

**BORNH**Bulletin of
Regional
Natural HistoryFormerly **Bollettino della Società dei Naturalisti in Napoli**

Cosa ci ha resi così speciali? La traiettoria evolutiva degli umani fra genetica e cultura

Roberto Ligrone

DOI <https://doi.org/10.6093/2724-4393/9026>***Corrispondenza:**roberto.ligrone@gmail.com<https://orcid.org/>

0000-0003-4857-8162

Affiliazione:Dipartimento di Scienze e
Tecnologie Ambientali, Biologiche
e Farmaceutiche, Università della
Campania Luigi Vanvitelli, Caserta,
Italia**Conflitto di interessi:** L'autore
dichiara di non avere alcun
conflitto di interessi.**Dichiarazione di informativa****finanziaria:** L'autore dichiara che
non è stato ricevuto alcun
finanziamento specifico per
questo lavoro.This work is licensed under
a [Creative Commons Attribution
4.0 International License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)

Riassunto

L'uomo moderno è l'unico rappresentante vivente degli ominini (Hominina), una linea di primati originari dell'Africa centrale che si è separata dagli scimpanzé (Panina) fra 5 e 7 MA (milioni di anni fa). Il principale carattere diagnostico degli ominini è la locomozione bipede (*bipedalità*). Il genere *Homo* è apparso in Africa centro-meridionale intorno a 2,5 MA e si è diversificato in numerose specie, perfezionando la bipedalità, modificando braccia e torso per il *lancio di precisione*, e accrescendo le dimensioni relative del cervello (*quoziente di encefalizzazione*, o QE). Bipedalità e lancio di precisione erano già presenti in forma moderna in *H. erectus* intorno a 1 MA. Il QE ha continuato a crescere fino a raggiungere un valore massimo circa 300.000 anni, in *H. sapiens* e *H. neanderthalensis*. È largamente riconosciuto che la crescita del QE sia stata resa possibile dalla *cooperazione reciproca (ultrasocialità)*, una forma di cooperazione unica degli umani perché indipendente da legami di parentela e da benefici immediati. L'emergenza di gruppi multifamiliari basati sulla cooperazione reciproca, in particolare l'allevamento collettivo della prole, avrebbe permesso l'aumento del QE sotto una pressione selettiva che premiava la capacità di interazione sociale. In una complessa rete di cause ed effetti, questo avrebbe portato all'evoluzione del *linguaggio*, un sistema di comunicazione altamente simbolico, unico degli umani. L'ipotesi della

selezione culturale di gruppo e il più recente modello di *selezione multilivello* propongono che la cooperazione reciproca sia nata da un processo di selezione di gruppo che avrebbe premiato la capacità di applicare norme sociali. Molti studiosi, tuttavia, rigettano l'idea che la selezione di gruppo possa avere effetti sull'evoluzione genetica; inoltre, regole sociali possono emergere solo in gruppi già stabili. Un modello alternativo propone che l'evoluzione del lancio di precisione abbia soppresso l'ancestrale gerarchia sociale basata sul confronto fisico ravvicinato, creando una pressione selettiva per cooperazione e norme sociali già in una fase iniziale dell'evoluzione umana. Cooperazione, linguaggio e avanzate funzioni cognitive hanno dotato le società umane di *intelligenza culturale*, cioè la capacità di accumulare conoscenza e trasmetterla alle nuove generazioni. Questo ha collocato gli umani in una *nicchia culturale*, una nuova nicchia ecologica nella quale l'evoluzione culturale è il principale agente di cambiamento adattativo. La *guerra*, competizione violenta e organizzata fra gruppi autonomi, ha avuto un ruolo centrale nell'emergenza di società complesse. Le ragioni dell'immenso successo della nostra specie non risiedono nel potere delle menti individuali, ma nel "cervello collettivo" delle nostre società.

Parole chiave: Bipedalità, Cooperazione reciproca, Linguaggio, Nicchia culturale, Quoziente di encefalizzazione

Abstract

Modern humans are the only living representatives of hominins (Hominina), a primate lineage that diverged from chimps (Panina) between 5 and 7 million years ago (MA) in Central Africa. The main diagnostic trait of hominins is bipedal locomotion (*bipedality*). The genus *Homo* appeared in Central-Southern Africa around 2.5 MA and diversified into several species. Early traits of *Homo* included enhanced bipedality, anatomical modifications of arms and torso for *high-speed throwing*, and an increase in the relative size of the brain (*encephalization quotient*, or EQ). Bipedality and high-speed throwing were already present in modern form in *H. erectus* about 1 MA. The EQ continued increasing up to a maximum value attained in *H. sapiens* and *H. neanderthalensis* around 300,000 years ago. It is widely acknowledged that brain enlargement was made possible by *reciprocal cooperation (ultrasociality)*, a novel form of cooperation independent of kinship or immediate benefits. The mainstream model posits that the emergence of multifamily groups based on reciprocal cooperation including cooperative breeding fostered brain enlargement under selection pressure for better social skills. Concurrently, in a complex network of causes and effects, this led to the evolution of *language*, a highly symbolic system of communication unique to humans. According to the hypothesis of *group cultural selection* and the more recent *multilevel selection model*, reciprocal cooperation emerged from group selection favouring the enforcement of social norms. Many evolutionary biologists, however, reject the idea that group selection affects genetic evolution. Moreover, behavioural norms could only emerge in already integrated social groups. An alternative model suggests that high-speed throwing suppressed the archaic social hierarchy based on one-to-one close physical confrontation, thus producing a selection pressure for reciprocal

cooperation *and* behavioural norms very early in human evolution. Cooperation, language and enhanced cognitive functions endowed human societies with *cultural intelligence*, the ability to accumulate knowledge across generations. This afforded humans access to *cultural niche*, a novel ecological niche partly physical and partly cognitive, in which cultural evolution is the main driver of adaptive change. *War*, defined as violent organized competition between politically independent groups, has been pivotal to the emergence of complex societies. The reason of the amazing success of our species lies not in the power of individual minds, but in the “collective brain” of our societies.

Keywords: Bipedality, Cultural niche, Encephalization quotient, Language, Reciprocal cooperation

Come citare

R. Ligrone (2022). Cosa ci ha resi così speciali? La traiettoria evolutiva degli umani fra genetica e cultura. Bulletin of Regional Natural History (BORNH), Bollettino della Società dei Naturalisti in Napoli. Vol.1, n. 4, pp. 45-92 ISSN: 2724-4393.

1. Introduzione

C'è una significativa divergenza nel modo in cui Biologia molecolare e Antropologia descrivono la nostra specie, *Homo sapiens*. Dalla prima sappiamo che il genoma umano consiste di circa 3235 milioni di coppie di basi, per un totale di poco più di un metro di DNA distribuito in 23 cromosomi. Dopo che il sequenziamento del genoma umano è stato portato a termine nel 2003, è stato avviato il lungo e complesso processo di annotazione, cioè l'identificazione dei geni (sequenze trascritte). La stima del numero totale dei geni è stata drammaticamente ridotta mentre la ricerca proseguiva. Nel 1990, al lancio dello Human Genome Project, ci si attendeva che il numero si aggirasse intorno a 100.000. I primi risultati abbassarono la stima a circa 40.000. Il numero delle sequenze codificanti proteine (cui va aggiunto un numero molto minore di sequenze trascritte in RNA ma non tradotte) è stato stimato intorno a 23000 nel 2010 (Pertea and Salzberg 2010) e poi ulteriormente ridotto a circa 19.000

(Ezkurdia et al. 2014), meno che in un broccoletto come *Arabidopsis* e pressappoco lo stesso numero di geni di *Caenorhabditis elegans*, un microscopico verme fatto di circa mille cellule. Vero è che molti geni umani sono in grado di esprimere più di una proteina attraverso la rimozione alternativa degli introni nei trascritti, ma lo stesso vale per gli altri eucarioti, anche se negli umani e nei Vertebrati in generale questo meccanismo è particolarmente pronunciato (Kim et al. 2007). Il genoma umano differisce da quello degli scimpanzé, i nostri parenti viventi più stretti, per l'1,23% delle basi quando si considerano solo le sostituzioni di singoli nucleotidi, e per un ulteriore 3% quando si considerano anche inserzioni e delezioni. Altre differenze riguardano l'assetto dei cromosomi. Per esempio, il corredo aploide umano comprende un cromosoma in meno rispetto agli scimpanzé (23 anziché 24) in conseguenza della fusione di due cromosomi. Considerati singolarmente, tuttavia, la maggior parte dei geni sono

pressoché identici nelle due linee, le differenze trovandosi essenzialmente in sequenze accessorie con funzione regolativa (*Chimpanzee Sequencing and Analysis Consortium* 2005; Prüfer et al. 2012; Suntsova & Buzdin 2020). Benché la ricerca molecolare abbia identificato nel genoma umano numerose mutazioni coinvolte nel controllo di specifici tratti anatomici e funzionali (Pääbo 2014), le basi genetiche dell'identità umana, se esistenti, sono ancora da scoprire. Dal punto di vista strettamente genetico, la nostra specie sembra avere ben poco di speciale e le differenze fra il nostro genoma e quello degli scimpanzé sono sorprendentemente piccole.

L'Antropologia offre una prospettiva decisamente diversa. *Sapiens* ha un *quoziente di encefalizzazione* (Insero 1) almeno tre volte più alto che in qualsiasi altro animale, è capace di creare utensili e di usarli per farne altri ancor più complessi, e comunica attraverso il linguaggio, un sistema di codificazione unico per potenza e versatilità. Nonostante un livello di variabilità genetica molto inferiore a quella degli scimpanzé, *Sapiens* ha colonizzato gli ambienti più diversi dal nord al sud del pianeta, mentre gli scimpanzé sono rimasti confinati in una stretta banda di foresta tropicale africana. Un carattere forse ancor più distintivo degli umani è la *cooperazione reciproca*, cioè la capacità degli umani di cooperare con conspecifici non legati da rapporti di parentela, pur in assenza di immediati benefici. *Sapiens* modifica l'ambiente più rapidamente e profondamente di qualsiasi altro vivente e trasmette i cambiamenti alle successive generazioni, influenzando così la propria evoluzione e quella di molte altre specie. Questo processo, noto ai biologi come

eredità ecologica o *costruzione di nicchia* (Insero 1), comporta nel caso degli umani non solo la trasmissione di cambiamenti fisici nell'ambiente, ma anche di conoscenze, miti e manufatti, cioè di *cultura* (Gintis 2011; Sterenly 2011; Rendell et al. 2011). Benché la trasmissione intergenerazionale di semplici conoscenze e comportamenti sia presente in altri animali, la cultura umana ha proprietà assolutamente uniche e ha aperto vie evolutive mai esplorate prima in natura.

Cos'è che ci ha portati a sviluppare tratti così speciali? L'improbabile sequenza di eventi che ha creato *Sapiens* è stata oggetto di intensa ricerca e negli ultimi anni sono apparse affascinanti ipotesi sulle possibili interconnessioni fra genetica, cultura e organizzazione sociale. Questo articolo riassume criticamente lo stato della ricerca su natura e origini della nostra "diversità". La letteratura in tale campo è probabilmente più vasta che in qualsiasi altro settore scientifico. Allo scopo di mantenere la bibliografia entro limiti accettabili, sono state citate solo le fonti più rilevanti, dando la preferenza ai lavori di sintesi.

Inserto 1 - Glossario

Costruzione di nicchia. È la capacità di una specie di modificare l'ambiente in cui vive, influenzando così la propria evoluzione e/o quella di altre specie (Matthews et al. 2014). Classici esempi sono la costruzione di dighe da parte dei castori e delle barriere coralline da parte di antozoi coloniali. Il ruolo della costruzione di nicchia nell'evoluzione biologica è oggi universalmente riconosciuto, ma è controversa l'idea che questo richieda una revisione della corrente teoria evolutiva (Laland et al. 2014; Wray et al. 2014).

Eredità ecologica. Vedi costruzione di nicchia.

Evoluzione darwiniana. Una popolazione di sistemi capaci di riprodursi si evolve in modo darwiniano quando la frequenza relativa di tratti ereditari alternativi generati da mutazioni casuali cambia nel corso delle generazioni, per effetto di selezione naturale legata alla competizione per le risorse, oppure per caso. Usato da solo, il termine evoluzione significa semplicemente cambiamento.

Evoluzione lamarckiana. Nozione tradizionalmente associata allo zoologo francese Jean Baptiste Lamarck, secondo cui gli organismi trasmetterebbero ai discendenti caratteri acquisiti durante la loro vita oppure, al contrario, non trasmetterebbero più caratteri caduti in disuso. Il lamarckismo è stato abbandonato nella biologia moderna. Alcuni fenomeni epigenetici (modificazioni ereditabili del DNA che ne influenzano l'espressione senza alterare la sequenza delle basi) hanno carattere lamarckiano.

Fitness. Capacità di un individuo di assicurare la sopravvivenza dei propri geni attraverso la riproduzione. Si può distinguere una fitness personale e una fitness inclusiva. La prima è il numero di discendenti che un individuo genera, la seconda il numero di discendenti-equivalenti che un individuo genera indipendentemente da chi li alleva, protegge o comunque supporta. Un'unità di discendente-equivalente è il 50% del genoma dell'individuo, cioè il grado di affinità genetica esistente fra un genitore e un figlio.

Specie: Non esiste una definizione univoca di specie. Il concetto biologico di specie definisce questa entità come *un gruppo coesivo monofiletico geneticamente isolato da altre popolazioni da barriere riproduttive ed ecologiche*. Questa definizione non è applicabile ai procarioti (Ligrone 2021). Per molte specie riconosciute dalla tassonomia ufficiale, inoltre, il grado di isolamento non è assoluto. È questo, per esempio, il caso di *Homo sapiens*, il cui genoma conserva tracce di flusso genico da *Homo neanderthalensis* e dai Denisovani (Sezione 3). Tra i paleoantropologi è più popolare la nozione di specie come linea evolutiva che ha mantenuto la propria identità attraverso intervalli temporali significativi, nonostante limitati livelli di flusso genico da altre specie (*introgressione*).

Orologio molecolare. Termine figurativo per una tecnica che usa la velocità di mutazione di polimeri biologici (DNA, RNA o proteine) per dedurre il tempo di divergenza di due o più linee evolutive da un progenitore comune. Poiché la velocità di mutazione varia da gruppo a gruppo, è generalmente necessaria una calibrazione basata su fossili di età nota. Nonostante difficoltà teoriche e pratiche, la tecnica è di grande aiuto per testare numerose ipotesi biologiche (Bromham & Penny 2003).

Piante C₄. Piante che utilizzano la fotosintesi C₄, una variante metabolica della fotosintesi in cui il biossido di carbonio viene fissato temporaneamente in un composto a quattro atomi di carbonio anziché tre, come avviene nella fotosintesi ordinaria delle piante C₃. Le piante C₄ sono competitive rispetto alle piante C₃ in condizioni di elevata irradianza luminosa ed elevata temperatura. La fotosintesi C₄ si è evoluta indipendentemente in oltre 60 linee di angiosperme, a partire da circa 30 MA (Sage 2016). A causa delle proprietà cinetiche della PEP carbossilasi, enzima chiave della fotosintesi C₄, le piante C₄ discriminano l'isotopo pesante del carbonio (¹³C), meno intensamente delle piante C₃, e hanno perciò nei propri tessuti un ¹³C meno negativo. Questa differenza nella composizione isotopica si conserva nella catena alimentare, permettendo di valutare l'impatto relativo di piante C₃ e C₄ nella dieta degli animali.

Quoziente di encefalizzazione (QE). Si tratta di una misura relativa delle dimensioni del cervello (sin. encefalo) di una specie, genericamente definita come il rapporto fra il valore reale e quello previsto per confronto con una specie standard filogeneticamente vicina. Le dimensioni del cervello aumentano con le dimensioni del corpo in modo allometrico negativo, cioè meno di quanto si osserverebbe se i due parametri fossero direttamente proporzionali. Una relazione ottenuta empiricamente per i mammiferi è $QE = C/S^{2/3}$, dove C rappresenta il peso del cervello e S il peso totale del corpo (Hurlburt 1996). Per molte specie di mammiferi, tra cui il gatto, il QE si colloca sulla retta corrispondente a questa equazione. Il QE dell'uomo e di altri mammiferi tra cui i primati e i cetacei, si colloca sopra. Attribuendo il valore 1 al QE del gatto, si ottiene per l'uomo un valore pari a circa 7. La nozione secondo cui il QE sarebbe indice delle capacità cognitive dell'animale è stata criticata da Roth and Dicke (2005), secondo i quali un indice più corretto sarebbe il numero e la velocità di conduzione dei neuroni corticali. Il QE è, in ogni caso, un parametro essenziale per valutare le capacità cognitive di forme estinte, per le quali il peso del cervello e del corpo sono le sole informazioni ricavabili dai resti fossili.

Scimmie antropomorfe. In inglese "apes". Denominazione informale degli Hominoidea (Fig. 1), un gruppo di primati catarrini privi di coda, comprendente sedici specie di gibboni, tre di orango, due di gorilla e due di scimpanzè, oltre che numerose specie estinte e note solo da resti fossili. Dal punto di vista tassonomico, gli umani moderni e i loro parenti estinti (sottotribù Hominina, informalmente *ominini*) sono scimmie antropomorfe.

Tecnologia Acheuleana. La tecnologia Acheuleana (nota anche come "modo 2") consisteva nella produzione di strumenti litici smussati su entrambi i lati (Fig. B), e perciò provvisti di margini più taglienti rispetto agli analoghi manufatti della tecnologia Oldowan. La denominazione deriva da Saint-Acheul (France), il primo sito di ritrovamento di questo tipo di manufatto. La tecnologia acheuleana è apparsa circa 1,76 MA ed è rimasta in uso fino a circa 120 KA, venendo gradualmente rimpiazzata da tecnologia di tipo Musteriano a partire da circa 300 KA.

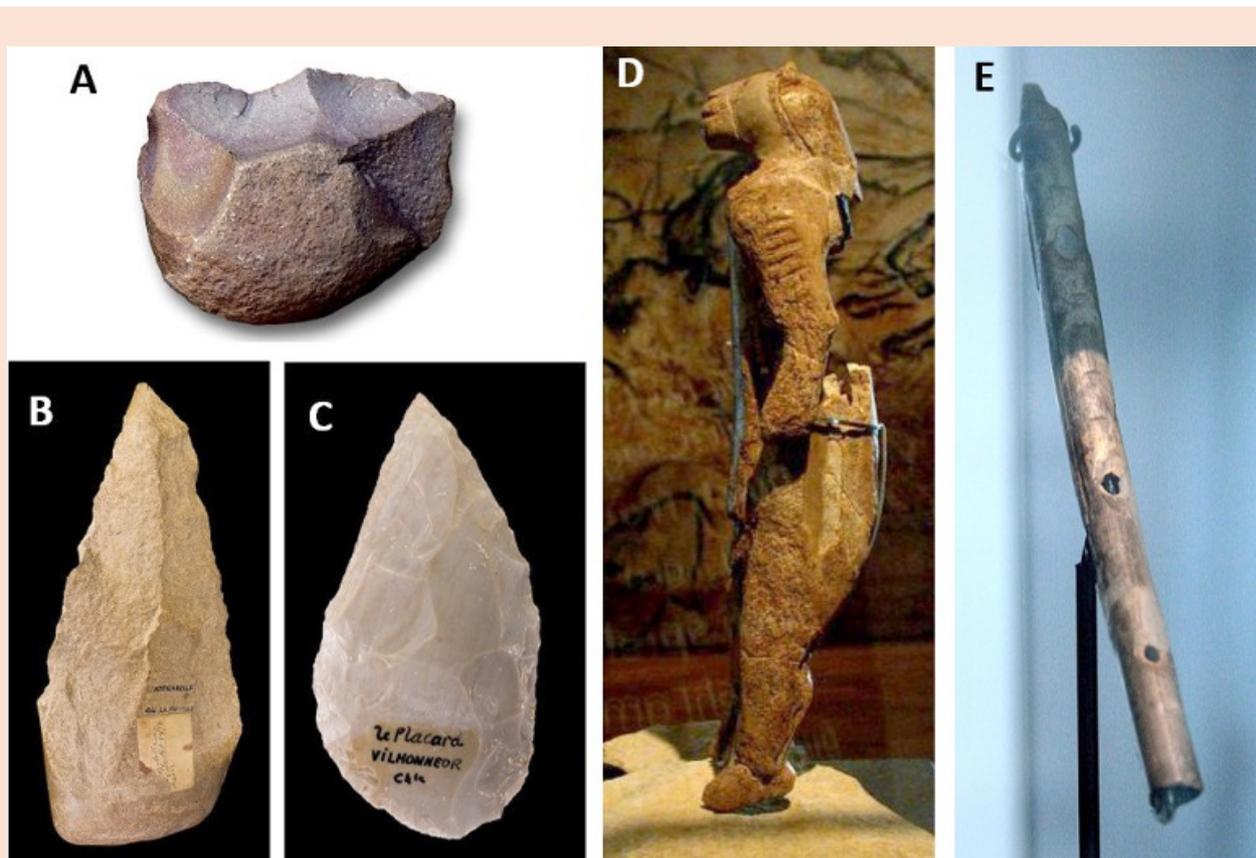
Tecnologia Aurignaziana. Apparsa in Europa circa 43 KA e perdurata fino a circa 26 KA, prende il nome dal sito di primo ritrovamento, Aurignac (Francia). Oltre che materiali litici (noti come "modo 4"), la tecnologia Aurignaziana utilizzava materiali di origine animale quali

ossa e avorio per produrre non solo manufatti d'uso pratico ma anche ornamenti, figure stilizzate e strumenti musicali (Fig. D). Essa è perciò la prima documentazione di capacità simboliche. Un'importante innovazione della tecnologia Aurignaziana è che i manufatti non venivano prodotti per percussione diretta, bensì mediante ceselli.

Tecnologia Musteriana. Così denominata da Le Moustier (Francia), primo sito di ritrovamento, e anche nota come "modo 3", la tecnologia musteriana segna la transizione da manufatti litici utilizzati direttamente con le mani a manufatti fissati ad assi lignei e usati come asce o lance (Fig. C). In Europa la tecnologia musteriana è stata essenzialmente associata ai Neanderthal, mentre in Africa è stata associata ai primi Sapiens, rimanendo in uso fra circa 300 e 40 KA. I primi Sapiens europei (Cro-magnon) hanno utilizzato la tecnologia Musteriana fino a circa 43 KA, passando poi rapidamente alla tecnologia Aurignaziana.

Tecnologia Oldowan. Tecnica di produzione di manufatti litici da pezzi di basalto, selce o calcedonio, usando un pezzo di roccia più resistente come martello. Questa procedura, nota come "tecnologia Oldowan" o "modo 1", permetteva di produrre schegge e ciottoli con bordo affilato (Fig. A) che venivano usati per aprire e disarticolare carcasse animali, staccare la carne dalle ossa, pulire materiale vegetale, e probabilmente per appuntire rami e farne armi. Il termine prende il nome dal sito di Olduvai Gorge in Tanzania, dove sono stati ritrovati i primi manufatti di questo tipo. La tecnologia Oldowan è il primo esempio di produzione sistematica di utensili litici. Forse inizialmente associata a *Australopithecus garhi*, essa è stata utilizzata da *H. habilis* e *H. ergaster* e poi perfezionata da *H. erectus*. La tecnologia Oldowan è stata in uso in Africa, Asia meridionale, Medio Oriente ed Europa fra 2,6 e 0,45 MA, ma è stata gradualmente rimpiazzata dalla più avanzata tecnologia Acheulana a partire da circa 1,76 MA (de La Torre 2011, 2016).

Teoria della mente. Capacità cognitiva di riconoscere stati mentali quali opinioni, desideri, emozioni e conoscenze in altri individui, e di metterli a confronto con i propri. L'empatia è un concetto correlato che pone l'enfasi sulla capacità emozionale di percepire gli stati mentali di altri. La capacità di prevedere reazioni e comportamento di un altro individuo è teoria della mente, la capacità di soffrire o gioire nel percepire analoghe emozioni in altri è empatia.



Principali tecnologie del Paleolitico. **A**, tecnologia Oldowan: raschiatoio di selce, età circa 2,6 MA (Museo Archeologico Nazionale di Madrid, foto Locutus Borg). **B**, tecnologia acheuleana: punta di lancia in selce, età circa 500 KA (Museo di Tolosa, foto Didier Descouens). **C**, tecnologia musteriana: punta di lancia in calcedonia, età circa 300 KA (Museo di Tolosa, foto Didier Descouens). **D** e **E**, tecnologia aurignaziana. **D**, statuetta d'avorio raffigurante un "uomo leone", età circa 40 KA (Landesmuseum Württemberg, foto Dagmar Hollmann). **E**, flauto d'osso ritrovato in Germania, età circa 35 KA (Landesmuseum Württemberg, foto Marco Ciaramella). Foto coperte da licenza internazionale *Creative Commons Attribution-Share Alike 4.0*. Immagini modificate dall'autore.

2. Gli ominini arcaici

Oltre alle anomale dimensioni del cervello, il principale tratto distintivo nell'anatomia degli umani moderni è probabilmente la locomozione bipede (bipedalità), che comporta l'assetto del tronco e del bacino in posizione eretta e l'uso esclusivo degli arti posteriori per spostarsi sul terreno (divenuti perciò arti inferiori). Forme di locomozione bipede sono presenti in altri primati, ma sono utilizzate solo occasionalmente e non

non sono associate a particolari specializzazioni anatomiche. L'adozione della *bipedalità abituale* negli umani ha invece richiesto specifici cambiamenti nell'anatomia del bacino, colonna vertebrale, arti, e persino del cranio (Larsen 2014; Langdon 2016). Un segno diagnostico di adattamento alla bipedalità è, infatti, la posizione del *foramen magnum*, l'apertura alla base del cranio attraverso cui passa il midollo allungato. Il *foramen* è situato in posizione centrale negli umani, mentre è spostato dorsalmente nello scimpanzé e nelle altre

scimmie antropomorfe. Un secondo tratto associato alla bipedalità è l'*angolo bicondilare del femore*, cioè l'angolo che l'asse del femore fa con la verticale passante per il ginocchio. Un angolo di una certa ampiezza è necessario per assicurare il mantenimento dell'equilibrio nella fase della locomozione bipede in cui il corpo si trova a poggiare su un solo arto. Negli umani moderni, l'angolo bicondilare è 8-11°, leggermente più alto nelle femmine a causa della maggiore ampiezza del bacino, mentre nelle scimmie antropomorfe l'angolo è zero perché il femore è verticale. Altri distintivi tratti associati alla bipedalità sono la curvatura della colonna vertebrale nota come *lordosi lombare*, che aiuta a mantenere l'equilibrio in posizione eretta abbassando il baricentro del tronco e portandolo più vicino al bacino, e l'arco plantare nei piedi, che aiuta ad ammortizzare la sollecitazione meccanica sul bacino e sulle ginocchia. Questi tratti sono utili per dedurre il tipo di locomozione abituale anche da frammenti dello scheletro.

La presenza di adattamenti anatomici associati alla bipedalità in resti fossili di primati ha permesso di identificare una serie di forme appartenenti alla linea evolutiva degli umani, collettivamente classificati come Hominina (informalmente riferiti di seguito come "ominini"), una sottotribù degli Hominoidea (Fig. 1).

Apparsa in forma incompleta nei primi ominini, la bipedalità si è andata perfezionando, raggiungendo un alto grado di specializzazione nel genere *Homo*, ove si è accompagnata ad adattamenti fisiologici che hanno aumentato la resistenza nella corsa (Insero 2). Liberando gli arti anteriori e il tronco dalle costrizioni anatomiche legate alla locomozione, la bipedalità avrebbe permesso l'evoluzione del lancio di precisione, aprendo un percorso evolutivo del tutto nuovo (Sezione 3 e 6).

Oltre alla bipedalità, un secondo tratto distintivo che separa gli ominini dalle altre scimmie antropomorfe sono i canini poco sviluppati sia nelle femmine che nei maschi, e l'assenza del *diastema*, uno spazio vuoto

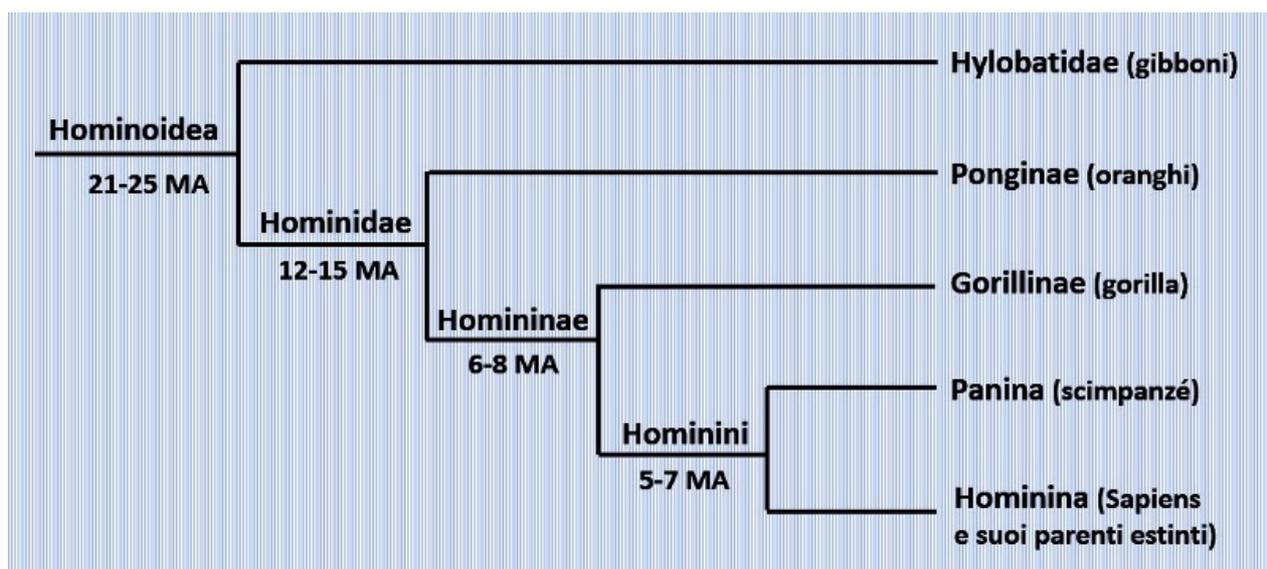


Figura 1: Albero filogenetico degli Hominoidea (scimmie antropomorfe). I numeri indicano il tempo di divergenza (milioni d'anni fa, MA) dei cladi immediatamente a valle, stimato attraverso tecniche molecolari. Gli Hominina e i Panina (scimpanzé) si sono separati da un progenitore comune tra 5 e 7 milioni di anni fa. Dati da Glazco & Nei (2003). Immagine modificata dall'autore.

fra canino e primo premolare nella mascella inferiore, nel quale il canino superiore si inserisce a mascelle chiuse. Quest'apparato è noto come *honing complex* perché la frizione fra i denti convolti li mantiene affilati. L'evidenza paleontologica mostra che la bipedalità e la riduzione dei canini negli ominini hanno preceduto di milioni d'anni un cervello di dimensioni moderne.

L'habitat ancestrale degli Hominoidea è probabilmente la foresta tropicale africana, ancor oggi il bioma dominante in vaste aree dell'Africa centrale a ovest del Grande Rift. Non è chiaro quali pressioni evolutive abbiano promosso l'evoluzione della bipedalità negli ominini. L'area ancestrale degli ominini è l'Africa centro-orientale e meridionale (Fig. 2). Appare probabile che un ruolo importante l'abbia avuto la transizione iniziata nel Miocene e continuata poi nel Pliocene e Pleistocene verso una distribuzione più stagionale delle precipitazioni. Questo avrebbe favorito la frammentazione della foresta e poi la sua sostituzione in vaste aree del continente con la savana, un nuovo bioma caratterizzato da alta copertura erbacea e alberi sparsi (Fig. 3). Secondo questa ricostruzione, l'adattamento ad habitat progressivamente più aperti avrebbe esercitato una pressione evolutiva verso una locomozione bipede sempre più efficiente. Per buona parte della storia evolutiva degli ominini, tuttavia, la savana ha ricoperto solo aree marginali, e i fossili degli ominini arcaici sono prevalentemente associati ad animali che vivono nella foresta. I primi australopiteci, per esempio *A. afarensis* e *A. africanus*, vivevano in aree ricche d'acqua, pur avendo già adottato la locomozione bipede. L'origine della bipedalità negli ominini rimane perciò un tema controverso (Langdon 2016). È

interessante notare che lo scimpanzé e il gorilla hanno evoluto indipendentemente l'uno dall'altro il *knuckle-walking*, una modalità di locomozione sul terreno che, diversamente dalla bipedalità, è compatibile con un'anatomia specializzata per la vita arboricola (Crompton et al. 2010).

Il più antico ominino noto è *Sahelanthropus tchadensis*, vissuto intorno a 7 MA. Ritrovati nella regione nota come Sahel, lungo il bordo meridionale del Sahara, i resti comprendono un cranio, parte di due mandibole e alcuni denti. Il gruppo di ricerca che li ha scoperti ritiene che ha posizione del *foramen magnum* sia evidenza di bipedalità (Guy et al. 2005; Wolpoff et al. 2006). Questa conclusione è stata posta in discussione a causa dell'assenza di resti dello scheletro post-craniale (la parte sottostante al cranio). *Sahelanthropus* presenta, inoltre, canini ridotti e assenza di diastema. Poco più recente (circa 6 MA) è *Orrorin tugenensis*, di cui sono stati ritrovati mascella, omero, femore, falangi e vari denti sulle rive del lago Turkana, in Kenya. La dentatura presenta un *honing complex* ben delineato, ma l'anatomia del femore è compatibile con una locomozione bipede, giustificando perciò la collocazione di *Orrorin* fra gli ominini (Richmond & Jurgens 2008).

Altre due forme di ominini arcaici sono state ritrovate nella depressione di Afar (Etiopia) e classificate come *Ardipithecus kaddaba* e *Ardipithecus ramidus*, la prima datata intorno a 5,7 MA, la seconda intorno a 4,4 MA. La collezione di fossili attribuiti all'una o all'altra specie è relativamente ricca, comprendendo parti dello scheletro post-craniale oltre che del cranio. *Ardipithecus* conserva adattamenti all'habitat arboreo quali ad esempio gli alluci opponibili, ma altri tratti dello scheletro suggeriscono che esso



Figura 2: Siti di ritrovamento dei più antichi fossili attribuiti a ominini (*Sahelanthropus*, *Orrorin*, *Ardipithecus* (*Ar*), *Australopithecus* (*Au*). Immagine modificata dall'autore.

utilizzasse l'andatura bipede per muoversi a terra. Tra questi, una regione lombare robusta e provvista di lordosi lombare e un bacino simile a quello degli australopiteci e degli umani nell'articolazione ileo-sacro e ileo-femore. In contrasto, gli ischi sono relativamente allungati, come si osserva nelle scimmie antropomorfe viventi. Ne è stato dedotto che *Ardipithecus* fosse meno

abile dei moderni scimpanzé ma più abile degli australopiteci nel muoversi sugli alberi (White et al. 2015). *Ardipithecus* aveva canini di piccole dimensioni anche nei maschi, era privo di diastema, e presentava un livello di dimorfismo sessuale vicino a quello riscontrato negli australopiteci e nel genere *Homo*. Utilizzando per confronto primati più antichi, l'anatomia di *Ardipithecus* appare



Figura 3: La savana è un nuovo bioma che si è diffuso in vaste aree del pianeta a partire da otto milioni di anni fa, nel contesto di una transizione globale verso un clima mediamente più arido e freddo (Beerling & Osborne 2008). La savana ha gradualmente rimpiazzato l'originale foresta pluviale in Africa centro-orientale e meridionale. La transizione ha comportato l'evoluzione di numerose nuove specie e la scomparsa di altre. La copertura erbacea della savana è prevalentemente costituita da piante C₄ a crescita veloce ed elevata produttività (Inserto 1). Foto ProfessorX, Public Domain via Wikimedia Commons. *Immagine modificata dall'autore.*

per molti tratti arcaica, mentre lo scimpanzé e le altre grandi scimmie antropomorfe viventi presentano un insieme di caratteri chiaramente derivati, quale per esempio una marcata riduzione del sacro. Questo indica che il progenitore degli ominini era molto dissimile da uno scimpanzé o un gorilla, e che questi non sono primitivi rispetto agli ominini (White et al. 2015).

L'analisi paleoecologica di fossili animali e vegetali associati ai resti di *Sahelanthropus*, *Orrorin* e *Ardipithecus* suggerisce che questi ominini vivessero in habitat arborei semiaperti, diversi sia dalla fitta foresta tropicale africana, sia dalla savana.

Fra gli ominini arcaici, il gruppo meglio documentato è quello degli australopiteci (Australopithecina), suddiviso nei due generi *Australopithecus* (australopiteci "gracili") e *Paranthropus* (australopiteci robusti). Le

forme riferite al genere *Australopithecus* sono datate fra 4 e 2 MA. Tra queste, *A. anamensis* (4 MA), *A. afarensis* (3,7-3 MA), *A. africanus* (3-2 MA) (Haile-Selassie 2010). Il genere *Paranthropus* è rappresentato da resti datati fra circa 2,7 e 1 MA. L'anatomia del bacino e del ginocchio, un ampio angolo bicondylare, e la presenza di lordosi lombare suggeriscono che gli australopiteci utilizzassero una locomozione perfettamente bipede quando si muovevano sul terreno. In contrasto, vari tratti del tronco tra cui in particolare l'anatomia della scapola, gli arti superiori relativamente lunghi e la curvatura delle falangi nelle dita della mano riflettono la persistenza di un forte legame con l'habitat arboreo. Rispetto ad *Ardipithecus*, le dita della mano si sono accorciate, suggerendo lo sviluppo di migliori abilità manuali (Richmond & Hatala 2013). Gli

australopiteci gracili vivevano probabilmente ai margini della foresta e si erano adattati a una dieta molto varia, comprendente sia materiali vegetali, sia piccoli animali, che essi trovavano soprattutto spostandosi sul terreno. È verosimile, tuttavia, che questi antichi ominini tornassero sugli alberi per dormire e vi si rifugiassero durante il giorno per sfuggire ai predatori. Gli australopiteci robusti erano più specializzati. L'analisi isotopica dei loro denti ha rivelato un $\delta^{13}\text{C}$ meno negativo rispetto agli australopiteci gracili, indicando che essi consumavano prevalentemente piante C_4 (Inserto 1), quindi verosimilmente passavano più tempo dei loro cugini in ambienti aperti (Cerling et al. 2013).

3. Il genere *Homo*

Il genere *Homo* fu istituito da Linneo nella decima revisione del suo *Systema Naturae*, data alle stampe nel 1758. Esso comprendeva *Homo sylvestris* (o *H. troglodytes*), una creatura in parte immaginaria e in parte basata su descrizioni dell'orango, e *Homo sapiens*, quest'ultimo con quattro presunte varianti geografiche (Europea, Africana, Asiatica e Americana). Nei due secoli successivi sono state aggiunte numerose altre specie, dedotte dall'esame di resti fossili. Vi è ancor oggi molta disparità d'opinioni sul numero di specie di *Homo* e sulla interpretazione dei fossili (Tattersall & Schwartz 2009). Poiché tutte le specie attribuite dalla tassonomia ufficiale al genere *Homo* condividono fondamentali caratteri anatomici con l'uomo moderno, tra cui un QE particolarmente elevato, nella trattazione che segue esse sono informalmente riferite come "umani".

L'analisi paleoecologica suggerisce che *Homo* sia emerso alla fine del Pliocene in un

contesto ambientale caratterizzato da ampie aree aperte frammiste ad aree alberate, sotto un regime climatico tendenzialmente più arido che in precedenza. L'analisi integrata di sequenze molecolari da Hominoidea esistenti e di resti fossili data la divergenza del genere *Homo* intorno a 3,3 MA (Püschel et al. 2021). I più antichi fossili attribuiti a *Homo*, tuttavia, hanno un'età di soli 2,5 milioni d'anni. Essi sono stati ritrovati in un'ampia area a est della Great Rift Valley in Africa centro-meridionale, e sono stati assegnati a due specie, *Homo rudolfensis* e *H. habilis*. *H. rudolfensis* mostra una dentatura arcaica, simile a quella presente negli australopiteci gracili, ma ha uno scheletro post-craniale (la parte sottostante al cranio) ben adattato alla bipedalità. *H. habilis* ha dentatura più moderna, ma presenta ancora braccia relativamente lunghe che denunciano la persistenza di abitudini arboricole. L'anatomia di *H. habilis* è in effetti così primitiva che si è a lungo dibattuto se i resti attribuiti a questa specie fossero più correttamente riferibili al genere *Australopithecus*. Sia *H. rudolfensis*, sia *H. habilis*, comunque, hanno un QE significativamente più alto rispetto agli australopiteci (Püschel et al. 2021). Considerando l'insieme dei caratteri anatomici, tuttavia, la transizione da *Australopithecus* a *Homo* sembra essere stata molto graduale (Foley et al. 2016). Intorno a 2,0 MA appare *H. erectus*, il primo ominino con uno scheletro post-craniale quasi moderno, inclusa una moderna proporzione nella lunghezza di gambe e braccia. L'anatomia del bacino, ginocchia e piede mostra che *H. erectus* era capace di percorrere lunghe distanze sia camminando che correndo. Questa capacità, nota in gergo come *endurance running* (corsa di

fondo), resterà un carattere distintivo degli umani più recenti, compreso l'uomo moderno (Insero 2). In linea con queste osservazioni, l'analisi paleoecologica mostra che *H. erectus* viveva stabilmente nella savana e probabilmente non dormiva più sugli alberi, preferendo invece cavità nel terreno, grotte o anche spazi aperti. La sua dieta comprendeva un regolare consumo di carne, inclusi bovidi di grandi dimensioni, catturati attraverso la caccia o sottratti ad altri predatori. Nato in Africa orientale, *H. erectus* si è rapidamente diffuso sul continente africano ed è poi passato in Asia, arrivando fino alla Cina e Sumatra e persistendo fino ad almeno 143.000 anni fa. La specie presenta un'ampia variabilità morfologica. Le forme più antiche di *H. erectus* avevano un volume endocranico di circa 850 cc, mentre quelle più recenti ritrovate in Cina arrivavano fino a 1100 cc. Una quarta specie, *Homo ergaster*, è vissuta in Africa orientale fra 1,8 e 1,4 milioni di anni fa. *H. ergaster* e *H. erectus* sono oggi generalmente considerati due popolazioni della stessa specie, la prima diffusa sul continente africano, la seconda in Eurasia, e riferite insieme come *H. erectus sensu lato* (Maslin et al. 2015).

Oltre che un QE più alto, il genere *Homo* presenta altri due caratteri distintivi rispetto agli ominini arcaici: una particolare anatomia della mano e del tronco. Laddove gli ominini arcaici avevano dita lunghe e ricurve e pollici gracili, *Homo* possiede dita corte e diritte e pollici robusti che permettono di manipolare oggetti anche piccoli con destrezza e precisione. L'anatomia del tronco in *Homo* presenta una serie di tratti distintivi rispetto alle altre scimmie antropomorfe, tra cui un'ampia libertà di rotazione del tronco rispetto al bacino e l'orientamento laterale della spina della scapola, che permette

all'omero di ruotare esternamente, allineandosi con il muscolo pettorale maggiore. Grazie a questi adattamenti anatomici, i legamenti della spalla e dell'anca sono in grado di accumulare energia elastica e di sommarla all'azione del pettorale per scagliare oggetti con forza e precisione. Numerosi primati usano lanciare oggetti, di solito allo scopo di intimidire conspecifici, ma nessuno di essi è capace di farlo con l'abilità degli umani. L'anatomia associata al lancio di precisione è già presente in forma parziale in *H. habilis* ed è perfettamente definita in *H. erectus* (Roach et al. 2013). Il lancio di precisione è perciò un tratto distintivo del genere *Homo*.

Trasformando un semplice ciottolo in un'arma potenzialmente letale, esso marca simbolicamente la transizione fra non umani (ominini arcaici) e umani (tutti i membri del genere *Homo*).

Homo habilis è stato associato all'apparizione della tecnologia Oldowan (Insero 1). Il ritrovamento in Etiopia di ossa di animali che presentano segni prodotti da ciottoli taglienti e risalgono ad almeno 3,3 MA suggerisce che l'uso di strumenti litici nella macellazione di ungulati abbia preceduto l'apparizione del genere *Homo* (McPherron et al. 2010). Benché l'uso di attrezzi e finanche la produzione di semplici strumenti sia presente in varie specie animali, la produzione di strumenti litici attraverso la sfaldatura per percussione è un tratto distintivo degli ominini. Rimane da accertare se esso fosse già presente negli australopiteci o sia apparso solo negli umani (Schick & Toth 2013).

H. erectus ha inizialmente utilizzato una tecnologia di tipo Oldowan, ma ha poi rapidamente sviluppato una tecnologia più avanzata, nota come tecnologia Acheuleana

Inserto 2 - Gli umani sono anatomicamente e fisiologicamente specializzati nella corsa lunga

Rispetto agli ominini arcaici e alle scimmie antropomorfe viventi, gli umani presentano innovazioni anatomiche e fisiologiche che li hanno resi particolarmente resistenti nella corsa (*endurance running*). A livello scheletrico, queste innovazioni comprendono articolazioni dell'anca meno mobili, un allungamento degli arti inferiori, alluci completamente addotti (paralleli all'asse lungo del piede) e meno mobili lateralmente (Lieberman et al. 2009; Deckers 2017). La locomozione bipede è libera dalle costrizioni respiratorie cui è soggetta la respirazione quadrupede. Nei quadrupedi, il ritmo respiratorio, cioè la frequenza delle inspirazioni ed espirazioni, dipende dal tipo di andatura. Di conseguenza, la disponibilità di ossigeno nel sangue riflette la velocità del movimento e le proprietà elastiche dei polmoni più che l'effettivo tasso metabolico. Un tipico quadrupede come il cavallo ha sostanzialmente tre andature (passo, trotto, galoppo), ciascuna con una propria velocità. Per cambiar velocità, il cavallo deve cambiare andatura. Se l'animale viene forzato a mantenere una velocità diversa dalle tre canoniche, la sua efficienza metabolica si riduce e può crearsi un debito di ossigeno con conseguente viraggio al metabolismo anaerobico. Negli umani il respiro dipende meccanicamente dal diaframma e può essere modulato in risposta alla domanda di ossigeno in un ampio intervallo di velocità, senza significativa riduzione nelle prestazioni (Langdon 2016). La resistenza degli umani nella corsa di durata è dovuta soprattutto a una maggiore massa muscolare e a una fisiologia muscolare specializzata. Gli arti posteriori negli umani, infatti, hanno molto più tessuto muscolare (circa 250 g/Kg peso corporeo) rispetto allo scimpanzé (170 g/Kg di peso corporeo) e una maggiore proporzione di fibre ricche di mitocondri e resistenti alla fatica. L'analisi dei resti fossili degli ominini arcaici permette di valutare la loro resistenza nella corsa e l'efficienza dell'apparato locomotore nel trasferimento dell'energia potenziale, elastica e cinetica. Gli australopiteci avevano poca resistenza e scarsa efficienza, *H. habilis* una buona resistenza ma ancora scarsa efficienza, *H. erectus* buona resistenza e buona efficienza. Un apparato locomotore di tipo moderno è apparso in *H. erectus* circa 1 MA (Pontzer 2017).

La corsa produce calore, per cui la resistenza dipende anche dall'efficienza con cui il calore in eccesso viene dissipato. Gli umani hanno evoluto un sistema di termoregolazione molto più efficiente che in altri primati e nella maggioranza dei mammiferi. Esso utilizza tre innovazioni a carico della cute: un cospicuo aumento delle ghiandole eccrine, una maggiore vascolarizzazione, la perdita della copertura di peli in buona parte del corpo.

Le ghiandole eccrine producono sudore, un secreto acquoso la cui evaporazione raffredda efficacemente la superficie corporea. La vascolarizzazione cutanea permette di regolare la dispersione di calore attraverso la vasocostrizione periferica. La perdita della copertura di peli migliora il raffreddamento del corpo per evaporazione, convezione e irraggiamento; i peli, tuttavia, sono stati conservati nel capo per proteggerlo dall'esposizione diretta al sole durante il giorno. I peli ascellari e quelli della zona pubica sono associati a ghiandole apocrine il cui secreto contiene feromoni sessuali. I peli sul viso, torace, braccia e gambe nei maschi adulti si sviluppano in risposta al testosterone e probabilmente sono stati conservati dall'evoluzione come segnale di fertilità per le femmine (il testosterone controlla anche lo sviluppo degli spermatozoi).

Come tutte le transizioni evolutive, la perdita della pelliccia è stata certamente un processo graduale. Vivendo sugli altopiani dell'Africa centrale, gli australopiteci probabilmente conservavano l'ancestrale copertura pelosa. C'è generale consenso che la pelliccia sia stata persa più tardi, nel genere *Homo*, col passaggio ad habitat aperti a più basse altitudini (Ruxton & Wilkinson 2011a; Dàvid-Barrett & Dunbar 2016). L'allele del gene MC1R presente nelle popolazioni africane di pelle nera è apparso circa 1,2 MA (Rogers et al. 2004). Poiché questo allele controlla la sintesi costitutiva dell'eumelanina, un pigmento che protegge la cute dall'ultravioletto, la sua fissazione nelle popolazioni potrebbe coincidere con una significativa riduzione della copertura pelosa. Appare probabile che il processo si sia concluso in *H. erectus*, perché questo presenta un'anatomia perfettamente bipede (Ruxton & Wilkinson 2011b).

I pidocchi sono parassiti ematofagi di un gran numero di vertebrati terrestri, e si sono co-evoluti e diversificati insieme ai loro ospiti. Gli umani moderni ospitano *Pediculus humanus humanus*, che vive sugli abiti e si sposta sulla pelle per nutrirsi, e la sottospecie *Pediculus humanus capitis*, che vive sul capo. Analisi molecolari provano che *P. humanus* come specie e il pidocchio dello scimpanzé si sono separati da un comune progenitore fra 5 e 7 MA, una datazione in linea con la divergenza di Panina e Hominina (Fig. 1). La varietà *P. humanus capitis* risulta essere apparsa circa 1,5 MA, suggerendo che la pelliccia sia stata perduta del tutto in *H. erectus* intorno a tale data (Light & Reed 2009). Il pidocchio degli abiti, invece, si è evoluto dal pidocchio del capo solo 170-80 KA, una data che probabilmente segnala l'inizio dell'uso di pelli o materiali vegetali per la protezione del corpo da parte di Sapiens (Toups et al. 2013).

(Insero 1). Evidenza indiretta suggerisce che *H. erectus* utilizzasse il fuoco occasionalmente già 1,42 MA, fosse capace di controllarlo intorno a 800.000 anni fa (800 KA), e lo impiegasse abitualmente per cuocere, riscaldarsi e proteggersi dai predatori a partire da almeno 300 KA. (Wrangham and Carmody 2010; Gowlett 2016).

L'analisi di calchi endocranici, che riproducono con precisione l'anatomia della corteccia cerebrale, ha rivelato che sia *H. habilis*, sia *H. erectus* possedevano le aree di Broca e di Wernicke, aree corticali coinvolte nell'uso del linguaggio negli umani moderni (Sezione 6). Gli australopiteci possedevano l'area di Broca ma non quella di Wernicke, mentre in ominini più arcaici sembra fossero assenti entrambe le aree (Schrenk 2013). La presenza in *H. habilis* e *H. erectus* delle aree

di Broca e Wernicke, d'altra parte, non è considerata prova sicura della capacità di parlare, tanto più che l'uso del linguaggio dipende anche da numerosi altri centri corticali (Sezione 6).

Una nuova linea di umani fu scoperta nel 1907 nelle vicinanze della città tedesca di Heidelberg e perciò battezzata *H. heidelbergensis*. Fossili riferibili alla stessa specie sono stati trovati successivamente in altri siti in Germania, Francia, Italia e Grecia. Il complesso vulcanico di Roccamonfina, in Italia, conserva impronte lasciate nella polvere vulcanica circa 350 KA e attribuite a *H. heidelbergensis*. Un cranio trovato nei pressi di Ceprano e inizialmente riferito come *H. cepranensis*, è stato successivamente attribuito a *H. heidelbergensis* e datato tra 430 e 385 KA (Mounier et al. 2011). Fossili riferiti a *H.*

heidelbergensis, sono stati trovati in Zambia e a Bodo d'Ar (Etiopia) e datati rispettivamente 300 e 600 KA. Questa specie ha inizialmente utilizzato una tecnologia del tipo Oldowan, ma è passata successivamente alla tecnologia Acheuleana. Non è chiaro se la transizione sia stata autonoma o sia avvenuta per trasferimento culturale da popolazioni coeve di *H. erectus*. Apparso in Africa intorno a 800 KA, *H. heidelbergensis* sarebbe passato in Asia e Europa circa 500 KA. *H. rhodesiensis*, una specie basata su fossili ritrovati in Rhodesia, attuale Zambia, è probabilmente un sinonimo di *H. heidelbergensis* (Grün et al. 2020).

H. neanderthalensis deve il nome al fatto che i primi resti di questa specie furono scoperti nel 1856 nella valle di Neander, vicino a Düsseldorf (Germania). Lo scheletro dei Neandertal presenta una combinazione di caratteri arcaici e tratti innovativi. Tra i primi, arcate sopraorbitali molto pronunciate, una protuberanza dell'osso occipitale nota come "toro occipitale", e l'assenza del mento. Tra i secondi, un grande volume endocranico (intorno a 1600 cm³ nei maschi, leggermente superiore rispetto ai Sapiens), un torace quasi triangolare e arti relativamente corti. I Neandertal avevano cavità orbitali e centri cerebrali della visione di maggiori dimensioni rispetto ai Sapiens, il che suggerisce che avessero una vista migliore. Il corpo robusto e la statura relativamente bassa sono interpretati come adattamenti al freddo. L'area di distribuzione dei Neandertal comprendeva il bacino settentrionale del Mediterraneo, il Nord-Europa e l'Asia occidentale fino ai Monti Altai in Siberia. Inizialmente associati a utensili litici di tipo acheuleano, i Neandertal sono più recentemente passati a una tecnologia di

tipo musteriano (Inserito 1). Essi usavano abitualmente il fuoco, si coprivano con pelli animali ed erano abili cacciatori anche di prede di grandi dimensioni. Praticavano riti di sepoltura dei morti e si dipingevano il corpo, attività che riflettono capacità di astrazione simbolica (Conard & Richter 2011). La morfologia dei manufatti litici a essi associati indica che i Neandertal condividevano la preferenza degli umani moderni per la mano destra (circa l'84% degli individui), un tratto probabilmente ereditato da un comune progenitore (Cashmore et al. 2008). Analisi molecolari di DNA estratto da fossili ritrovati nella Sima de los Huesos sulla Sierra Atapuerca (Spagna) ne suggeriscono l'attribuzione a una forma arcaica di Neandertal (Meyer et al. 2016). Con un'età di circa 430 KA, questi sarebbero i più antichi fossili noti di Neandertal. La maggior parte dei fossili di Neandertal, tuttavia, sono posteriori a 150 KA. Gli ultimi Neanderthal di cui c'è evidenza vivevano in Spagna nella zona di Gibilterra circa 24 KA (Harvati-Papatheodorou 2013). Poiché i primi Sapiens sono arrivati in Europa almeno 45 KA, le due linee hanno probabilmente condiviso il territorio per oltre 20 KA.

Una nuova linea di umani è stata scoperta nel 2010 nella grotta di Denisova sui Monti Altai (Siberia). I resti sono scarsissimi, e molto di ciò che si sa su di essi viene da studi molecolari su DNA estratto dai fossili, conservato relativamente bene grazie alle particolari condizioni della grotta. Non è stata ancora eretta una specie formale, per cui la linea è denominata "Denisovani" (Meyer et al. 2012; Prüfer et al. 2017). I Denisovani avrebbero colonizzato l'area da circa 195 a 52-76 KA (Douka et al. 2019).

Il miglioramento delle tecniche di

sequenziamento e ricostruzione genomica ne ha permesso l'applicazione al DNA estratto da fossili vecchi di centinaia di migliaia d'anni, producendo una quantità crescente di informazioni su origine, distribuzione geografica e flussi migratori di antiche popolazioni umane. I dati molecolari suggeriscono che Neandertal, Denisovani e Sapiens derivino da un progenitore comune. Neandertal e Denisovani sono probabilmente gruppi gemelli e la loro separazione dal comune progenitore è stata datata intorno a 800 KA. Sapiens, invece, si sarebbe indipendentemente separato dalla comune linea ancestrale tra 400 e 700 KA (Meyer et al. 2016). Appare probabile che l'ultimo comune progenitore delle tre linee sia riferibile a *H. heidelbergensis* (Stringer 2012, 2016; Fig. 4). Sappiamo, inoltre, che ci sono state commistioni genetiche fra Sapiens e le altre due linee. Circa il 2% del DNA degli umani moderni non africani è di origine neandertaliana (Prüfer et al. 2014, 2017). Piccole quantità di DNA di origine denisovana sono presenti nelle popolazioni

asiatiche moderne, in particolare quella cinese e giapponese, mentre nei Melanesiani e Aborigeni australiani il DNA di origine denisovana ammonta a circa il 5% del genoma (Reich et al. 2011; Meyer et al. 2012; Prüfer et al. 2014; Vernot et al. 2016; Browning et al. 2018). Oltre che sequenze derivate da Neanderthal e Denisovani, il genoma degli umani moderni non africani conserva tracce di almeno due altre linee vissute in Asia e di cui non è noto al momento alcun resto fossile (Teixeira & Cooper 2019). I dati molecolari, inoltre, suggeriscono che ci sia stata frequente commistione fra Neandertal e Denisovani nelle aree dove essi erano in contatto (Slon et al. 2018; Douka et al. 2019). Al contrario, non c'è evidenza di flusso genico da Sapiens a Neandertal (Hajdinjak et al. 2018).

La datazione molecolare di Sapiens, che ne pone le origini ad almeno 400 KA, è molto anteriore ai più antichi fossili chiaramente attribuibili a tale specie (Stringer 2016). La discrepanza cronologica è almeno in parte dovuta alla gradualità della transizione

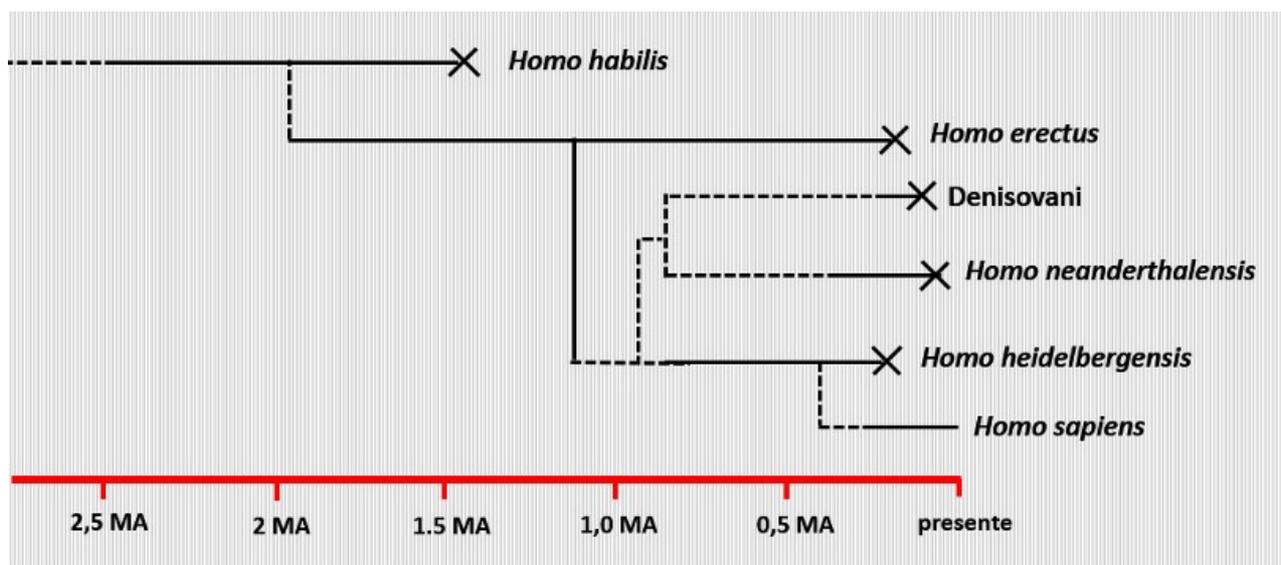


Figura 4: Albero filogenetico semplificato del genere *Homo*. La lunghezza delle linee orizzontali piene indica la copertura temporale documentata da fossili. Il tratteggio indica incertezza nella cronologia e/o nella posizione della linea evolutiva. Il simbolo X indica estinzione. L'evidenza paleontologica indica che nel Medio Pleistocene coesistevano varie specie di umani, spesso in stretta prossimità. MA = milioni di anni fa. Immagine modificata dall'autore. Immagine modificata dall'autore.

anatomica, da forme che combinano caratteri arcaici con caratteri propri di *Sapiens* a forme più chiaramente moderne. Recentemente, resti fossili comprendenti parte di un cranio e una mandibola, datati 350-280 KA, sono stati attribuiti a una forma arcaica di *Sapiens* (Hublin et al. 2017), colmando almeno in parte il divario fra fossili e datazione molecolare. La combinazione di tratti arcaici e tratti derivati si osserva altresì anche in fossili relativamente recenti, e potrebbe segnalare eventi di ibridazione tra *Sapiens* e altri ominini quali *H. neanderthalensis* e *H. heidelbergensis* (Stringer & Buck 2014). Questo rende difficile stabilire una separazione netta fra Neandertal e *H. heidelbergensis* da una parte, e fra Neandertal e *Sapiens* dall'altra. Fra i tratti anatomici distintivi dei *Sapiens* moderni ricordiamo una volta cranica (neurocranio) alta e arrotondata, una faccia piccola e arretrata rispetto all'osso frontale, un mento distinto, arcate sopraorbitali poco pronunciate e separate fra loro, e uno scheletro post-craniale molto più leggero rispetto a ominini arcaici. A lungo si è ritenuto che le forme moderne di *Sapiens* fossero apparse intorno a 100 KA, una datazione ora spostata a 200 KA (Stringer & Buck 2014). I dati paleontologici suggeriscono che *Sapiens* moderno si sia spostato dall'Africa al Medio Oriente più volte a partire da circa 180 KA, abbia cominciato a colonizzare l'Asia e l'Australia intorno a 120 KA e sia arrivato in Europa circa 45 KA (Bae et al. 2017; Hershkovitz et al. 2018). L'assenza di geni neandertaliani nelle popolazioni africane moderne suggerisce che *Sapiens* abbia incontrato i Neandertal solo quando è uscito dall'Africa (Prüfer et al. 2017).

Un risultato spesso trascurato della ricerca

molecolare applicata all'antropologia è la scoperta che, nonostante le differenze nel colore della pelle e altri tratti visibili, il livello di diversità genetica tra le varie popolazioni umane esistenti è sorprendentemente basso (Pääbo 2014). L'analisi genetica di popolazioni autoctone moderne documenta anche che il livello di diversità è massimo in Africa e si riduce con la distanza da questo continente. Questo è da un lato in accordo con il modello corrente secondo cui *Sapiens* sarebbe nato in Africa e da qui sarebbe emigrato per colonizzare il resto del mondo. D'altro lato, il basso livello complessivo di diversità e la sua riduzione con la distanza dall'Africa suggeriscono che, nel corso della sua storia evolutiva, *Sapiens* abbia subito più episodi del fenomeno noto come "effetto del fondatore", una riduzione della popolazione fino a un numero così basso da comportare la perdita di una parte delle varianti alleliche esistenti (Ramachandran et al. 2005).

4. Cervello e capacità cognitive

L'evoluzione degli ominini pre-*Homo* è stata caratterizzata da una tendenza verso una riduzione della massa corporea, mentre il quoziente di encefalizzazione è rimasto intorno a valori comparabili a quelli delle grandi scimmie antropomorfe moderne. Al contrario, la storia evolutiva della linea *Homo* mostra una tendenza verso un aumento della massa corporea e del quoziente di encefalizzazione (Püschel et al. 2021; Fig. 5). Quest'ultimo parametro mostra uno scarto molto ampio tra *Sapiens* (e Neandertal) e il resto dei primati, suggerendo una proporzionale espansione delle capacità cognitive (Inserito 1).

Non c'è un'opinione unica fra gli studiosi su come definire l'intelligenza. Forse la definizione più generale, applicabile sia agli

umani sia agli animali non umani, è la capacità di ricavare informazioni dall'ambiente circostante e usarle per sviluppare soluzioni innovative che non fanno parte del bagaglio comportamentale istintivo (Roth & Dicke 2005). Questa definizione coincide sostanzialmente con la distinzione tra "intelligenza generale" e meccanismi cognitivi "dominio-specifici" (van Schaik et al. 2012; Burkart et al. (2017a). L'intelligenza generale permette di affrontare situazioni nuove e imprevedibili. Quando un problema ricorre regolarmente per tempi

lunghi, la selezione naturale favorisce l'emergenza di risposte comportamentali automatiche. I processi cognitivi automatici sono codificati geneticamente e sono inseriti ("hardwired") nella struttura del cervello nel corso dello sviluppo. Un modulo cognitivo automatico può essere utilizzato solo per una funzione, cioè in risposta alla specifica esigenza per cui si è evoluto. L'intelligenza generale permette invece l'elaborazione di risposte flessibili. È generalmente riconosciuto che la cosiddetta "intelligenza psicometrica", cioè la capacità di risolvere

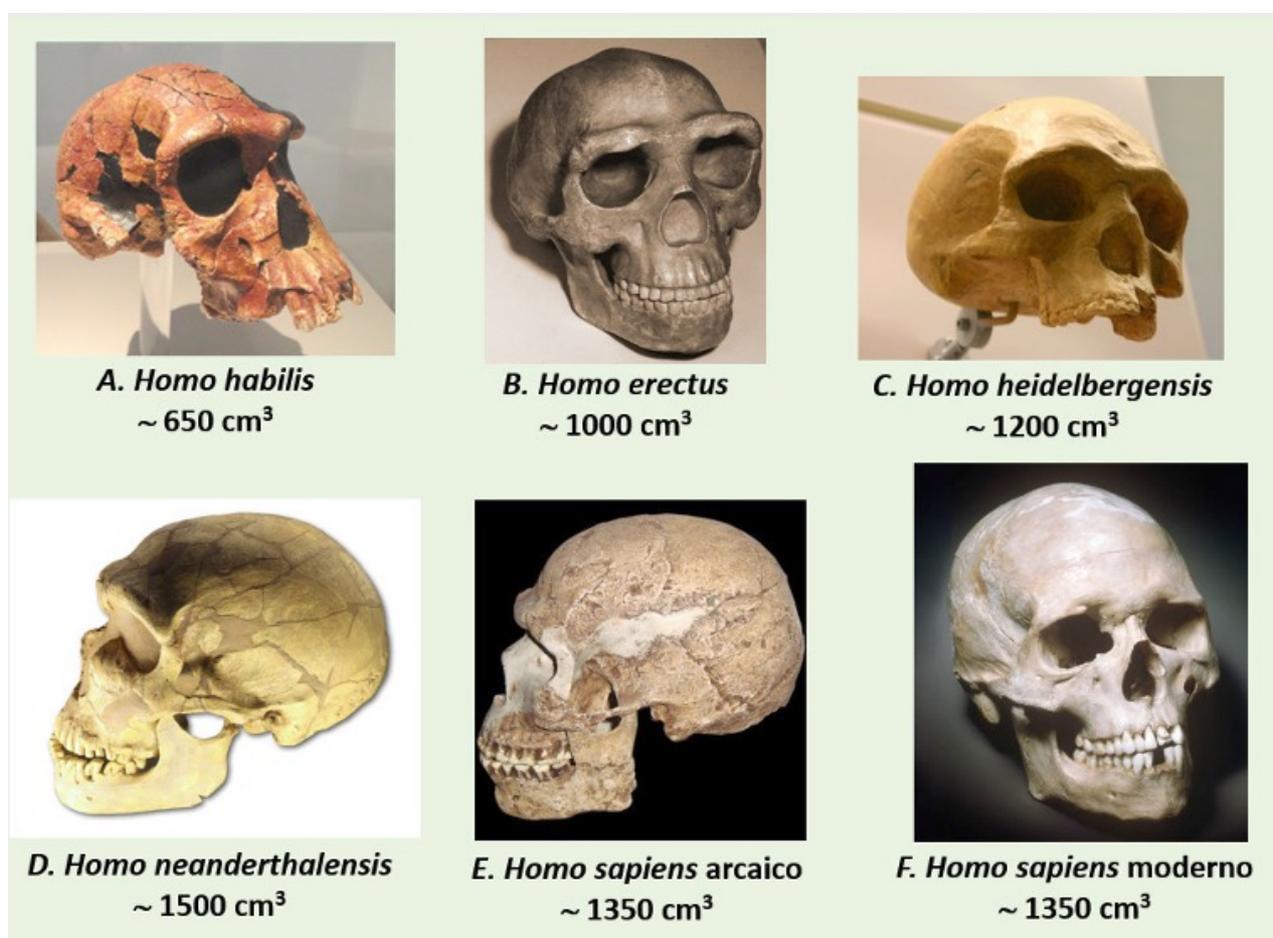


Figura 5: Anatomia del cranio e dimensioni del cervello nell'uomo moderno e suoi parenti estinti. **A**, foto Daderot, Public Domain, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=21709153>. **B**, foto Kevinzim, Public Domain, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=2189904>. **C**, foto Ryan Somma, Public Domain, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=1925116>. **D**, foto Alessandrosmerilli, Public Domain, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=25048966>. **E**, foto Wapondaponda, Public Domain, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=6944791>. **F**, foto Laténium, Public Domain, CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons. Immagini modificate dall'autore.

problemi misurata attraverso test, sia una affidabile espressione dell'intelligenza generale. L'intelligenza generale è presente in altri mammiferi e negli uccelli oltre che nell'uomo, ovviamente in combinazione con moduli cognitivi specifici.

L'equivalente psicometrico dell'intelligenza generale ha chiare basi genetiche sia negli umani, sia negli animali (van Schaik et al. 2012), ed è correlato con tratti anatomici del cervello quali il QE, lo spessore della corteccia e il numero di neuroni corticali. Diversamente dai moduli cognitivi automatici, tuttavia, l'intelligenza psicometrica si presenta come una proprietà sistemica, non legata cioè ad aree specifiche

della corteccia (Burkart et al. 2017a). L'aumento del QE negli umani potrebbe essere dovuto a lievi mutazioni in pochi geni regolatori (Insero 3). La ricerca in questo campo è ancora in una fase iniziale (Pääbo 2014; Khrameeva et al. 2020).

Esperimenti comportamentali su bambini d'età prescolare (circa due anni e mezzo), scimpanzé (età media 10 anni) e oranghi (età media 6 anni) hanno mostrato che i bambini non rispondevano meglio degli scimpanzé in test di abilità spaziale, numerica o di identificazione causa-effetto, mentre si mostravano molto più abili nell'apprendere per imitazione, comunicare e intuire il pensiero di altri umani (Fig. 6; Herrmann et

Insero 3 - Importanti cambiamenti nell'architettura del cervello potrebbero essere dovuti a poche mutazioni in geni regolatori

Il cervello degli ominini è cresciuto essenzialmente in conseguenza di un aumento allometrico (cioè non proporzionale) delle dimensioni della corteccia cerebrale (cortex). Si ritiene che una crescita così rapida sia dovuta a un cambiamento genetico relativamente semplice. La corteccia cerebrale nei mammiferi deriva da cellule precursori che proliferano dividendosi simmetricamente in una sottile area a ridosso di una cavità interna del prosencefalo (ventricolo telencefalico). Successivamente, le cellule precursori così prodotte passano a dividersi asimmetricamente, generando a ogni divisione una cellula precursore e un protoneurone corticale. I protoneuroni corticali migrano verso la superficie e qui si insediano e si differenziano in neuroni corticali. Le cellule precursori restano nella posizione originaria e continuano a dividersi asimmetricamente un certo numero di volte, reiterando il processo. I protoneuroni continuano a migrare verso la superficie, ciascuno collocandosi sopra il neurone prodotto nella precedente divisione della stessa cellula precursore e formando così colonne neuronali di lunghezza variabile da specie a specie. Il numero di divisioni simmetriche determina il numero di colonne, quindi l'ampiezza superficiale del cortex. Il numero di divisioni asimmetriche determina invece il numero di neuroni in ciascuna colonna, quindi lo spessore del cortex. Il cortex degli umani ha una superficie circa mille volte maggiore del cortex del topo. I dati disponibili suggeriscono che questo cospicuo incremento sia dovuto a un ritardo nell'attivazione delle divisioni asimmetriche, che darebbe spazio a pochi cicli addizionali di divisioni simmetriche (ciascun ciclo raddoppia il numero di colonne, quindi bastano tre cicli in più perché il numero di colonne passi, per esempio, da 1000 a 8000). Questo risultato potrebbe essere indotto da un piccolo cambiamento in uno o pochi geni regolatori. Un analogo meccanismo potrebbe essere responsabile della crescita allometrica positiva o negativa di altre parti del cervello (Roth & Dicke 2005).

al. 2007). Tali attitudini cognitive sono formalmente riferite come *teoria della mente* (Insero 1). Forme rudimentali di teoria della mente sono documentate nelle scimmie antropomorfe, ma nell'uomo questo tratto comportamentale raggiunge livelli ineguagliati. La teoria della mente ci permette di comprendere il pensiero dei nostri interlocutori, anticiparne le reazioni, convincerli alle nostre opinioni, persino ingannarli. Essa è perciò uno strumento fondamentale nella vita sociale degli umani (Blaffer Hrdy 2009). La scoperta che una teoria della mente è già presente in bambini piccolissimi indica chiaramente che la socialità umana è fondata su basi genetiche.

5. Accrescere il quoziente di encefalizzazione è costoso e biologicamente rischioso

È legittimo attendersi che un incremento dell'intelligenza generale favorisca la fitness di un animale. Questo porta però a chiedersi perché l'intelligenza generale negli animali sia così limitata rispetto agli umani e, viceversa, perché gli umani siano tanto più intelligenti di qualsiasi altro animale. La pressione evolutiva per un aumento dell'intelligenza generale è in effetti soggetta a forti costrizioni. L'intelligenza generale è un tratto destinato ad affrontare situazioni imprevedibili, ovvero rare o assenti nel corso della precedente storia evolutiva. Essa, pertanto, tende a sfuggire alla selezione naturale, che è una forza contingente e opera solo sull'immediato (van Schaik et al. 2012). Inoltre, proprio per la sua assenza di specificità, l'intelligenza generale richiede un periodo di apprendimento attraverso l'esperienza, che di per sé può ridurre significativamente

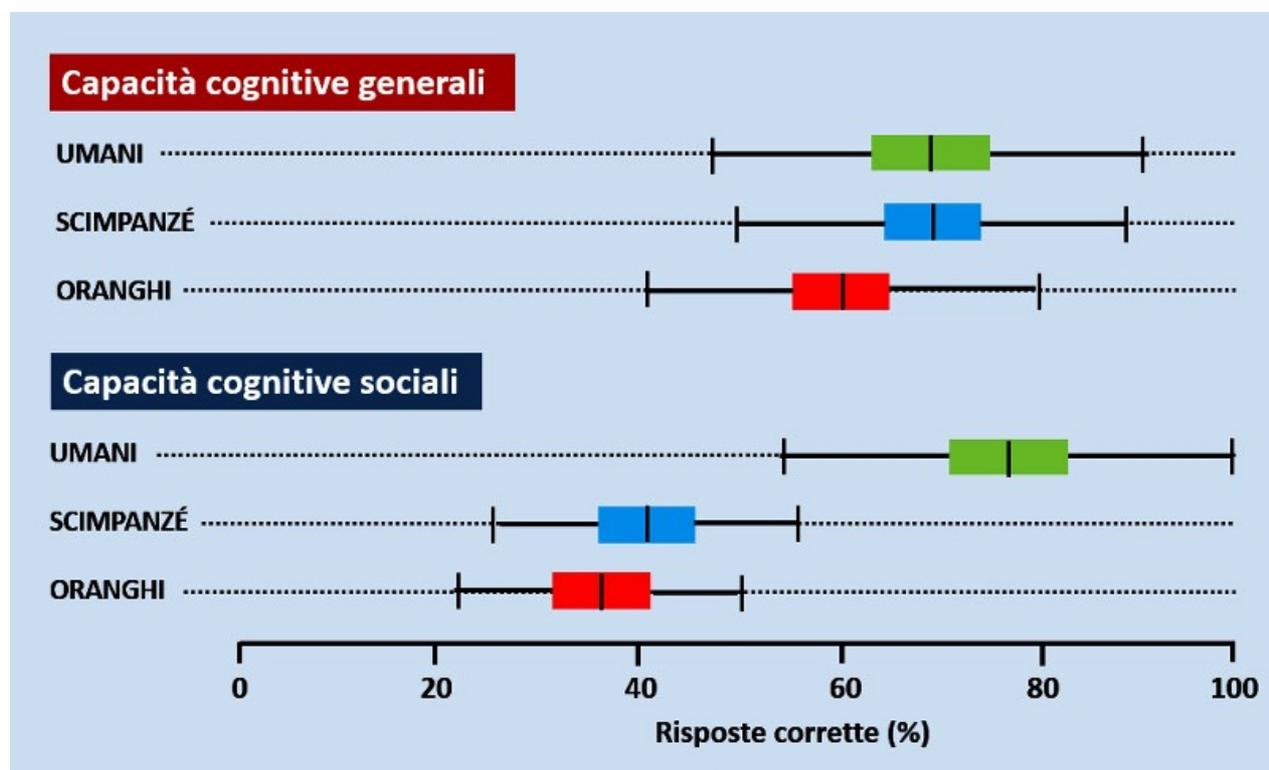


Figura 6: I piccoli umani (età circa 2,5 anni) hanno approssimativamente le stesse capacità cognitive generali degli scimpanzé, ma mostrano capacità cognitive sociali molto più raffinate. Gli oranghi hanno dato risultati inferiori in entrambi i campi. Dati da Herrmann et al. (2007). *Immagine modificata dall'autore.*

l'impatto sulla fitness.

Un ulteriore, formidabile ostacolo risiede nel fatto che un aumento dell'intelligenza generale richiede un notevole incremento della massa cerebrale, laddove i moduli cognitivi automatici comportano invece incrementi relativamente modesti (Burkart et al. 2017a). Il beneficio derivante da una maggiore flessibilità comportamentale può essere ridotto o addirittura azzerato dal costo della massa cerebrale in più che è richiesta. Il cervello, infatti, è un organo molto costoso in termini di consumo d'energia.

Analisi comparative mostrano che l'aumento del QE nei vertebrati omeotermi è positivamente correlato con un rallentamento nello sviluppo della prole e un aumento della longevità. Poiché la maggiore longevità individuale non compensa l'allungamento dei tempi di sviluppo, questo si traduce in una riduzione del tasso riproduttivo. In altre parole, il QE è di solito negativamente correlato con il tasso di riproduzione. Ciascuna specie si confronta con un limite massimo di encefalizzazione, noto in gergo come "grey ceiling", al di sopra del quale il tasso riproduttivo diventerebbe così basso da portare all'estinzione (Isler & van Schaik 2009). L'allevamento dei piccoli da parte di entrambi i genitori (cure biparentali) e il coinvolgimento addizionale di altri individui (*allogenitorialità*, o "cooperative breeding") fanno salire il grey ceiling, permettendo di accrescere il QE senza ridurre pericolosamente il tasso riproduttivo individuale. Questo spiegherebbe perché gli uccelli (nei quali l'81% delle specie presenta cure biparentali e il 9% *allogenitorialità*) hanno in media un QE più alto dei mammiferi. Simulazioni computerizzate suggeriscono che le grandi

scimmie antropomorfe si sono avvicinate molto al grey ceiling, riducendo pericolosamente il loro tasso riproduttivo (Isler & van Schaik 2012).

L'uomo è una notevole eccezione. La massa cerebrale di *Sapiens* costituisce circa il 2% della massa corporea totale, portando il QE a un livello nettamente più alto che in qualsiasi altro animale. Questo è avvenuto senza ridurre l'attività metabolica del tessuto nervoso, anzi addirittura accrescendola rispetto agli altri mammiferi. Nell'uomo, il cervello è responsabile mediamente di oltre il 20% del consumo calorico giornaliero, con un picco massimo nella fase di crescita infantile (Fonseca-Azevedo & Herculano-Houzel 2012). Gli unici organi umani che presentano un tasso metabolico per unità di peso maggiore rispetto al cervello sono il cuore e i reni. Analogamente a quanto osservato in altri vertebrati, l'aumento del QE e del tasso metabolico del tessuto neurale hanno causato nell'uomo un cospicuo rallentamento dello sviluppo e un allungamento del periodo di dipendenza dei piccoli (Kuzawa et al. 2014). Ciò nonostante, il tasso riproduttivo degli umani è significativamente più alto rispetto alle grandi scimmie antropomorfe. Una femmina umana è in grado di generare nel corso della sua vita otto-dieci piccoli, talora di più, mentre una femmina di scimpanzé raramente arriva a sei, e una femmina di gorilla o di orango anche meno (Isler & van Schaik 2012). Oltre che un QE nettamente più alto, gli umani presentano anche cambiamenti strutturali nel tessuto cerebrale rispetto alle scimmie antropomorfe. Tra questi, un più alto rapporto numerico tra cellule non neuronali (glia) e neuroni, uno spazio inter-neuronale più ampio e denso, una maggiore diversificazione degli astrociti.

Varianti geniche associate con la speciale architettura istologica del cervello negli umani moderni sono state ritrovate nel genoma di ominini arcaici risalenti fino a 2,4 MA (Somel et al. 2013). L'analisi dell'espressione genica in aree del cervello associate a funzioni cognitive negli umani moderni e altri primati ha messo in evidenza numerose differenze, ma si è ancora lontani dal comprendere se e come queste siano correlate con le superiori capacità cognitive degli umani (Khrameeva et al. 2020 e letteratura qui citata).

È stato valutato che un umano consuma mediamente circa 13 milioni di Kcal dalla nascita alla completa autonomia, un carico che una coppia di genitori, ancor meno una singola madre, ben difficilmente avrebbe potuto sostenere da sola per buona parte della storia dell'umanità. Pur essendo pericolosamente vicine al *grey ceiling*, nessuna specie tra le scimmie antropomorfe ha evoluto la monogamia. Gli scimpanzè formano gruppi promiscui, i gorilla formano harem di quattro-sei femmine e un maschio adulto, gli oranghi sono essenzialmente solitari, e in tutti e tre le cure parentali sono a carico delle madri. Il comportamento sessuale degli umani riflette un'ancestrale tendenza alla promiscuità e una predisposizione filogeneticamente più recente a stabilire legami di coppia e, per il maschio, a fornire cure parentali. La persistenza negli umani di comportamenti sessuali promiscui si riflette nella conservazione di un distinto dimorfismo sessuale. Questo tratto emerge nei primati e in altri mammiferi essenzialmente in risposta alla competizione fra maschi per l'accesso alle femmine. Nessun vertebrato sessualmente dimorfo è perfettamente monogamo (van Schaik 2016). Alla pari dei

maschi, le femmine umane hanno interesse a riprodursi con più di un partner, applicando istintivamente l'equivalente economico della diversificazione degli investimenti. È possibile che l'ovulazione nascosta (o *cripsi ovulatoria*) e la disponibilità delle femmine al sesso anche nei periodi non fertili, due tratti distintivi degli umani tra gli Hominoidea, siano emersi insieme con l'ultrasocialità come mezzo per occultare la paternità e assicurare la collaborazione indiscriminata dei maschi nell'allevamento dei piccoli. Bingham & Souza (2009) sostengono che l'uomo moderno sia tendenzialmente sia monogamo che promiscuo, adottando l'una o l'altra strategia riproduttiva in relazione alle circostanze in cui vive. Secondo questi autori, la predominanza della monogamia in epoca storica sarebbe essenzialmente un prodotto culturale, cioè effetto di pressione normativa orientata a ridurre la competizione fra maschi e il conseguente disordine sociale.

6. La cooperazione reciproca ha creato le condizioni per la crescita del cervello

Appare improbabile che la monogamia abbia avuto un ruolo centrale nel superamento del *grey ceiling* da parte degli umani, sia perché da sola non sufficiente, sia perché generalmente imperfetta, cioè associata a comportamento promiscuo in entrambi i sessi. Possiamo concludere che il fattore decisivo sia stato l'allogenitorialità.

L'emergenza dell'allogenitorialità in un certo numero di specie animali trova spiegazione evolutiva nel fatto che gli individui coinvolti sono strettamente imparentati con i piccoli e i loro genitori (Burkart et al. 2017b). Accrescendo le probabilità di sopravvivenza

dei piccoli, con i quali essi condividono una parte del genoma, gli allogenitori favoriscono la replicazione dei propri geni. Questo modello, noto come "teoria della fitness inclusiva", è oggi la spiegazione generalmente accettata per l'evoluzione di comportamenti altruistici e più in generale di associazioni cooperative (Marshall 2016). Il caso più estremo di allogenitorialità si è evoluto negli imenotteri sociali, nei quali la maggior parte delle femmine rinunciano a procreare direttamente e si fanno carico dell'allevamento delle sorelle e dei fratelli, i quali condividono con esse rispettivamente il 75% e 50% del genoma e comprendono i futuri riproduttori (Crozier 2008; Gardner et al. 2014).

Il caso degli umani è molto diverso. Nelle comunità di cacciatori-raccoglitori ancor oggi esistenti, l'allevamento dei piccoli è sostenuto dall'intero gruppo sociale indipendentemente dal grado di parentela, una forma di cooperazione nota come *cooperazione reciproca* (van Schaik 2016). Un termine alternativo è *ultrasocialità*, utilizzato per dare enfasi alla capacità di cooperare su larga scala (Turchin 2016). La cooperazione reciproca è rara ed estremamente limitata tra gli animali, e la sua esistenza è stata accertata con analisi molecolari solo nello scimpanzé (de Waal & Suchak 2010). Le prime forme attribuite al genere *Homo* avevano già un QE nettamente superiore a quello degli ominini arcaici o delle scimmie antropomorfe viventi. Applicando un nuovo criterio di valutazione, Püschel et al (2021) attribuiscono un QE di 2,86 a *H. sapiens* (la scala tradizionale dà circa 7, vedi inserto 1) e un QE di circa 2 a *H. habilis* e *H. rudolfensis* (Fig. 7).

Lo sforzo necessario per sostenere lo sviluppo dei piccoli in ominini con un QE

così elevato probabilmente già superava la capacità di una coppia monogama e anche di un nucleo familiare nelle difficili condizioni di vita della savana. Questo suggerisce che l'aggregazione in gruppi multifamiliari basati sulla cooperazione reciproca sia stata un tratto comportamentale del genere *Homo* sin dalle origini. I nostri remoti progenitori probabilmente già vivevano in gruppi i cui membri condividevano il cibo, l'allevamento dei piccoli, i rifugi per la notte, la difesa dai predatori e da gruppi ostili. La cooperazione ha permesso agli umani di cacciare efficacemente anche prede di grandi dimensioni, o di sottrarre prede già uccise a predatori pericolosi come i leoni o le iene, ampliando l'ancestrale nicchia ecologica degli ominini.

Cooperare con un conspecifico ha dei costi, in termini di risorse cedute o di rischi assunti. La selezione naturale tende a eliminare i geni responsabili di comportamenti cooperativi laddove questi comportino un ritorno inferiore ai costi in termini di fitness inclusiva. Come già accennato, forme avanzate di cooperazione, in particolare l'allogenitorialità, sono emerse tra gli animali solo quando gli attori sono strettamente imparentati. La cooperazione reciproca ha aperto agli umani una traiettoria evolutiva mai sperimentata in precedenza. Cosa può aver reso conveniente per un umano cooperare con un conspecifico non legato da legami di parentela, anche in assenza di benefici immediati?

La cooperazione è oggi un tratto comportamentale profondamente radicato nelle nostre menti. Sicuramente essa è sostenuta in parte dalle norme morali che riceviamo nella società cui apparteniamo. Quanto invece riflette meccanismi cognitivi codificati da geni? Negli insetti eusociali,

solo pochi individui si riproducono, spesso solo una coppia in ciascuna colonia. L'evoluzione darwiniana opera solo sui riproduttori, essendo il resto della colonia un "fenotipo esteso" di questi. Nelle società umane, tutti gli individui conservano, almeno potenzialmente, la capacità di riprodursi. Il successo del gruppo dipende dalla capacità dei suoi membri di cooperare e, nello stesso tempo, la fitness dei singoli individui dipende dal successo del gruppo come unità funzionale. Come si sia evoluta la cooperazione reciproca negli umani è uno dei problemi più dibattuti della moderna antropologia (Apicella & Silk 2019). La risposta a questo quesito riflette il modo in cui si immagina che l'evoluzione funzioni. L'ipotesi più popolare è la *selezione culturale di gruppo* (Fehr and Fischbacher 2003; Richerson & Boyd 2005), secondo cui le società umane sarebbero nate attraverso l'accettazione e conservazione di regole comportamentali. In breve, i gruppi sociali

che applicavano norme più efficaci avrebbero prevalso su quelli meno efficienti, e questo avrebbe favorito la fissazione di tratti genetici favorevoli alla cooperazione. Un ovvio punto debole di questa ipotesi è il fatto che un gruppo è in grado di darsi norme comportamentali solo se è già ben integrato, cioè se i suoi membri cooperano. Come vedremo, questa è probabilmente una condizione essenziale anche per l'evoluzione del linguaggio (Sezione 7). Reiterando in parte il modello di selezione culturale di gruppo e rigettando esplicitamente la teoria della fitness inclusiva, Wilson e collaboratori (Nowak et al. 2010; Wilson 2012) hanno proposto un modello evolutivo (*multilevel selection*) secondo cui la selezione di gruppo prevarrebbe sulla selezione individuale laddove la competizione fra gruppi è più importante della competizione fra i singoli individui per la sopravvivenza. Secondo il modello *multilevel*, la fissazione negli umani

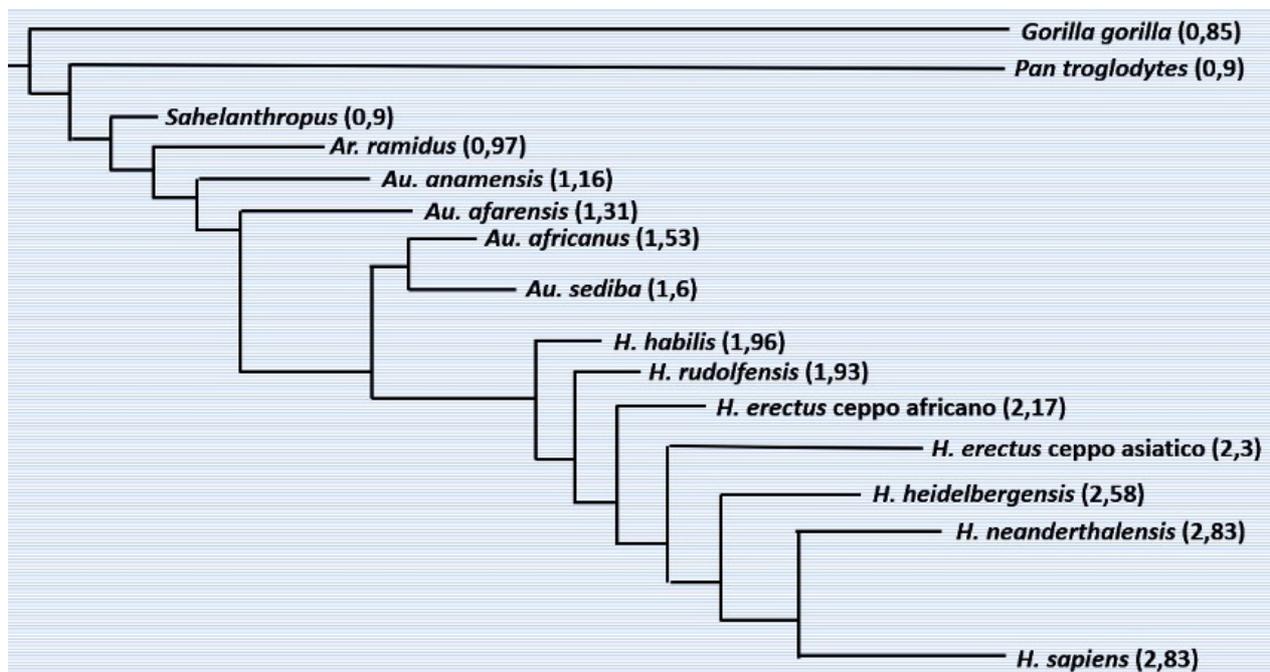


Figura 7: Albero filogenetico semplificato degli Homininae e valori medi del quoziente di encefalizzazione. La scala utilizzata è diversa da quella tradizionale che attribuisce a Sapiens un valore di circa 7, ma i valori indicano chiaramente un cospicuo aumento associato alla divergenza del genere *Homo*. Da Püschel et al. (2021). Immagine modificata dall'autore.

di tratti genetici associati con la cooperazione e l'ultrasocialità sarebbe stata in larga misura determinata dalla selezione di gruppo. Un folto gruppo di biologi si è erto a difesa della teoria della fitness inclusiva e ha rigettato con forza l'idea che la selezione di gruppo possa avere conseguenze genetiche alla pari della competizione fra individui (Abbott et al. 2011; Dawkins 2012).

Bingham & Souza (2009) suggeriscono che l'origine della cooperazione reciproca sia da identificare nell'evoluzione del lancio di precisione, a sua volta resa possibile dall'adozione della bipedalità (Sezione 2 e 3). Mentre la capacità di lanciare oggetti è presente anche in altri primati, essa è talmente perfezionata negli umani da poterla paragonare all'abilità dei ghepardi nella corsa o dei delfini nel nuoto. Come l'anatomia di questi animali riflette la loro altissima specializzazione nella corsa o nel nuoto, così tronco, braccia e relativi circuiti neurali negli umani sono stati costruiti dall'evoluzione per migliorare forza e precisione nel lancio. Nello scenario proposto da Bingham & Souza (2009), il lancio di precisione avrebbe creato una nuova nicchia ecologica nella quale la cooperazione reciproca era fortemente favorita. La ragione sarebbe nel fatto che la capacità di lanciare oggetti non solo munì gli ominini di un'arma potenzialmente letale, ma permise loro anche di colpire a distanza, sottraendosi così al confronto fisico diretto con gli antagonisti. Individui relativamente deboli diventarono avversari temibili, specialmente se capaci di operare insieme, rendendo la cooperazione più conveniente della competizione individuale. Il cambiamento avrebbe portato alla sostituzione dell'ancestrale organizzazione

sociale basata sulla forza fisica individuale, come per esempio si osserva nello scimpanzé, con una organizzazione più egalitaria basata su norme sociali.

Indipendentemente dal modello adottato per spiegare l'origine della cooperazione reciproca, appare probabile che l'adattamento alla vita sociale abbia esercitato una forte pressione selettiva su tratti che controllano l'aggressività, l'empatia, la capacità di comunicare, elaborare una teoria della mente e coordinarsi con gli altri. Questo ha verosimilmente richiesto un cervello più grande e complesso, il cui costo addizionale è stato coperto dal maggiore input calorico che la cooperazione assicurava. Appena superato il *grey ceiling* (probabilmente già in *H. habilis*), la stabile integrazione in un gruppo sociale è divenuta condizione indispensabile alla sopravvivenza. Esercitando l'ostracismo nei confronti di individui meno cooperativi, gli umani avrebbero quindi operato una sorta di auto-addomesticamento, in parte genetico e in parte culturale (Gibbons 2014).

7. Un nuovo sistema di comunicazione: il linguaggio

Il linguaggio è un sistema di comunicazione che utilizza un numero finito di elementi per esprimere e trasmettere una quantità potenzialmente illimitata di informazioni. Così definito, il linguaggio è una capacità unica degli umani e il più importante strumento da essi utilizzato per la comunicazione sociale. La comunicazione tra gli animali è essenzialmente un'attività stereotipata, non creativa, in larga parte dipendente da determinanti genetiche. Benché vi sia un certo grado di libertà che permette l'emergenza di varianti locali, la

comunicazione negli animali utilizza un repertorio limitato di unità informative, proprio di ciascuna specie.

Un'importante proprietà del linguaggio è la sua natura simbolica, cioè l'arbitraria associazione di suoni e significati e la capacità di trasmettere informazioni su cose o fatti lontani nello spazio o nel tempo, per chi parla e per chi ascolta. Questo rende il linguaggio una fonte di informazioni potenzialmente inaffidabili perché non immediatamente verificabili. La comunicazione fra gli animali è necessariamente affidabile perché essa comporta dei costi per l'individuo che la produce e può essere immediatamente verificata dall'individuo che la riceve (Zahavi 1993). Per esempio, le scimmie vervet (*Chlorocebus*) emettono un verso per il leopardo, uno per il pitone e uno per l'aquila quando vedono uno di questi predatori nelle vicinanze. Quest'azione allerta gli altri membri del gruppo ma è potenzialmente pericolosa per l'individuo che la esegue perché può richiamare su di esso l'attenzione del predatore. I geni responsabili dell'emissione dell'allerta si sono fissati nella popolazione perché il beneficio derivante dal ricevere l'allerta da un altro individuo è superiore al rischio associato alla sua emissione. L'emissione di un segnale ingannevole porterebbe alla perdita del beneficio senza cancellare il rischio, per cui il tratto scomparirebbe rapidamente.

A causa del suo carattere simbolico, il linguaggio non comporterebbe rischi per chi lo usa, quindi in assenza di meccanismi inibitori si presterebbe ad essere usato per convogliare informazioni ingannevoli. Si ritiene, perciò, che il linguaggio abbia potuto evolversi solo nell'ambito di un'organizzazione sociale nella quale l'uso

fraudolento fosse prevenuto da norme comportamentali. In altre parole, un avanzato livello di socialità e di cooperazione sarebbe stato una precondizione essenziale per l'evoluzione del linguaggio (Knight 2016).

Bingham and Souza (2009) suggeriscono che il linguaggio abbia immediatamente fatto seguito all'emergenza della cooperazione reciproca in risposta alla richiesta di un flusso crescente di informazioni, sotto l'azione del controllo sociale dell'affidabilità. L'emergenza di forme anche rudimentali di cooperazione reciproca avrebbe rapidamente reso gli umani irreversibilmente dipendenti da uno stile di vita sociale. L'imposizione coercitiva di comportamenti cooperativi avrebbe creato le condizioni per l'evoluzione del linguaggio, riducendo il rischio della sua potenziale inaffidabilità a un livello trascurabile rispetto ai benefici (una comunicazione sempre più precisa, ricca di dettagli, veloce e disambigua). Numerosi studiosi sono dell'opinione opposta, ritenendo che il linguaggio non solo abbia preceduto l'ultrasocialità, ma sia stato essenziale per la sua evoluzione (MacWhinney 2005; Pinker 2010; Leung et al. 2017). Indipendentemente dai legami con l'ultrasocialità, cervello e linguaggio si sono probabilmente evoluti in parallelo, adattandosi l'uno all'altro. Analogamente ai moderni computer, il linguaggio può essere visto come il sistema operativo del nostro cervello e insieme l'interfaccia attraverso cui più cervelli interagiscono tra loro e si focalizzano insieme su obiettivi comuni, formando una singola entità (Lindenfors 2017). Il linguaggio non è solo un sistema di comunicazione, ancorché estremamente avanzato e versatile, ma lo strumento

attraverso cui generiamo i nostri pensieri e creiamo rappresentazioni del mondo reale e di quello interiore. La complessità del linguaggio che usiamo non solo riflette le nostre capacità cognitive, ma in parte le determina: avere le parole giuste per descrivere un evento o un'idea aiuta a comprenderli¹.

Molto divisa è anche la posizione degli studiosi sulle origini del linguaggio. Una linea di pensiero, riferibile come "ipotesi di continuità", postula che il linguaggio si sia evoluto con gradualità partendo da un primitivo sistema di comunicazione omologo a quello utilizzato nelle moderne scimmie antropomorfe. Dediu & Levinson (2013) ritengono che il linguaggio sia apparso circa 500 KA nel progenitore comune di Sapiens e Neandertal. Ancor più drastica è la posizione di Everett (2017) secondo cui una forma di comunicazione riconoscibile come linguaggio sarebbe stata già presente in *Homo erectus* intorno a 2 MA. La linea di pensiero opposta, riferibile come "ipotesi di discontinuità", assume che il linguaggio non abbia alcun legame evolutivo con precedenti forme di comunicazione e che sia apparso quasi improvvisamente, quando l'aumento delle dimensioni del cervello avrebbe prodotto le necessarie capacità cognitive (Bolhuis et al. 2014). Berwick & Chomsky (2016) ritengono che il linguaggio sia emerso in Sapiens nell'intervallo temporale fra l'apparizione di forme anatomicamente moderne in Africa (circa 200 KA) e l'inizio della migrazione nel resto del mondo, tradizionalmente datato intorno a 60 KA ma oggi spostato a 120 KA (Bae et al. 2017; Hershkovitz et al. 2018).

Un secondo aspetto controverso è se il linguaggio sia una capacità innata e codificata geneticamente, o venga appreso

attraverso l'interazione sociale, sia cioè una forma di eredità culturale. La verità è probabilmente nel mezzo. La capacità di Sapiens di modulare i suoni nel parlare dipende da una combinazione di tratti anatomici non presenti in altri primati. Tra questi, il tratto vocale sopralaringeo costituito da una camera orale e una faringea di lunghezza quasi uguale, la forma e posizione della lingua, la posizione relativamente bassa della laringe, l'allungamento del collo e una più ricca innervazione dei muscoli intercostali per un miglior controllo della pulsazione polmonare (Liebermann 2007). La discesa della laringe nel corso dello sviluppo si accompagna alla discesa dell'osso ioide, riducendo la separazione tra via respiratoria e via digestiva e aumentando così il rischio di soffocamento durante la deglutizione.

Tutti questi tratti anatomici sono chiaramente legati alla modulazione dei suoni, e riflettono perciò un adattamento genetico. Sono noti numerosi casi di bambini che, cresciuti in assenza di regolare contatto con adulti, hanno autonomamente sviluppato un rudimentale linguaggio, ma non sono mai stati capaci di apprendere le regole della grammatica e sintassi di una vera lingua quando sono stati portati in una normale società (Cantone 2014). Questo suggerisce che gli umani sono geneticamente predisposti ad apprendere una lingua, ma è fondamentale che ciò avvenga nella prima infanzia, perché il processo comporta lo sviluppo di reti neurali dedicate. In linea con questa conclusione è la facilità con cui i bambini apprendono due o più lingue in modo perfetto, in contrasto con le difficoltà incontrate dagli adulti nell'apprendimento di una nuova lingua.

Combinando l'approccio genetico con

l'analisi linguistica, il lavoro pionieristico di Cavalli-Sforza ha per la prima volta prodotto evidenza sperimentale per l'esistenza di una connessione fra la distribuzione delle lingue e la storia genetica delle popolazioni (Cavalli-Sforza et al. 1992).

Un problema dibattuto fra i linguisti è se le lingue naturali esistenti condividano un set comune di regole innate (grammatica universale) o si siano evolute in modo indipendente. L'analisi comparativa della struttura grammaticale di oltre 2000 lingue appartenenti a quattro famiglie di cui era nota la storia evolutiva ha rivelato che ci sono evidenti affinità grammaticali fra lingue della stessa famiglia, ma non fra lingue di famiglie diverse (Dunn et al. 2011). Questi risultati suggeriscono che la struttura grammaticale delle lingue non abbia radici cognitive innate ma sia il prodotto di processi culturali.

Secondo il modello di Wernicke-Lichtheim-Geschwind, le principali aree del cortex coinvolte nell'uso del linguaggio sono l'area di Wernicke e quella di Broca. La prima è coinvolta nella comprensione del linguaggio parlato o scritto, la seconda nella produzione del linguaggio parlato. Nuove osservazioni con tecniche innovative, tra cui la risonanza magnetica funzionale, suggeriscono il coinvolgimento di numerose altre aree corticali, ciascuna delle quali svolgerebbe un ruolo specifico (Poliva 2017).

In linea con l'ipotesi della discontinuità, Liebermann (2007) riporta che le specializzazioni anatomiche associate al linguaggio sono assenti nei Neandertal e persino nei Sapiens arcaici, aparendo nei fossili solo a partire da circa 50 KA. Che i Neandertal fossero capaci o meno di parlare, rimane comunque una questione aperta. Un recente studio dimostra che l'osso ioide di

due individui Neandertal presenta la stessa microstruttura interna che si osserva nello ioide degli umani moderni. Poiché questo tratto riflette le sollecitazioni meccaniche subite in vita, l'osservazione suggerisce che i Neandertal usassero il linguaggio abitualmente.

La ricerca molecolare ha aggiunto nuovo combustibile alla questione. Il gene *FOXP2* (Forkhead box Protein2) controlla negli umani i fini movimenti dell'apparato vocale necessari per parlare. Il gene è presente nel genoma di altri vertebrati e ha un ruolo nella comunicazione, per esempio nella produzione di versi negli uccelli. Mutazioni soppressive della funzione di *FOXP2* causano gravi disordini del linguaggio negli umani, ma non influenzano le capacità cognitive. Il gene *FOXP2* è stato perciò denominato "il gene del linguaggio", anche se esso è necessario ma non sufficiente per il controllo della meccanica del linguaggio. Il gene codifica un fattore di trascrizione di 715 aminoacidi altamente conservato fra i mammiferi, che negli umani presenta due mutazioni in posizione 303 e 325 (Enard 2011). Entrambe le mutazioni sono state trovate anche nel genoma dei Neandertal e dei Denisovani, quindi devono essere apparse in un comune progenitore almeno 500 KA (Green et al. 2010), il che supporta l'ipotesi di continuità. Uno studio più recente, tuttavia, ha identificato numerose mutazioni in una regione regolativa non trascritta del gene *FOXP2*, che sono presenti negli umani moderni ma assenti in un Neandertal risalente a circa 50 KA. Inoltre, i Neandertal e i Denisovani sembrano essere privi delle varianti umane moderne di altri geni (*CNTAP2*, *ASPM*, *MCPH1*, *PCDH11Y*, *X*) forse associate al linguaggio (Hauser 2014).

L'analisi della diversità fonemica delle lingue

moderne ha portato a importanti scoperte (Atkinson 2011; Perreault & Mathew 2012). I fonemi sono unità sonore (consonanti, vocali e toni) che distinguono le parole l'una dall'altra in ciascuna lingua. Un'analisi comparativa di oltre 500 lingue diffuse in tutto il mondo ha mostrato che il maggior numero di fonemi è presente nelle lingue africane e che il loro numero diminuisce con la distanza dall'Africa. I livelli più bassi si trovano in Oceania e Sudamerica, che sono verosimilmente le ultime zone della Terra colonizzate dall'uomo. Lo *!Xun*, una lingua parlata in Sudafrica, ha ben 141 fonemi, mentre il *Rotokas* (Nuova Guinea) e il *Pirahas* (Sudamerica) ne hanno entrambe solo 11. In linea con i dati paleontologici e molecolari, (Atkinson 2011) suggerisce che il linguaggio sia nato in Africa, producendo nel tempo la grande diversità fonemica oggi esistente nelle lingue autoctone di questo continente. Le lingue moderne presenti negli altri continenti si sarebbero evolute da una o più lingue africane nel corso delle migrazioni dall'Africa, perdendo nel tempo una parte della ricchezza fonemica originale. In molte lingue moderne non africane, tuttavia, sono presenti fonemi che mancano nelle lingue africane e quindi sono probabilmente apparsi dopo la migrazione. Perreault & Mathew (2012) hanno calibrato la velocità con cui le lingue evolvono nuovi fonemi ponendo a confronto la diversità fonemica delle lingue parlate nelle isole Andamane e

nel Sudest asiatico, che si ritiene si siano separate fra 65 e 45 KA. Il valore ottenuto è stato utilizzato per valutare quanto a lungo le lingue africane hanno dovuto esistere per sviluppare l'attuale diversità fonemica. Il risultato ottenuto è tra 350 e 150 KA anni, una datazione significativamente anteriore a quella proposta da Berwick & Chomsky (2016), ma probabilmente ancora ristretta alla linea dei Sapiens. Questo non esclude che i Neandertal possedessero un linguaggio ma suggerisce che, se così fosse, lo avrebbero evoluto indipendentemente dai Sapiens.

8. La cultura ha creato una nicchia ecologica mai apparsa prima in natura

Socialità e linguaggio hanno prodotto la *cultura*, un bagaglio di conoscenze, norme, miti e manufatti che viene trasmesso di generazione in generazione espandendosi senza sosta. Casi di trasmissione culturale di abilità, comportamenti e conoscenze sono noti tra gli animali, per esempio tecniche di manipolazione del cibo, strategie di caccia, modalità di preparazione dei nidi, e persino l'uso di piante medicinali (Laland & Galef 2009; van Schaik 2016). La cultura umana, tuttavia, presenta tre proprietà distinte. La prima è l'*evoluzione culturale cumulativa*, cioè lo sviluppo di conoscenze e abilità che superano le capacità inventive e cognitive

¹Ho personalmente realizzato quanto la lingua influenzi il pensiero quando ho iniziato a scrivere questo articolo in inglese e ho poi deciso di passare all'italiano, per motivi che non è qui rilevante menzionare. L'italiano è la mia lingua madre e mi attendevo che la decisione, lungi dal complicare il lavoro, l'avrebbe reso più facile. Non è stato così. Dopo aver abitualmente usato l'inglese nella mia (lunga) vita professionale, e dopo aver letto una notevole quantità di letteratura antropologica in lingua inglese, non è stato facile rendere in italiano una storia così complessa. Le difficoltà incontrate non sono state solo formali. L'uso dell'italiano ha richiesto adattamenti nella tecnica espositiva e nel modo stesso di esprimere le idee che presentavo. Eppure, inglese e italiano derivano entrambe dall'indoeuropeo e hanno profonde affinità strutturali originali e derivate. L'esperienza mi ha reso più comprensivo nella revisione di articoli scritti in inglese da ricercatori cinesi.

dei singoli individui. L'innovazione culturale negli animali non va mai oltre le capacità di un solo individuo. La seconda proprietà distintiva della cultura umana è l'uso estensivo del *simbolismo*. Tutte le società umane sviluppano miti, credenze, idee non necessariamente provviste di un riscontro diretto nella realtà, ma capaci di svolgere una funzione unificante, di dare cioè identità alla società e ai suoi membri. Secondo Yuval Noah Harari (Harari 2015) i miti condivisi sono la chiave psicologica che permette agli umani di interagire e cooperare non solo con parenti, amici e conoscenti, ma anche con perfetti sconosciuti (Insero 4). Il terzo tratto che contribuisce a rendere la cultura umana un fenomeno unico in natura è un processo denominato *cultura donata*: la trasmissione di prodotti finiti, sia artefatti materiali, sia modelli di organizzazione, che permettono alle successive generazioni di saltare le tappe intermedie necessarie quando si parte da zero.

Le speciali proprietà della cultura umana hanno introdotto l'uomo in una nicchia ecologica totalmente nuova, la *nicchia culturale*, un ambiente in continua espansione, in parte fisico, in parte cognitivo e sociale. L'evoluzione culturale (o costruzione di nicchia culturale) è un processo autocatalitico immensamente più veloce dell'evoluzione genetica (Gintis 2011; Sterenly 2011; Rendell et al. 2011; Henrich 2016). Una seconda fondamentale differenza tra evoluzione genetica ed evoluzione culturale è che la prima comporta variazioni di frequenze geniche nelle popolazioni, la seconda variazioni comportamentali in gruppi sociali. L'evoluzione culturale ha profondamente influenzato l'evoluzione genetica, creando le premesse necessarie per fondamentali transizioni, in primis

l'aumento del QE e l'evoluzione del linguaggio. Quando l'evoluzione culturale ha cominciato a far sentire i suoi effetti? Il significativo aumento del QE e l'apparizione della tecnologia di Oldowan fanno pensare che i primi ominini attribuiti al genere *Homo*, come *H. habilis* e *H. ergaster*, fossero già entrati in una nicchia culturale (Henrich 2016). La transizione potrebbe perciò aver coinciso con la divergenza *Australopithecus/Homo* o averla seguita immediatamente (Fig. 7). In conseguenza del suo carattere autocatalitico, l'evoluzione culturale ha accelerato nel tempo, diventando il principale agente di cambiamento intorno a 300 KA.

L'effetto più rilevante dell'espansione culturale è stata una pressione selettiva per maggiori capacità cognitive, necessarie per gestire un linguaggio sempre più ricco, una mole crescente di conoscenze, una rete di relazioni sociali sempre più complessa. L'ipotesi del *cervello sociale* proposta (Dunbar 1998) attribuisce la crescita del cervello nei primati sociali e soprattutto negli umani alla pressione selettiva esercitata dalla vita sociale. Un corollario di questa ipotesi è che gli umani avrebbero costruito società ben integrate usando il linguaggio per stabilire relazioni sociali. Come già osservato, è legittimo vedere le cose anche nell'opposta prospettiva: la cooperazione avrebbe aperto la strada per la formazione di gruppi sociali, e questo avrebbe creato la pressione selettiva per un aumento del QE (capacità cognitive) e l'evoluzione del linguaggio. Va notato, tuttavia, che il massimo livello del QE è stato raggiunto tra 300 e 200 KA, molto prima dell'apparizione di società complesse ma probabilmente dopo l'emergenza del linguaggio.

Per buona parte della loro storia, gli umani

hanno vissuto in gruppi nomadi di cacciatori-raccoglitori di poche centinaia di individui, in cui la caccia era prevalentemente praticata dai maschi, e la cura dei piccoli e la raccolta di altre fonti di sostentamento erano essenzialmente a carico delle femmine. Questo tipo di organizzazione non ha subito cambiamenti sostanziali fino a circa 11 KA, quando l'emergenza dell'agricoltura innescò una crescita esponenziale della popolazione globale e la formazione di società molto più vaste e complesse (van Schaik 2016).

Prove indirette suggeriscono che *H. erectus* utilizzasse il fuoco occasionalmente almeno 1,42 MA. Evidenza più circostanziata indica che 800 KA *H. erectus* fosse capace di controllare il fuoco spontaneo alimentandolo con materiale combustibile, e che a partire da circa 300 KA fosse in grado di innescarlo e lo impiegasse abitualmente per cuocere cibo, riscaldarsi e proteggersi dai predatori (Wrangham and Carmody 2010; Gowlett 2016). L'uso del fuoco per la cottura di carne, tuberi e semi ne ha fortemente migliorato la digeribilità e accresciuto la quantità di energia estraibile. Questo ha probabilmente contribuito a sostenere la pressione evolutiva verso un aumento del QE e, allo stesso tempo ha indotto cambiamenti anatomici, per esempio una riduzione dell'apparato masticatorio e dell'apparato digerente (Wrangham and Carmody 2010).

Lo sviluppo tecnologico ha proceduto a velocità estremamente lenta per buona parte della storia dell'umanità (Fig. 8).

La tecnologia di Oldowan è apparsa intorno a 2,6 MA ed è rimasta pressoché invariata per circa 1 milione d'anni. *H. erectus* ha poi sviluppato la tecnologia acheuleana, che a sua volta ha persistito senza significativi progressi per circa 1,3 milioni d'anni, per

essere poi rimpiazzata dalla tecnologia Musteriana circa 300 KA. Sono stati necessari oltre due milioni e mezzo d'anni perché gli umani imparassero a sfaccettare un ciottolo su due lati e legarlo a un bastone per produrre un'ascia. Poi, a partire da circa 50 KA, in poche migliaia d'anni sono apparsi manufatti molto più sofisticati e innovativi, non solo di pietra ma d'osso e d'avorio, comprese immagini stilizzate che riflettono capacità simboliche (Inserto 1). Fra 50 e 30 KA, *Sapiens* ha imparato a produrre archi e frecce, ciotole, aghi d'osso per cucire, imbarcazioni, persino strumenti musicali. Per la sua apparente rapidità, il cambiamento è stato attribuito a un repentino miglioramento delle capacità cognitive e ampiamente riportato in letteratura come "rivoluzione cognitiva". Tra le sue cause sono state proposte mutazioni genetiche (Vallender et al. 2008) o cambiamenti più sottili nell'espressione genica e nel metabolismo (Somel et al. 2013). L'analisi comparativa dei genomi di *Sapiens*, Neandertal, Denisoviani e *H. heidelbergensis* non ha finora permesso di identificare le ipotetiche mutazioni (Mallick et al. 2016). L'improvvisa accelerazione nel progresso tecnologico non è associata altresì a cambiamenti nell'anatomia del cervello o nel QE, in quanto *Sapiens* anatomicamente moderni sono apparsi molto prima di 50 KA.

I piccoli umani mostrano un'innata capacità di apprendere da genitori, insegnanti e altri membri del gruppo di appartenenza (Herrmann et al. 2007). Sterenly (2011) suggerisce che gli umani siano diventati cognitivamente "moderni" quando hanno acquisito la capacità di trasmettere in modo accurato alle nuove generazioni il "capitale informativo" posseduto. Strumento essenziale per la trasmissione culturale è il

linguaggio. Se il linguaggio fosse apparso improvvisamente intorno a 60 KA, come ipotizzato da Berwick & Chomsky (2016), la "rivoluzione cognitiva" potrebbe essere spiegata senza postulare mutazioni ad hoc. Secondo Herrmann et al. (2017), le superiori capacità cognitive degli umani si svilupperebbero prevalentemente nel corso del processo educativo che media il trasferimento intergenerazionale delle conoscenze all'interno del gruppo sociale. L'ipotesi implica che un bambino allevato da

lupi (se fosse possibile) non diventerebbe mai umano (a differenza di Mowgli nel Libro della Giungla), mentre un piccolo Sapiens di 200 KA o persino un piccolo Neanderthal svilupperebbero "normali" capacità cognitive se allevati in una società moderna. Nel complesso, le opinioni degli studiosi convergono verso l'idea che il cervello umano sia il prodotto di una complessa rete di interazioni tra ambiente, genetica, socialità, capacità cognitive e linguaggio (Fig. 9), sotto una pressione selettiva che

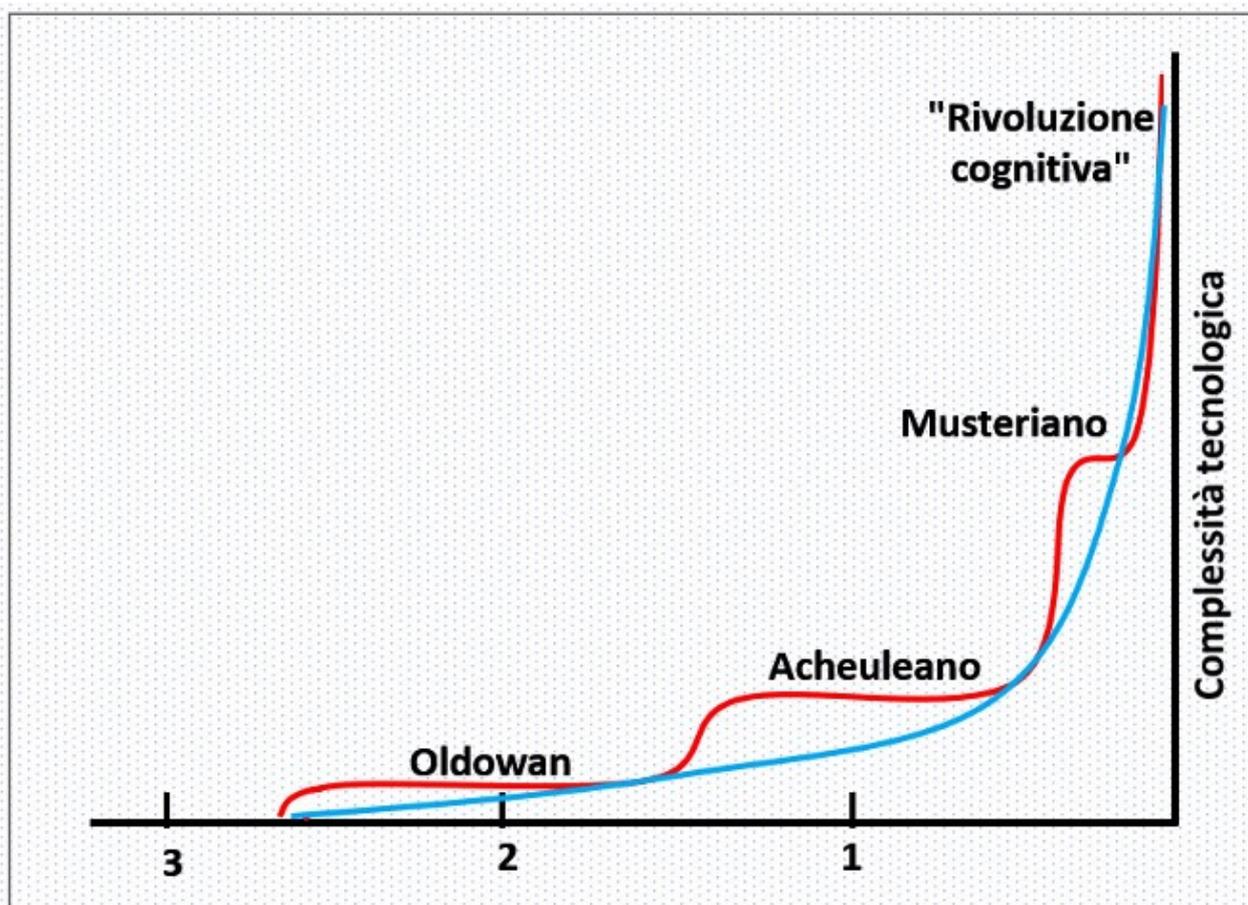


Figura 8: La storia umana comprende quattro bruschi avanzamenti nel livello di complessità tecnologica, separati da lunghi periodi di stasi. La linea rossa mostra la collocazione temporale e il livello relativo di complessità tecnologica di ciascuna transizione. Ciascuna tecnologia ha impiegato del tempo per diffondersi, e tecnologie più primitive sono rimaste in uso a lungo accanto a tecnologie più avanzate, prima di scomparire. Di conseguenza, la curva che rappresenta il livello medio di complessità tecnologica (in blu) non mostra discontinuità e ha andamento esponenziale. Questo suggerisce che l'aumento esplosivo della complessità tecnologica registrato negli ultimi 50 KA non rifletta una "rivoluzione cognitiva" ma sia semplicemente espressione di un processo autocatalitico di evoluzione culturale iniziato circa 2,6 MA. *Immagine modificata dall'autore.*

premiava l'intelligenza culturale, cioè la capacità di apprendere, conservare e trasmettere conoscenze. L'intelligenza culturale ha reso possibile l'accumulo di un bagaglio di conoscenze che supera non solo le capacità individuali ma anche quelle dell'intero gruppo sociale in ciascun momento storico (Henrich 2016). In linea con tale prospettiva, la forma della curva blu in

Fig. 8 suggerisce che l'avanzamento tecnologico sia un processo continuo con andamento esponenziale, la cui più recente espressione, iniziata circa 50 KA e percepita come "rivoluzione culturale" per la sua rapidità, sarebbe in realtà il risultato della costruzione di nicchia culturale che l'ha preceduto.

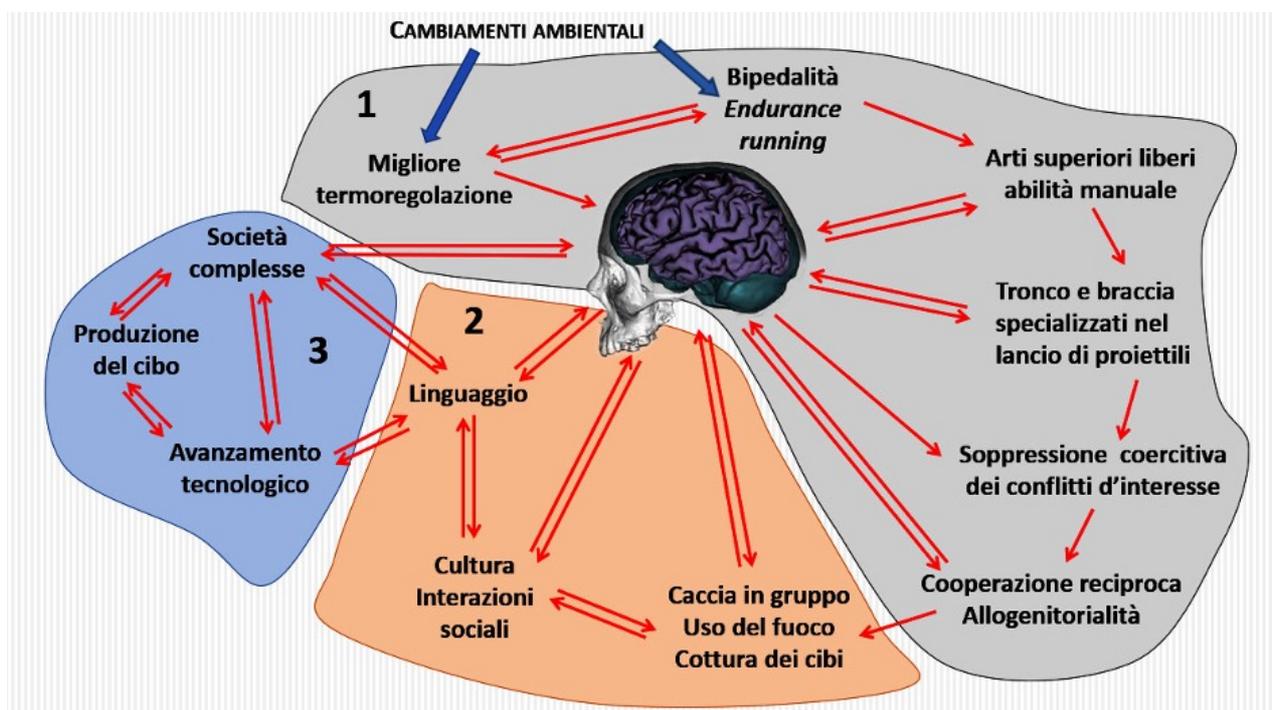


Figura 9: La storia evolutiva degli umani può essere distinta in tre fasi. La prima (1) ricopre l'intervallo tra la divergenza Hominina/Panina e l'apparizione del genere *Homo* (da circa 6 a 2,5 MA) e nel suo corso l'evoluzione è stata esclusivamente genetica e ha prodotto fondamentali innovazioni anatomico-fisiologiche quali la bipedalità, la corsa di durata, il lancio di precisione. La seconda fase (2) copre approssimativamente l'intervallo temporale tra *H. rudolfensis*/*H. habilis* e i primi Sapiens/Neandertal (da 2,5 MA a 300 KA) e nel suo corso una lenta evoluzione culturale si è sovrapposta all'evoluzione genetica. La corsa di durata e il lancio di precisione hanno raggiunto il moderno livello di perfezionamento, sono apparsi gruppi sociali basati sulla cooperazione reciproca e probabilmente le prime forme di linguaggio; gli umani hanno imparato a controllare il fuoco, il cervello ha raggiunto le massime dimensioni relative. La terza fase (3), in corso ancor oggi, ha visto l'evoluzione culturale divenire largamente preponderante. Nella terza fase sono emerse tecnologie avanzate, è avvenuta la transizione alla produzione del cibo, e si sono evolute società complesse. Avendo carattere autocatalitico, l'evoluzione culturale può essere molto più rapida dell'evoluzione genetica e, al contrario di questa, può seguire un percorso sia darwiniano, sia lamarckiano (vedi inserti 1 e 4). L'immagine al centro rappresenta il quoziente di encefalizzazione e le capacità cognitive. Le doppie frecce indicano feedback positivi. *Immagine modificata dall'autore.*

Inserto 4 - Miti e Memi

Esperti di aree diverse quali la primatologia comparata, sociobiologia, neuroendocrinologia, ecologia comportamentale e psicologia cognitiva concordano sul fatto che la capacità di collaborare per scopi condivisi sia uno dei tratti comportamentali più distintivi degli umani. Harari (2015) suggerisce che tale capacità sia mediata dalla condivisione di "miti", narrazioni immaginarie trasmissibili da individuo a individuo e da una generazione all'altra attraverso il linguaggio. Tra i miti condivisi, Harari colloca "norme morali" e "giustizia", la religione in tutte le sue forme, patriottismo, "onore", norme di comportamento sociale e, scendendo nella scala dei valori, ricchezza, carriera, moda, divi del cinema e della musica, il calcio, la collezione d'oggetti, etc. I miti influenzano in modo profondo e pervasivo la nostra vita, il nostro modo di pensare e di agire, benché di solito siamo poco o punto consapevoli della loro natura simbolica e immaginaria. Evidenza sperimentale suggerisce che gli umani siano capaci di gestire un rapporto personale con un massimo di 150 individui. Questo limite, noto come numero di Dunbar dal nome del suo scopritore (Dunbar 1992), sembra avere basi cognitive legate alla struttura del cervello, e sarebbe perciò presente non solo in gruppi primitivi di cacciatori-raccoglitori ma anche in società più complesse. Harari suggerisce che gli umani siano riusciti a superare il numero di Dunbar e a stabilire rapporti di fiducia e collaborazione con un numero indeterminato di sconosciuti grazie alla creazione e condivisione di miti, in primis le religioni. Secondo Harari, i miti condivisi sono la chiave psicologica che permette agli umani di formare gruppi coesi di grandi dimensioni, e hanno perciò giocato un ruolo fondamentale nell'evoluzione sociale e culturale.

Il concetto di mito proposto da Harari come elemento unificante dei gruppi sociali è una variante dei *memi* introdotti da Richard Dawkins nel suo famoso libro "Il gene egoista" (Dawkins 1979). Il termine meme è un neologismo che Dawkins estrasse dalla parola greca "mimeme", imitazione, per la sua somiglianza con gene. I memi sono equivalenti culturali dei geni, idee che nascono nella mente di un individuo e si replicano passando nella mente di altri individui attraverso l'imitazione o la comunicazione. Modificando la mente nella quale s'insediano, i memi possono modificare il comportamento e quindi influenzare la fitness dell'ospite. Parimenti, i memi (non solo "miti" ma anche nozioni di natura pratica) possono essere condivisi dai membri di un gruppo, influenzando così il comportamento e la fitness dell'intero gruppo. Passando da mente a mente, i memi possono mutare. Al pari dei geni, quindi, i memi possono trovarsi a competere con varianti di sé stessi, diventando pronte a evolversi con un meccanismo darwiniano: i memi che accrescono la fitness persistono e si diffondono nel pool memetico, mentre quelli che la riducono scompaiono.

Come i geni, i memi possono essere trasmessi verticalmente dai genitori alla prole, oppure orizzontalmente tra individui non imparentati. Analogamente ai geni coinvolti in una stessa via metabolica, i memi tendono ad aggregarsi in combinazioni trasmesse in blocco; esempi di "complessi multimemetici" sono le dottrine politiche e religiose, i sistemi economici, gli ordinamenti sociali. Vi sono, tuttavia, anche fondamentali differenze fra memi e geni. I geni sono stringhe digitali d'informazione capaci di replicarsi con elevata precisione, mentre i memi hanno struttura analogica e vengono copiati, poi testati dal ricevente ed eventualmente corretti in risposta alle sue personali esigenze o preferenze.

A differenza dei geni, quindi, i memi possono evolversi anche con un meccanismo lamarckiano (Insero 2; Blackmore 1998).

Il concetto di meme è stato accolto da numerosi ricercatori come un'utile prospettiva filosofica nella quale analizzare l'evoluzione culturale negli umani. Altri lo trovano inutile (Mayr 1997), o addirittura dannoso (Benitez-Bribiesca 2001).

9. Da bande multifamiliari a grandi nazioni

Le nostre conoscenze sullo stile di vita degli umani preistorici sono in parte basate su dati archeologici, in parte sullo studio di comunità primitive ancora esistenti. Gli umani hanno vissuto in gruppi nomadi di cacciatori/raccoglitori (di seguito indicati come "foraggiatori") per la maggior parte della loro storia. Questo stile di vita è molto diverso da quelli adottati da altri primati sociali per la profonda dipendenza dalla cooperazione. Il cibo era obbligatoriamente condiviso, specie la carne procurata dai maschi. I rapporti di dominanza erano espressi in modo debole perché qualsiasi individuo avesse tentato di ottenere una quota di risorse superiore a quella giusta sarebbe stato sovrastato da una coalizione di altri maschi. I gruppi sono divenuti più stanziali laddove era possibile accumulare riserve di cibo, oppure laddove il cibo era disponibile in modo più stabile nel tempo, per esempio in prossimità di grandi fiumi. L'organizzazione sociale è rimasta egualitaria finché i gruppi hanno praticato il nomadismo. Le decisioni erano prese nel corso di discussioni collettive e il ruolo di leader veniva guadagnato attraverso la persuasione e il consenso piuttosto che con la forza fisica. La lunga storia egualitaria degli umani può spiegare la generale preferenza per la democrazia quando c'è possibilità di scelta.

Con l'emergenza di uno stile di vita

sedentario, i gruppi si sono accresciuti e stratificati, portando alla separazione in classi sociali sulla base dei beni posseduti o della famiglia d'appartenenza. Le prime società sedentarie di cui si ha evidenza certa risalgono a circa 13 KA, cioè poco prima dell'emergenza dell'agricoltura (11,5 KA), ma molti studiosi ritengono che i primi casi risalgano ad almeno 25 KA. Con il passaggio alla produzione del cibo, la sedentarietà è divenuta la regola e le società sono cresciute rapidamente (Tab. 1). In parallelo, la divisione delle risorse è divenuta sempre più diseguale, incrementando la stratificazione.

La tendenza inevitabile delle risorse a distribuirsi in modo diseguale è stata la prima causa dell'emergenza di gruppi dominanti ("élite") capaci di esercitare potere coercitivo sul resto della popolazione. Con l'agricoltura tale tendenza si è accentuata e il dispotismo ha sostituito il sistema egualitario praticato dalle società nomadiche (Turkin 2016).

Accanto ai miti condivisi, l'uso del potere coercitivo è essenziale per assicurare la cooperazione in gruppi troppo ampi perché i singoli membri si conoscano di persona, soprattutto laddove le politiche perseguite comportino rischi o gravi disagi. Di conseguenza, i gruppi stabilizzati dal potere coercitivo di una forte élite hanno prevalso nel tempo su gruppi meno stabili, sì da inglobarli e ingrandirsi. Per buona parte della storia dell'umanità, il dispotismo ha favorito l'emergenza di organizzazioni sociali più avanzate e complesse.

Tabella 1: Principali tipi di organizzazione sociale apparsi nel corso della storia umana. I comandi (in inglese "chiefdoms") sono unità politiche autonome comprendenti un insieme di villaggi o comunità sotto il controllo permanente di un capo. Comandi e stati sono apparsi solo dopo l'agricoltura. Le date fra parentesi si riferiscono alla prima apparizione documentata. Tutti i tipi di organizzazione sociale considerati esistono ancor oggi o sono rimasti in esistenza fino a tempi recenti. Il termine "orticoltura" designa una forma primitiva di agricoltura in cui l'uomo deliberatamente favorisce la diffusione di certe specie, ma non le coltiva. Da van Schaik (2016) e Bingham & Souza (2009).

Gruppo sociale	Principale fonte di sussistenza	Dimensioni della popolazione	Sistema politico	Unità politica detentrica del potere	Patriarcato	Tipo dominante di religione
Banda e macrobanda	Foraggiamento nomadico	10 ² -10 ³	Egalitario	Individuo	Assente	Animismo
Tribù	Foraggiamento nomadico Orticoltura	10 ³ -10 ⁴	Partiale dispotismo	Individuo	Presente	Animismo
Comando (11 KA)	Agricoltura	10 ³ -10 ⁵	Dispotismo	Élite	Predominante	Politeismo
Stato arcaico (5-6 KA)	Agricoltura	10 ⁴ -10 ⁶	Dispotismo	Stato/Élite	Predominante	Politeismo/ Monoteismo
Stato pre-moderno (800 anni fa)	Agricoltura e Industria	10 ⁵ -10 ⁷	Partiale dispotismo/ Democrazia	Stato	Presente	Monoteismo
Stato moderno (200 anni fa)	Agricoltura e Industria	10 ⁶ -10 ⁸	Democrazia	Stato	Assente	Monoteismo/ nessuna

In una provocativa analisi dell'evoluzione sociale, Bingham and Souza (2009) concludono che il determinante ultimo delle dimensioni e dell'organizzazione politica delle società umane sia stato il tipo di armi disponibili. Nello scenario da essi proposto, il raggio d'azione delle armi controllerebbe le dimensioni delle società: più ampio il raggio d'azione, più grandi le società. Le dimensioni delle società, a loro volta, sarebbero positivamente correlate con la capacità di sviluppo tecnologico: società più grandi avanzerebbero più rapidamente. Verrebbe così a stabilirsi un feedback positivo fra le dimensioni delle società e la tecnologia delle armi.

Il modello di Bingham & Souza associa l'organizzazione egalitaria delle società di foraggiatori all'uso di armi primitive, con piccolo raggio d'azione ma facili da usarsi e accessibili a tutti, da un semplice ciottolo a

lance e asce. Lo sviluppo di armi più complesse ed efficaci, ma più difficili da produrre e da usare, avrebbe portato all'emergenza di élite capaci di utilizzarne il potere coercitivo per controllare i membri più deboli e dirottare l'uso delle risorse a proprio vantaggio. Espandendo l'ipotesi di un legame diretto fra tecnologia delle armi ed evoluzione sociale, Bingham & Souza (2009) suggeriscono che:

- L'invenzione dell'arco e l'introduzione del cavallo (cavalleria) nella guerra avrebbero posto le basi per l'emergenza degli stati arcaici.
- L'introduzione delle armi da fuoco nel 13° secolo in Cina, nel mondo islamico e in Europa occidentale sarebbe stato l'evento chiave all'origine degli stati pre-moderni.
- L'invenzione dei fucili a ripetizione nel 19° secolo avrebbe portato alla nascita degli stati moderni.

◉L'introduzione di pistole facili da usare e dal costo relativamente basso alla fine del 19° secolo avrebbe restituito potere coercitivo ai singoli individui, stabilendo così le condizioni per la nascita delle moderne democrazie (Tab. 1).

Seguendo la stessa linea di pensiero, si potrebbe anticipare che lo sviluppo di missili intercontinentali e di armi nucleari abbia posto le basi per la nascita di una federazione mondiale. A differenza di quanto accaduto con le armi convenzionali, occorre in tal caso auspicare che la nuova tecnologia esprima il suo effetto senza essere mai effettivamente utilizzata (mettendo da parte Hiroshima e Nagasaki).

L'aumento delle dimensioni dei gruppi sociali sostenuto da tecnologie belliche sempre più efficaci è inevitabilmente sfociato nella competizione fra gruppi indipendenti. L'ostilità degli umani verso gruppi esterni ha origine in parte genetica, essendo presente in altri primati sociali tra cui lo scimpanzé, in parte culturale (van Schaik 2016).

Gli antropologi dibattono se la guerra, intesa come competizione violenta e organizzata fra entità politiche autonome, sia stata una pratica presente sin dalle origini, o sia invece apparsa più tardi. Non c'è prova certa dell'esistenza di conflitti sistematici tra gruppi prima dell'emergenza del sedentarismo. L'evidenza archeologica della guerra diventa incontrovertibile a partire da circa 13 KA, sotto forma di fortificazioni, armi,

resti di umani morti in modo cruento e seppelliti insieme, persino pitture murali con scene di guerra. La guerra è probabilmente apparsa prima del sedentarismo, ma le tecniche impiegate e le scale coinvolte sono cambiate in parallelo con le dimensioni delle società, accompagnando la transizione dal foraggiamento nomadico a quello sedentario, dal foraggiamento all'agricoltura, e da società tribali egalarie a comandi e stati organizzati gerarchicamente (van Schaik 2016).

È opinione comune che l'agricoltura sia stata il fattore chiave che avrebbe permesso lo sviluppo di gruppi sociali di grandi dimensioni. Turkin (2016) sostiene che l'agricoltura non sarebbe stata sufficiente da sola e che il fattore critico vada invece identificato nella competizione violenta fra gruppi. Secondo l'analisi di Turkin, la guerra avrebbe funzionato come un potente meccanismo di coesione sociale, fornendo le motivazioni psicologiche per la produzione delle risorse e accelerando lo sviluppo tecnologico. In tale prospettiva, la guerra sarebbe stata il vero motore della crescita culturale e sociale². Premiando la capacità di cooperazione, questo brutale meccanismo avrebbe paradossalmente prodotto nel tempo società più giuste, in grado di garantire la convivenza di grandi numeri di individui per lo più estranei l'uno all'altro. Oltre agli umani, i soli animali che praticano la guerra su larga scala sono le formiche. Probabilmente non è un caso che sia gli

²Adottando il modello di selezione multilivello proposto da Wilson (2012), Turkin (2016) assume che la competizione fra gruppi abbia effetto sia sui singoli individui che sui gruppi in toto, e agisca sia su tratti culturali che su varianti geniche. Dawkins (2012) ritiene che la competizione fra gruppi sia un potente motore di evoluzione culturale, ma rigetta l'idea che essa possa agire sulle frequenze geniche perché i gruppi non si riproducono nel senso biologico del termine e non hanno genoma. Alla luce delle presenti conoscenze, non c'è alcun tratto culturale che possa essere correlato con una specifica variante genica (e, francamente, mi sorprenderebbe se ne fosse scoperto uno). Tratti culturali e tratti genetici, inoltre, hanno struttura, modalità di trasmissione e meccanismi evolutivi radicalmente diversi (Insero 4).

umani, sia le formiche costruiscono società di grandi dimensioni e altamente cooperative, benché la capacità di cooperare abbia nei due casi origini molto diverse (Sezione 6). Un interessante corollario dell'analisi di Turkin è che un'eccessiva competizione interna è sociologicamente patologica. Un certo livello di competizione all'interno delle società riflette la naturale, atavica pulsione degli individui a ottimizzare la fitness personale. Laddove, tuttavia, la competizione interna sale al punto che gli interessi personali sono anteposti a quelli collettivi, l'instabilità politica e il conflitto interno aumentano, l'identità culturale sbiadisce e, in assenza di cambiamenti di

rotta, la società si indebolisce fino al collasso. Il modello di Turkin offre una spiegazione sia per l'ascesa dei grandi imperi, sia per il loro declino. Un alto livello di cooperazione intra-gruppo e un'efficiente competizione con gruppi esterni sono la necessaria premessa per lo sviluppo di società stabili e funzionali (Inserito 5). Quando la società cresce al punto da eliminare le minacce esterne, la coesione sociale si allenta ed emergono incontrollati gli egoismi personali. La ricchezza si concentra nelle mani di élite, creando scontento e indebolendo il tessuto sociale fino alla disgregazione. Come osservato dal grande storico Arnold Toynbee, i grandi imperi non vengono uccisi, si suicidano.

Inserito 5 - Familismo amorale e atomizzazione sociale

La fiducia sociale è il livello di affidabilità che i membri di una società si riconoscono reciprocamente, salvo prova contraria. La fiducia sociale è un tratto culturale appreso, generalmente per via orizzontale, e tende a rimanere stabile nel tempo all'interno delle società. Un livello minimo di fiducia sociale è essenziale perché i membri della società cooperino, essenziale quindi per la stabilità della società stessa. Il sociologo Edward C. Banfield pubblicò nel 1958 un importante lavoro su Chiaromonte, un piccolo paese della Basilicata che egli fittiziamente denominò Montegrano (Banfield 1958). Nella sua analisi, Banfield mostrò come l'assenza di fiducia sociale avesse creato una società incapace di cooperare, nella quale di conseguenza la maggior parte degli individui erano intrappolati in estrema povertà, salvo una piccola "élite" che viveva comunque appena al di sopra del livello di sussistenza. Gli abitanti del villaggio non avevano alcuna capacità di avviare un progetto privato di lungo termine né tantomeno di percepire obiettivi comuni. Gli unici benefici attesi erano quelli erogati dallo Stato. Nessuno, tuttavia, avrebbe mosso un dito per chiederli individualmente, né tantomeno collettivamente. Gli abitanti non si curavano della salute o del benessere di nessuno all'esterno della famiglia nucleare (genitori e figli). Le prospettive temporali erano limitate all'immediato futuro e permeate da un acuto pessimismo.

Come aveva potuto emergere uno stile di vita tanto dannoso sia per i singoli, sia per la comunità? Banfield tenta di rispondere a questa domanda, analizzando dapprima le spiegazioni più ovvie e poi esponendo la propria. La gente era disperatamente povera, quindi non disponeva di un capitale di partenza; aveva tuttavia molto tempo libero (vista la scarsa produttività dei campi) che avrebbe potuto utilizzare per azioni collettive, mentre invece lo trascorrevano nell'ozio. La gente era priva d'istruzione, ma non era stupida, e di solito dava risposte riflessive e accurate alle domande poste.

C'era divisione di classe, ma senza antagonismo di classe né antagonismo verso lo Stato. La gente era fatalista, ma era capace di prendere decisioni e agire quando lo riteneva necessario.

Nel rigettare la povertà, la mancanza d'istruzione o la rigida stratificazione sociale come possibili spiegazioni, Banfield ne offre una alternativa. La cultura sociale di "Montegrano" era a suo avviso centrata su familismo amorale, termine da egli introdotto per indicare uno stile di vita in cui il solo obiettivo era il beneficio immediato alla famiglia nucleare, senza alcun riguardo per i possibili danni alla comunità, né per gli effetti di lungo termine su chicchessia. Banfield conclude che i "montegranesi" conducevano un'esistenza miserabile perché atomizzati, incapaci di contare in alcun modo sull'aiuto da parte degli altri. Anziché costruire una struttura sociale in grado di offrire una rete di sicurezza, essi guardavano ai vicini con costante sospetto, ben consapevoli che questi li ricambiavano con uguali sentimenti. Questo porta alla mente la favola russa in cui a un contadino era stata concessa la magica realizzazione di un desiderio alla sola condizione che tutto ciò che egli avesse ottenuto sarebbe stato dato raddoppiato al suo vicino. Il contadino chiese senza esitazione di diventar cieco da un occhio.

Familismo amorale e atomizzazione sociale, ovvero la rinuncia ai sostanziali benefici della cultura cumulativa, rimangono ancor oggi la migliore spiegazione per il cronico sottosviluppo di molte aree in Italia e nel mondo.

10. Conclusioni

L'importante lezione che possiamo trarre da questa escursione nella letteratura antropologica è che le ragioni dell'immenso successo della nostra specie non risiedono nel potere delle menti individuali, ma nel "cervello collettivo" delle nostre società, fatto di conoscenze, norme comportamentali, miti e linguaggio. La cooperazione reciproca ha permesso agli umani di costruire società di enormi proporzioni ed estremamente stabili, in maniera quasi del tutto svincolata dalla genetica. L'acquisizione di parte del patrimonio culturale sociale attraverso il processo di apprendimento permette al cervello individuale di sviluppare capacità cognitive che esistono solo in forma potenziale alla nascita. La centralità della mente collettiva rispetto alle menti individuali spiega perché le società più grandi e meglio interconnesse sono quelle che producono le tecnologie più avanzate e

innovative.

La nascita di Internet ha ampliato di ordini di grandezza la capacità di interconnessione non solo all'interno delle singole società, ma anche fra società politicamente distinte, attenuando le differenze culturali, favorendo la diffusione di una lingua comune, facilitando l'accesso al patrimonio conoscitivo globale. Henrich (2016) vede questo fenomeno come il preludio a una grande transizione, cioè la nascita di una supersocietà di dimensioni planetarie.

Questo porta immediatamente alla mente l'enorme problema che l'umanità si trova ad affrontare: la sostenibilità ecologica della nostra specie. Gli umani hanno eliminato i biomi originali in oltre un terzo della superficie dei continenti, fanno circolare più azoto di tutte le altre forme di vita terrestri messe insieme, insieme agli animali d'allevamento costituiscono oltre il 98% della massa dei vertebrati terrestri. La distruzione

degli habitat sta causando una estinzione di massa comparabile alle grandi estinzioni del passato. Ogni specie scomparsa è una perdita irreversibile di biodiversità e un danno alla resilienza degli ecosistemi. L'utilizzo massiccio dei combustibili fossili ha portato la concentrazione del biossido di carbonio in atmosfera a oltre 400 parti per milione (ppm) e, senza correzioni di rotta, la porterà a circa 1000 ppm entro la fine del secolo. Le conseguenze sul clima globale, biosfera e comunità umane saranno devastanti. La sovrappopolazione, la scarsità delle risorse e le diseguaglianze sono altri problemi destinati ad aggravarsi nel prossimo futuro.

Sapiens deve l'esistenza alla capacità di cooperare con conspecifici all'interno di gruppi sociali. Le dimensioni e la rapidità del successo biologico incontrato pongono ora problemi ineludibili. La soluzione potrà venire solo attraverso cambiamenti nelle politiche economiche e sociali su scala globale. Questo richiede il riconoscimento di interessi comuni e l'applicazione di severe regole sovranazionali. Una rivoluzione culturale estremamente difficile, il cui esito deciderà il futuro della nostra specie.

Riferimenti bibliografici

Abbott P et al. (2011) Inclusive fitness theory and eusociality. *Nature* 471: 10.1038/nature09831. Doi: 10.1038/nature09831

Atkinson QD (2011) Phonemic diversity supports a serial founder effect model of language expansion from Africa. *Science* 332: 346-349.

Bae CJ, Douka K, Petraglia MD (2017) On the origin of modern humans: Asian perspectives. *Science* 358, eaai9067, Doi: 10.1126/science.aai9067

Banfield EC (1958) La basi morali di una società arretrata. Il Mulino, Bologna.

Berling DJ, Osborne CP (2006) The origin of the savanna biome. *Global Change Biology* 12: 2023-2031

Benitez Bribiesca L (2001) Memetics: a dangerous idea. *Interciencia* 26: 29-31.

Bermúdez de Castro JM et al (1997) A hominid from the Lower Pleistocene of Atapuerca, Spain: possible ancestor to Neandertals and modern humans. *Science* 276: 1392-1395.

Berwick R, Chomsky N (2016) Why only us: language and evolution. MIT Press, Cambridge, Ma

Bingham PM, Souza J (2009) Death from a distance and the birth of a humane universe. BookSurge Publishing, Lexington, KY. ISBN 978-1-4392-5412-7

Blackmore SJ (1998) The meme machine. Oxford University Press, Oxford.

Blaffer Hrdy S (2009) Mothers and others: the evolutionary origins of mutual understanding. Belknap/Harvard, Cambridge (USA).

Bolhuis JJ et al (2014) How could language have evolved? *PLoS Biology* 12: e1001934. Doi:10.1371/journal.pbio.1001934

Bromham L, Penny D (2003) The modern molecular clock. *Nature* 4: 216-224.

Browning SR et al (2018) Analysis of human sequence data reveals two pulses of archaic Denisovan admixture. *Cell* 173: 53-61.e9.

Burkart, J. M., Schubiger, M. N., and van Schaik, C. P. (2017a). The evolution of general intelligence. *Behavioral and Brain Sciences* 40, 1-65. doi: 10.1017/S0140525X16000959

Burkart JM, van Schaik C, Griesser M (2017b) Looking for unity in diversity: human

- cooperative childcare in comparative perspective. *Proceedings of the Royal Society B* 284: 20171184. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2017.1184>
- Cantone D (2014) I feral children: quando gli umani crescono da non-umani. <https://www.criticamentepsi.it/master/articolo/i-feral-children-quando-gli-umani-crescono-da-non-umani>
- Cashmore L, Uomini N, Chapelain A (2008) The evolution of handedness in humans and great apes: a review and current issues. *Journal of Anthropological Sciences* 86: 7-35.
- Cavalli-Sforza LL, Minch E, Mountain JL (1992) Coevolution of genes and languages revisited. *Proceedings of the National Academy* 89: 5620-5624.
- Cerling TE et al (2013) Stable isotope-based diet reconstructions of Turkana Basin hominins. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110: 10501-10506.
- Chimpanzee Sequencing and Analysis Consortium (2005). Initial Sequence of the Chimpanzee Genome and Comparison with the Human Genome. *Nature* 437: 69-87.
- Conard NJ, Richter J (2011) Neanderthal lifeways, subsistence and technology. One hundred fifty years of Neanderthal study. Springer, Heidelberg.
- Crompton RH, Sellers WI, Thorpe SKS (2010) Arboreality, terrestriality and bipedality. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365: 3301-3314.
- Crozier RH (2008) Advanced eusociality, kin selection and male haploidy. *Australian Journal of Entomology* 47: 2-8.
- Dàvid-Barrett T, Dunbar RIM (2016) Bipedality and hair loss in human evolution revisited: the impact of altitude and activity scheduling. *Journal of Human Evolution* 94: 72-82.
- Dawkins R (1979). *Il gene egoista*. Zanichelli, Bologna.
- Dawkins R (2012) The descent of Edward Wilson. *Prospect*. <http://www.prospectmagazine.co.uk/magazine/edward-wilson-social-conquest-earth-evolutionary-errors-origin-species>.
- Deckers KP (2017) These bones were made for jogging. An analysis of the lower limb skeletal evidence for the endurance running hypothesis. University of Leiden, <https://leidenuni.academia.edu/KimDeckers>
- Dediu D, Levinson SC (2013) On the antiquity of language: the reinterpretation of Neanderthal linguistic capacities and its consequences. *Frontiers in Psychology* 4, <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2013.00397>
- de la Torre I (2011) The origins of stone tool technology in Africa: a historical perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 366: 1028-1037.
- de la Torre I (2016) The origins of the Acheulean: past and present perspectives on a major transition in human evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 371: 20150245 <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2015.0245>
- de Waal FBM, Suchak M (2010) Prosocial primates: selfish and unselfish motivations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365: 2711-2722.
- Douka K et al (2019) Age estimates for hominin fossils and the onset of the Upper Palaeolithic at Denisova Cave.

- Nature, 565: 640-644.
- Dunbar, R. I. M. (1992). "Neocortex size as a constraint on group size in primates". *Journal of Human Evolution*. 22: 469-493.
- Dunbar RLM (1998). The social brain hypothesis. *Evolutionary Anthropology* 6: 178-190.
- Dunn M et al (2011) Evolved structure of language shows lineage-specific trends in word-order universals. *Nature* 473: 79-82.
- Enard W (2011) FOXP2 and the role of cortico-basal ganglia circuits in speech and language evolution. *Current Opinion in Neurobiology* 21: 415-424.
- Everett DL (2017) How language began: the story of humanity's greatest invention. Profile Books, London
- Ezkurdia J et al (2014) Multiple evidence strands suggest that there may be as few as 19 000 human protein-coding genes. *Human Molecular Genetics* 23: 5866-5878.
- Fehr E, Fischbacher U (2003) The nature of human altruism. *Nature* 425: 785-791.
- Foley RA et al (2016) Major transitions in human evolution. *Philosophical Transactions Royal Society B* 371: 20150229. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2015.0229>
- Fonseca-Azevedo K, Herculano-Houzel S (2012) Metabolic constraint imposes tradeoff between body size and number of brain neurons in human evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109: 18571-18576.
- Gardner A, West SA (2014). Haplodiploidy and the evolution of eusociality: worker revolution. *American Naturalist* 124: 303-317.
- Gibbons A (2014) How we tamed ourselves and became modern. *Science* 346: 405-406.
- Gintis H (2011) Gene-culture coevolution and the nature of human sociality. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 366: 878-888.
- Glazko GV, Nei M (2003) Estimation of divergence times for major lineages of primate species. *Molecular Biology and Evolution* 20: 424-434.
- Gowlett JAJ (2016) The discovery of fire by humans: a long and convoluted process. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 371: 20150164. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2015.0164>
- Green RE et al (2010) A draft sequence of the Neandertal genome. *Science* 328: 710-722.
- Grün R et al (2020) Dating the skull from Broken Hill, Zambia, and its position in human evolution. *Nature*. 580: 372-375.
- Guy F et al (2005) Morphological affinities of the *Sahelanthropus tchadensis* (Late Miocene hominid from Chad) cranium. *Proceedings of the National Academy of Science* 102: 18836-18841.
- Hajdinjak M et al. (2018). Reconstructing the genetic history of late Neanderthals. *Nature* 555: 652-656.
- Harari YN (2015) *Sapiens. A brief history of humanity*. Harper, New York.
- Harvati-Papatheodorou K (2013) In: Begun DR (ed) *A companion to paleoanthropology*. Wiley-Blackwell, Chichester (UK), pp 538-556.
- Hauser MD et al (2014). The mystery of language evolution. *Frontiers in Psychology* 5, <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2014.00401>

- Henrich J (2016). The secret of our success. How culture is driving human evolution, domesticating our species, and making us smarter. Princeton University Press, USA.
- Hershkovitz I et al (2018) The earliest modern humans outside Africa. *Science* 359: 456-459.
- Herrmann E et al (2007) Humans have evolved specialized skills of social cognition: the cultural intelligence hypothesis. *Science* 317: 1360-1366.
- Hublin JJ et al (2017) New fossils from Jebel Irhoud, Morocco and the pan-African origin of *Homo sapiens*. *Nature* 546: 289-292.
- Hurlburt G.R., 1996. Relative brain size in recent and fossil amniotes: determination and interpretation. Ph.D. dissertation, University of Toronto, Canada.
- Isler K, van Schaik CP (2009) Why are there so few smart mammals (but so many smart birds)? *Biology Letters* 5: 125-129.
- Isler K, van Schaik CP (2012) How our ancestors broke through the gray ceiling: comparative evidence for social rearing in early *Homo*. *Current Anthropology* 53: S453-S465.
- Kim E, Magen A, Ast G (2007). Different levels of alternative splicing among eukaryotes. *Nucleic Acids Research* 35: 125-31.
- Knight C (2016) Puzzles and mysteries in the origins of language. *Language & Communication* 50: 12-21.
- Khrameeva E et al. (2021) Single-cell-resolution transcriptome map of human, chimpanzee, bonobo, and macaque brains. *Genome Research* 30: 776-789.
- Kuzawa CW et al (2014) Metabolic costs and evolutionary implications of human brain development. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111: 13010-13015.
- Laland KN, Galef BG, eds (2009) The question of animal culture. Harvard University Press, Cambridge, USA.
- Laland KN et al (2014) Does evolutionary theory need a rethink? Yes, urgently. *Nature* 514: 161-164.
- Langdon JH (2016). The science of human evolution. Getting it right. Springer Nature, Switzerland.
- Larsen CS (2014). Our origins. Discovering physical anthropology. WW Norton & Company, New York.
- Leung KY, Tan Jiayi R, Teo S (2017) Cooperation and language evolution. <https://blogs.ntu.edu.sg/hss-language-evolution/wiki/chapter-9/>
- Liebermann P (2007) The evolution of human speech. Its anatomical and neural bases. *Current Anthropology* 48: 39-66.
- Lieberman DE et al 2009. Brains, brawn, and the evolution of human endurance running capabilities. In: Grine FE, Fleagle IG, Leakey RE, eds) The first humans. Origin and early evolution of the genus *Homo*. Springer, pp 77-92.
- Light JE, Reed DL (2009) Multigene analysis of phylogenetic relationships and divergence times of primate sucking lice (Phthiraptera: Anoplura). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 50: 376-390.
- Ligrone R (2021) Death, sex, and immortality. *Bulletin of Regional Natural Sciences* 1: 1 - 19. <https://doi.org/10.6093/2724-4393/8315>
- Lindfors P (2017) For whose benefit? The

- biological and cultural evolution of human cooperation. Springer, Switzerland.
- MacWhinney B (2005) Language evolution and human development. In: Bjorklund D, Pellegrini A (eds) *Origins of the social mind: evolutionary psychology and child development*. Guilford Press, New York, pp 383-410.
- Mallik S et al (2016) The Simons Genome Diversity Project: 300 genomes from 142 diverse populations. *Nature* 538: 201-206.
- Marshall JAR (2016) What is inclusive fitness theory, and what is it for? *Current Opinion in Behavioral Sciences* 12: 103-108.
- Maslin MA, Shultz S, Trauth MH (2015) A synthesis of the theories and concepts of early human evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 370: 20140064. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2014.0064>
- Matthews B et al (2014) Under niche construction: an operational bridge between ecology, evolution, and ecosystem science. *Ecological Monographs* 84: 245-263.
- Mayr E (1997) The objects of selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94: 2091-2094.
- McPherron et al (2010) Evidence for stone-tool-assisted consumption of animal tissues before 3.39 million years ago at Dikika, Ethiopia. *Nature* 466: 857-860.
- Meyer M et al. (2016) Nuclear DNA sequences from the Middle Pleistocene Sima de los Huesos hominins. *Nature* 531: 504-507.
- Mounier A, Condemi S, Manzi G (2011) The stem species of our species: a place for the archaic human cranium from Ceprano, Italy. *PLoS ONE* 6. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0018821>
- Nowak MA, Tarnita CE, Wilson EO (2010). The evolution of eusociality. *Nature* 466: 1057-1062.
- Pääbo S (2014) The human condition. A molecular approach. *Cell* 157: 216-226.
- Perreault C, Mathew S (2012) Dating the origin of language using phonemic diversity. *PLoS ONE*. 7: e35289
- Pertea M, Salzberg SL (2010) Between a chicken and a grape: estimating the number of human genes *Genome Biology* 11:206 <http://genomebiology.com/2010/11/5/206>
- Pinker S (2010) The cognitive niche: coevolution of intelligence, sociality, and language. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107: 8993-8999.
- Poliva O (2017). From where to what: a neuroanatomically based evolutionary model of the emergence of speech in humans. *F1000Research* 4: 67. doi: 10.12688/f1000research.6175.3
- Pontzer (2017) Economy and endurance in human evolution. *Current Biology* 27: R613-R621. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2017.05.031>
- Prüfer K et al (2012) The bonobo genome compared with the chimpanzee and human genomes. *Nature* 486:527-531.
- Prüfer K et al (2014) The complete genome sequence of a Neandertal from the Altai Mountains. *Nature* 505: 43-49.
- Prüfer K et al (2017) A high-coverage Neandertal genome from Vindija Cave in Croatia. *Science* 358: 655-658.
- Püschel HP et al (2021) Divergence-time estimates for hominins provide insight

- into encephalization and body mass trends in human evolution. *Nature Ecology & Evolution*, <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01431-1>
- Ramachandran S et al (2005) Support from the relationship of genetic and geographic distance in human populations for a serial founder effect originating in Africa. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102: 15942-15947.
- Reich et al (2011) Denisova admixture and the first modern human dispersals into Southeast Asia and Oceania. *American Journal of Human Genetics* 89: 516-528.
- Rendell L et al (2011) Runaway cultural niche construction. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 366: 823-835.
- Richerson PJ, Boyd R (2005) Not by genes alone: how culture transformed human evolution. University of Chicago Press, Chicago.
- Richmond BG, Jungers WL (2008) Orrorin tugenensis femoral morphology and the evolution of hominin bipedalism *Science* 319: 1662-1664.
- Richmond BG, Hatala KG (2013) Origin and evolution of human postcranial anatomy In: Begun DR (ed) *A companion to paleoanthropology*. Wiley-Blackwell (UK), pp 183-202.
- Roach NT et al (2013) Elastic energy storage in the shoulder and the evolution of high-speed throwing in *Homo*. *Nature* 498: 483-487.
- Rogers AR, Iltis D, Wooding S (2004) Genetic variation at the *MC1R* locus and the time since loss of human body hair. *Current Anthropology* 45: 105-108.
- Roth G, Dicke U (2005) Evolution of the brain and intelligence. *Trends in Cognitive Sciences*. 9: 250-257.
- Ruxton GD, Wilkinson DM (2011a) Avoidance of overheating and selection for both hair loss and bipedality in hominins. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108: 20965-20969.
- Ruxton GD, Wilkinson DM (2011b) Thermoregulation and endurance running in extinct hominins: Wheeler's models revisited. *Journal of Human Evolution* 61: 169-175.
- Sage RF (2016) A portrait of the C₄ photosynthetic family on the 50th anniversary of its discovery: species number, evolutionary lineages, and Hall of Fame. *Journal of Experimental Botany* 67: 4039-4056.
- Schick K, Toth N (2013). The origins and evolution of technology. In: Begun DR (ed) *A companion to paleoanthropology*. Wiley-Blackwell, Chichester (UK), pp 265-289.
- Schrenk F (2013) Earliest *Homo*. In: Begun DR (ed) *A companion to paleoanthropology*. Wiley-Blackwell, Chichester (UK), pp 480-516.
- Slon V et al (2018) The genome of the offspring of a Neanderthal mother and a Denisovan father. *Nature*, 561: 113-116.
- Somel M et al (2011) MicroRNA-driven developmental remodeling in the brain distinguishes humans from other primates. *PLoS Biology* 9: e1001214
- Somel W, Liu X, Khaitovich P (2013) Human brain evolution: transcripts, metabolites and their regulators. *Nature* 14: 112-127.
- Sterenyi K (2011) From hominins to humans: how sapiens became behaviourally

- modern. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 366: 809-822.
- Stringer CB. 2012 The status of *Homo heidelbergensis* (Schoetensack 1908). *Evolutionary Anthropology* 21: 101-107.
- Stringer C. 2016 The origin and evolution of *Homo sapiens*. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 371: 20150237. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2015.0237>
- Stringer CB, Buck LT (2014) Diagnosing *Homo sapiens* in the fossil record. *Annals of Human Biology* 41: 312-322.
- Suntsova MV, Buzdin AA (2020) Differences between human and chimpanzee genomes and their implications in gene expression, protein functions and biochemical properties of the two species. *BMC Genomics* 2020, 21: 535, <https://doi.org/10.1186/s12864-020-06962-8>
- Tattersall J, Schwartz JH (2009) Evolution of the genus *Homo*. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 37: 67-92.
- Teixeira JC, Alan Cooper A (2019) Using hominin introgression to trace modern human dispersals. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 116: 15327-15332.
- Toups MA et al (2013) Origin of clothing lice indicates early clothing use by anatomically modern humans in Africa. *Molecular Biology and Evolution* 28: 29-32.
- Turkin P (2016) *Ultrasociety: how 10,000 years of war made humans the greatest cooperators on Earth*. Beresta Books, Chaplin (USA).
- Vallender EJ, Mekel-Bobrov N, Lahn BT (2008) Genetic basis of human brain evolution. *Trends in Neurosciences* 31: 637-644.
- van Schaik CP (2016) *The primate origins of human nature*. Wiley Blackwell, Hoboken, New Jersey (USA)
- van Schaik C P, Isler K, Burkart JM (2012) Explaining brain size variation: from social to cultural brain. *Trends in Cognitive Sciences* 16: 277-284.
- Vernot B et al (2016) Excavating Neandertal and Denisovan DNA from the genomes of Melanesian individuals. *Science* 352: 235-239.
- Welker D et al (2020) The dental proteome of *Homo antecessor*. *Nature* 580: 235-238.
- White TD et al (2015) Neither chimpanzee nor human, *Ardipithecus* reveals the surprising ancestry of both. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112: 4877-4884.
- Wilson EO (2012) *The social conquest of Earth*. Liveright, New York.
- Wolpoff MH et al (2006) An ape or the ape: Is the Toumaï cranium TM 266 a hominid? *PaleoAnthropology* 2006: 36-50.
- Wrangham RW, Carmody R (2010) Human adaptation to the control of fire. *Evolutionary Anthropology* 19: 187-199.
- Wray GA et al (2014) Does evolutionary theory need a rethink? No, all is well. *Nature* 514: 161-164.
- Zahavi A (1993) The fallacy of conventional signaling. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 340: 227-230.