

BORNH

ISSN 2724-4393

Volume 1, Number 4, 2021



BORNH

**Bulletin of
Regional
Natural History**

Formerly **Bollettino della Società dei Naturalisti in Napoli**





BORNH

Bulletin of
Regional
Natural History

Formerly **Bollettino della Società dei Naturalisti in Napoli**

Editorial team

Editorial board

Professor Antonino Pollio | President of Società dei Naturalisti in Napoli -
Managing Director - Academic Editor (antonino.pollo@unina.it)

Professor Domenico Fulgione | Editor in Chief
(domenico.fulgione@unina.it)

Editor assistants

Raffaele Viola

Maria Buglione

Leandro Sgueglia

Academic Editors

Domenico Fulgione - Editor in Chief

Carlo Donadio - Geomorfology

Karl Duffy - Botany

Marco Guida - Toxicology

Marco Moracci - Biochemistry

Antonino Pollio - Botany, Algology

Pasquale Raia - Paleontology

Nicola Scafetta - Climatology

Giovanni Scopece - Botany

Andrea Strazzulli - Biochemistry

Marco Trifuggi - Chemistry

Valerio Zupo - Marine Ecology

Maurizio Fraissinet - Ornithology

Maria Buglione - Zoology

Gian Carlo Carrada - Ecology and Marine Ecology

Diana Barra - Paleontology

Fabio Maria Guarino - Herpetology, Vertebrate zoology

Filippo Barattolo - Paleontology

Luciano Ferrara - Chemistry

Nicola Maio - Zoology, Malacology

Volume 1, Number 4 2021



Data set: autotrophic growth rates of *Galdieria sulphuraria* (Galdieri) Merola strains isolated from Italian acidic sites

M. Petraretti, N. Mormile, A. Del Mondo

Data set | Published: 30 Dec 2021 | Pages: 1 - 21

Empiricism without dogmas: a comment on Quine's critique to logical positivism

A. Hamma

Opinion article | Published: 30 Dec 2021 | Pages: 22 - 28

Preliminary report on the new faunal remains from Grotta Guattari (Late Pleistocene, San Felice Circeo, Latium)

C. Petronio, Mario R.F. Di Mario, ... & L. Salari

Original Article | Published: 30 Dec 2021 | Pages: 29 - 38

Study on the competitive strategies of Black Locust (*Robinia pseudoacacia* L.) in a mesophytic wood of Northern Italy

R. Ianniciello & G. Marconi

Research article | Published: 30 Dec 2021 | Pages: 39 - 44

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

R. Ligrone

Approfondimento | Published: 30 Dec 2021 | Pages: 45 - 92

These works are licensed under a [Creative Commons Attribution 4.0 International License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)



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

Data set: autotrophic growth rates of *Galdieria sulphuraria* (Galdieri) Merola strains isolated from Italian acidic sites

Mariagioia Petraretti^{1,2*}, Nicolina Mormile^{1,2*} and Angelo Del Mondo^{1,2,3}DOI <https://doi.org/10.6093/2724-4393/8476>***Correspondence:**mariagioia.petraretti@unina.it**Affiliation:**¹ Department of Biology,
University of Naples Federico
II Naples, Italy² ACUF, Algal Collection
University of Naples Federico
II, Italy.³ Stazione Zoologica Anton
Dohrn, National Institute of
Marine Biology, Ecology and
Biotechnology, Naples Italy.**Conflict of Interest:** The
authors declare that they
have no conflict of interest.**Financial Disclosure****Statement:** The Authors
declare that no specific
funding was received for this
work.**Accepted:** 10 October 2021This work is licensed under a [Creative Commons
Attribution 4.0 International License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)**Abstract**

Intraspecific variability (strain differences) in *Galdieria sulphuraria* growth rate was assessed in laboratory growth tests carried out under autotrophic conditions. Here a complete data set of experiments is presented. 23 *G. sulphuraria* strains presently maintained in the ACUF collection of cyanobacteria and microalgae were selected on the basis of the geochemical characteristic of their sampling sites, scattered over Center-South Italy and Sicily. The results have shown that the growth rate values obtained ranged from 0.437 to 0.070, and fail to highlight any relationship between growth rates and geochemical features of sampling sites. Our results also raise the question if the observed differences in growth rates of *G. sulphuraria* strains were independent of the long-term preservation in the ACUF facilities. The marked differences in growth rate observed in this set of experiments could drive a more effective selection of *G. sulphuraria* strains amenable for biotechnological applications.

Keywords: *Galdieria sulphuraria*, strain growth rate, acidic sites, Italy**Riassunto**

E' stata valutata la variabilità intraspecifica (differenze di ceppo) nel tasso di crescita di *Galdieria sulphuraria* per mezzo

di test di crescita eseguiti in laboratorio in condizioni autotrofe. Qui viene presentato un set completo di dati sperimentali. 23 ceppi di *G. sulphuraria* attualmente mantenuti in ACUF, collezione di cianobatteri e microalghe, sono stati selezionati sulla base delle caratteristiche geochimiche dei loro siti di campionamento, sparsi nel Centro-Sud Italia e in Sicilia. I risultati hanno mostrato che i valori del tasso di crescita ottenuti variano da 0,437 a 0,070 e che non è stata trovata alcuna relazione tra tassi di crescita e caratteristiche geochimiche dei siti di campionamento. I nostri risultati pongono la questione se le differenze nei tassi di crescita osservati tra ceppi di *G. sulphuraria* siano indipendenti dall'acclimatazione nella collezione ACUF, nella quale sono coltivati da oltre 25 anni. I ceppi di *G. sulphuraria* che hanno mostrato un maggiore tasso di crescita potrebbero essere impiegati, dunque, per future applicazioni biotecnologiche.

Parole chiave: *Galdieria sulphuraria*, ceppi, tasso di crescita, siti acidi, Italia

How to cite

M. Petraretti, N. Mormile and A. Del Mondo (2021). Data set: autotrophic growth rates of *Galdieria sulphuraria* (Galdieri) Merola strains isolated from Italian acidic sites. Bulletin of Regional Natural History (BORNH), Bollettino della Società dei Naturalisti in Napoli. Vol.1, n. 4, pp. 1- 21 ISSN: 2724-4393.

Introduction

The genus *Galdieria* (Galdieriaceae, Cyanidiophytina) encompasses five species of microalgae, thriving in hydrothermal and acidic sites worldwide (Albertano et al., 2000, Pinto et al., 2007). *Galdieria* has been defined as a polyextremophile (Capece et al., 2013), being able to grow at very low pH values, and within a temperature range from 20°C to about 50 °C (Hirooka et al., 2020), as well as under different nitrogen regimes (Hirooka and Myiagishima, 2016), in autotrophic, mixotrophic and heterotrophic conditions (Curien et al. 2021).

The biotechnological potential of *Galdieria* has been largely studied in recent years: wastewater treatments, recovery of rare elements, phycocyanin and glycogen production and nutritional applications represent only some of the promising fields

for its exploitation (Čížková et al., 2019, Čížková et al., 2020, Carbone et al., 2020). However, it has infrequently been investigated if different strains assigned to the same *Galdieria* species exhibit different growth performances, especially in terms of growth rate, a feature that plays a fundamental role in the selection of a strain for biotechnological use.

In 1970s' Taddei and Pinto (1976) performed an extensive sampling campaign, collecting populations of Cyanidiophytina in more than 120 acid sites of Italy. Four main kinds of acidic sites were described by the authors: fumaroles, putizzes, sulphur springs, and sulphur mines. Most of *Galdieria sulphuraria* strains collected by Taddei and Pinto, were subsequently isolated and are still maintained as a part of the ACUF phycobank of living strains (D'Elia et al. 2018, www.acuf.net). To ascertain if *G. sulphuraria*

strains from different sites show peculiar growth rates, we selected 23 strains isolated from Central and South Italy acid sites with different environmental conditions. For these strains, data were available on growth experiments performed under controlled light, temperature and stirring conditions (Di Cioccio, 2009). A complete dataset related to these experiments is presented here, along with variance-based analysis, with the aim of identifying possible promising strains for biotechnological applications.

Materials and Methods

The data are taken from Di Cioccio (2009), and concerns axenic cultures of 23 *G. sulphuraria* strains. In Table 1 geographic coordinates and characteristics of sampling sites are reported for the considered strains. The strains were grown in 100 ml Erlenmeyer flasks (50 ml culture volume) in sterile modified Allen medium (see recipe at www.acuf.net) acidified at pH 1.5, and at a controlled temperature of $35 \pm 1^\circ\text{C}$. The flasks were placed on a plexiglass shaking apparatus rotating at 62 rpm, with a continuous irradiance of $100 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, provided by a daylight fluorescent lamps (Osram Lumilux T5 FC). Triplicate flasks were used for each strain, with a starting inoculum of 0.5 ml from an exponential growing culture (ranging from 0.2 to 0.4 O.D.). Growth was monitored by measuring the optical density at 550 nm with a Secoman 250 Spectrophotometer.

The exponential phase was assessed for each strain based on the logarithmic shape of its growth curve, after logarithmic conversion of optical densities, and the

growth rate was calculated according to the equation:

$$\frac{\ln(N_t) - \ln(N_0)}{(t - t_0)}$$

Where:

- N_t is the optical density at the final time
- N_0 is the optical density at the initial time
- T is the final time (days)
- T_0 is the initial time (days)

The growth rates obtained for each strain were compared using the analysis of variance (ANOVA) followed by Tukey test for multiple comparisons. Values of $p \leq 0.05$ were considered statistically significant and are reported in Table S2.

All the analyses were performed using the GraphPad Prism 8.00 software for Windows (GraphPad Software, San Diego, CA, USA).

A principal component analysis (PCA) was employed to evaluate the existence of gradients between growth rates and environmental factors. In addition, the types of sampling acid sites were used as supplementary qualitative variables. The analysis was performed using XLSTAT-Sensory version 2015.6.01 (Addinsoft).

Table 1 – List of the sampling sites of *G. sulphuraria* strains included in this study. fm = fumaroles; pz = putizze ; ss = sulphur springs; sm = sulphur mines.

Strain n°	site	habitat	longitude	latitude	pH	Temperature (°C)
2	Pozzuoli, Pisciarelli (NA)	fm	1°41'47"E	40°49'46"N	1.0	36
4	Castellamare del Golfo, Terme Segestane (TP)	ss	0°26'23"E	37°58'18"N	1.0	35
5	Veiano, acque minerali (VT)	ss	0°20'29"W	42°13'05"N	1.0	38
6	Acquasanta Terme, terme (AP)	ss	0°57'29"E	42°46'19"N	1.6	35
7	Viterbo, Zitelle (VT)	ss	0°23'29"W	42°25'32"N	1.5	21
9	Nepi, terme dei Gracchi (VT)	ss	0°06'38"W	42°12'58"N	0.8	12
10	Tivoli, Acque Albule (RM)	ss	0°16'00"E	41°58'02"N	1.0	24
13	Ali Terme, Granata Cassibile (ME)	ss	2°58'39"E	38°00'32"N	1.0	32
16	Cerchiara di Cal., piscina di Ninfe (CS)	ss	3°57'01"E	39°50'26"N	1.5	20
17	Contursi, bagni Forlenza (NA)	ss	2°46'32"E	40°39'06"N	1.5	31
21	Lipari, isola Vulcano (ME)	ss	2°30'27"E	38°24'50"N	1.0	38
22	Casamicciola Terme, Montecito (NA)	fm	1°26'37"E	40°44'24"N	1.5	34
63	Comitini, Comitini Solfare (AG)	sm	13°29'28"E	37°24'23"N	1.4	25
64	Favara, Ciavolotta (AG)	sm	13°39'00"E	37°16'15"N	1.5	25
70	Rocca San Felice, Mefite (Ansanto) (AV)	pz	2°41'36"E	40°58'25"N	0.9	18
75	Casteltermini, Cozzo Disi (AG)	sm	13°41'07"E	37°30'42"N	1.5	25
79	Palazzo al Piano (SI)	pz	11°09'44"E	43°16'96"N	1.5	32
80	Raddusa, Destricella (CT)	sm	14°32'36"E	37°31'03"N	2.0	22
101	Aidone, Baccarata (EN)	sm	14°27'30"E	37°23'00"N	1.0	25
133	Acireale, Santa Venera (CT)	ss	2°34'00"E	37°36'14"N	2.5	21
162	Strongoli, Comero (CZ)	ss	4°34'03"E	39°16'28"N	1.3	18
215	Vico Equense, Scraio (NA)	ss	1°58'57"E	40°40'17"N	1.5	19
216	Monterotondo, Lago Boracifero (GR)	fm	10°48'43"E	43°09'04" N	1.5	34

Results and Discussion

In Table S1 are reported the original experimental data obtained from growth experiments carried out by Di Cioccio (2009) on 23 *G. sulphuraria* strains, and in Table S2 are presented the results of ANOVA test containing only the significant scores.

The growth rates obtained for each strain are shown in figure 1A.

The values obtained ranged from 0.437 for the strain 162 to 0.070 for strain 117.

Overall, statistical analyses seem to suggest significant yet not definitive differences

between growth rates of selected *G.sulphuraria* strains, due to the reduced sample size. The ordination of strains with respect to growth rates and geochemical

characteristics of sampling sites was evaluated by PCA, (Fig. 1B). The percentage of variance explained by PC1 was 39.86%, while PC2 explained 34.90% of the variance.

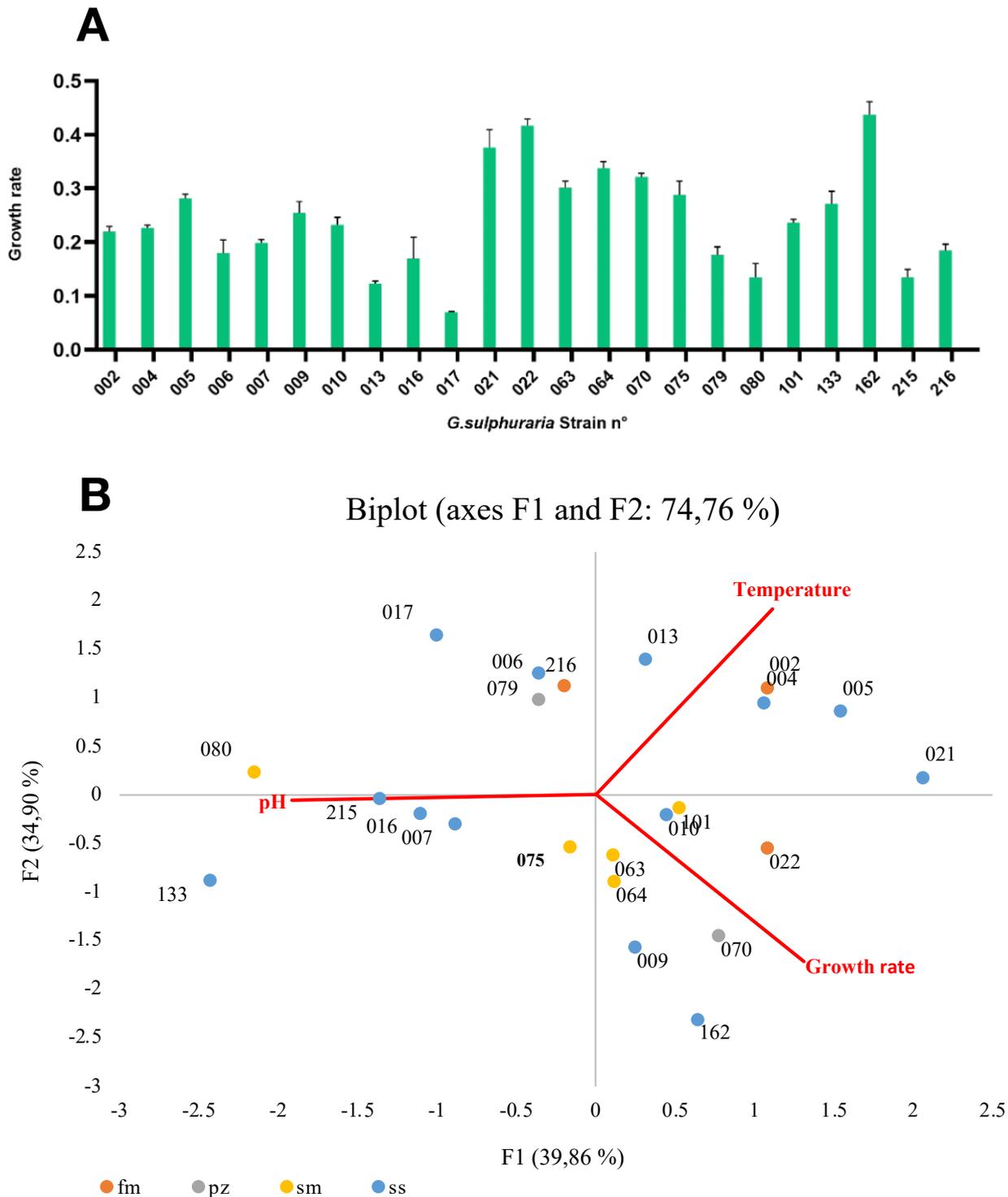


Figure 1: A) Growth rates of the 23 *G. sulphuraria* strains presented in Table S1. Data are shown as the means ± SD of three independent experiments. B) Principal component analysis to test the relationships between *G.sulphuraria* and environmental factors (red arrows). For the abbreviations "fm", "pz", "sm", "ss" see Table 1.

Author contributions

Conceptualization, M.P. and A.D.M.; methodology, M.P.; software, M.P. ; A.D.M. and N.M.; validation, A.D.M., and N.M.; data curation, M.P.; writing–original draft preparation, M.P.; writing–review and editing, M.P.; N.M.; A.D.M.; supervision, A.D.M. All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

References

- Albertano, P., Ciniglia, C., Pinto, G., & Pollio, A. ,2000. The taxonomic position of *Cyanidium*, *Cyanidioschyzon* and *Galdieria*: An update. *Hydrobiologia*, 433, 137-143.
- Capece, M. C., Clark, E., Saleh, J. K., Halford, D., Heinl, N., Hoskins, S., & Rothschild, L. J. ,2013. Polyextremophiles and the constraints for terrestrial habitability. In *Polyextremophiles* . Springer, Dordrecht pp.3-59.
- Carbone, D.A., Olivieri, G., Pollio, A. et al. 2020. Biomass and phycobiliprotein production of *Galdieria sulphuraria*, immobilized on a twin-layer porous substrate photobioreactor. *Applied Microbiological Biotechnology* 104, 31 09-3119 . <https://doi.org/10.1007/s00253-020-10383-8>
- Curien, G., Lyska, D., Guglielmino, E., Westhoff, P., Janetzko, J., Tardif, M., ... & Finazzi, G. 2021. Mixotrophic growth of the extremophile *Galdieria sulphuraria* reveals the flexibility of its carbon assimilation metabolism. *New Phytologist*. doi: 10.1111/nph.17359.
- Čížková, M., Vítová, M., & Zachleder, V. 2019. The red microalga *Galdieria* as a promising organism for applications in biotechnology. In: (M. Vítová ed.) *Microalgae-from physiology to application*. Academy of Sciences of the Czech Republic, Intech Open.
- Čížková M., Mezricky P., Mezricky D., Rucki M., Zachleder V. and Vítová M. 2020: Bioaccumulation of Rare Earth Elements from Waste Luminophores in the Red Algae, *Galdieria phlegrea*. *Waste and Biomass Valorization*, doi: 10.1007/s12649-020-01182-3
- D'Elia, L., Del Mondo, A., Santoro, M., De Natale, A., Pinto, G., & Pollio, A. 2018. Microorganisms from harsh and extreme environments: a collection of living strains at ACUF (Naples, Italy). *Ecological Questions*, 29(3), 63-74.
- Di Cioccio D. 2009. Preliminary survey on the biotechnological use of extremophiles algae. Master thesis, University of Naples "Federico II".
- Hirooka, S., Tomita, R., Fujiwara, T., Ohnuma, M., Kuroiwa, H., Kuroiwa, T., & Miyagishima, S. Y. 2020. Efficient open cultivation of cyanidiallean red algae in acidified seawater. *Scientific Reports*, 10(1), 1-12. doi:10.1038/s41598-020-70398-z.
- Hirooka, S. & Miyagishima, S. Y. 2016. Cultivation of acidophilic alga *Galdieria sulphuraria* and *Pseudochlorella* sp. YKT1 in media derived from acidic hot springs. *Front. Microbiol.* 7, 2022. doi: 10.3389/fmicb.2016.02022.
- Pinto G. & Taddei R., 1976 - Le alghe delle acque e dei suoli acidi italiani. *Delpinoa*, 18-19:77-106.
- Pinto, G. et al. 2007. Species composition of cyanidiales assemblages in Pisciarelli (Campi Flegrei, Italy) and description of *Galdieria phlegrea* sp. nov. - In: Seckbach, J. (ed.), *Algae and cyanobacteria in extreme environments*. Springer, pp. 488-501.

Table S1: Experimental data obtained from growth experiments carried out by Di Cioccio (2009) on 23 *G. sulphuraria* strains. A, B, C - OD at 550 nm.

Starting date 11/12/07	ACUF strain N°	
	75	64
A	0.136	0.06
B	0.121	0.059
C	0.09	0.07
average value (AV)	0.116	0.063
AV x 100	11.6	6.3
Log AV x 100	1.06	0.8

12/12/2007		
A	0.19	0.082
B	0.156	0.091
C	0.135	0.082
average value (AV)	0.16	0.085
AV x 100	16	8.5
Log AV x 100	1.2	0.93

13/12/2007		
A	0.289	0.11
B	0.277	0.121
C	0.202	0.135
average value (AV)	0.256	0.122
AV x 100	25.6	12.2
Log AV x 100	1.4	1.08

17/12/2007		
A	0.692	0.544
B	0.687	0.533
C	0.643	0.542
average value (AV)	0.674	0.54
AV x 100	67.4	54
Log AV x 100	1.82	1.73

Starting date 21/01/08	63	17
A	0.073	0.133
B	0.069	0.126

C	0.073	0.126
average value (AV)	0.072	0.128
AV x 100	7.2	12.8
Log AV x 100	0.86	1.1
22/01/2008		
A	0.063	0.126
B	0.059	0.111
C	0.062	0.112
average value (AV)	0.061	0.116
AV x 100	6.1	11.6
Log AV x 100	0.78	1.06
23/01/2008		
A	0.077	0.26
B	0.076	0.124
C	0.074	0.125
average value (AV)	0.076	0.17
AV x 100	7.6	17
Log AV x 100	0.88	1.23
24/01/2008		
A	0.095	0.178
B	0.11	0.18
C	0.105	0.172
average value (AV)	0.103	0.177
AV x 100	10.3	17.7
Log AV x 100	1.01	1.25
25/01/2008		
A	0.14	0.208
B	0.145	0.216
C	0.133	0.228
average value (AV)	0.139	0.217
AV x 100	13.9	21.7
Log AV x 100	1.14	1.33
28/01/2008		
A	0.402	0.467
B	0.42	0.444

C	0.4	0.466		
average value (AV)	0.407	0.459		
AV x 100	40.7	45.9		
Log AV x 100	1.6	1.66		
Starting date 25/01/08	70			
A	0.056			
B	0.054			
C	0.058			
average value (AV)	0.056			
AV x 100	5.6			
Log AV x 100	0.748			
28/01/2008				
A	0.136			
B	0.131			
C	0.128			
average value (AV)	0.132			
AV x 100	13.2			
Log AV x 100	1.12			
29/01/2008				
A	0.239			
B	0.22			
C	0.214			
average value (AV)	0.224			
AV x 100	22.4			
Log AV x 100	1.35			
30/01/2008				
A	0.301			
B	0.287			
C	0.271			
average value (AV)	0.286			
AV x 100	28.6			
Log AV x 100	1.45			
31/01/2008				
A	0.436			
B	0.399			

C	0.405			
average value (AV)	0.413			
AV x 100	41.3			
Log AV x 100	1.61			
<hr/>				
01/02/2008				
A	0.502			
B	0.511			
C	0.494			
average value (AV)	0.502			
AV x 100	50.2			
Log AV x 100	1.7			
<hr/>				
Starting date 01/02/08	6	7	9	10
A	0.101	0.115	0.071	0.076
B	0.12	0.113	0.65	0.069
C	0.1	0.112	0.059	0.088
average value (AV)	0.107	0.113	0.26	0.078
AV x 100	10.7	11.3	26	7.8
Log AV x 100	1.03	1.05	1.41	0.89
<hr/>				
04/02/2008				
A	0.115	0.192	0.117	0.143
B	0.116	0.189	0.109	0.136
C	0.119	0.19	0.08	0.14
average value (AV)	0.117	0.19	0.102	0.14
AV x 100	11.7	19	10.2	14
Log AV x 100	1.07	1.28	1.01	1.14
<hr/>				
05/02/2008				
A	0.184	0.248	0.156	0.198
B	0.169	0.237	0.155	0.203
C	0.127	0.233	0.137	0.214
average value (AV)	0.16	0.239	0.149	0.205
AV x 100	16	23.9	14.9	20.5
Log AV x 100	1.2	1.38	1.17	1.31
<hr/>				
06/02/2008				
A	0.279	0.342	0.208	0.285
B	0.268	0.35	0.181	0.289

C	0.216	0.338	0.173	0.3
average value (AV)	0.254	0.343	0.187	0.291
AV x 100	25.4	34.3	18.7	29.1
Log AV x 100	1.4	1.53	1.27	1.46
07/02/2008				
A	0.41	0.45	0.28	0.377
B	0.389	0.477	0.258	0.399
C	0.326	0.486	0.248	0.413
average value (AV)	0.375	0.471	0.262	0.396
AV x 100	37.5	47.1	26.2	39.6
Log AV x 100	1.57	1.67	1.42	1.6
Starting date 08/02/08	2	4	5	
A	0.108	0.06	0.068	
B	0.118	0.058	0.078	
C	0.125	0.06	0.072	
average value (AV)	0.117	0.059	0.073	
AV x 100	11.7	5.9	7.3	
Log AV x 100	1.06	0.77	0.86	
11/02/2008				
A	0.289	0.075	0.16	
B	0.31	0.081	0.165	
C	0.317	0.09	0.173	
average value (AV)	0.305	0.082	0.166	
AV x 100	30.5	8.2	16.6	
Log AV x 100	1.48	0.91	1.22	
12/02/2008				
A	0.397	0.14	0.186	
B	0.412	0.15	0.191	
C	0.48	0.14	0.202	
average value (AV)	0.43	0.143	0.193	
AV x 100	4.3	14.3	19.3	
Log AV x 100	0.63	1.15	1.28	
13/02/2008				
A	0.551	0.205	0.263	
B	0.546	0.21	0.279	

C	0.538	0.208	0.298
average value (AV)	0.545	0.208	0.28
AV x 100	54.5	20.8	28
Log AV x 100	1.73	1.31	1.46
<hr/>			
14/02/2008			
A	0.632	0.259	0.366
B	0.651	0.266	0.371
C	0.646	0.253	0.387
average value (AV)	0.643	0.259	0.375
AV x 100	6.4	25.9	37.5
Log AV x 100	0.8	1.41	1.57
<hr/>			
15/02/2008			
A	0.775	0.305	0.471
B	0.801	0.311	0.512
C	0.805	0.315	0.529
average value (AV)	0.794	0.31	0.504
AV x 100	7.94	31	50.4
Log AV x 100	0.89	1.49	1.7
<hr/>			
Starting date 15/02/08	162	21	22
A	0.02	0.045	0.033
B	0.028	0.031	0.04
C	0.026	0.035	0.035
average value (AV)	0.025	0.037	0.036
AV x 100	2.5	3.7	3.6
Log AV x 100	0.4	0.57	0.55
<hr/>			
18/02/2008			
A	0.093	0.133	0.149
B	0.089	0.142	0.15
C	0.093	0.147	0.158
average value (AV)	0.092	0.141	0.152
AV x 100	9.2	14.1	15.2
Log AV x 100	0.96	1.15	1.18
<hr/>			
19/02/2008			
A	0.148	0.191	0.212
B	0.137	0.192	0.208

C	0.123	0.189	0.204		
average value (AV)	0.136	0.191	0.208		
AV x 100	13.6	19.1	20.8		
Log AV x 100	1.13	1.28	1.31		
<hr/>					
20/02/2008					
A	0.226	0.263	0.336		
B	0.239	0.271	0.34		
C	0.243	0.272	0.335		
average value (AV)	0.236	0.269	0.337		
AV x 100	23.6	26.9	33.7		
Log AV x 100	1.37	1.49	1.52		
<hr/>					
21/02/2008					
A	0.331	0.333	0.44		
B	0.337	0.34	0.451		
C	0.318	0.336	0.439		
average value (AV)	0.329	0.336	0.443		
AV x 100	32.9	33.6	44.3		
Log AV x 100	1.5	1.5	1.6		
<hr/>					
Starting date 11/04/08	13	133	215	216	79
A	0.18	0.106	0.175	0.218	0.098
B	0.169	0.11	0.17	0.217	0.1
C	0.17	0.092	0.156	0.226	0.087
average value (AV)	0.173	0.1027	0.167	0.2203	0.095
AV x 100	17.3	10.3	16.7	22	9.5
Log AV x 100	1.24	1.01	1.22	1.34	0.98
<hr/>					
14/04/2008					
A	0.252	0.145	0.252	0.396	0.152
B	0.29	0.152	0.261	0.376	0.129
C	0.288	0.186	0.256	0.379	0.073
average value (AV)	0.277	0.161	0.2563	0.3837	0.118
AV x 100	27.7	16.2	25.6	38.4	11.8
Log AV x 100	1.44	1.21	1.41	1.58	1.07
<hr/>					
16/04/2008					
A	0.34	0.335	0.306	0.576	0.241
B	0.331	0.361	0.31	0.548	0.211

C	0.352	0.457	0.308	0.531	0.14
average value (AV)	0.341	0.384	0.308	0.5517	0.1973
AV x 100	34.1	38.4	30.8	5.5	19.7
Log AV x 100	1.53	1.58	1.49	0.74	1.29
<hr/>					
17/04/2008					
A	0.426	0.479	0.354	0.648	0.322
B	0.418	0.459	0.37	0.655	0.298
C	0.428	0.483	0.378	0.6	0.195
average value (AV)	0.424	0.477	0.367	0.6343	0.2717
AV x 100	42.4	47.4	36.7	6.3	27.2
Log AV x 100	1.62	1.67	1.56	0.8	1.43
<hr/>					
23/05/2008	16	101	80		
A	0.134	0.13	0.12		
B	0.154	0.13	0.19		
C	0.166	0.117	0.1		
average value (AV)	0.151	0.124	0.137		
AV x 100	15.1	12.4	13.7		
Log AV x 100	1.79	1.09	1.13		
<hr/>					
26/05/2008					
A	0.195	0.219	0.152		
B	0.21	0.198	0.143		
C	0.207	0.188	0.125		
average value (AV)	0.204	0.202	0.14		
AV x 100	20.4	20.2	14		
Log AV x 100	1.3	1.3	1.14		
<hr/>					
28/05/2008					
A	0.323	0.394	0.254		
B	0.301	0.367	0.234		
C	0.242	0.306	0.185		
average value (AV)	0.289	0.356	0.224		
AV x 100	28.9	35.6	22.4		
Log AV x 100	1.46	1.55	1.35		
<hr/>					
29/05/2008					
A	0.405	0.474	0.333		
B	0.389	0.459	0.299		

C	0.29	0.405	0.253
average value (AV)	0.361	0.446	0.295
AV x 100	36.1	44.6	29.5
Log AV x 100	1.55	1.65	1.47
<hr/>			
30/05/2008			
A	0.416	0.496	0.328
B	0.4	0.488	0.394
C	0.369	0.417	0.22
average value (AV)	0.395	0.467	0.314
AV x 100	39.5	46.7	31.4
Log AV x 100	1.6	1.67	1.5

Table S2: Results of ANOVA test containing only the significant scores. Data shown are means \pm SD of three independent values. * indicates $p < 0.05$, ** indicates $p < 0.005$, and **** indicates $p < 0.0001$.

Tukey's multiple comparisons test	Mean Diff.	95.00% CI of diff.	Summary	p value
Strain002 vs. Strain005	-0.0624	-0.1204 to -0.004387	*	0.023
Strain002 vs. Strain 013	0.09637	0.03835 to 0.1544	****	<0.0001
Strain002 vs. Strain017	0.1492	0.09119 to 0.2072	****	<0.0001
Strain002 vs. Strain 021	-0.1567	-0.2147 to -0.09865	****	<0.0001
Strain002 vs. Strain 022	-0.1974	-0.2554 to -0.1394	****	<0.0001
Strain002 vs. Strain063	-0.08163	-0.1396 to -0.02362	***	0.0005
Strain002 vs. Strain064	-0.1185	-0.1765 to -0.06049	****	<0.0001
Strain002 vs. Strain 070	-0.1019	-0.1599 to -0.04389	****	<0.0001
Strain002 vs. Strain075	-0.06863	-0.1266 to -0.01062	**	0.007
Strain002 vs. Strain 080	0.08477	0.02675 to 0.1428	***	0.0002
Strain002 vs. Strain 162	-0.2178	-0.2758 to -0.1598	****	<0.0001
Strain002 vs. Strain 215	0.08483	0.02682 to 0.1428	***	0.0002
Strain004 vs. Strain 013	0.1035	0.04552 to 0.1615	****	<0.0001
Strain004 vs. Strain017	0.1564	0.09835 to 0.2144	****	<0.0001
Strain004 vs. Strain 021	-0.1495	-0.2075 to -0.09149	****	<0.0001
Strain004 vs. Strain 022	-0.1903	-0.2483 to -0.1323	****	<0.0001
Strain004 vs. Strain063	-0.07447	-0.1325 to -0.01645	**	0.0022
Strain004 vs. Strain064	-0.1113	-0.1693 to -0.05332	****	<0.0001
Strain004 vs. Strain 070	-0.09473	-0.1527 to -0.03672	****	<0.0001
Strain004 vs. Strain075	-0.06147	-0.1195 to -0.003453	*	0.0273
Strain004 vs. Strain 080	0.09193	0.03392 to 0.1499	****	<0.0001
Strain004 vs. Strain 162	-0.2107	-0.2687 to -0.1527	****	<0.0001
Strain004 vs. Strain 215	0.092	0.03399 to 0.1500	****	<0.0001
Strain005 vs. Strain 006	0.1019	0.04392 to 0.1599	****	<0.0001
Strain005 vs. Strain 007	0.08277	0.02475 to 0.1408	***	0.0004
Strain005 vs. Strain 013	0.1588	0.1008 to 0.2168	****	<0.0001
Strain005 vs. Strain016	0.1123	0.05425 to 0.1703	****	<0.0001

Tukey's multiple comparisons test	Mean Diff.	95.00% CI of diff.	Summary	p value
Strain005 vs. Strain017	0.2116	0.1536 to 0.2696	****	<0.0001
Strain005 vs. Strain 021	-0.09427	-0.1523 to -0.03625	****	<0.0001
Strain005 vs. Strain 022	-0.135	-0.1930 to -0.07702	****	<0.0001
Strain005 vs. Strain 079	0.1056	0.04755 to 0.1636	****	<0.0001
Strain005 vs. Strain 080	0.1472	0.08915 to 0.2052	****	<0.0001
Strain005 vs. Strain 162	-0.1554	-0.2134 to -0.09742	****	<0.0001
Strain005 vs. Strain 215	0.1472	0.08922 to 0.2052	****	<0.0001
Strain005 vs. Strain 216	0.09743	0.03942 to 0.1554	****	<0.0001
Strain006 vs. Strain 009	-0.07463	-0.1326 to -0.01662	**	0.0021
Strain006 vs. Strain 017	0.1097	0.05165 to 0.1677	****	<0.0001
Strain006 vs. Strain 021	-0.1962	-0.2542 to -0.1382	****	<0.0001
Strain006 vs. Strain 022	-0.237	-0.2950 to -0.1790	****	<0.0001
Strain006 vs Strain063	-0.1212	-0.1792 to -0.06315	****	<0.0001
Strain006 vs. Strain 064	-0.158	-0.2160 to -0.1000	****	<0.0001
Strain006 vs. Strain 070	-0.1414	-0.1994 to -0.08342	****	<0.0001
Strain006 vs. Strain075	-0.1082	-0.1662 to -0.05015	****	<0.0001
Strain006 vs. Strain 133	-0.0914	-0.1494 to -0.03339	****	<0.0001
Strain006 vs. Strain 162	-0.2574	-0.3154 to -0.1994	****	<0.0001
Strain007 vs. Strain 013	0.076	0.01799 to 0.1340	**	0.0016
Strain007 vs. Strain 017	0.1288	0.07082 to 0.1868	****	<0.0001
Strain007 vs. Strain 021	-0.177	-0.2350 to -0.1190	****	<0.0001
Strain007 vs. Strain 022	-0.2178	-0.2758 to -0.1598	****	<0.0001
Strain007 vs. Strain063	-0.102	-0.1600 to -0.04399	****	<0.0001
Strain007 vs. Strain064	-0.1389	-0.1969 to -0.08085	****	<0.0001
Strain007 vs. Strain 070	-0.1223	-0.1803 to -0.06425	****	<0.0001
Strain007 vs. Strain 075	-0.089	-0.1470 to -0.03099	****	<0.0001
Strain007 vs. Strain 080	0.0644	0.006387 to 0.1224	*	0.0159
Strain007 vs. Strain 133	-0.07223	-0.1302 to -0.01422	**	0.0034
Strain007 vs. Strain 162	-0.2382	-0.2962 to -0.1802	****	<0.0001
Strain007 vs. Strain 215	0.06447	0.006453 to 0.1225	*	0.0157

Tukey's multiple comparisons test	Mean Diff.	95.00% CI of diff.	Summary	p value
Strain009 vs. Strain 013	0.1315	0.07345 to 0.1895	****	<0.0001
Strain009 vs. Strain016	0.08497	0.02695 to 0.1430	***	0.0002
Strain009 vs. Strain017	0.1843	0.1263 to 0.2423	****	<0.0001
Strain009 vs. Strain 021	-0.1216	-0.1796 to -0.06355	****	<0.0001
Strain009 vs. Strain 022	-0.1623	-0.2203 to -0.1043	****	<0.0001
Strain009 vs. Strain064	-0.0834	-0.1414 to -0.02539	***	0.0003
Strain009 vs. Strain 070	-0.0668	-0.1248 to -0.008787	*	0.0101
Strain009 vs. Strain 079	0.07827	0.02025 to 0.1363	***	0.001
Strain009 vs. Strain 080	0.1199	0.06185 to 0.1779	****	<0.0001
Strain009 vs. Strain 162	-0.1827	-0.2407 to -0.1247	****	<0.0001
Strain009 vs. Strain 215	0.1199	0.06192 to 0.1779	****	<0.0001
Strain009 vs. Strain 216	0.07013	0.01212 to 0.1281	**	0.0052
Strain010 vs. Strain 013	0.1092	0.05115 to 0.1672	****	<0.0001
Strain010 vs. Strain016	0.06267	0.004653 to 0.1207	*	0.0219
Strain010 vs. Strain017	0.162	0.1040 to 0.2200	****	<0.0001
Strain010 vs. Strain 021	-0.1439	-0.2019 to -0.08585	****	<0.0001
Strain010 vs. Strain 022	-0.1846	-0.2426 to -0.1266	****	<0.0001
Strain010 vs. Strain063	-0.06883	-0.1268 to -0.01082	**	0.0068
Strain010 vs. Strain 064	-0.1057	-0.1637 to -0.04769	****	<0.0001
Strain010 vs. Strain 070	-0.0891	-0.1471 to -0.03109	****	<0.0001
Strain010 vs. Strain 080	0.09757	0.03955 to 0.1556	****	<0.0001
Strain010 vs. Strain 162	-0.205	-0.2630 to -0.1470	****	<0.0001
Strain010 vs. Strain 215	0.09763	0.03962 to 0.1556	****	<0.0001
Strain013 vs. Strain 021	-0.253	-0.3110 to -0.1950	****	<0.0001
Strain013 vs. Strain 022	-0.2938	-0.3518 to -0.2358	****	<0.0001
Strain013 vs. Strain063	-0.178	-0.2360 to -0.1200	****	<0.0001
Strain013 vs. Strain 064	-0.2149	-0.2729 to -0.1569	****	<0.0001
Strain013 vs. Strain 070	-0.1983	-0.2563 to -0.1403	****	<0.0001
Strain013 vs. Strain075	-0.165	-0.2230 to -0.1070	****	<0.0001
Strain013 vs. Strain 101	-0.1133	-0.1713 to -0.05532	****	<0.0001

Tukey's multiple comparisons test	Mean Diff.	95.00% CI of diff.	Summary	p value
Strain013 vs. Strain 133	-0.1482	-0.2062 to -0.09022	****	<0.0001
Strain013 vs. Strain 162	-0.3142	-0.3722 to -0.2562	****	<0.0001
Strain013 vs. Strain 216	-0.06133	-0.1193 to -0.003320	*	0.0279
Strain016 vs. Strain017	0.09933	0.04132 to 0.1573	****	<0.0001
Strain016 vs. Strain 021	-0.2065	-0.2645 to -0.1485	****	<0.0001
Strain016 vs. Strain 022	-0.2473	-0.3053 to -0.1893	****	<0.0001
Strain016 vs. Strain063	-0.1315	-0.1895 to -0.07349	****	<0.0001
Strain016 vs. Strain064	-0.1684	-0.2264 to -0.1104	****	<0.0001
Strain016 vs. Strain070	-0.1518	-0.2098 to -0.09375	****	<0.0001
Strain016 vs. Strain075	-0.1185	-0.1765 to -0.06049	****	<0.0001
Strain016 vs. Strain 101	-0.06683	-0.1248 to -0.008820	**	0.01
Strain016 vs. Strain 133	-0.1017	-0.1597 to -0.04372	****	<0.0001
Strain016 vs. Strain 162	-0.2677	-0.3257 to -0.2097	****	<0.0001
Strain017 vs. Strain 021	-0.3059	-0.3639 to -0.2479	****	<0.0001
Strain017 vs. Strain 022	-0.3466	-0.4046 to -0.2886	****	<0.0001
Strain017 vs. Strain063	-0.2308	-0.2888 to -0.1728	****	<0.0001
Strain017 vs. Strain064	-0.2677	-0.3257 to -0.2097	****	<0.0001
Strain017 vs. Strain 070	-0.2511	-0.3091 to -0.1931	****	<0.0001
Strain017 vs. Strain075	-0.2178	-0.2758 to -0.1598	****	<0.0001
Strain017 vs. Strain 079	-0.106	-0.1640 to -0.04802	****	<0.0001
Strain017 vs. Strain 080	-0.06443	-0.1224 to -0.006420	*	0.0158
Strain017 vs. Strain 101	-0.1662	-0.2242 to -0.1082	****	<0.0001
Strain017 vs. Strain 133	-0.2011	-0.2591 to -0.1431	****	<0.0001
Strain017 vs. Strain 162	-0.367	-0.4250 to -0.3090	****	<0.0001
Strain017 vs. Strain 215	-0.06437	-0.1224 to -0.006353	*	0.016
Strain017 vs. Strain 216	-0.1142	-0.1722 to -0.05615	****	<0.0001
Strain021 vs. Strain 063	0.07503	0.01702 to 0.1330	**	0.0019
Strain021 vs. Strain 075	0.08803	0.03002 to 0.1460	***	0.0001
Strain021 vs. Strain 079	0.1998	0.1418 to 0.2578	****	<0.0001
Strain021 vs. Strain 080	0.2414	0.1834 to 0.2994	****	<0.0001

Tukey's multiple comparisons test	Mean Diff.	95.00% CI of diff.	Summary	p value
Strain021 vs. Strain 101	0.1397	0.08169 to 0.1977	****	<0.0001
Strain021 vs. Strain 133	0.1048	0.04679 to 0.1628	****	<0.0001
Strain021 vs. Strain 162	-0.06117	-0.1192 to -0.003153	*	0.0288
Strain021 vs. Strain 215	0.2415	0.1835 to 0.2995	****	<0.0001
Strain021 vs. Strain 216	0.1917	0.1337 to 0.2497	****	<0.0001
Strain022 vs Strain063	0.1158	0.05779 to 0.1738	****	<0.0001
Strain022 vs. Strain064	0.07893	0.02092 to 0.1369	***	0.0009
Strain022 vs. Strain 070	0.09553	0.03752 to 0.1535	****	<0.0001
Strain022 vs. Strain 075	0.1288	0.07079 to 0.1868	****	<0.0001
Strain022 vs. Strain 079	0.2406	0.1826 to 0.2986	****	<0.0001
Strain022 vs. Strain 080	0.2822	0.2242 to 0.3402	****	<0.0001
Strain022 vs. Strain 101	0.1805	0.1225 to 0.2385	****	<0.0001
Strain022 vs. Strain 133	0.1456	0.08755 to 0.2036	****	<0.0001
Strain022 vs. Strain 215	0.2823	0.2243 to 0.3403	****	<0.0001
Strain022 vs. Strain 216	0.2325	0.1745 to 0.2905	****	<0.0001
Strain063 vs. Strain 079	0.1248	0.06679 to 0.1828	****	<0.0001
Strain063 vs. Strain 080	0.1664	0.1084 to 0.2244	****	<0.0001
Strain063 vs. Strain 101	0.06467	0.006653 to 0.1227	*	0.0151
Strain063 vs. Strain 162	-0.1362	-0.1942 to -0.07819	****	<0.0001
Strain063 vs. Strain 215	0.1665	0.1085 to 0.2245	****	<0.0001
Strain063 vs. Strain 216	0.1167	0.05865 to 0.1747	****	<0.0001
Strain064 vs. Strain 079	0.1617	0.1037 to 0.2197	****	<0.0001
Strain064 vs. Strain 080	0.2033	0.1453 to 0.2613	****	<0.0001
Strain064 vs. Strain 101	0.1015	0.04352 to 0.1595	****	<0.0001
Strain064 vs. Strain 133	0.06663	0.008620 to 0.1246	*	0.0104
Strain064 vs. Strain 162	-0.09933	-0.1573 to -0.04132	****	<0.0001
Strain064 vs. Strain 215	0.2033	0.1453 to 0.2613	****	<0.0001
Strain064 vs. Strain 216	0.1535	0.09552 to 0.2115	****	<0.0001
Strain 070 vs. Strain 079	0.1451	0.08705 to 0.2031	****	<0.0001
Strain 070 vs. Strain 080	0.1867	0.1287 to 0.2447	****	<0.0001

Tukey's multiple comparisons test	Mean Diff.	95.00% CI of diff.	Summary	p value
Strain 070 vs. Strain 101	0.08493	0.02692 to 0.1429	***	0.0002
Strain 070 vs. Strain 162	-0.1159	-0.1739 to -0.05792	****	<0.0001
Strain 070 vs. Strain 215	0.1867	0.1287 to 0.2447	****	<0.0001
Strain 070 vs. Strain 216	0.1369	0.07892 to 0.1949	****	<0.0001
Strain075 vs. Strain 079	0.1118	0.05379 to 0.1698	****	<0.0001
Strain075 vs. Strain 080	0.1534	0.09539 to 0.2114	****	<0.0001
Strain075 vs. Strain 162	-0.1492	-0.2072 to -0.09119	****	<0.0001
Strain075 vs. Strain 215	0.1535	0.09545 to 0.2115	****	<0.0001
Strain075 vs. Strain 216	0.1037	0.04565 to 0.1617	****	<0.0001
Strain079 vs. Strain 101	-0.06013	-0.1181 to -0.002120	*	0.0346
Strain079 vs. Strain 133	-0.09503	-0.1530 to -0.03702	****	<0.0001
Strain079 vs. Strain 162	-0.261	-0.3190 to -0.2030	****	<0.0001
Strain080 vs. Strain 101	-0.1017	-0.1597 to -0.04372	****	<0.0001
Strain080 vs. Strain 133	-0.1366	-0.1946 to -0.07862	****	<0.0001
Strain080 vs. Strain 162	-0.3026	-0.3606 to -0.2446	****	<0.0001
Strain101 vs. Strain 162	-0.2009	-0.2589 to -0.1429	****	<0.0001
Strain101 vs. Strain 215	0.1018	0.04379 to 0.1598	****	<0.0001
Strain133 vs. Strain 162	-0.166	-0.2240 to -0.1080	****	<0.0001
Strain133 vs. Strain 215	0.1367	0.07869 to 0.1947	****	<0.0001
Strain133 vs. Strain 216	0.0869	0.02889 to 0.1449	***	0.0002
Strain162 vs. Strain 215	0.3027	0.2447 to 0.3607	****	<0.0001
Strain162 vs. Strain 216	0.2529	0.1949 to 0.3109	****	<0.0001



BORNH

Bulletin of
Regional
Natural History

Formerly **Bollettino della Società dei Naturalisti in Napoli**

Empiricism without dogmas: a comment on Quine's critique to logical positivism

Alioscia Hamma

DOI <https://doi.org/10.6093/2724-4393/8926>

*Correspondence:

alioscia.hamma@umb.edu
[https://orcid.org/
0000-0003-0662-719X](https://orcid.org/0000-0003-0662-719X)

Affiliation:

Physics Department,
University of Massachusetts,
Boston

Conflict of Interest: The author declares that he has no conflict of interest.

Financial Disclosure

Statement: The author declares that no specific funding was received for this work.

Accepted: 02 August 2021

This work is licensed under a [Creative Commons Attribution 4.0 International License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)



Abstract

In his celebrated essay *Two Dogmas of Empiricism*[1], Quine rejects the traditional postulates of logical positivism, namely the analytic- synthetic distinction and the doctrine of verifiability of singular statements. A first consequence is the impossibility of invalidating any statement and a form of *holism*. The second consequence is pragmatism. Quine's arguments echo those of some cultural anthropology. We remark on the role of Philosophy as activity.

Keywords: Analytic philosophy, empiricism, epistemology

Riassunto

Nel celebre saggio "Due dogmi dell'Empirismo", Quine refuta i postulati tradizionali del positivismo logico, vale a dire la distinzione analitico-sintetico e la dottrina della verificabilità delle proposizioni. La prima conseguenza risulta nell'impossibilità di invalidare qualsiasi proposizione e quindi una forma di *olismo*. La seconda conseguenza è il pragmatismo. Gli argomenti di Quine fanno eco ad alcuni argomenti di certa antropologia culturale. In questo saggio rimarchiamo il ruolo della Filosofia in quanto attività.

Parole chiave: Filosofia analitica, Empirismo, epistemologia

How to cite

Alioscia Hamma (2022). Empiricism without dogmas: a comment on Quine's critique to logical positivism. Bulletin of Regional Natural History (BORNH), Bollettino della Società dei Naturalisti in Napoli. Vol.1, n. 4, pp. 22 - 28 ISSN: 2724-4393.

Introduction

1. History of two dogmas

In 1951, Quine published his famous paper "*Two Dogmas of Empiricism*". This paper is arguably the most important paper in analytic philosophy of the past seventy years. Incidentally, it is also a paper that somehow kills the whole enterprise of analytic philosophy. I should say that the kind of analytic philosophy that suffers from Quine's criticism is the one "which seeks precision by *total mind control*, through issuing continuous and rigid interpretative directions"[2], to use Williams's words. However, total mind control is the distinctive trait of analytic philosophy, for one would be quite partisan in stating that any kind of rigor, or merely the usage of reason should be the landmark of analytic philosophy. In that case, we would be better off by getting rid of the adjective 'analytic' and just call it *philosophy*. And indeed that adjective is exactly one of the two targets of Quine's paper. *Logical empiricism (or positivism) is grounded in the idea that there are analytic truths which are fundamentally different from empirical truths. This cleavage is of fundamental importance for radical empiricism. The other dogma is that every statement is given meaning by some sort of empirical verification. Failing these postulates, empiricism would be left in a state that would not amount too much more than common sense, namely, a stance in which we feel that experience should amount for*

something when we try to gain some knowledge of the world.

Before proceeding with the examination of Quine's arguments, let us establish some of the historical background to it. Logical empiricism, or more generally analytic philosophy, are enamored with two ideas. The first, being an idea of progress such that philosophy should *solve some philosophical problem*. Once solved, a philosophical problem is done with and one should move on. Analytical philosophers in the making are all - without exception - intoxicated with Wittgenstein's closure for his preface to the *Tractatus*, namely

[...] the truth of the thoughts communicated here seems to me unassailable and definitive.

I am, therefore, of the opinion that the problems have in essentials been finally solved[3].

The 'problems' that Wittgenstein is referring to are nothing less than the problems of philosophy (sic). This is the secret dream of every analytic philosopher, that *si parva licet*, his or her work would constitute a progress, solving and closing some problem for good. In particular, logical empiricists would go to such lengths as saying that - if a statement has no strict procedure of verification or a problem does not admit some kind of solution - then it is meaningless. Logical empiricists do have some sort of totalitarian mentality and are ready to commit all previous philosophy to some kind of historical curiosity and to effective death.

There is a sense of moving on in which the past must be destroyed and this idea is always consciously or not flirting with some form of totalitarianism - but here I digress.

The second idea to which every modern empiricist is wedded is that, eventually, all meaningful truths about the world are empirical in nature. This is an idea that at the very least traces back to Locke and Hume. This radical statement needs to confront the fact that there are definitely some statements to which we think we can regard as true without resorting to experience, that is, *a priori*. Examples of these statements are

1. $T(p \vee \neg p)$.
2. $2 + 2 = 4$.
3. each bounded sequence in R_n has a convergent subsequence.
4. The sum of the interior angles of a triangle is π .
5. Every unmarried man is a bachelor.

All the above statements are true, and it seems that we do not need to get out of there and look at the world to establish their truth. So, in order for a radical empiricist to be able to maintain the position that all we know we know from experience, one has to set aside this kind of statements as special, as not yielding any real knowledge. They are statements that are true because of their *form or meaning*, and would be true in any conceivable world, to put it as Leibniz would and who talked about truths of reason and truths of fact. In the above list, the first statement is a *tautology*¹. Tautologies are well defined in logic and their truthfulness is indeed formal. There is some agreement

that tautologies are special and meaningless, exactly because they hold true in any possible world. Well, even this idea has been challenged by von Neumann and quantum logic, but that is a topic for another time.

Statements like 2, 3, 4 are mathematical statements. The whole problem of in which sense they are true is the subject of the philosophy of mathematics. It is interesting how this entire branch of philosophy pretty much retraced the medieval debate on the universals. Whether mathematical statements are like tautologies - and therefore meaningless - or are in fact properties of the empirical world - like geometry is now assumed to be - they do respect the fundamental cleavage between analytic and empirical truths. It is true that some mathematicians, think of Weyl and Poincaré have held some intuitionist position, and some still do - I am myself tempted by that every now and then. This position entails that there is some form of knowledge about the world that, although being *a priori*, and thus obtainable by mere reasoning, it is also synthetic, which pretty much amounts to affirm something meaningful about the world. There is a lot to say about intuitionist positions, as they are very deep and interesting, but this goes beyond the scope of this paper. For now, we can buy into the doctrine that mathematics does not pose a fundamental threat to the analytic/non-analytic sharp distinction that empiricists require. It is the statements of the form (5) that are problematic, in Quine's view. We shall examine his arguments in the next section.

In order to establish the radical empiricist program, one needs also a second article of faith. That is the dogma of reductionism.

¹ This is the statement that every proposition is either true or false, et tertium non datur.

One must be able to reduce every proposition in a language only containing sense data or material from one's experience, and the truthfulness of every particular or general such proposition can be assessed by means of empirical verification. The method and scope of this empirical verification also produces a theory of meaning, that is, a theory that explicates what is the meaning of the statements that are under inquiry.

2. Two Dogmas of Empiricism

As anticipated, Quine attacks the two dogmas of empiricism. With his characteristic playful style, Quine plays the death knell of such dogmas. The attack is indeed impressive. The first objective is for Quine to invalidate the dogma according to which statements like (5) are true in virtue of their meaning. The problem with such statements is that one would like to reduce them to tautologies by using *synonymity*. One says that 'bachelor' is synonymous with 'not married', and the rest sequitur. Very well, if we only knew what *synonymous* means. There are three ways to understand this notion. One is by definition. We can stipulate that the meaning of bachelor is 'not married'. This is fair enough, but then Quine holds that indeed the whole field of analytic statements is made of just tautologies. Meaning by definition is not really meaning. The second way is by trying to define synonymity by interchangeability *salva veritate*. It does not take much thought to see that this requires a notion of analyticity. Indeed, either it just so happens that two terms are interchangeable without changing the truth value of a statement, or it is a necessity. Interchangeability *salva veritate* by mere extension, that is, for all the actual given

occurrences, has very little to do with meaning. In any true statement regarding 'living beings with a heart' this last expression can be substitute with 'living beings with kidneys' *salva veritate*, but this is hardly because of the meaning of these terms, as having kidneys definitely means something different from having a heart. On the other hand, if we need to add that such interchangeability is not just a mere fact, but it necessarily has to be, this is circularly begging the question of what 'necessarily' means.

A third solution to define analyticity as 'true in virtue of its meaning' is to adopt a verificationist theory of meaning, following the footsteps of C.S. Peirce. We will examine this argument further down. For now, let us follow Quine and admit that we are back to square one with what we mean by analyticity. There is another possibility left over. That one defines analyticity by means of semantical rules. Such rules are what now are called the axioms of a formal language. We regard some propositions as true, just because we select them to be, but then so what? There is no progress in such a solution.

We mentioned above that meaning by verification is a way of defining meaning, hence synonymity, and finally analyticity. This has really been the pet theory of logical empiricists and the one that most aligns with their vision of the world. This theory holds that the meaning of a statement is in the method of empirically validating or falsifying it. If the verification theory is acceptable, one can give a good account of cognitive synonymity - that is, of synonymity not by mere extension, but by meaning - and finally save the notion of analyticity. Analytical statements are those that are confirmed no matter what, to use the swift Quine's

language. It is here that Quine's attack strikes with all of its might, and it is this attack that has had the most profound historical consequences.

We observed that the second dogma of empiricism is that of radical reductionism, that is, the doctrine that every meaningful statement can be translated into a statement about direct experience. This theory is *in nuce* present in both Locke and Hume; it is kind of assumed by them that it would be possible to perform such a translation. Of course the difficulties would be formidable. But Carnap, in his *Aufbau*[4], set out to do exactly that. He really wanted to achieve this progress and move on.

Carnap's project did not work out, and not just because of formidable difficulties. Carnap's project is based into translating every possible statement in a statement of the form 'the quality q is at the point (x, y, z, t) '. The problem here is not in how hard it is to actually translate all possible language - even just technical language - in this form. In one of the history of philosophy's most remarkable examples of intellectual honesty, Carnap eventually recognized that the connective 'is at' is undefined. And there is where all the juice is.

Of course, the failure of Carnap's program does not mean that empiricists stopped thinking that, in a way or another, to every meaningful statement there is some kind of experience that can verify it, or at least increase its likelihood, or, on the contrary, falsify it. Ask any scientist. They will lazily answer this way. It is true that scientists have very poor knowledge of the history of science. To their defense we should add that, to paraphrase Newman, philosophy of science is for the scientists as ornithology is for the birds. At any rate, it is crucial for any

kind of reductionism that each statement about the world should be passible of confirmation independently of any other statement. As Quine points out, this doctrine is implicit in the verification theory of meaning or it would be impossible to give meaning to each statement on its own. The two dogmas of empiricism support each other. We have seen that the verification theory of meaning supports the notion of analyticity (beyond mere tautologies); on the other hand, maintaining that every statement has a language component and a factual component, the very distinction between them, supports the theory of the existence of facts that can be checked somehow empirically. It is noteworthy that this is pure *Tractatus* but Quine seems to not find it relevant to remark that.

It is commonplace to say that there are such things as constructive criticisms and that this is what every criticism should be. Quine's essay is something much more remarkable: it is a theory that by the very fact that it is proposing a different angle, results in a destructive criticism of dogmatic empiricism. Quine goes to the heart of the question: statements about the world face the tribunal of experience not individually but as a corporate body. This is the *holistic empiricism* of Quine.

Quine tells us that the totality of human knowledge is a man-made construction that only touches experience at the periphery. The closer to the core, the more resilient a statement is in front of experience. In other words, experience underdetermines our knowledge, and it may leave core knowledge relatively untouched. Sometimes a conflict with experience at the periphery of our body of knowledge requires a deep readjustment of several layers of

knowledge, some of which can be very close to the core. This is what is sometimes called a paradigm shift. A conflict with experience also leaves a lot of freedom of which statements are to be reevaluated in order to reorganize our knowledge. This position echoes that of Poincaré who held that many notions in physical sciences are conventional[5], for instance whether gravity should be intended as a force-less geometrical field or a force in a Euclidean geometry. In Quine's view, every statement can be held true in the face of recalcitrant experience by amending other statements, for instance, invoking hallucinations. This is something that happens all the time in pseudosciences. From Quine's point of view, pseudo-sciences may look somehow not very different from the well respected Science of our Universities, inasmuch they both have to organize their experiential material with almost unbounded freedom. In the same way, no statement or theory is immune from revision. Revision is always possible, even that of logical laws. The insurgence of quantum logic is, admittedly, a vindication of Quine. Similar positions were held much earlier by Duhem[6] who, however, thought that this situation was specific to physics while in some way chemistry or, say psychology, are in a different epistemological situation. Using Quine's metaphor, they are at the periphery. In Quine's view, everything is on the same footing epistemologically. Homer gods are akin to physical objects as irreducible postulates of some vision of the world. We can clearly recognize Quine's epistemology as all-tolerant and matter-of-factish, in the sense that just accepts as a fact that different cultures and people have held or hold different beliefs. We cannot help but

noticing how this paper is almost a paper in cultural anthropology. In the end, it is saying that science is an aspect of culture. People believe what they believe and there is no clear-cut in method as to why they believe what they believe. Quine decides to believe in physical objects because they are useful tools to predict future experiences on the basis of past experiences. He does not find Homer gods as useful, and thus he rejects them. In the end, holism and such a tolerant epistemology are a lead in to pragmatism.

3. Anything goes?

Is *two dogmas of empiricism* telling us that anything goes? On the one hand, it would seem so. In its conception it is very similar to the account of morality given by a cultural anthropologist. There is no way to say that something is moral and something is not and there is no way to establish whether a moral system is superior to another one. Similarly, the body of knowledge about the world containing the belief in Homer gods is not more or less scientific than that containing physical objects like atom and electrons. Quine says that such objects are tools, and some tools are more useful to some goals than other tools.

Quine's essay is at the same time liberating and infuriating. It is liberating from the tyranny of harsh classification and scholastic discrimination typical of analytic philosophy. To be honest, I do not see how any analytic philosophy can survive Quine's considerations. It is also infuriating because, well, all relativism is. The principle *to each his own* is not a lot of philosophy and one would not need to read hundreds of thousands of pages to reach this conclusion. It is very easy to take Quine's words as a belief in 'anything goes'. I am surprised his work has not

become a pet of some philosophers of postmodernist inclination. Perhaps, there is something in Quine's words that makes one feel that he is not really thinking that anything goes, just that he cannot prove the contrary. After all, this is the human condition. To say that nothing is settled forever and we cannot move on for good on any philosophical problem does not really mean that anything goes. On what guidance should we get about what is worth pursuing, Quine offers pragmatism.

My problem with pragmatists is that I do not believe them, just like I do not believe consequentialists in ethics. They say they think something, but they do not think that way. Unless one says that pragmatism just means that one has to live somehow, then I find it an unauthentic position. People act on principles, and believe something to be true for reasons. It is true that one cannot get out of the system and judge these reasons from outside. One has always to be inside some system of thought to even start uttering some words. Again, this is the human condition. But this does not mean that we do not believe in Good or Beauty. It just requires a continuous perpetual sewing of thoughts and words to make up what we mean by those words and how we live by them. It is indeed, the activity of one's life. Because this is what Philosophy is, a way of living with reason, and not a way of moving on.

References

- WILLARD VAN ORMAN QUINE, "Two Dogmas of Empiricism", *The Philosophical Review*, 60 (1951): 20-43.
 BERNARD WILLIAMS, "Philosophy as a humanistic Discipline", *Annual Lecture*

at the Royal Institute of Philosophy, 23 February 2000.

LUDWIG WITTGENSTEIN, *Tractatus Logico-Philosophicus*, (KeganPaul, 1922).

RUDOLF CARNAP, *Der logische Aufbau der Welt*, (Berlin 1928).

HENRI POINCARÉ *Science and Hypothesis* . (Paris 1902)

PIERRE DUHEM, *La Théorie Physique: son objet et sa structure*, (Paris 1906).

Bulletin of Regional Natural History (BORNH) ISSN 2724-4393.



BORNH

Bulletin of
Regional
Natural History

Formerly **Bollettino della Società dei Naturalisti in Napoli**

Preliminary report on the new faunal remains from Grotta Guattari (Late Pleistocene, San Felice Circeo, Latium)

Carmelo Petronio^{1*}, Mario Rolfo², Piero Ceruleo³, Francesco Di Mario⁴, Angelica Ferracci², Ivana Fiore^{5,6}, Maurizio Gatta^{2,7}, Leonardo Salari²

DOI <https://doi.org/10.6093/2724-4393/8927>

*Correspondence:

carmelo.petronio@uniroma1.it

Affiliation:

¹Department of Earth Sciences, University of Rome "Sapienza", Rome, Italy

²Department of History, Culture and Society, University of Rome "Tor Vergata", Rome, Italy

³Via Giotto, Tivoli, Italy

⁴Superintendence of Archeology, Fine Arts and Landscape for the Provinces of Frosinone, Latina and Rieti, Latina, Italy

⁵Department of Environmental Biology, University of Rome "Sapienza", Rome, Italy

⁶Section of Bioarchaeology, Museum of Civilizations, Rome, Italy

⁷Department of Archaeology, University of York, UK

Conflict of Interest: The authors declare that they have no conflict of interest.

Financial Disclosure Statement: The Authors declare that no specific funding was received for this work.

Accepted: 17 November 2021

This work is licensed under a [Creative Commons Attribution 4.0 International License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)



Abstract

Grotta Guattari (San Felice Circeo, central Italy) is best known for the discovery of a Neanderthal skull in 1939. New investigations of an area never investigated before, the so-called *Antro del Laghetto* (literally Chamber of the small lake), have been recently carried out by the Soprintendenza Archeologia, Belle Arti e Paesaggio per le Province di Frosinone, Latina e Rieti. The excavation highlighted a hyena frequentation correlatable with the paleosurface investigated since 1939 within other rooms of the cave. The stratigraphic analysis made it possible to identify, below the paleosurface, at least two layers, one of which reveals a human frequentation.

In addition to *Homo neanderthalensis*, the faunal assemblage from *Antro del Laghetto* consists of abundant *Cervus elaphus*, followed by *Crocuta crocuta*, *Bos primigenius*, *Sus scrofa* and *Equus ferus*. Remains of at least another 20 taxa of medium and large size mammals, some of which previously unknown at Grotta Guattari, rare micromammals and birds complete the fossil record.

The preliminary taphonomic study of bone remains

of bovids and cervids remains shows modifications typical of large carnivores' activity. The epiphyseal ends have been removed by chewing, as can be deduced by the irregular and rounded fracture margins and their zig-zag pattern; somewhere the notches and grooves due to teeth contact are also preserved.

Although sporadic, the occurrence of chamois, ibex and Irish elk, together with the prevalence of the red deer compared to the rare fallow deer, suggests that the fossil deposit was accumulated in colder times than the present. This reconstruction is consistent with the available radiometric dating. The ecological features of these *taxa* indicate that the surrounding environment was mainly covered with woods and forests, with large open spaces and steep rocky areas.

Keywords: Quaternary, Central Italy, mammals, taphonomy, palaeoenvironment

Riassunto

Grotta Guattari (San Felice Circeo, Italia centrale) è nota soprattutto per la scoperta di un cranio dell'uomo di Neanderthal nel 1939. Le recenti ricerche preventive nella grotta, intraprese dalla Soprintendenza Archeologia, Belle Arti e Paesaggio per le Province di Frosinone, Latina e Rieti, hanno permesso di esaminare una porzione del deposito finora mai indagata, il cosiddetto Antro del Laghetto. Le indagini hanno evidenziato un livello frequentato prevalentemente da iene, correlabile con la paleosuperficie indagata a partire dal 1939 in altre aree del sito. Lo studio preliminare della stratigrafia ha permesso di individuare, al di sotto del paleosuolo, almeno due ulteriori livelli, uno dei quali con tracce di frequentazione umana.

Oltre a *Homo neanderthalensis* l'associazione faunistica dell'Antro del Laghetto è costituita prevalentemente da *Cervus elaphus*, seguito da *Crocuta crocuta*, *Bos primigenius*, *Sus scrofa* e *Equus ferus*. Resti di almeno altri 20 *taxa* di mammiferi di medie e grandi dimensioni, alcune mai identificate nel sito in precedenza, e rari micromammiferi e uccelli completano il quadro faunistico.

Lo studio tafonomico preliminare dei reperti ossei di bovidi e cervidi evidenzia modificazioni tipiche dell'attività di grossi carnivori; le estremità epifisarie sono state asportate dall'attività di masticazione, come si deduce dai margini di frattura irregolari, arrotondati e con andamento a zig-zag; in alcuni punti i margini conservano anche l'incavo e i solchi lasciati dal contatto con i denti.

La presenza, seppur sporadica, di resti di camoscio, stambecco e megalocero, unitamente alla netta dominanza del cervo nobile rispetto al raro daino, suggerisce che i suddetti resti faunistici sono stati accumulati in momenti più freddi dell'attuale, coerentemente con le datazioni radiometriche disponibili. Le caratteristiche ecologiche dei *taxa* individuati indicano che l'ambiente circostante la grotta era prevalentemente coperto di boschi e foreste, con ampi spazi aperti ed aree rocciose scoscese.

Parole chiave: Quaternario, Italia centrale, mammiferi, tafonomia, paleoambiente

How to cite

C. Petronio, M. Rolfo, P. Ceruleo, F. Di Mario, A. Ferracci, I. Fiore, M. Gatta & L. Salari (2022). Preliminary report on the new faunal remains from Grotta Guattari (Late Pleistocene, San Felice Circeo, Latium). Bulletin of Regional Natural History (BORNH), Bollettino della Società dei Naturalisti in Napoli. Vol.1, n. 4, pp. 29-38. ISSN: 2724-4393.

Introduction

Grotta Guattari (San Felice Circeo, Latina, central Italy; Fig. 1) is a prehistoric site well known since the fortuitous discovery in 1939 of the third Neanderthal skull of Italian history after those from Saccopastore in Rome (Sergi 1929; Breuil & Blanc 1935; Blanc 1939, 1942; Marra et al. 2015; Salari et al. 2019). A Neanderthal mandible found on the cave floor near the skull the same year (Blanc 1939; Sergi 1954), and a second mandible recovered in 1950 within the breccia outside the main entrance of the cave (Blanc 1951; Sergi & Ascenzi 1955), complete the human discoveries before recent investigations. Several archaeological excavations were carried out inside and outside the cave in the following years collecting a large assemblage of mammal fauna, other vertebrates and a few

Mousterian artifacts (Blanc & Segre 1953; Piperno 1977; Piperno & Giacobini 1991; Stiner 1991a, 2013; *inter alios*). The studies on Guattari's fauna allowed to recognise 17 genres of macro-mammals (i.e. Lagomorphs, Carnivores, Proboscideans, Perissodactyls and Artiodactyls), 4 taxa of micromammals, as many birds and one of amphibians and reptiles (Blanc & Segre 1953). In these studies, the red deer (*Cervus elaphus*) prevailed over the auroch (*Bos primigenius*) and the horse (*Equus ferus*) among large mammals (Blanc & Segre 1953; Sergi 1954, 1974; Taschini 1979; Toth & White 1991; Stiner 1991b, 1994; Alhaique & Tagliacozzo 2000; among the others). Subsequently, Piperno & Giacobini (1991) studied over 600 bone remains from the palaeosurface of the two main rooms of the cave (i.e. *Antro dell'Uomo* and *Vano Principale*) belonging to 12 taxonomic groups and identified the cave

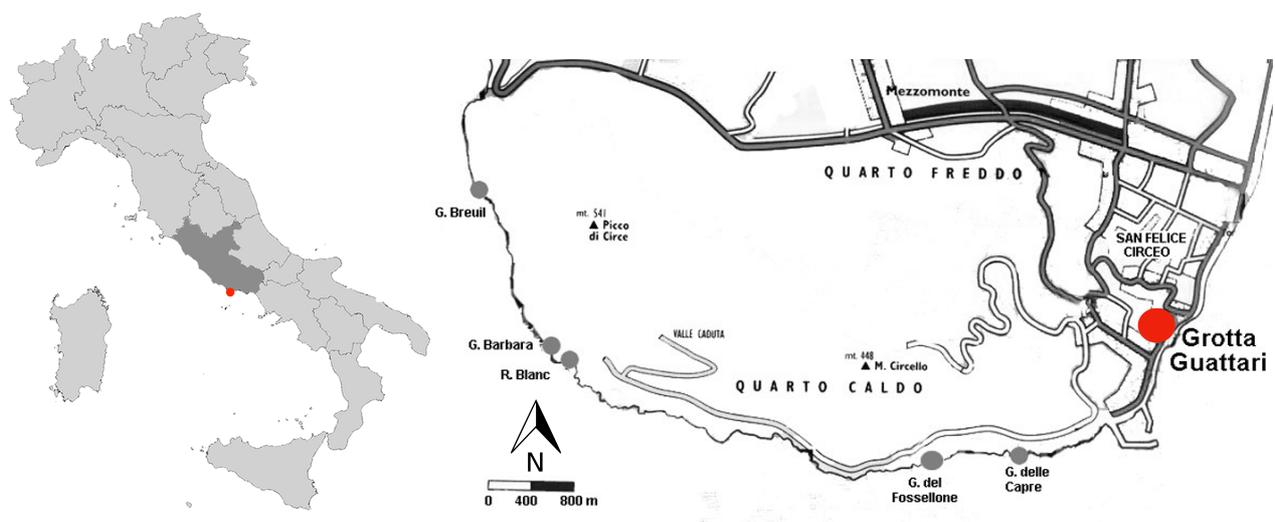


Figure 1: Geographical location of Grotta Guattari (San Felice Circeo, Latium, Italy).

hyena as the main agent of bone accumulation.

The construction works of a new visiting route of the cave by the Soprintendenza Archeologia, Belle Arti e Paesaggio per le province di Frosinone, Latina e Rieti led to new archaeological investigations carried out with the collaboration of archaeologists of the Chair of Prehistoric Archaeology at the Università degli Studi di Roma "Tor Vergata". The project began in 2019 with the cleaning of the existing sections of the cave and a survey of a room never investigated before, the so-called *Antro del Laghetto* (literally Chamber of the small lake; Blanc & Segre

(1953); Fig. 2). The excavation of the area brought back to light the same hyena palaeosurface investigated elsewhere since the 1939 and returned a large faunal assemblage of which over one thousand remains have been anatomically and taxonomically determined. Moreover, twenty-six bone remains of *Homo neanderthalensis*, belonging to at least nine individuals, have been identified. A large part of these shows clear signs of hyena gnawing. Finally, the identification of a layer with numerous lithic artefacts below the hyena palaeosurface, although it has only

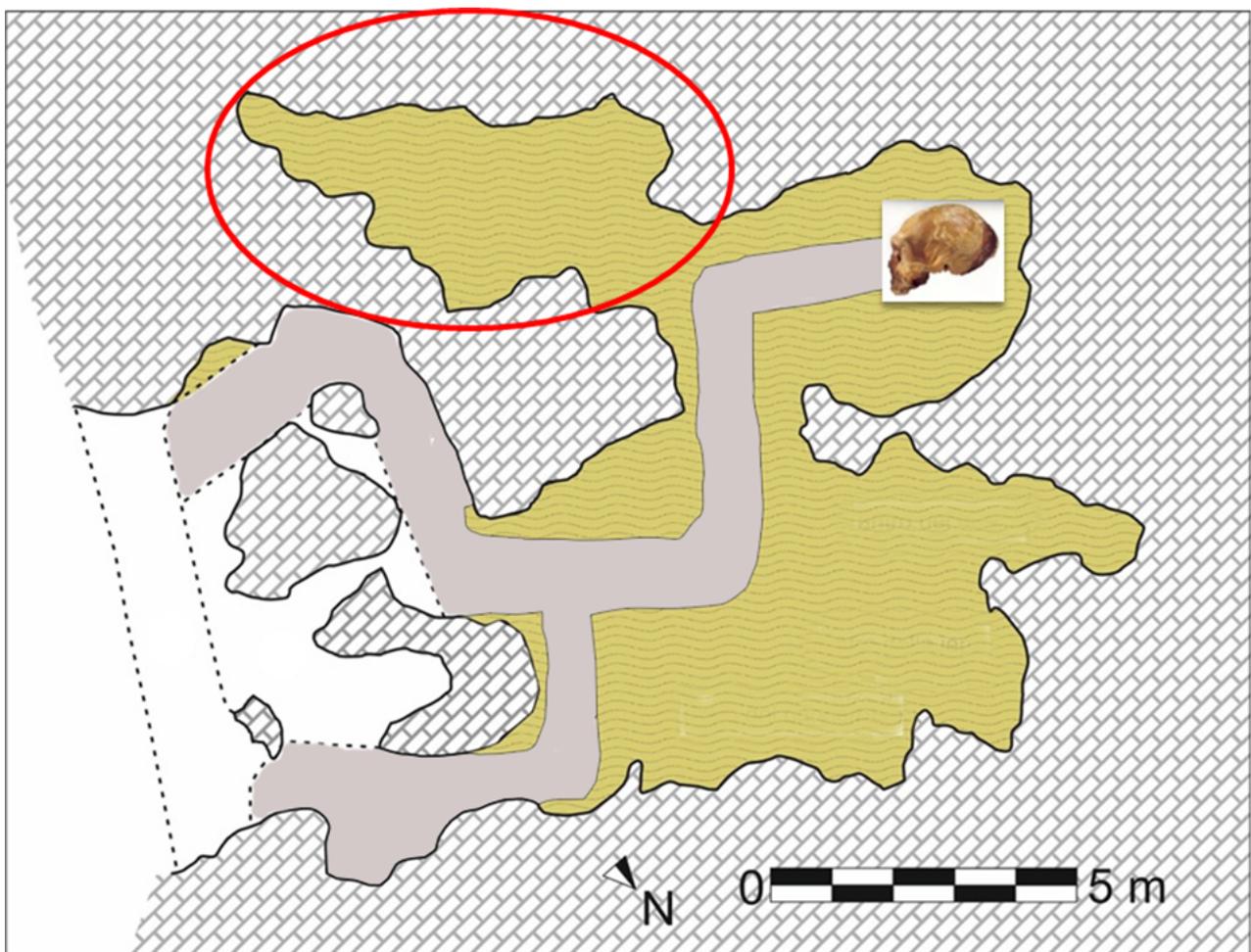


Figure 2: Plan of Grotta Guattari (after Blanc 1939, modified). In other the paleosurface today (the little skull indicates the position of the Neanderthal cranium discovered in 1939), in gray the archaeological trenches by A.C. Blanc and L. Cardini; the red ellipse highlights the *Antro del laghetto*.

been partially investigated at present, is archaeologically remarkable.

The aim of this study on the bone assemblage from the *Antro del Laghetto* is to provide an updated faunal list of Grotta Guattari, comparing it with the fossil data from the other rooms of the cave, and discuss its palaeoenvironmental implications and preliminary taphonomic observations.

Materials and Methods

The faunal assemblage is stored within a warehouse-laboratory in the town-hall building of San Felice Circeo. The determined fossil remains were measured with a standard calliper and compared with the osteological collection from the laboratory of Prehistoric Archaeology of the Università degli Studi di Roma "Tor Vergata" with the support of Pales & Lambert (1971) and Schmid (1972). The preliminary taphonomic observations were carried out with the aid of a 10X optical lens and a Dino-Lite microscope, albeit bones were often covered by hard concretions which in some cases prevented the analysis of the original surface.

Results and Discussion

The preliminary study highlighted a large percentage of the assemblage is covered by carbonate concretion, particularly thick on bones from the palaeosurface but also on many of those recovered from the lower part of the deposit. This feature does not hinder the anatomical and taxonomic classification but sometimes prevents accurate measurements.

The taxonomic study allowed us to preliminary identify at least 25 taxa from *Antro del Laghetto* (Tab. 1 and Fig. 3). The

red deer (*Cervus elaphus*) is the dominant species followed by abundant spotted hyena (*C. crocuta*) and auroch (*B. primigenius*). Other species identified are the wild horse (*E. ferus*) and wild boar (*Sus scrofa*), rare fallow deer (*Dama dama*), two species of bear (*Ursus spelaeus* and *U. arctos*), a few remains of a species of rhinoceros (probably *Stephanorhinus hemitoechus*), abundant giant cervid (the Irish elk, *Megaloceros giganteus*), never identified before, scarce elephant (*Palaeoloxodon antiquus*) and hippopotamus (*Hippopotamus amphibius*), roe deer (*Capreolus capreolus*), leopard (*Panthera pardus*), ibex (*Capra ibex*), chamois (*Rupicapra* sp.), cave lion (*Panthera spelaea*), wild cat (*Felis silvestris*) and European hemione (*E. hydruntinus*), also never identified before, hare (*Lepus* sp.), fox (*Vulpes vulpes*), wolf (*Canis lupus*) and at least one mustelid besides sparse birds and micromammals (study in progress).

Italian biochronology of the species identified (Gliozzi et al. 1997; Petronio et al. 2011) provides a chronological range of the assemblage from Grotta Guattari. *Dama dama* and *C. elaphus*, whose most evolved forms are characteristic of the Late Pleistocene (Di Stefano & Petronio 2002; Petronio et al. 2007, 2011, 2019), are the most useful taxa in this regard and set the entire assemblage within this age. This assumption agrees with the chronostratigraphy based on sea-level fluctuations recognised inside and outside Grotta Guattari (Marra et al. 2020).

The widespread presence of the spotted hyena is attested by the abundance of bone remains as well as numerous coprolites. *Crocuta crocuta* transported within the cave hunted preys living around the Circeo Promontory but also scavenged carcasses.

Table 1: Large and medium size mammals from Grotta Guattari (Late Pleistocene) according to Blanc & Segre (1953) and this work.

Previous works (after Blanc & Segre 1953)	This work
<i>Lepus europaeus</i>	<i>Lepus</i> sp.
<i>Canis lupus</i>	<i>Canis lupus</i>
<i>Vulpes vulpes</i>	<i>Vulpes vulpes</i>
<i>Ursus spelaeus</i>	<i>Ursus spelaeus</i>
<i>Ursus</i> sp. cf. <i>arctos</i>	<i>Ursus arctos</i>
<i>Putorius putorius</i>	
	Mustelidae
<i>Felis pardus</i>	<i>Panthera pardus</i> <i>Panthera spelaea</i> <i>Felis silvestris</i>
<i>Hyaena crocuta spelaea</i>	<i>Crocuta crocuta</i>
<i>Elephas antiquus</i>	<i>Palaeoloxodon antiquus</i>
<i>Rhinoceros Merckii</i>	<i>Stephanorhinus</i> cf. <i>S. hemitoechus</i>
	Rhinocerotidae
<i>Equus caballus</i>	<i>Equus ferus</i>
<i>Hippopotamus amphibius</i>	<i>Hippopotamus amphibius</i>
<i>Sus scropha</i>	<i>Sus scrofa</i>
	<i>Megaloceros giganteus</i>
<i>Capreolus capreolus</i>	<i>Capreolus capreolus</i>
<i>Cervus elaphus</i>	<i>Cervus elaphus</i>
<i>Dama dama</i>	<i>Dama dama</i>
	Cervidae
<i>Bos primigenius</i>	<i>Bos primigenius</i>
<i>Capra ibex</i>	<i>Capra ibex</i>
	<i>Rupicapra</i> sp.
	Caprinae

Extensive gnawing by a large carnivore was already documented by previous studies (Piperno & Giacobini 1991; Stiner 1991b, 2013) and are also evident in the new assemblage: epiphyses of long bones are mostly absent and display rounded fracture margins with a zig-zag pattern (ragged-edged chewing), hollows and sulcus by teeth are also visible on several remains.

The faunal assemblage with a high taxonomic diversity and percentage of gnawed bones, together with abundant remains and coprolites of *C. Crocuta*, suggest that Grotta Guattari is one of the

most significant Late Pleistocene hyena dens of the Italian peninsula, together with the nearby Cava Muracci (Gatta et al. 2019), Grotta La Sassa (Fiorillo et al. in press) and Tana delle Iene in Apulia (Conti et al. 2012). The ecological features of the taxa identified suggest that the landscape surrounding the cave was mostly covered with forests with large clearings providing food and shelter to the numerous red deer, wild boar and various species of carnivores. Auroch and horse indicate large open areas to graze were also present as well as steep rocky



Figure 3: Grotta Guattari, San Felice Circeo, Late Pleistocene: *Cervus elaphus*: A) antler portion, B) radius, C) metatarsus; *Megaloceros giganteus*: D) basal portion of antler; *Bos primigenius*: E) metatarsus; *Equus ferus*: F) metatarsus; *Dama dama*: G) basal portion of antler; *Sus scrofa*: H) maxillary fragment in occlusal view; *Crocuta Crocuta*: I) occipital portion of skull, L) emimandible in lingual view; scale bar: 5 cm.

surfaces inhabited by chamois and ibex and wetlands frequented by hippopotamus.

The sporadic occurrence of chamois, ibex and Irish elk, together with the clear dominance of the red deer over the rare fallow deer, suggests that the faunal deposit was accumulated in colder times than the present, consistently with the radiometric dating obtained so far (Schwarcz et al. 1991).

Conclusions

The recent excavation of the *Antro del Laghetto* within Grotta Guattari has made it possible to confirm the widespread presence of *Homo neanderthalensis* in the Circeo Promontory.

The most abundant species between medium and large size mammals are *Cervus elaphus*, *Crocota crocuta* and *Bos primigenius*, followed by several taxa of Lagomorphs, Carnivores, Proboscideans, Perissodactyls and Artiodactyls, including some never previously identified, such as *Felis silvestris*, *Panthera spelaea*, *Equus hydruntinus*, *Rupicapra* sp. and *Megaloceros giganteus*.

The high taxonomic diversity with abundant hyena remains, the presence of numerous coprolites and the occurrence of many bones gnawed by large carnivores suggest that *C. crocuta* was the main accumulation agent of the bone assemblage analysed as well as the paleosurfaces of the other rooms of the cave.

The ecological features of taxa identified indicate that the environment surrounding Grotta Guattari was characterised by woods and forests, with large open spaces, wetlands and steep rocky areas. The occurrence of chamois, ibex and Irish elk, together with the clear dominance of the red

deer over the rare fallow deer, suggests that the faunal assemblage of *Antro del Laghetto* was accumulated in colder times than the present.

Author contributions

Conceptualisation: MFR and CP; Data Curation: CP, IF and LS; Formal Analysis, Funding Acquisition, Investigation, Methodology and Resources: All the authors; Project Administration: MFR; Writing - Original and Final Draft Preparation: MG and LS.

References

- Alhaique F. & Tagliacozzo A. (2000). L'interpretazione dei dati faunistici nella ricostruzione delle strategie di sussistenza nel Paleolitico medio: l'esempio del Lazio. In Atti del 2° Convegno Nazionale di Archeozoologia, Asti 1997, Forlì, 111-124.
- Blanc A.C. (1939). L'uomo fossile del Monte Circeo: un cranio neandertaliano nella Grotta Guattari a S. Felice Circeo. Rivista di Antropologia, 32, 287-308.
- Blanc A.C. (1942). I Paleantropi di Saccopastore e del Circeo. I giacimenti, le industrie, correlazione geocronologica. Quartär 4, 1-37.
- Blanc A.C. (1951). Rinvenimento di una mandibola umana fossile nella breccia ossifera esterna della Grotta Guattari a S. Felice Circeo. Bollettino della Società Geologica Italiana, 70, 588-591.
- Blanc A.C. & Segre A.G. (1953). Excursion au Mont Circé. Livret-guide au IV^e Congrès International INQUA, Roma/Pisa.

- Breuil H. & Blanc A.C. (1935). Il nuovo cranio di *Homo neanderthalensis* e la stratigrafia del giacimento di Saccopastore (Roma). *Bollettino della Società Geologica Italiana*, 54, 289-300.
- Conti N., Coppola D., Petronio C., Petrucci M., Sardella R. & Salari L. (2012). La fauna del Pleistocene superiore di Tana delle Iene (Ceglie Messapica, Brindisi, Italia meridionale). *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona*, 36, 63-76.
- Di Stefano G. & Petronio C. (2002). Systematics and evolution of the Eurasian Plio-Pleistocene tribe Cervini (Artiodactyla, Mammalia). *Geologica Romana*, 36: 311-334.
- Fiorillo A., Gatta M., Rolfo M.F. & Salari L. (in press). Analisi tafonomica dei resti di *Ursus arctos* pleistocenico. Grotta La Sassa (Sonnino - Lazio). In *Atti del 9° Convegno Nazionale di Archeozoologia*, Ravenna 28 novembre - 1° dicembre 2018.
- Gatta M., Kotsakis T., Pandolfi L., Petronio C., Salari L., Achino K.F., Silvestri L. & Rolfo M.F. (2019). The Late Pleistocene faunal assemblage from Cava Muracci (Latium, Italy): Palaeoecological implications for coastal central Italy during MIS 3. *Comptes Rendus Palevol*, 18, 51-71.
- Gliozzi E., Abbazzi L., Argenti P., Azzaroli A., Caloi L., Capasso Barbato L., Di Stefano G., Esu D., Ficcarelli G., Girotti O., Kotsakis T., Masini F., Mazza P., Mezzabotta C., Palombo M.R., Petronio C., Rook L., Sala B., Sardella R., Zanalda E. & Torre, D. (1997). Biochronology of selected mammals, molluscs and ostracods from the middle Pliocene to the late Pleistocene in Italy. The state of the art. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 103, 369-388.
- Marra F., Ceruleo P., Jicha B., Pandolfi L., Petronio C. & Salari L. (2015). A new age within MIS 7 for the *Homo neanderthalensis* of Saccopastore in the glacio-eustatically forced sedimentary successions of the Aniene River Valley, Rome. *Quaternary Science Review*, 129, 260-274.
- Marra F., Rolfo M.F., Gaeta M. & Florindo F. (2020). Anomalous Last interglacial Tyrrhenian sea levels and Neanderthal settling at Guattari and Moscerini caves (central Italy). *Scientific Reports* 10:11929, <https://doi.org/10.1038/s41598-020-68604-z>.
- Pales L. & Lambert C. (1971). *Atlas ostéologique : pour servir à l'identification des mammifères du Quaternaire*. Centre National de la Recherche Scientifique, Tome I, 1-2.
- Petronio C., Di Canzio E. & Salari L. (2007). The Late Pleistocene and Holocene Mammals in Italy: new biochronological and palaeoenvironmental data. *Palaeontographica, Abt. A*, 279: 147-157.
- Petronio C., Bellucci L., Martinetto E., Pandolfi L. & Salari L. (2011). Biochronology and palaeoenvironmental changes from the Middle Pliocene to the Late Pleistocene in Central Italy. *Geodiversitas*, 33, 485-517.
- Petronio C., Di Stefano G., Kotsakis T., Salari L., Marra F. & Jicha B.R. (2019). Biochronological framework for the late Galerian and early-middle Aurelian

- Mammal Ages of peninsular Italy. *Geobios*, 53, 35-50.
- Piperno M. (1977). Analyse du sol mustérien de la Grotte Guattari au Mont Circé. *Quaternaria*, 19, 71-92.
- Piperno M. & Giacobini G. (1991). A taphonomic study of the paleosurface of Guattari Cave (Monte Circeo, Latina, Italy). *Quaternaria Nova*, 1 (1990/91), 143-161
- Salari L., Ceruleo P., Pandolfi L., Petronio C. & Marra F. (2019). Una nuova età nel MIS 7 per la fauna di Saccopastore (bassa valle dell'Aniene, Roma). *Atti dell'8° Convegno Nazionale di Archeozoologia*, Lecce 11-14 novembre 2015, 13-20.
- Schmid E. (1972). Atlas of animal bones for Prehistorians, Archaeologists and Quaternary Geologists. Amsterdam - London - New York.
- Schwarcz H.P., Buhay W., Grün R., Stiner M., Kuhn S. & Miller G.H. (1991). Absolute dating of sites in coastal Lazio. *Quaternaria Nova*, 1 (1990/91), 51-67.
- Sergi S. (1929). La scoperta di un cranio del tipo di Neandertal presso Roma. *Rivista di Antropologia*, 28, 457-462.
- Sergi S. (1954). La mandibola neandertaliana Circeo II. *Rivista di Antropologia*, 41, 305-344.
- Sergi S. (1974). Il cranio neandertaliano del Monte Circeo (Circeo I). Roma.
- Sergi S. & Ascenzi A. (1955). La mandibola neandertaliana Circeo III (mandibola B). *Rivista di Antropologia*, 42, 337-403.
- Stiner M.C. (1991a). The Guattari faunas then and now. *Quaternaria Nova*, 1 (1990/91), 163-192.
- Stiner M.C. (1991b). The faunal remains from Grotta Guattari: a taphonomic perspective. *Current Anthropology*, 32, 103-117.
- Stiner M.C. (1994). *Honor among thieves*. Princeton New Jersey.
- Stiner M.C. (2013). An Unshakable Middle Paleolithic? Trends versus Conservatism in the Predatory Niche and Their Social Ramifications. *Current Anthropology*, 54, 288-304.
- Taschini M. (1979). L'industrie litique de Grotta Guattari au Mont Circé (Latium): definition culturelle, typologique et chronologique du Pontinien. *Quaternaria*, 21, 179-247.
- Toth N. & White T.D. (1991)., Assessing the ritual cannibalism hypothesis at Grotta Guattari. *Quaternaria Nova*, 1 (1990/91), 213-222.
- White T.D., Toth N., Chase P.G., Clark G.A., Conrad N.J., Cook J., d'Errico F., Donahue R.E., Gargett R.H., Giacobini G., Pike-Tay A. & Turner A. (1991). The Question of Ritual Cannibalism at Grotta Guattari. *Current Anthropology*, 32, 118-138.

Bulletin of Regional Natural History (BORNH) ISSN 2724-4393.

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

Study on the competitive strategies of Black Locust (*Robinia pseudoacacia* L.) in a mesophytic wood of Northern Italy

Riccardo Ianniciello¹ and Giancarlo Marconi²DOI <https://doi.org/10.6093/2724-4393/8939>***Correspondence:**riccardo.ianniciello@yahoo.it**Affiliation:**

¹ Socio della Società dei Naturalisti in Napoli. Piazza Prada 15, 38057 Madrano di Pergine Valsugana, Trento.

² CNR Bologna, Italy

Conflict of Interest: The authors declare that they have no conflict of interest.

Financial Disclosure

Statement: The Authors declare that no specific funding was received for this work.

Accepted: 10 October 2021

This work is licensed under a [Creative Commons Attribution 4.0 International License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)

**Abstract**

The Black Locust (*Robinia pseudoacacia* L.) is a cosmopolitan and extremely adaptable plant thanks to the different strategies adopted in the interspecific competition. In this study, beyond the strategy known as allelopathy, we focus on a rarely investigated aspect of the ecology of this tree, i.e. the phenomena of the presence of thorns on the trunk (mechanism of defense against the ungulates) in the first years of growth and their disappearance as the bark becomes thicker. It is found that the presence of thorns is limited to young branches in mature individuals and that a relationship with the age through the trunk rings can be drawn.

Keywords: *Robinia pseudoacacia*, Black Locust. competition, allelopathy, thorns, bark, interspecific strategies

Riassunto

La Robinia pseudoacacia L. risulta essere una pianta estremamente adattabile e cosmopolita grazie alle diverse strategie che adotta nella competizione interspecifica. In questo studio, partendo dalle strategie note come l'allelopatia, ci si sofferma in particolare sul ruolo che svolge nell'ecologia della Robinia il rapporto che intercorre tra la presenza di spine sul tronco (meccanismo di difesa dagli ungulati) nei primi anni,

lo spessore della corteccia e la velocità di crescita, aspetti che risultano essere i primi contributi sul tema.

Parole chiave: *Robinia pseudoacacia*, competizione, allelopatia, spine, corteccia, strategie interspecifiche

How to cite

R. Ianniciello and G. Marconi (2022). Study on the competitive strategies of Black Locust (*Robinia pseudoacacia* L.) in a mesophylic wood of Northern Italy. Bulletin of Regional Natural History (BORNH), Bollettino della Società dei Naturalisti in Napoli. Vol.1, n. 4, pp. 39- 44 ISSN: 2724-4393.

Introduction

Black Locust (*Robinia pseudoacacia* L.) is a plant of *Fabaceae* family, native of the North America (southern Appalachian ridge) and widely naturalized in Europe and in other continents. With a 60/70-year-old longevity, exhibits an arboreal (until 25-30 m) or shrubby behaviour with a strong agamic reproductive activity (Cierjacks et al., 1992). In the juvenile stage, it presents a smooth bark with robust couples of thorns which tend to disappear as the plant reaches its maturity. Black Locust doesn't succeed propagating in the mature and undisturbed woods, but it does well in those where some cuts with the formation of small clearings are performed. Once introduced in new and degraded environments, it behaves as pioneer and invasive, having a high speed of growth and competing therefore successfully with the other native species of slower growth (Benesperi et al., 2012). Black Locust prefers loose and well drained grounds even poor of nutrients, succeeding in colonizing degraded and arid environments, and its extreme ability of adaptation brings it to colonize environments spanning from the seashore to 1500 meters of altitude in Southern Italy (Pignatti et al., 2018). Nearly pure woods of

black locust is found to cause a decrease of biodiversity, preventing the normal expansion of other arboreal and shrubby plants. As well as other *Fabaceae*, this species is able of to fix molecular nitrogen through the gram-negative bacteria (rhizobia) present in its radical nodules (Von Holle et al., 2006; Pupillo & Marconi, 2019). The success of Black Locust in the competition with the other arboreal species not only resides in the vigorous growth but also in the different strategies adopted, such as the production of allelopathic substances, the presence of thorns (a mechanism of defense against the action of bark-peeling of ungulates and hares) and the production of pods full of seeds that thanks to their lightness can be easily scattered by the wind (Martin, 2019).

In this study we investigate some aspects of the different strategies of competition adopted by Black Locust, focusing our attention on early thorn production. It is known that the allelopathy plays a fundamental role in the defense mechanisms of a wide number of plants against bugs, vertebrates, bacteria and mushrooms and black locust doesn't make an exception: it produces allelochemicals to compete with other plants, operating an effective chemical war in the ground, reducing, or preventing

seed germination of other species (Mauseth et al., 2016). Different studies have underlined that the production of chemical allelopathic substances affecting the surrounding vegetation has allowed Black Locust an extraordinary ability of adaptation (Nasir et al., 2005; Madina - Villar et al., 2017). The concentration of allelopathic compounds inside black locust tree is correlated to its age: the growth size has a meaningful effect on the production of phenols and the young plants have been found to produce more of these allelochemical substances in comparison to the adult ones (Carter et al., 2017). The larger production of allelochemicals in the young plants of black locust could depend on the fact that during the colonization process of a new environment, the initial competition with other arboreal essences is of fundamental importance. Carter et al. (2017) reported that Black Locust in environments different from its native drives a large part of Net Primary Production (NPP) to the height competition with other plants, whereas in the regions of origin it employs more energy to produce allelopathic substances released in the ground, as a strategy of competitive advantage. From previous searches it turns out that the growth of the aerial part of the plant is particularly rapid during the good season if compared with that of neighbouring trees (Grossoni, 2018).

In this study we have investigated a poor known aspect of the ecology of Black locust, i.e. the relationship among the presence of thorns on the trunk, the thickness of the bark and the growth-rate. We believe that the preservation of a tender bark for a certain period is a strategy of the plant to grow fast and therefore to have more chances to conquest vital spaces.

Materials and Methods

The present investigation was carried out in the Valsugana valley, in a foothill area enclosed in the communes of Madrano and Canzolino at an altitude of around 580 s.l.m: here different areas of naturalistic interest (biotopes) are found with some little ponds and wooded areas (mixed wood), intercalated by small fields and terraced vineyards with southern exposition. For our search we selected a mesophytic wood composed especially by pines (even secular) with widespread presence of hornbeams, chestnut trees, manna-ashes, wild cherries and black locusts, representing a meaningful laboratory of investigation. Random cuts of the wood are usually carried out.

During our investigations we examined 40 samples of locust trees recording the ring sections of the trunk ascribable to different ages, as well as the thickness of the bark and the number of thorns and if these resulted bedewed by the sap or they were dried, since many adult Black locust preserve traces of thorns that do not develop any defensive action anymore.

Results and Discussion

The results, summarized in the plot of figure 1, refer to 1-10-year-old Black Locust samples. We observed that Black Locust begins to thicken gradually the bark starting from the fifth-sixth year of age, but for several years it possess a rather tender bark that certainly doesn't shelter it from the possible bark-peeling by ungulates and hares: to obviate this risk it produces hard thorns that are going to gradually disappear around the tenth year, when the bark of the trunk has become sufficiently wrinkled. The data show the existence of a relationship

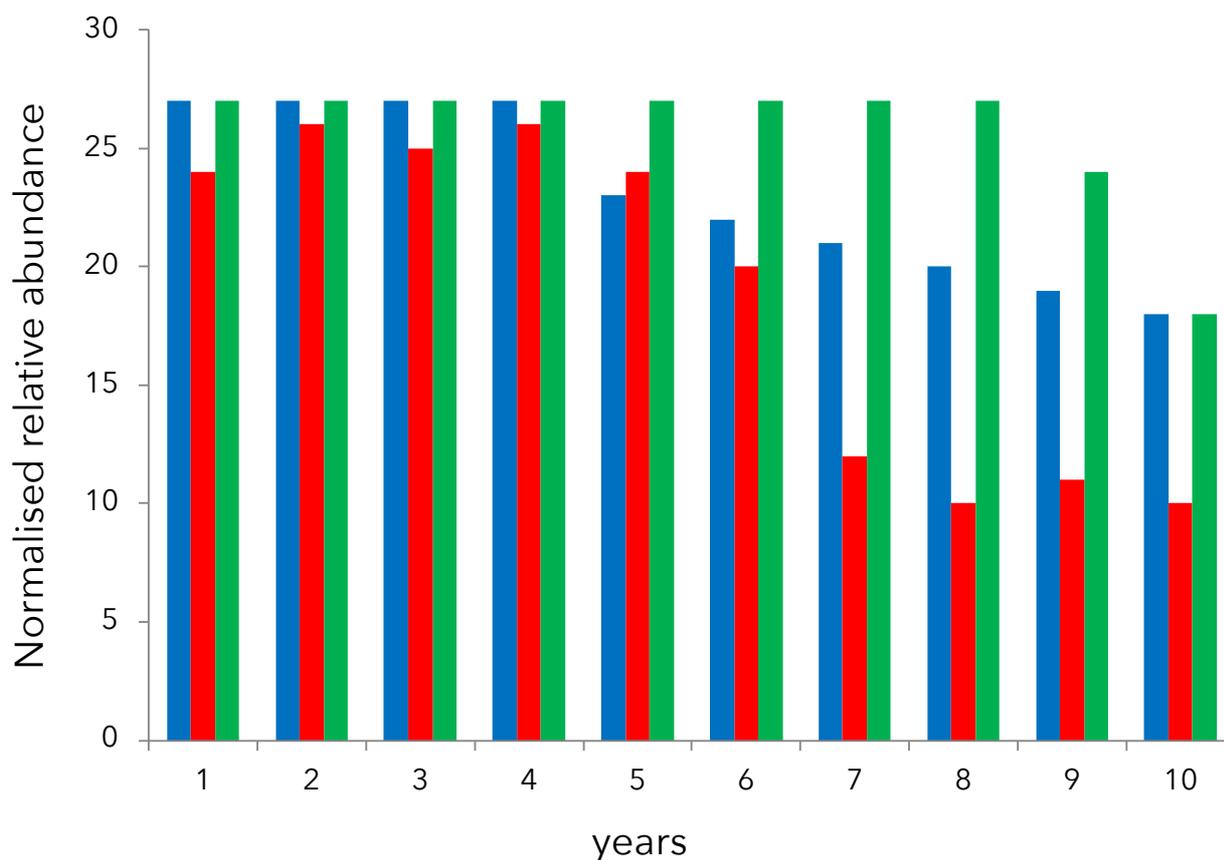


Figure 1: Qualitative representation of the main features of the examined trunks of Black Locust. The data refer to an average sampling of 1-10 years old plants. Maintenance of tender bark (blue); trunk diameter (red); presence of thorns (grey).

between the presence of thorns on the trunk, the width of the bark and the rate of growth of the plant. These facts are confirmed by the examination of the tree rings, showing a remarkable growth rate in the first years followed by a decline as the tree becomes older (Fig. 2A); moreover, as can see in figure 2B, bark appears tender and prickly during the early years. Indeed, not having need to produce a thicker bark, but protecting from herbivores with the aid of thorns, Black Locust can use the "saved" energy to grow fast, therefore competing successfully with the neighbouring trees. Once that it has won the competition, also thanks to the allelochemicals produced and released in the ground, it can thicken the bark and lose the thorns on the main stem,

while the branches, remaining vulnerable, continue to produce thorns.

The competitive success of Black Locust is due to intrinsic characteristics, as extreme adaptability to the soil and climatic conditions, very effective seed-dispersal strategies, and also to the production of allelochemical substances released in the ground, that control the germination of other plants (Martin, 2019). In this respect, driving the energies to the growth in the first years, delaying the thickening of the bark, can also play a pivotal role in competitive success of this species. Young stems of Black Locust display a wide array of thorns, a structural modification that requires low energetic investment on the short run. Other American trees, for example



Figure 2: A ,Transversal section of a mature trunk of Black Locust. Noteworthy is the width of the central rings with respect to the peripheral ones, giving evidence of the vigorous growth in the first years of life. **B**, Progressive thickening of the bark in juvenile samples of Black Locust .

Gleditsia tricanthos (Fabaceae), and *Chorisia speciosa* (Malvaceae) produce thorns on the trunk (and the branches) to defend themselves from the herbivorous vertebrates, but, unlike Black Locust, they preserve them in adult age. Physical defences are definitive, and their chemical constituents can not be recycled. Thus, in the long run, the energy cost due to their construction is not negligible (Bagella et al., 2019). This could explain why Black Locust tends to produce thorns on the trunk only during the first years of life.

References

Benesperi, R., Giuliani, C., Zanetti, S., Gennai, M., Lippi, M.M., Guidi, T., Nascimbene,

J., Foggi, B. (2012). Forest plant diversity is threatened by *Robinia pseudoacacia* (Black Locust) invasion. *Biodiversity Conservation*, 396, 132-142.

Carter J., Ladd C., Lough K., Pamenam F., Pernecku G. (2017). Assessing the allelopathy of invasive *Robinia pseudoacacia* in Northern Michigan forests. *Landscape ecosystems of the University of Michigan Biological Station. School of Natural Resources & Environment. University of Michigan, Ann Arbour, MI (USA).*

Cierjacks, A., Kowarik, I., Joshi, J., Hempel, S., Ristow, M., von der Lippe, M., & Weber, E. (2013). *Biological flora of the British*

- Isles: *Robinia pseudoacacia*. Journal of Ecology, 101(6), 1623-1640.
- Grossoni P., Bruschi P., Bussotto F., Selvi f. (2018). Botanica forestale, Cedam editore, p. 29.
- Mauseth J. D. (2016) Botany: an introduction to plant biology, Jones & Bartlett Learning, 808 p.
- Martin, G. D. (2019). Addressing geographical bias: A review of *Robinia pseudoacacia* (black locust) in the Southern Hemisphere. South African Journal of Botany, 125, 481-492.
- Medina-Villar, S., Alonso, A., Castro-Diez, P. et al. (2017) Allelopathic potentials of exotic invasive and native trees over coexisting understory species: the soil as modulator. Plant Ecology 218: 579.
- Nasir, H., Iqbal, Z., Hiradate, S., & Fujii, Y. (2005). Allelopathic potential of *Robinia pseudo-acacia* L. Journal of Chemical Ecology, 31 (9), 2179-92.
- Pignatti, S., Guarino, R., & La Rosa, M. (2018). Flora d'Italia, seconda edizione, Vol.1-3 *Edagricole, Milano*.
- Pupillo, P., Marconi G. (2019) - Due specie arboree invasive: Robinia e Ailanto, Natura&Montagna, LXVI, (2), p. 73-78
- Voet D., Voet J. G., Pratt C. W., Belgeri S., Chicca M. (2007). Fondamenti di biochimica, Zanichelli, 1168 p.
- Von Holle, B., Joseph, K.A., Largay, E. F., Lohnes, R.G. (2006). Facilitations between the introduced nitrogen-fixing tree, *Robinia pseudoacacia*, and nonnative plant species in the glacial outwash upland ecosystem of Cape Cod, MA. Biodiversity & Conservation, 15(7), 2197-2215.

Bulletin of Regional Natural History (BORNH) ISSN 2724-4393.

**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.

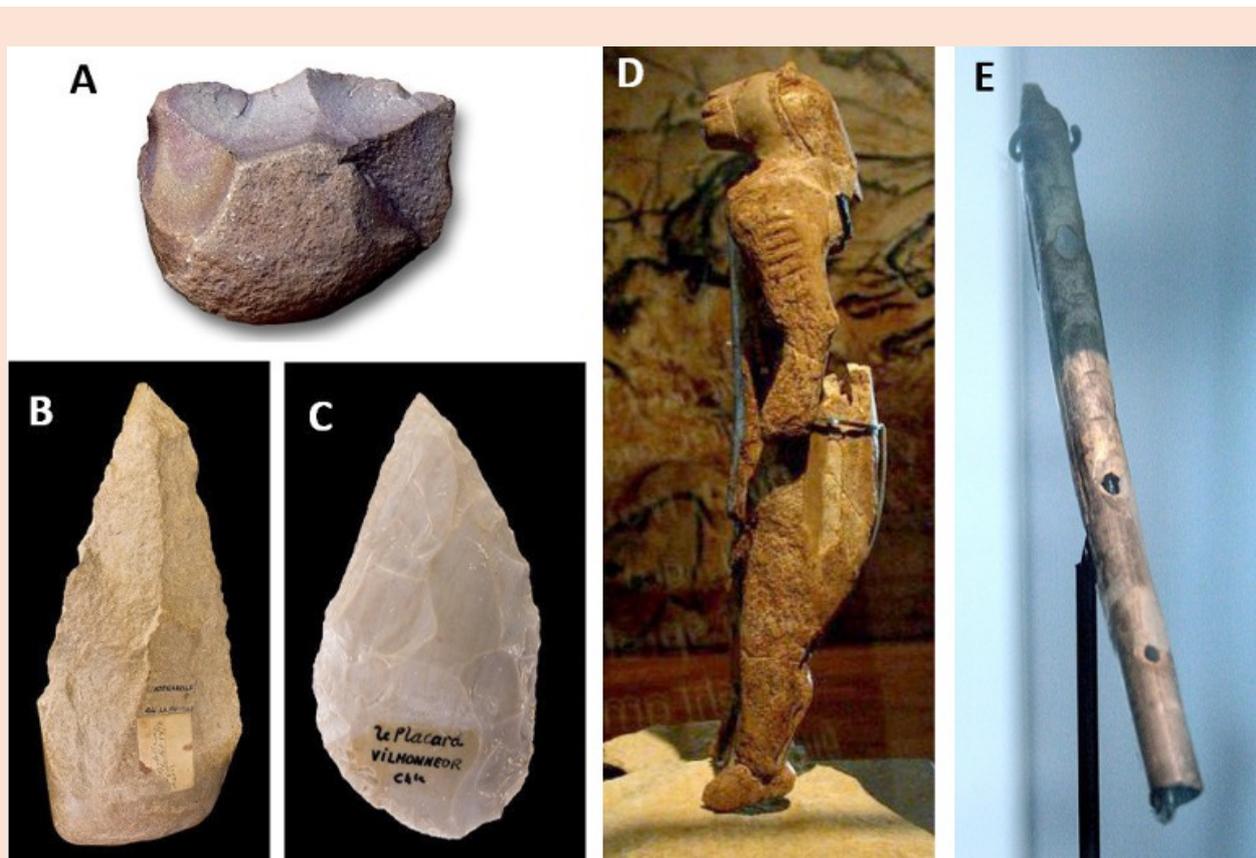
Tecnologia Aurignaziana. Apparsa in Europa circa 43 KA e perdurata fino a circa 26 KA, prende il nome dal sito di primo ritrovamento, Aurignac (Francia). Oltre che materiali litici (noti come "modo 4"), la tecnologia Aurignaziana utilizzava materiali di origine animale quali

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

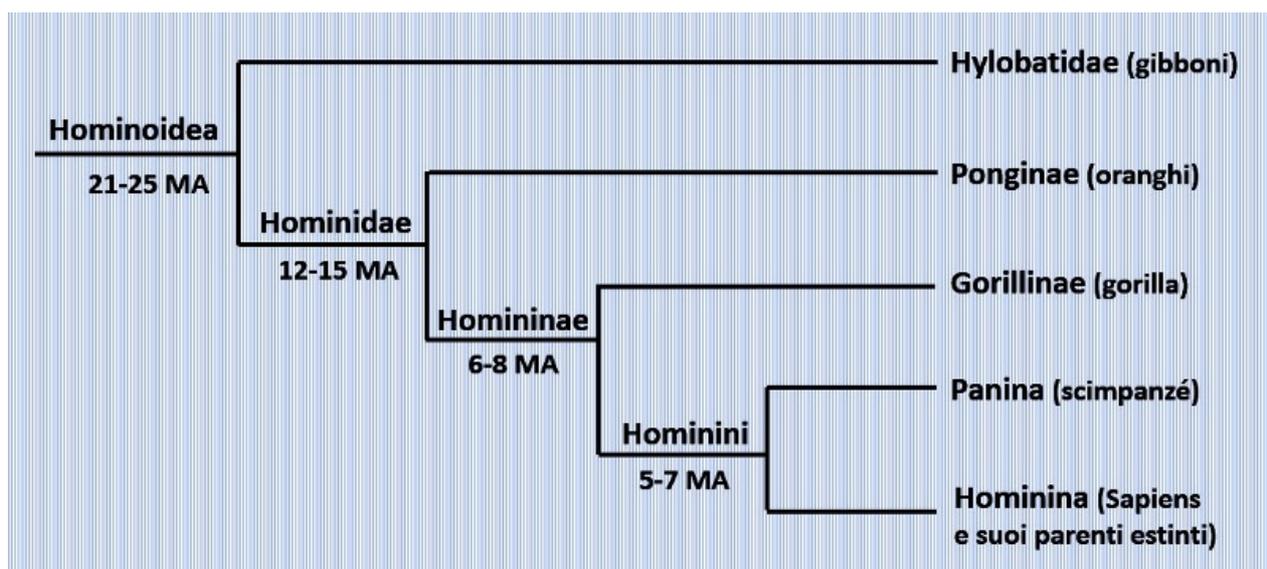


Figura 1: Albero filogenetico degli Hominoidea (scimmie antropomorfe). I numeri indicano il tempo di divergenza (milioni d'anni fa, MA) dei cladi immediatamente a valle, stimato attraverso tecniche molecolari. Gli Hominina e i Panina (scimpanzé) si sono separati da un progenitore comune tra 5 e 7 milioni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

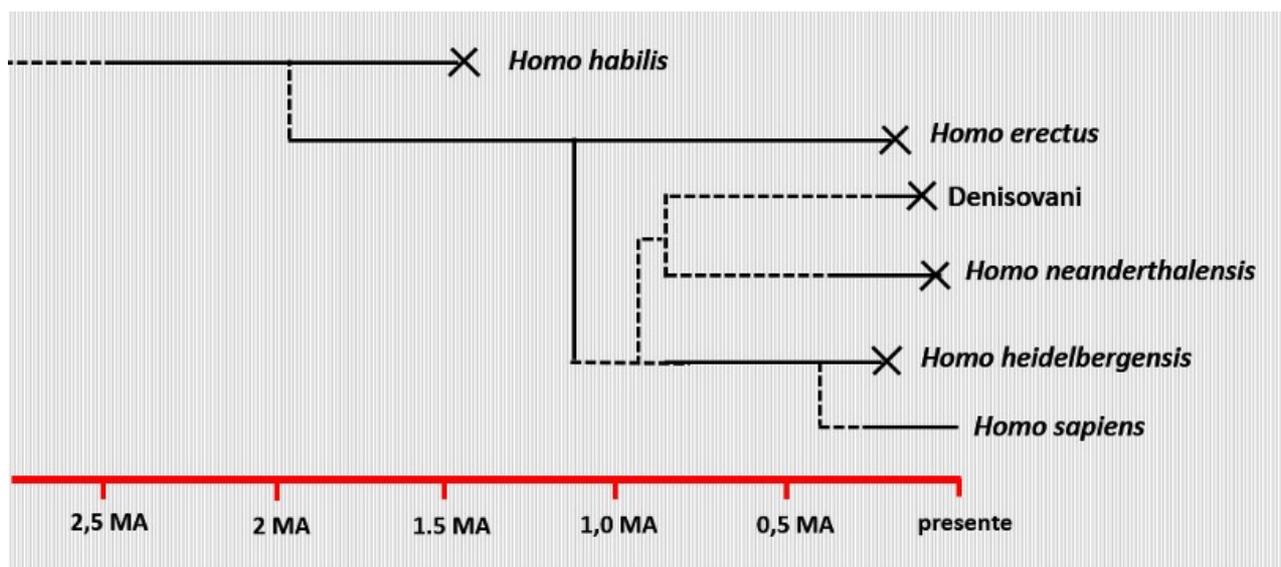


Figura 4: Albero filogenetico semplificato del genere *Homo*. La lunghezza delle linee orizzontali piene indica la copertura temporale documentata da fossili. Il tratteggio indica incertezza nella cronologia e/o nella posizione della linea evolutiva. Il simbolo X indica estinzione. L'evidenza paleontologica 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 psicométrica", cioè la capacità di risolvere

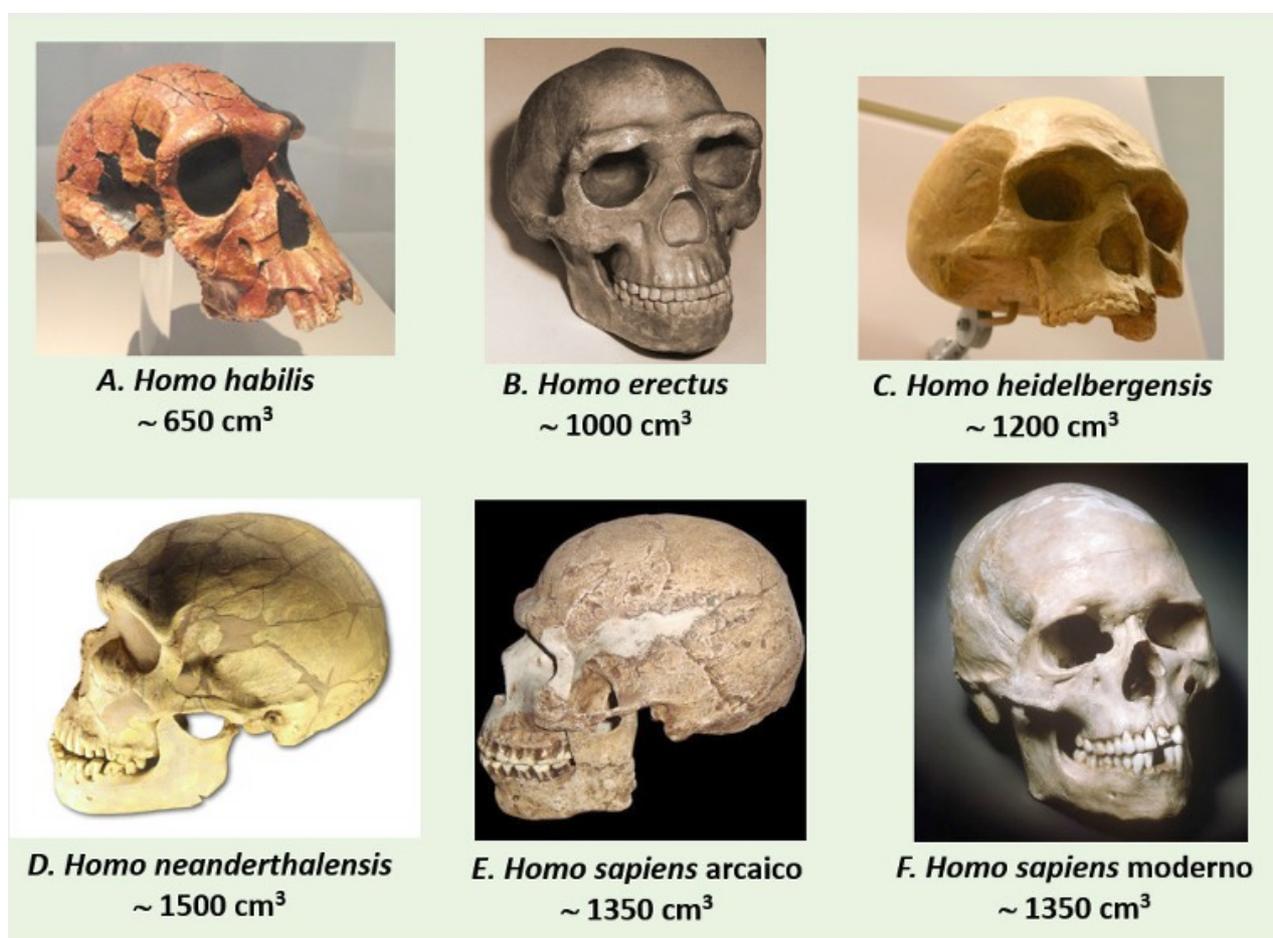


Figura 5: Anatomia del cranio e dimensioni del cervello nell'uomo moderno e suoi parenti estinti. **A**, foto Daderot, Public Domain, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=21709153>. **B**, foto Kevinzim, Public Domain, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=2189904>. **C**, foto 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

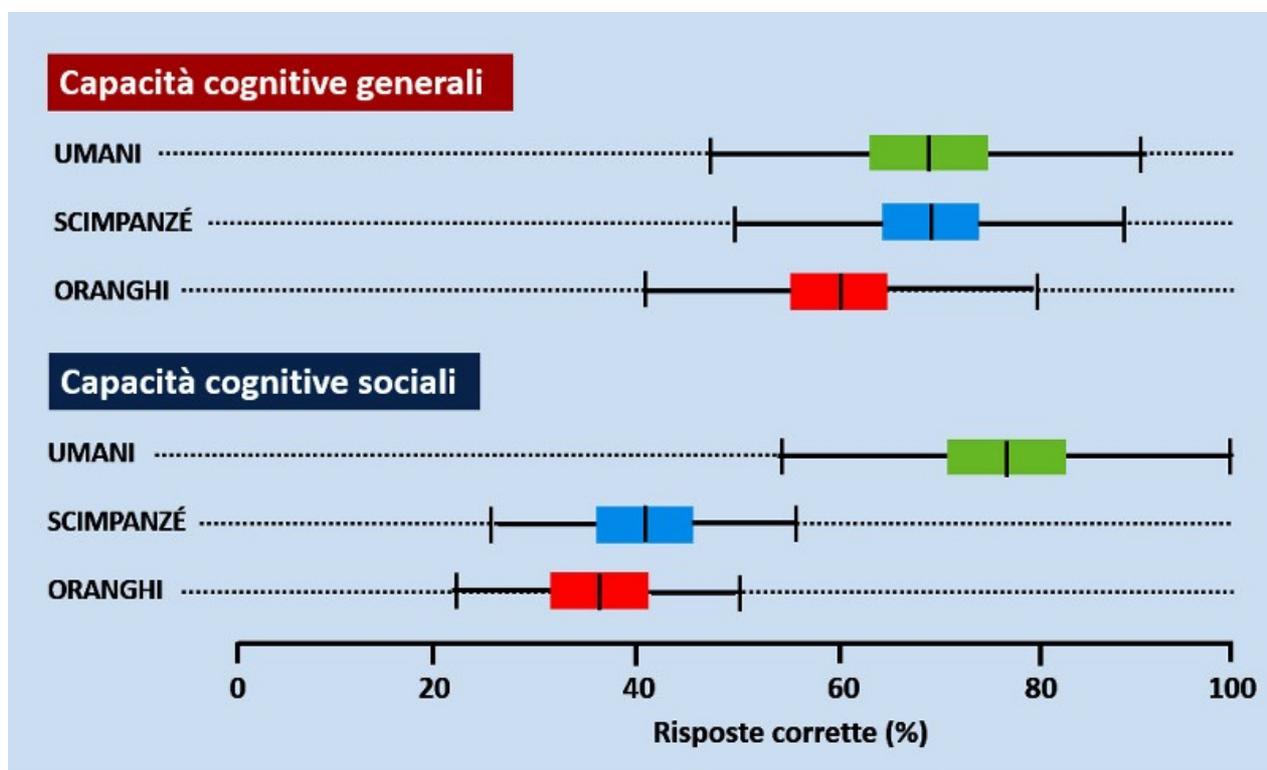


Figura 6: I piccoli umani (età circa 2,5 anni) hanno approssimativamente le stesse capacità cognitive generali degli scimpanzé, ma mostrano capacità cognitive sociali molto più raffinate. Gli oranghi hanno dato risultati inferiori in entrambi i campi. Dati da Herrmann et al. (2007). *Immagine modificata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

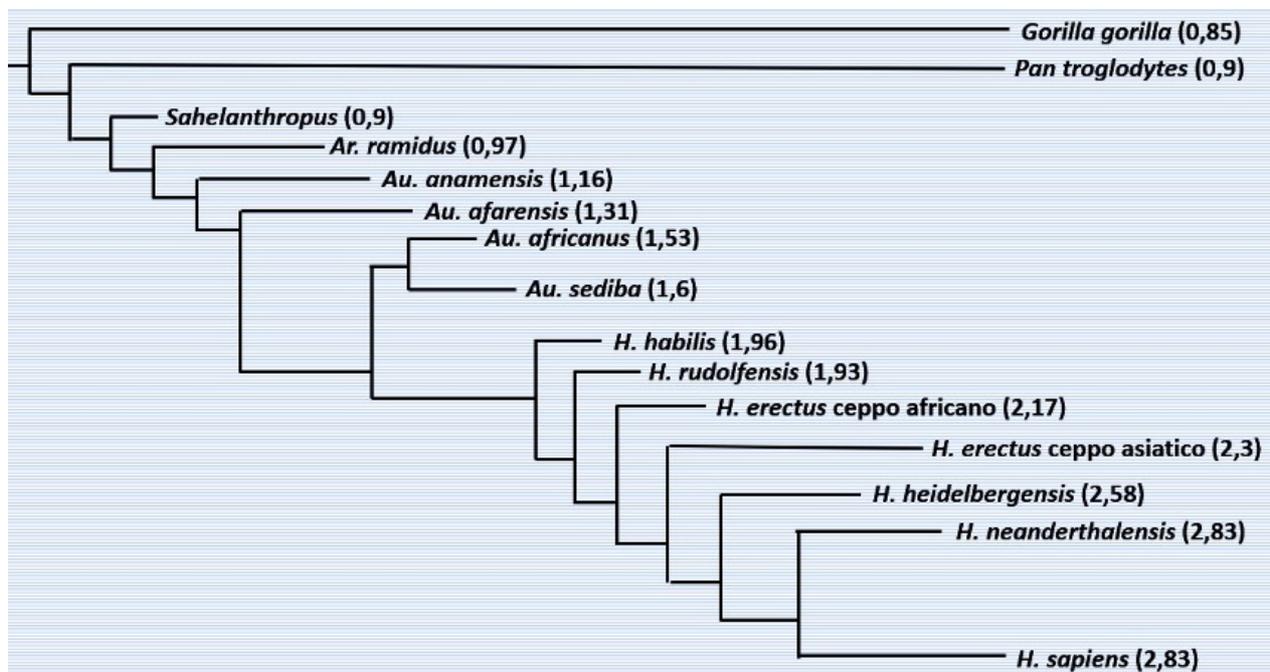


Figura 7: Albero filogenetico semplificato degli Homininae e valori medi del quoziente di encefalizzazione. La scala utilizzata è diversa da quella tradizionale che attribuisce a Sapiens un valore di circa 7, ma i valori indicano chiaramente un cospicuo aumento associato alla divergenza del genere *Homo*. 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

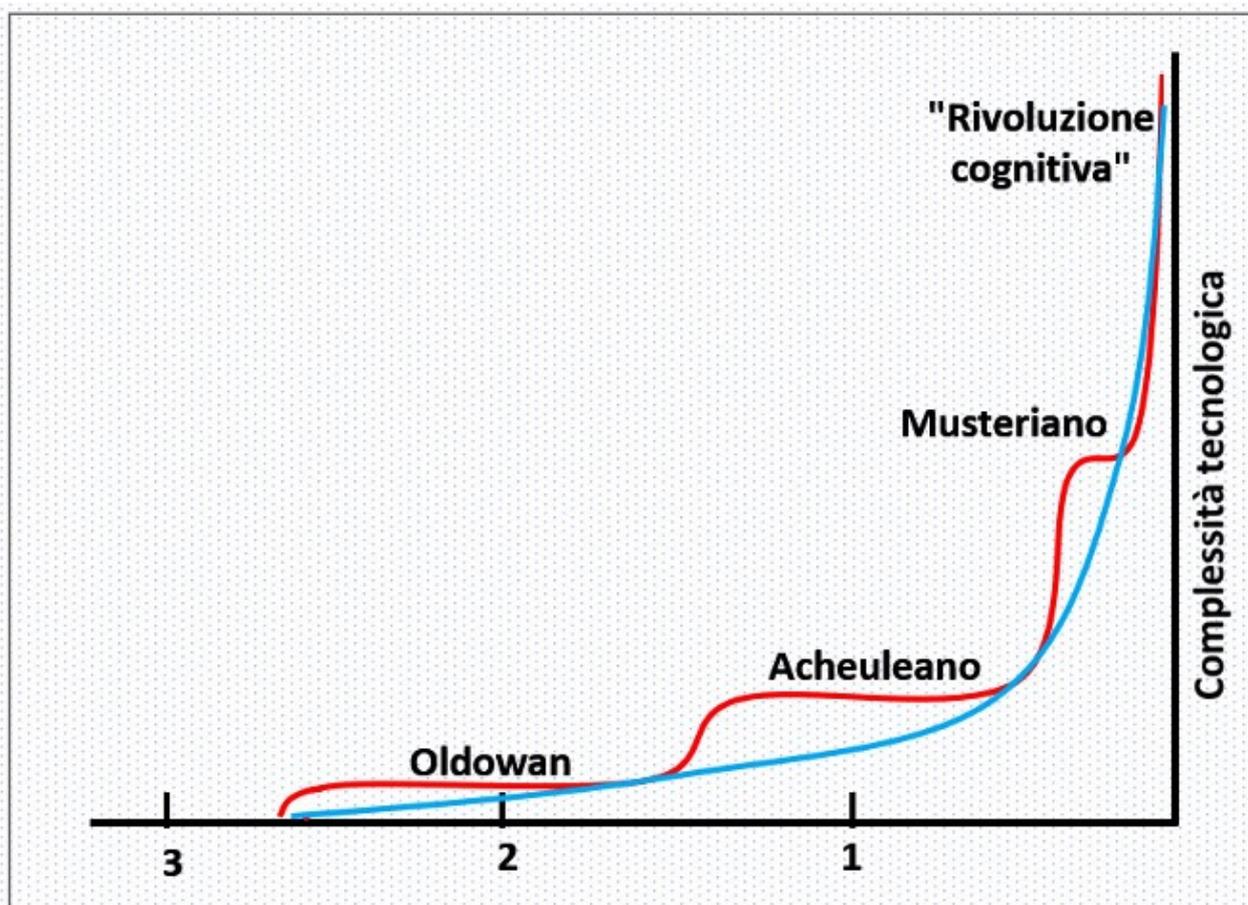


Figura 8: La storia umana comprende quattro bruschi avanzamenti nel livello di complessità tecnologica, separati da lunghi periodi di stasi. La linea rossa mostra la collocazione temporale e il livello relativo di complessità tecnologica di ciascuna transizione. Ciascuna tecnologia ha impiegato del tempo 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.

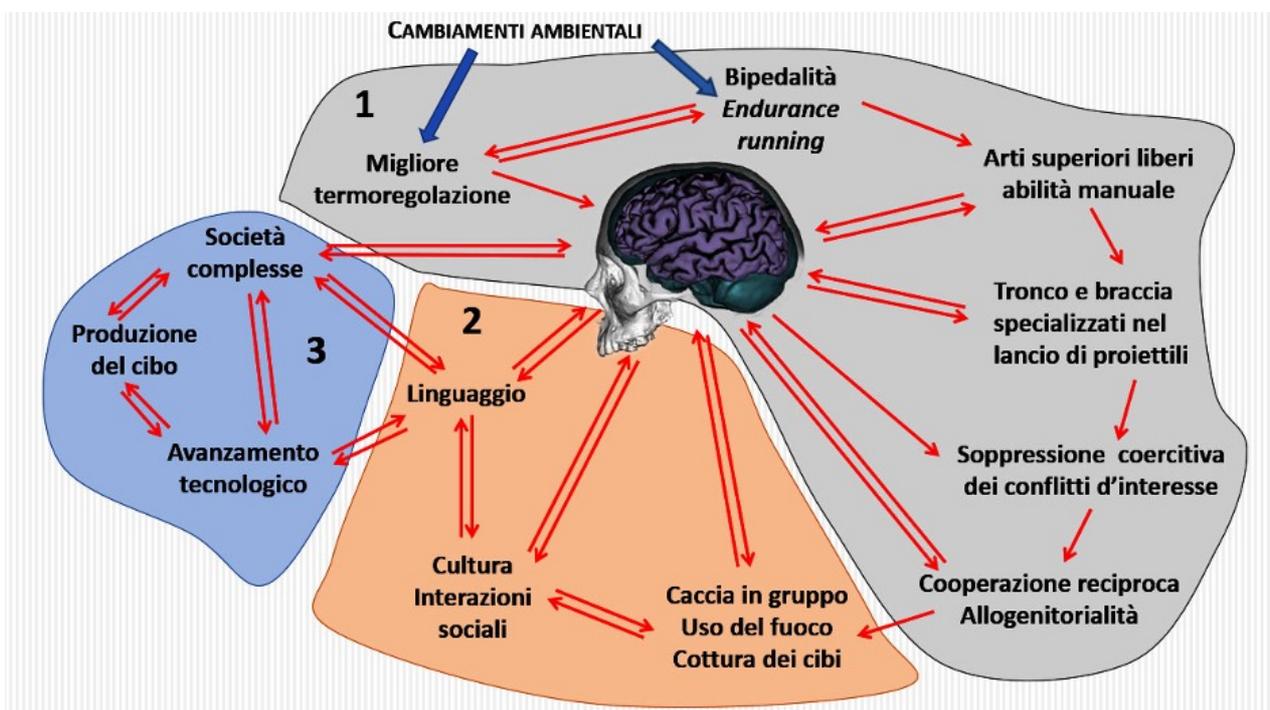


Figura 9: La storia evolutiva degli umani può essere distinta in tre fasi. La prima (1) ricopre l'intervallo tra la divergenza Hominina/Panina e l'apparizione del genere *Homo* (da circa 6 a 2,5 MA) e nel suo corso l'evoluzione è stata esclusivamente genetica e ha prodotto fondamentali innovazioni anatomico-fisiologiche 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	Dispotesimo	Élite	Predominante	Politeismo
Stato arcaico (5-6 KA)	Agricoltura	10 ⁴ -10 ⁶	Dispotesimo	Stato/Élite	Predominante	Politeismo/ Monoteismo
Stato pre-moderno (800 anni fa)	Agricoltura e Industria	10 ⁵ -10 ⁷	Partiale dispotesimo/ 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 egualitaria 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 (Inserto 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.

Inserto 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.