienza che raccoglie sempre più informazioni e sviluppa tecniche e paradigmi sempre più complessi, dall'altro una divulgazione che continua a presentare stereotipi abbandonati da decenni, per non "turbare" il pubblico che da certe discipline evolutivistiche vuole soprattutto un placido racconto per alleggerire la serata. Le conseguenze sono abbastanza disastrose: si crea uno scollamento tra scienza e società, si toglie vigore e serietà alle teorie evolutivistiche, si riduce l'affidabilità e la professionalità dei ricercatori. A parte la teoria, i dati sono abbastanza infelici: nell'anno delle celebrazioni Darwiniane, mentre i salotti si riempivano dei

* Emiliano Bruner è ricercatore del Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana di Burgos (www.cenieh.es), e docente di Paleoneurologia all'Università La Sapienza di Roma. È vicesegretario dell'Istituto Italiano di Antropologia, e editore associato del Journal of Anthropological Sciences (www.isita-org.com).

soliti echi accademici, un gran numero di corsi di laurea in biologia evoluzionistica chiudevano i battenti, per mancanza di iscrizioni. E' chiaro che qualcuno sta sbagliando qualcosa.

Il paradosso è che questo cedimento strutturale del ruolo della biologia evoluzionistica avviene proprio in un momento di fioritura tecnologica e concettuale. Le tecniche digitali hanno fatto riemergere le tematiche anatomiche, congelate da decenni e ancora tutte da scoprire. Allo stesso tempo la potenza di calcolo offerta dai computer ha portato la biometria e l'analisi dei dati ad un livello di completezza e ad un potere di risoluzione impensabili fino a dieci anni fa. Tutto questo ha smosso a livello teorico la rivalutazione e lo sviluppo di concetti evoluzionistici fondamentali, che sebbene già postulati da mezzo secolo erano rimasti inesplorati per mancanza del potere analitico necessario alla loro quantificazione.

La paleontologia umana è stata particolarmente avvantaggiata da questa serie di rivoluzioni, per diverse ragioni. Primo, lo studio dei fossili è sempre stato centrato su anatomia e statistica, e si trova quindi pienamente investito dall'onda innovatrice di questo progresso tecnologico. Secondo, queste metodologie in genere nascono da necessità produttive associate a medicina e ingegneria, che quindi producono strumenti ottimamente calibrati per studi "a scala umana". All'interno della paleontologia umana un settore particolarmente sensibile a queste innovazioni è stata la paleoneurologia, ovvero lo studio anatomico e morfologico delle strutture cerebrali nei fossili. La cavità del neurocranio (chiamata *endocranio*) infatti è dettagliatamente scolpita intorno alla corteccia cerebrale, che ne lascia sulla superficie le sue tracce anatomiche e la forma delle sue proporzioni. Sul suo calco positivo (*calco endocranico*) si possono osservare i particolari anatomici delle circonvoluzioni e dei sistemi sanguigni, come la forma stessa dell'encefalo e le proporzioni delle sue singole componenti.

Un approccio sistemistico all'anatomia

Gli studi del cranio sono stati testimoni e padrini della nascita stessa dell'antropologia. E' l'elemento anatomico più variabile, più informativo, e più delicato all'interno del processo evoluzionistico, sia a livello macroevolutivo (l'evoluzione dei grandi gruppi zoologici, come i mammiferi, o i primati) che nei dettagli della filogenesi (l'evoluzione di gruppi specifici, come gli ominidi, o il genere umano). Nelle prime fasi degli studi anatomici e antropologici l'approccio analitico era molto semplificato, sia per mancanza di strumenti tecnici che concettuali. Purtroppo quando i livelli di analisi si sono raffinati (nella seconda metà del secolo scorso) gli studi anatomici e morfologici sono stati sostituiti sempre maggiormente da quelli molecolari, rimanendo come congelati nei loro paradigmi originari senza poter sfruttare le rivoluzioni culturali di quegli anni. Di fatto, anatomia e morfologia sono state per molto tempo (e spesso sono ancora) vincolate ad approcci analitici molto lineari e riduzionistici, che consideravano solo singoli caratteri e non la loro interazione, cercando forzose spiegazioni ad hoc per interpretare con processi finalistici ogni singola variazione. La variazione dei caratteri è stata studiata senza tener conto della correlazione tra caratteri differenti, e interpretando ogni cambiamento secondo uno schema diretto di causa-effetto troppo semplicistico e fuorviante.

Sebbene le basi per uno studio integrato dell'anatomia sono disponibili da quasi cinquant'anni, solo nell'ultima decade gli strumenti e le prospettive si sono organizzati intorno a un contesto analitico che consideri le strutture anatomiche come sistemi dinamici composti da elementi interagenti. La morfologia del cranio è vista quindi come il risultato dell'interazione tra geni, cellule, tessuti, organi, in una rete che vede relazioni funzionali (fisiologiche, biochimiche, ecc.) e relazioni strutturali (biomeccanica, interazione fisica, etc.) bilanciarsi sia nel suo sviluppo individuale (*ontogenesi*) che in quello evoluzionistico (*filogenesi*).

Importante per esempio riconoscere che essendo molte caratteristiche tanto genetiche quanto anatomiche o fisiologiche collegate tra di loro, un cambiamento adattativo su una di queste caratteristiche in particolare comporterà cambiamenti conseguenti sulle altre che non sono

direttamente adattativi. Ed essendo la rete di relazioni funzionali e strutturali davvero molto complessa, dobbiamo pensare che solo pochi cambiamenti siano davvero il risultato di una selezione naturale, interpretando invece molte altre variazioni come “aggiustamenti” dell’intero sistema biologico. E’ chiaro che in questa catena di fattori voler dividere a tutti i costi cause e conseguenze non è un approccio raccomandabile, essendo le influenze reciproche e una separazione netta tra cause ed effetti non è di fatto perseguibile. Per le stesse ragioni, pensare che ad ogni cambiamento corrisponda un adattamento è estremamente fuorviante, e può generare una visione dell’evoluzione riduttiva e poco efficiente.

Se tutto questo è vero in genere per qualsiasi tipo di studio anatomico, figuriamoci quando l’oggetto dell’analisi è il cervello, che allo stesso tempo presenta una incredibile complessità biologica e una delicata e importantissima funzionalità adattativa. In questo caso le componenti principali sono due. A *livello funzionale*, ci sono ovviamente la cognizione e il comportamento, con tutte le loro derivazioni e sfumature. Non mancano funzioni non-neurali, come quelle associate per esempio al metabolismo. A *livello strutturale* il tema centrale è rappresentato dall’interazione biomeccanica tra tessuti molli (masse neurali e tessuti connettivi) e tessuti duri (le ossa del neurocranio). In genere sono i tessuti molli che inducono cambiamenti sia di taglia (crescita) che di forma (sviluppo) sulle ossa della volta del cranio. Nel primo caso la pressione encefalica causa variazioni quantitative delle dimensioni neurocraniali. Nel secondo caso i tessuti connettivi endocranici (come le meningi che ricoprono e proteggono l’encefalo e le loro derivazioni profonde che separano gli emisferi cerebrali e quelli cerebellari, ancorandoli alle strutture endocraniche) funzionano come tensori biomeccanici, redistribuendo le forze secondo direzioni determinate preferenziali. A volte queste interazioni sono dirette, altre volte mediate da molecole e processi fisiologici intermedi. Ovviamente l’integrazione non si limita all’interazione tra tessuti molli e tessuti duri, ma riguarda anche scambi interni a queste due componenti. Per esempio le ossa del neurocranio, a loro volta, sono in costante comunicazione funzionale e strutturale con le componenti ossee della base del cranio e col complesso facciale. Come già detto, in questo contesto l’interpretazione dei singoli tratti anatomici tramite un approccio riduzionista e finalista poco serve a capire morfologia e evoluzione.

Recentemente la cosa si è fatta ancor più interessante, ipotizzando che gli stessi neuroni abbiano un ruolo non solo come unità funzionali associati alle risposte cerebrali, ma anche un ruolo strutturale come componenti vere e proprie del sistema biomeccanico. Infatti un neurone ha proprietà fisiche (resistenza alla trazione, elasticità, ecc.) influenzate dalla sua composizione molecolare e dalla sua organizzazione anatomica. Ecco quindi che migliaia di neuroni organizzati in fasci possono costituire tensori biomeccanici che, come i tessuti connettivi già citati, indirizzano le forze e influenzano le tensioni e le pressioni secondo determinate direzioni. Ci sono evidenze che questa componente biomeccanica dei neuroni abbia di fatto un ruolo rilevante nella formazione delle circonvoluzioni cerebrali, del ripiegamento della corteccia encefalica, e forse anche di alcune modificazioni macroscopiche dell’assetto encefalico.

I metodi di analisi

I metodi analitici che hanno permesso lo sviluppo massivo di questi approcci integrati sono sostanzialmente ascrivibili a due campi: l’imaging biomedico e la statistica multivariata. L’*imaging biomedico* si riferisce al gruppo di tecniche di analisi di immagine che spesso viene indicato col nome di *morfologia digitale*, soprattutto caratterizzato dalla risonanza magnetica e dalla tomografia computerizzata. La risonanza restituisce sezioni (una sorta di mappe digitali) delle strutture anatomiche in funzione della densità di acqua o di grasso nei tessuti, attraverso una eccitazione delle loro componenti molecolari tramite fortissimi campi magnetici. In questo modo si possono delineare soprattutto i tessuti molli, come muscoli o connettivi. La tomografia invece “seziona” digitalmente i volumi anatomici con radiazioni, restituendo lastre che mappano la distribuzione

della densità dei tessuti. Questo chiaramente evidenzia soprattutto i tessuti duri, come il sistema scheletrico, o i vasi sanguigni se vi sia stato iniettato un mezzo di contrasto, denso alle radiazioni. Negli studi dell'anatomia cerebrale la prima tecnica viene quindi in genere utilizzata per ricostruire la morfologia stessa dell'encefalo, la seconda per ricostruire le componenti ossee del cranio, e ovviamente per ricostruire e analizzare i fossili.

In genere queste tecniche vengono comunemente usate a basse risoluzioni, a causa degli effetti collaterali effettivi o potenziali. La tomografia utilizza direttamente radiazioni che sono notoriamente nocive per l'organismo, e per quanto riguarda la risonanza non sono ancora del tutto noti gli effetti di campi magnetici così potenti sulle funzioni biologiche. Sul fronte paleontologico ovviamente questi problemi non esistono, e la tomografia si può applicare sui fossili a risoluzioni elevatissime, in genere del decimo di millimetro ma anche (con microtomografie industriali) a livello di micron (il micron, o micrometro, equivale a un milionesimo di metro, ovvero un millesimo di millimetro). Negli studi neurobiologici sul cervello la situazione è ovviamente più delicata, richiedendo esemplari *in vivo*, e di fatto i campioni da risonanza magnetica a buona risoluzione sono scarsi, richiedendo protocolli logistici abbastanza complessi e garanzie etiche rigorose. In questo primo decennio di morfologia digitale spesso la ricerca si è appoggiata a strutture ospedaliere per le analisi tomografiche e di risonanza magnetica, o in alcuni casi a imprese a carattere industriale. Ma attualmente, considerando la stretta relazione tra gli studi anatomici e morfologici e le tecniche di analisi di immagine, molti centri di ricerca si stanno attrezzando autonomamente, soprattutto dal momento che tutto questo ha creato una nuova nicchia commerciale per le aziende che prima producevano solo strumentazione diagnostica, e adesso cominciano ad avviare settori dove le stesse macchine vengono adeguate alle necessità di ricerca.

I dati densitometrici ottenuti tramite tomografia o risonanza vengono trattati con software dedicati di analisi di immagine e ricostruzione tridimensionale, che ne permettono lo studio e la manipolazione virtuale. Fino a dieci anni fa questi strumenti erano pochi e difficili da trovare, mentre adesso ci sono centinaia di programmi, sia commerciali che condivisi sul web, e il loro utilizzo ha creato una nuova professionalità molto specifica che vede integrarsi le competenze dell'anatomia con quelle dell'elettronica e dell'informatica.

Nel caso della paleoneurologia, è chiaro che il vantaggio risiede nel poter ricostruire il calco endocranico digitale tramite un approccio totalmente non invasivo rispetto all'integrità del fossile, e con un livello di risoluzione elevatissima. Fino a pochi anni fa infatti i calchi endocranici potevano solo essere ricostruiti con tecniche fisiche (gesso, resine, ecc.), che se da un lato rischiavano di danneggiare il fossile dall'altro restituivano calchi dell'encefalo molto delicati e non sempre fedeli all'anatomia originale. In molti casi lo stato di conservazione del fossile neanche permetteva l'indagine delle strutture interne. E' chiaro quindi che l'avvento di queste metodologie ha del tutto rivoluzionato questa disciplina, che fino alla fine degli 'anni '90 si limitava quasi soprattutto all'analisi del volume cerebrale (capacità cranica) e a qualche osservazione eterogenea sui pochi resti che permettevano lo studio dei caratteri endocranici.

Se la morfologia digitale serve per generare il dato anatomico, la statistica multivariata serve ad analizzarlo. La statistica multivariata fornisce infatti uno strumento numerico per considerare gruppi di variabili contemporaneamente, studiarne le correlazioni, le dipendenze reciproche, ordinando la variabilità in accordo con quegli schemi sottostanti che l'hanno generata. Le strutture anatomiche vengono studiate non nelle loro singole componenti, ma nella variazione di tutto il sistema, rivelandone le relazioni che stanno alla base della sua organizzazione biologica. Il modello digitale anatomico viene così trasformato in un modello numerico, per studiarne le proprietà geometriche e le relazioni spaziali. Il tutto chiaramente deve poi poter essere inserito in ipotesi evoluzionistiche supportate dai dati precedenti dagli altri campi di indagine biologica (la fisiologia, la genetica, l'istologia, ecc.). Anche in questo caso, benché le tecniche di statistica multivariata fossero già delineate negli anni '70, la loro applicazione ubiquitaria è relativamente recente, sempre in

conseguenza alla distribuzione di software dedicati. La quantità di programmi, forum, e spazi didattici in rete su questi argomenti è a questo punto incontrollabile, e nuovamente anche in questo caso la specializzazione è tale da richiedere una preparazione molto settorializzata, che fa del morfometrista un professionista necessario e insostituibile.

Tutte queste metodologie hanno spostato lo studio del modello biologico in un contesto digitale. Se la biologia *in vitro* prevedeva la gestione di ambienti biochimici controllati per poter studiare le variazioni fisiologiche, questa nuova biologia *in silico* prevede la gestione di ambienti numerici controllati per poter studiare le variazioni anatomiche.

Lo studio paleoneurologico

La storia filogenetica degli ominidi inizia circa cinque milioni di anni fa, e attualmente possiamo dire di conoscere nel suo record fossile con una certa familiarità almeno tre generi: *Australopithecus* (forme gracili di australopiteci, estinti), *Paranthropus* (australopiteci con strutture masticatorie robuste, estinti), e *Homo* (il genere umano, con almeno cinque specie di cui solo una, *Homo sapiens*, attualmente vivente). Lo studio dell'evoluzione cerebrale nei fossili per un secolo e mezzo è stato limitato all'analisi della capacità cranica, e delle sue variazioni. La validità di questa variabile negli studi filogenetici e soprattutto nelle inferenze cognitive è ancora ad oggi abbastanza controversa e criticata. Considerando la stretta relazione fisica tra encefalo e neurocranio, è possibile di fatto trovare nella parete endocranica le tracce delle circonvoluzioni cerebrali e delle strutture vascolari (arterie e vene) che percorrevano la superficie della corteccia cerebrale. Altri tratti anatomici endocranici sono quelli associati a particolari strutture ossee che fanno da aggancio o da riferimento anatomico per i tessuti molli. Queste premesse hanno fatto da supporto alla nascita di una disciplina paleoneurologica, permettendo la valutazione quantitativa e qualitativa delle componenti cerebrali nei fossili a partire dalle loro impronte endocraniche. I problemi non sono pochi. La numerosità campionaria di reperti fossili che permettono indagini endocraniche è molto bassa, limitando il potere delle analisi statistiche e le conoscenze sulla reale variabilità di queste popolazioni estinte. Inoltre, il dato paleoneurologico solo riguarda gli strati superficiali dei volumi cerebrali, non potendo dare nessuna informazione sulle aree profonde del cervello. Infine, la relazione tra le strutture anatomiche e le loro tracce lasciate sull'osso non è esattamente lineare, ponendo difficoltà alle interpretazioni che spesso richiedono un certo grado di soggettività e esperienza. A questi limiti dobbiamo aggiungere quelli sulla conoscenza anatomica delle strutture cerebrali stesse, anche nell'uomo moderno. Se infatti nell'ultimo mezzo secolo abbiamo varcato le soglie delle galassie e quelle delle molecole, ignoriamo ampiamente le informazioni generali sulla variabilità, le funzioni, e lo sviluppo, di molte strutture anatomiche che compongono il nostro stesso corpo. Gli stessi vasi sanguigni della corteccia cerebrale, benché di dimensioni ragguardevoli e potenzialmente associati a necessità rilevanti per il cervello (ossigenazione, termoregolazione), hanno dinamiche e funzioni del tutto sconosciute: non se ne conosce la variabilità, si ignorano molti parametri dello sviluppo, la loro funzionalità rimane ipotetica, e spesso ancora non si è determinato se siano vasi di tipo venoso o arterioso. E tutto questo non per difficoltà di studio, ma per una vera e propria scarsità di ricerche su questi livelli macroanatomici.

Con il passaggio alla morfologia digitale la paleoneurologia ha visto potenziarsi incredibilmente le sue capacità di ricostruzione anatomica, e con lo sviluppo delle tecniche di analisi multivariata interpretate secondo i principi di integrazione morfologica lo studio della forma endocraniale è andato ben oltre la semplice analisi del volume cerebrale. Molte variazioni encefaliche nelle diverse linee di ominidi possono quindi essere interpretate come conseguenze non-neurali del processo di encefalizzazione (aumento della capacità cranica relativa alle dimensioni corporee), o come conseguenze strutturali delle variazioni associate alle strutture facciali o di quelle alla base del cranio. Altre variazioni sono invece più direttamente interpretabili come veri e propri cambiamenti delle superfici corticali, con possibili relazioni funzionali di carattere cognitivo. Nello specifico, i

cambiamenti morfologici nelle aree superiori dell'encefalo (lobi frontali e lobi parietali) sono in genere più sensibili a vere e proprie variazioni neurali. Di fatto, cambiamenti nella conformazione dei lobi frontali e parietali sono stati descritti nelle forme umane più encefalizzate, ovvero nelle popolazioni neandertaliane e nell'uomo anatomicamente moderno. In quest'ultimo i cambiamenti dei volumi parietali sono estremamente evidenti, e si accompagnano anche con variazioni marcate della vascolarizzazione cerebrale. In cambio, le strutture encefaliche inferiori (lobi temporali, occipitali, e cerebellari) sono soggette a forzature biomeccaniche della base del cranio, che spesso ne determinano cambiamenti nella forma senza necessariamente influire su cambi funzionali neurali.

E' chiaro che, come già detto, se da un lato sarebbe folle rinunciare a queste informazioni dall'altro bisogna accettarne i limiti. Molti cambiamenti cerebrali non lasciano tracce nella morfologia e nella anatomia endocranica, e rimarranno silenti all'analisi dei fossili. Lo studio paleoneurologico deve far parte di una visione multidisciplinare, dove le informazioni di settori differenti si integrano e si completano. Se dal punto di vista della biologia il dato morfologico richiede il supporto delle conoscenze genetiche, istologiche, e fisiologiche, è anche e soprattutto l'integrazione con discipline più lontane che può dare il vero impulso alla valutazione di teorie evoluzionistiche. Da un lato l'archeologia può fornire le evidenze dirette del processo cognitivo, ovvero le produzioni sociali e culturali. Recentemente lo studio archeologico si sta avvalendo delle conoscenze biomediche per sviluppare nuovi approcci allo studio dell'evoluzione cerebrale (*archeologia cognitiva*, *neuroarcheologia*). Allo stesso tempo le discipline collegate all'indagine delle strutture nervose e mentali (neurologia, psicologia e neuropsichiatria) possono offrire chiavi di lettura estremamente innovative quando applicate agli scenari evoluzionistici.

Il tutto mentre aspettiamo di scoprire che probabilmente la chiave di volta dell'evoluzione cerebrale e delle incredibili capacità cognitive del genere umano non risiede nel cervello, ma nelle sue connessioni con il mondo esterno, di cui ignoriamo nella maniera più assoluta l'esistenza e le potenzialità.

Bibliografia

Libri

- Bradshaw J.L. 1997. *Evoluzione umana. Una prospettiva neuropsicologica*. Fioriti Editore.
- Coolidge F.L. and Wynn T. 2009. *The rise of Homo sapiens: the evolution of modern thinking*. Wiley-Blackwell.
- Zollikofer C.P.E. and Ponce de León M.S. 2005. *Virtual reconstruction: a primer in computer-assisted paleontology and biomedicine*. Wiley-Liss, New York.

Articoli scientifici

- Bruner E. 2003. Fossil traces of the human thought: paleoneurology and the evolution of the genus Homo. *Riv. Antropol.* 81: 29-56.
- Bruner E. 2007. Cranial shape and size variation in human evolution: structural and functional perspectives. *Child's Nerv. Sys.* 23: 1357-1365.
- Coolidge F.L. and Wynn T. 2005. Working memory, its executive functions, and the emergence of modern thinking. *Cambridge Archaeol. Journal*, 15: 5-26.
- Malafouris L. and Renfrew C. 2008. Steps to a "Neuroarchaeology of mind". *Cambridge Archaeological Journal*, 13: 381-385.
- Moss M.L. and Young R.W. 1960. A functional approach to craniology. *Am. Journal Phys. Anthropol.*, 18, 281-292.
- Richtsmeier J.T., Aldridge K., de Leon V.B., Panchal J, Kane AA, Marsh JL, Yan P, and Cole TM. 2006. Phenotypic integration of neurocranium and brain. *J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.)* 306B: 360-378.
- Wynn T. and Coolidge F.L. 2004. The expert Neandertal mind. *Journal Hum. Evol.*, 46: 467- 487.

Figure

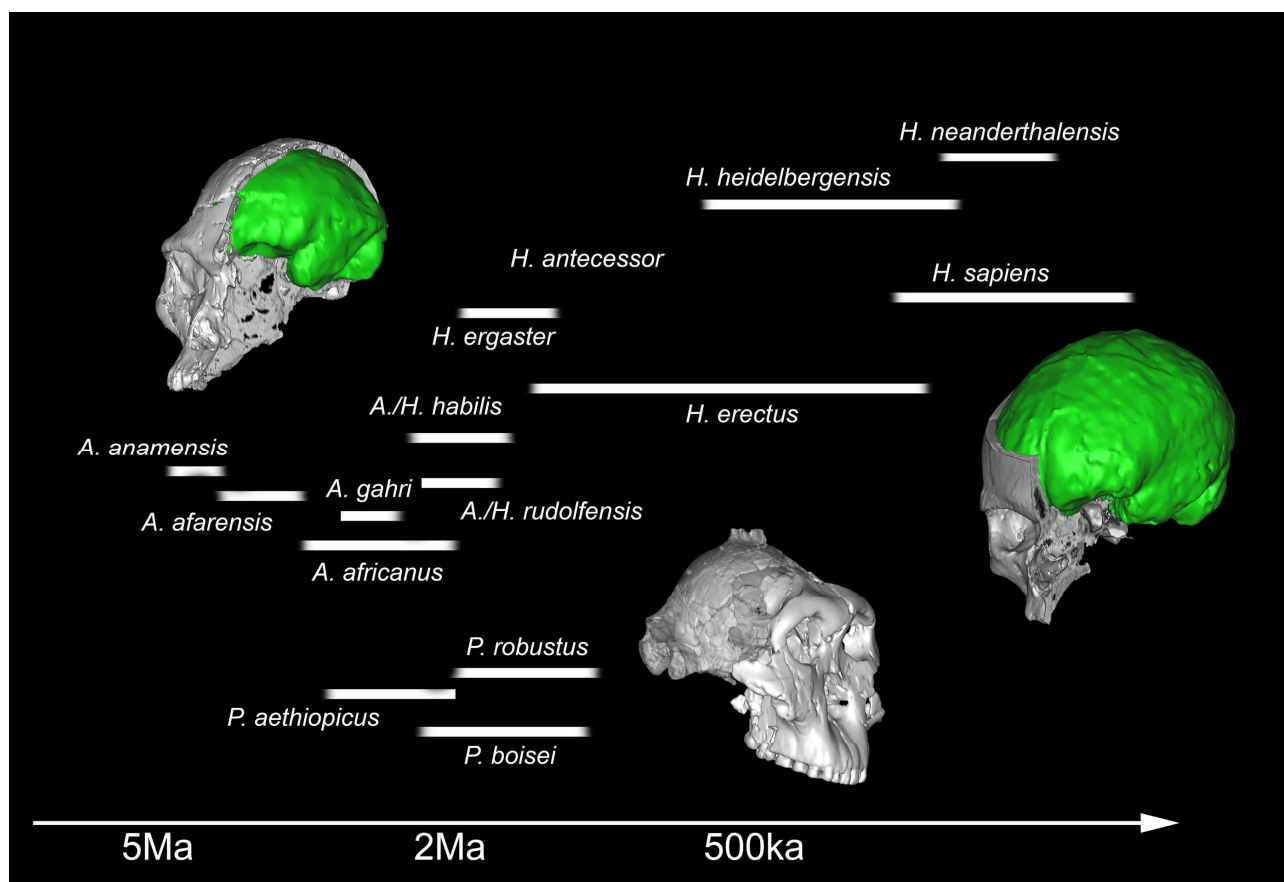


Figura 1. La famiglia degli ominidi (*Hominidae*) si origina probabilmente in Africa, circa 5 milioni di anni fa (Ma). Sono relativamente ben conosciuti a livello di record fossile tre generi: *Australopithecus* (A.), *Paranthropus* (P.), e *Homo* (H.). Anche il genere umano ha probabilmente una origine africana, datata a circa due milioni di anni, con una diversificazione biologica e geografica soprattutto concentrata nel Pleistocene Medio, intorno a 500.000 anni fa (ka).

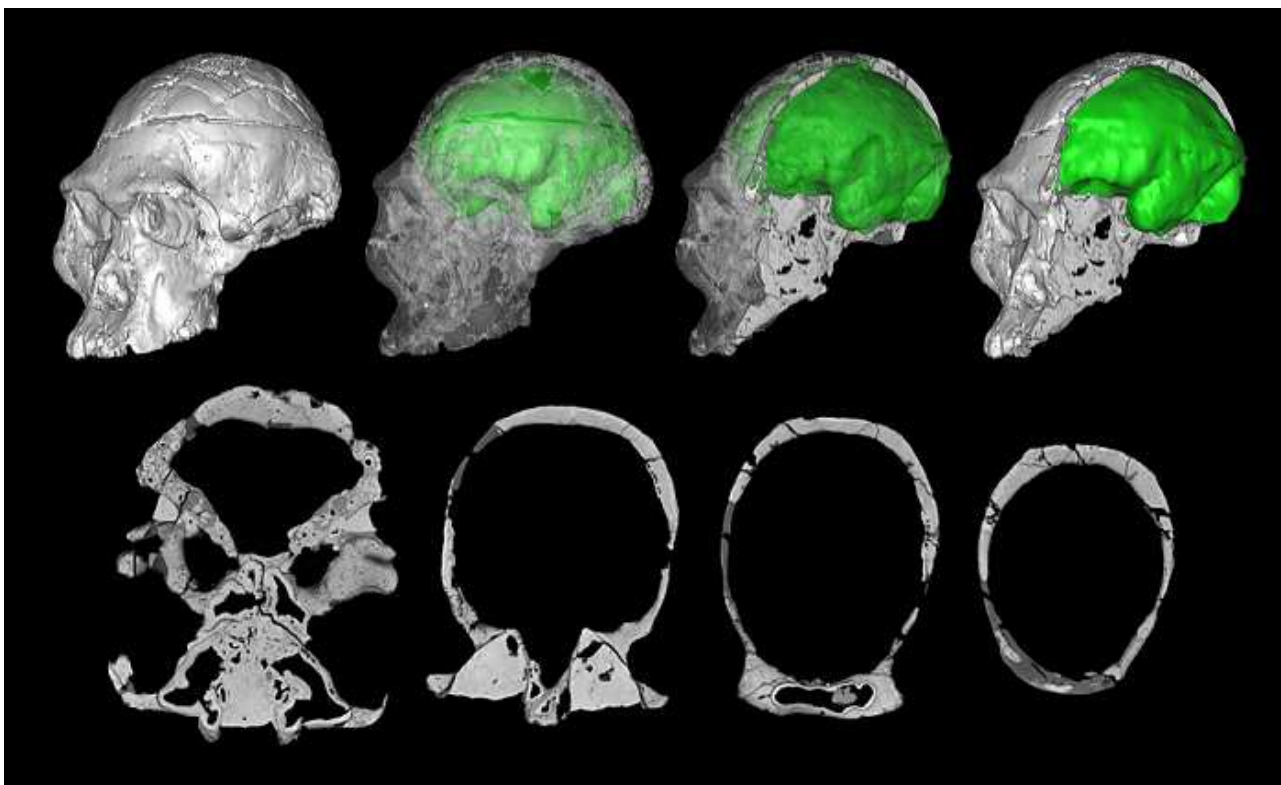


Figura 2. La tomografia computerizzata permette di scansionare i fossili (in questo caso un cranio di australopiteco), ottenendone sezioni densitometriche che possono essere analizzate e manipolate con gli strumenti di analisi di immagine biomedica, ricostruendo poi in tre dimensioni volumi e superfici interne come quelle endocraniche.

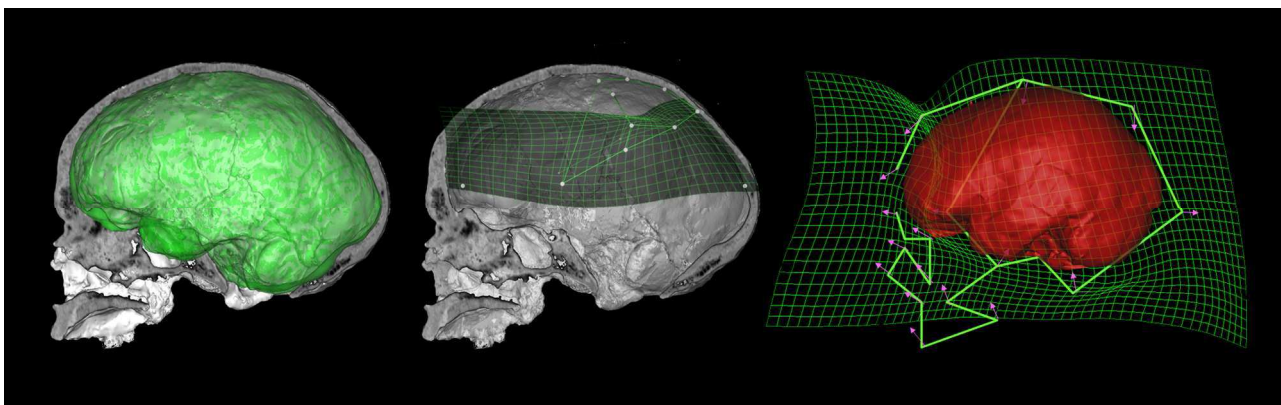


Figura 3. Le ricostruzioni digitali forniscono le informazioni anatomiche sulle strutture endocraniche, nelle loro singole componenti morfologiche come nella loro organizzazione architettonica. Le relazioni fisiche tra queste componenti possono essere analizzate tramite modelli numerici e geometrici che considerano le correlazioni tra le parti per fornire interpretazioni integrate delle variazioni spaziali all'interno del sistema anatomico.