

## **Adattamento biologico, comportamento sociale e longevità in *Homo sapiens***

*Emiliano Bruner & Giorgio Manzi*

DIPARTIMENTO DI BIOLOGIA ANIMALE E DELL'UOMO  
UNIVERSITÀ LA SAPIENZA, PIAZZALE ALDO MORO 5, 00185 ROMA

*emiliano.bruner@uniroma1.it*

---

### **Introduzione**

La longevità, intesa come dato specie-specifico della durata della vita di un individuo, è il risultato di una interazione complessa tra fenomeni genetici (evolutivi), fisiologici e, nel caso delle popolazioni umane, culturali. Questa complessità coinvolge sistemi eterogenei e a loro volta estremamente compositi quali il metabolismo, la dieta, la taglia corporea, le funzioni neurali, e il comportamento. Per questa ragione, lo studio della longevità nella storia delle popolazioni umane richiede un approccio sintetico tra discipline diverse, in un contesto comparato che tenga conto della variabilità biologica propria della radiazione adattativa dei primati.

Le prime indicazioni fondamentali vengono direttamente dallo studio del ciclo vitale (life-history) dei primati, cioè dall'analisi dei cicli biologici e dei pattern ontogenetici (Harvey & Clutton-Brock, 1985). Una delle principali fonti di variabilità nell'organizzazione dei processi di sviluppo, e quindi nell'espressione fenotipica dei caratteri biologici, risiede in una regolazione differenziale di processi ontogenetici comuni, o *eterocronia* (Shea, 1983, 1992). Nei processi eterocronici, un pattern comune di sviluppo viene anticipato o ritardato, accelerato o rallentato, generando fenotipi differenti a partire da un modello comune. Agendo sullo sviluppo e su rapporti allometrici tra le componenti del sistema, piccole variazioni sulla regolazione di queste funzioni possono comportare evolutivamente delle differenze estremamente accentuate. La longevità sembra essere fortemente influenzata da cambiamenti eterocronici intervenuti sui cicli biologici. Alcuni parametri riproduttivi caratteristici della biologia femminile, quali la durata della gestazione, il tasso di riproduzione, l'età al primo parto (Hammer & Foley, 1996).

Nei primati, inoltre, la taglia corporea e le dimensioni encefaliche sono due fattori estremamente correlati alla maggior parte dei parametri specie-specifici della life-history (Armstrong, 1983; Martin, 1981). Se la prima può essere considerata la variabile più determinante nel caratterizzare le varie fasi ontogenetiche, per la longevità è invece la capacità cranica che sembra dimostrare la correlazione migliore (Hammer & Foley, 1996; Harvey & Clutton-Brock, 1985). Vita media e vita massima risultano quindi proporzionali alle dimensioni cerebrali, più che a quelle corporee. La longevità nei primati, soprattutto nell'evoluzione umana, risulta correlata a variazioni del metabolismo, al quoziente

encefalico e allo sviluppo di neuroni extracorticali, in tempi evolutivi relativamente brevi, lasciando ipotizzare un ruolo fondamentale non tanto di geni strutturali quanto di pochi sistemi genetici regolativi (Cutler, 1976; Ruddle & Kapple, 1995).

Life-history, eterocronia, sviluppo encefalico, metabolismo e omeogeni sono la base di partenza per analizzare e cercare di comprendere il network che determina le caratteristiche della longevità nell'ordine dei primati e, più specificatamente, delle popolazioni umane attuali ed estinte.

### **Longevità e invecchiamento**

Una delle più efficaci teorie sull'invecchiamento rimane a oggi la "Teoria del Soma Sacrificabile" (Kirkwood, 1977; Kirkwood & Holliday, 1986). Partendo dal presupposto che ogni specie presenta una mortalità ambientale specie-specifica dovuta non alle condizioni biologiche ma alle condizioni ecologiche proprie della nicchia di appartenenza (predatori, condizioni climatiche ecc.), la teoria propone che ogni organismo non investa più energia nel mantenimento delle proprie strutture (riparazione del DNA, turn-over proteico strutturale ecc.) più di quanto sia necessario per approssimare quell'età media di mortalità ambientale indipendente dalle regolazione biologica interna. Se un organismo dedicasse energia a un mantenimento indefinito del soma, sarebbe comunque esposto alla medesima mortalità ambientale, sottraendo inutilmente energia alla riproduzione e abbassando la propria fitness evolutiva.

L'energia è in effetti alla base di qualsiasi processo di invecchiamento, ed è noto da tempo che una restrizione calorica sia l'unico metodo conosciuto per ritardare i fenomeni degenerativi della senescenza e prolungare la vita media (McCay et al., 1935; Merry, 1986; Ross, 1975). Questi dati, noti per diverse specie di mammiferi, sono stati confermati anche per alcuni primati non-umani (Weindruch et al., 1995). Nei primati, l'utilizzo di energia e i pattern metabolici sono fortemente condizionati dalla particolarità del sistema nervoso: pur presentando valori metabolici prevedibili per un mammifero della medesima taglia corporea, presentano invece dimensioni encefaliche eccessive rispetto allo standard della classe. Essendo l'encefalo l'organo energeticamente più dispendioso in un mammifero, la condizione dei primati è stata raggiunta grazie a una riallocazione delle risorse caloriche disponibili. Se infatti un mammifero non-primate devolve all'encefalo da 3 a 6% delle proprie risorse energetiche, questo valore ammonta a circa 8% nei primati non-umani e a circa 20-25% per *H. sapiens* (Armstrong, 1983, Leonard & Robertson, 1992). Bisogna inoltre sottolineare che, essendo l'encefalo l'organo più dispendioso in termini calorici, una riallocazione delle risorse è l'unica maniera per sostenere la spesa energetica encefalica senza aumentare il metabolismo totale; ciò comporterebbe infatti, data la

correlazione negativa tra questo e la lunghezza della vita media (Cutler, 1976), una diminuzione della longevità.

Risulta quindi probabile che, nell'uomo, il prolungamento della speranza di vita possa essere correlato a una generica restrizione calorica dei tessuti non-cerebrali in seguito alla riallocazione di una ingente quantità di energia alle strutture encefaliche (Dani, 2001), a parità di metabolismo totale con i valori dei primati non-umani.

### **Sopravvivenza post-riproduttiva**

In un confronto tra femmine di *H. sapiens* e di primati non-umani, una distinzione evidente nei rispettivi cicli biologici riguarda la presenza nelle prime di una fase ben caratterizzata di sopravvivenza post-riproduttiva (Caro et al., 1995). Nelle prime è identificabile uno stato di menopausa omogeneo comune in tutte le popolazioni ed estremamente prolungato, tale da poter occupare una parte consistente della vita di un individuo, mentre nelle seconde uno stato post-riproduttivo si presenta in maniera eterogenea e limitatamente a individui molto anziani o in condizioni patologiche. Attualmente non c'è accordo nell'identificazione di una menopausa vera e propria al di fuori del caso umano, ma diverse indicazioni suggeriscono tuttavia che uno stadio di senescenza (intesa come periodo di perdita delle potenzialità omeostatiche e delle capacità riproduttive), pur non essendo ben caratterizzato, è comunque diffuso nella maggior parte delle specie di primati studiate. In effetti, nei primati non-umani le femmine hanno curve di fertilità specie-specifiche che declinano dopo un optimum, mentre aumentano i periodi di intervallo tra un parto e quello successivo. Inoltre, seppur con valori molto variabili, in ogni popolazione è presente una certa percentuale di femmine in stato post-riproduttivo, la cui durata risulta essere correlata al peso corporeo (Caro et al., 1995). Il fatto che *H. sapiens* presenti un periodo post-riproduttivo molto prolungato e stabile rispetto al pattern comune ai primati non-umani, e che inoltre abbia evoluto uno stato di menopausa biologicamente ben caratterizzato, induce a ipotizzare la presenza di un fattore selettivo intervenuto durante l'evoluzione umana e una conseguente risposta adattativa specifica.

### **Complessità sociale e longevità**

I primati presentano una particolare complessità dei loro sistemi sociali, e l'evoluzione particolare della neocorteccia di questo gruppo zoologico è stata messa in relazione allo sviluppo di un "intelletto sociale" predisposto a gestire una struttura di gruppo molto articolata (Dunbar, 1992; Sawaguchi, 1992). La stessa complessità sociale risulta positivamente correlata all'aumento delle aree non-visive della

neocorteccia (coinvolte probabilmente in processi integrativi) e all'aumento della durata del periodo giovanile, con conseguente aumento della fase sensibile all'apprendimento e all'integrazione di un grande numero di informazioni (Joffe, 1997). E' quindi possibile ipotizzare un sistema evolutivo nel quale la complessità sociale abbia richiesto un aumento delle cure parentali, selezionando positivamente la sopravvivenza post-riproduttiva degli individui, e aumentando la fitness della popolazione e il successo riproduttivo delle generazioni ancora fertili. A sua volta, la disponibilità di individui coinvolti nella gestione delle cure parentali incrementerebbe la complessità delle strutture sociali, generando un feedback positivo nel sistema.

Se per i primati i dati sono ancora incompleti, in *H. sapiens* è stato ben documentato come, nelle comunità di cacciatori-raccoglitori, la presenza familiare di un individuo in periodo post-riproduttivo aumenta effettivamente la fitness delle generazioni successive incrementando l'apporto alimentare giornaliero (Hawkes et al., 1998). Nuovamente, questi dati sono stati confermati su un confronto con le life-histories di primati non-umani (Alvarez, 2000). Se questo modello risulta efficace per sistemi fortemente collegati a un contesto biologico quale l'alimentazione, è verosimile che possa essere ancora più determinante all'interno dei processi culturali, basati sull'apprendimento, che presentano tassi evolutivi estremamente più rapidi e una maggior dipendenza dalla trasmissione intergenerazionale.

### **Longevità ed evoluzione umana**

Nell'analisi dell'invecchiamento e della longevità durante la storia evolutiva dell'uomo bisogna necessariamente tener conto dell'integrazione sinergica di una quantità di fattori biologici ed ecologici, analizzarne le variazioni e confrontare i modelli secondo un approccio olistico che tenga conto dell'anatomia, della fisiologia, dell'alimentazione, dei modelli economici e dei modelli sociali.

Alcune analisi condotte sui pattern ontogenetici del genere *Australopithecus* e sulla sua ipotetica life-history, indicano che per questo taxon il modello di sviluppo poteva essere lo stesso che oggi troviamo nelle antropomorfe africane (Holly Smith, 1992), suggerendo che il sistema bioenergetico ed ecologico di queste prime forme di ominidi possa essere stato caratterizzato completamente dai parametri propri della biologia dei primati non-umani.

Tra la fine del Pliocene e l'inizio del Pleistocene (circa 1,8 milioni di anni fa), internamente alla radiazione già peraltro molto diversificata ed eterogenea degli ominidi africani (e.g Lieberman, 2001; Wood & Collard, 1999), si registrano i primi reperti riferiti al complesso africano di *H. erectus*, e oggi distinti tassonomicamente come *H. ergaster* Groves & Mazak 1975 (vedi Wood, 2000). Se le analisi morfologiche confermano abbastanza chiaramente l'appartenenza di queste forme alla variabilità del

genere *Homo*, le inferenze sui modelli ecologici e bioenergetici indicano una complessità organizzativa distinta dal modello generale dei primati non-umani. A un incremento del volume endocranico corrisponde un probabile aumento del *day-range*, cioè dell'area esplorata giornalmente, e della qualità della dieta, probabilmente in seguito a una alimentazione più energetica e forse anche a un miglioramento delle tecniche di procacciamento e preparazione del cibo (Leonard & Robertson, 1992, 1997). L'uomo ha una qualità della dieta eccessiva rispetto al modello generico dei primati, ma un metabolismo totale che rientra nella variabilità dell'ordine. E' probabile quindi che una simile richiesta energetica, con conseguente adattamento dei modelli comportamentali ed economici (aumento dell'area di foraggiamento, aumento del dispendio energetico totale ecc.), sia appunto il risultato del particolare metabolismo cerebrale (Leonard & Robertson, 1994, 1997).

Il record fossile umano non è quantitativamente sufficiente da permettere analisi demografiche appropriate, e raramente è possibile condurre inferenze sulle dinamiche intrapopolazionistiche di ominidi estinti. Il morfotipo neandertaliano risulta forse il più caratterizzato in questo senso, grazie alla relativa numerosità dei reperti disponibili. Sebbene il campione risulti comunque frammentario, i processi ontogenetici delle forme estinte non siano perfettamente confrontabili con le forme attuali, e le dinamiche di popolazione siano solo ipotizzabili anche nelle situazioni più favorevoli (Bocquet-Appel & Arsuaga, 2001), sembra comunque accertato che individui neandertaliani oltre i 40-45 anni sono rari o assenti dal record fossile (Trinkaus & Thompson, 1987). Inoltre, le medesime analisi indicano una percentuale circa del 9% di individui in quella classe di età che, confrontati con i 26% e i 48% rispettivamente di popolazioni amerindiane e africane attuali di cacciatori-raccoglitori, suggeriscono come il sistema demografico non sia chiaramente determinato dal comune modello di economia di sussistenza (caccia e raccolta), condiviso probabilmente anche dalle popolazioni neandertaliane.

E' possibile quindi ipotizzare che una particolare condizione biologica e/o culturale che permetta l'integrazione di un numero considerevole di individui in età post-riproduttiva sia una caratteristica esclusiva delle forme umane moderne. Questo modello, che comparirebbe dunque in associazione con la morfologia moderna (*H. sapiens*) e con altre caratteristiche correlate appartenenti alla sfera culturale-simbolica delle popolazioni attuali, sarebbe pertanto condiviso dalle popolazioni di cacciatori-raccoglitori subattuali come da quelle del paleolitico superiore.

Con la successiva transizione neolitica, le popolazioni umane hanno ulteriormente incrementato le possibilità di integrare nel sistema sociale soggetti non più produttivi in termini di riproduzione e in termini economici. In primo luogo, il rendimento energetico di un sistema agricolo tradizionale è quasi il doppio rispetto al rendimento di un'economia basata sulla caccia e sulla raccolta (Cresta, 1998), il che permette di ottenere un surplus investibile in risorse non strettamente essenziali, quali le risorse sociali e le forme di cultura espressiva. In secondo luogo, un modello di vita stanziale è sicuramente più adatto a



non-neurali senza richiedere un aumento del metabolismo totale, che limiterebbe a sua volta la lunghezza della vita media. In secondo luogo, la stessa complessità neuronale agisce attraverso un feedback positivo con la struttura sociale, aumentando la necessità di cure parentali, prolungando il periodo di apprendimento, selezionando positivamente una sopravvivenza post-riproduttiva degli individui adulti. Bisogna sottolineare come, fino a questo punto, le potenzialità espresse nell'uomo non sono altro che una variazione di un modello generale comune a tutti i primati se non all'intera classe dei mammiferi. In aggiunta, è possibile ipotizzare che nel genere *Homo*, probabilmente già a partire dalla sua prima caratterizzazione anatomica e sistematica, il modello sia evoluto fino a un punto critico di complessità, oltre il quale il sistema è andato incontro a una riorganizzazione, su un nuovo livello qualitativamente discreto, che ha avuto come risultato una diversa espressione biologica della fase post-riproduttiva. Non è possibile affermare se si sia trattato di selezione e adattamento in termini effettivi, o di conseguenza collaterale dell'evoluzione socio-culturale propria dei sistemi umani, ma è evidente che i due fenomeni sono interdipendenti.

Molti dei parametri fondamentali nell'integrazione biologica e culturale dell'evoluzione della longevità (lunghezza di gestazione, tasso di riproduzione, età al primo parto, menopausa, cure parentali) sono caratteri propri degli individui femminili. La stessa ipotesi riguardante l'aumento della fitness di individui coadiuvati da adulti in fase post-riproduttiva prende in esame la funzione delle donne e il rapporto fra esse nello stesso gruppo familiare, tanto da essere stata definita la *Grandmother Theory* (Hawkes et al., 1998). Non è affatto da escludere, quindi, che le dinamiche operanti su alcune caratteristiche della longevità e dell'invecchiamento in *H. sapiens*, come nei primati non-umani, debbano essere ulteriormente ricercate nei modelli biologici, sociali e culturali propriamente femminili.

## **Bibliografia**

- Alvarez H.P. 2000 – Grandmother hypothesis and primates life histories. *Am.Journ.Phys.Anth.*, 113; 435-450
- Armstrong E. 1983 – Relative brain size and metabolism in mammals. *Science*, 220;1302-1304
- Bocquet-Appel J.P. & J.L. Arsuaga 2001 – Probable catastrophic mortality of the Atapuerca (SH) and Krapina hominid samples. In P.V. Tobias, M.A. Raath, J. Moggi-Cecchi, G.A. Doyle (eds), *Humanity from African Naissance to Coming Millennia*; pp. 149-157. Firenze University Press – Witwatersrand University Press, Firenze - Johannesburg
- Caro T.M., D.W. Sellen, A. Parish, R. Frank, D.M. Brown, E. Voland & M. Borgerhoff Mulder 1995 – Termination of reproduction in nonhuman and human female primates. *Int.Journ.Primat.*, 16(2) :205-220

- Cresta M. 1998 – *Lineamenti di Ecologia Umana*. C.E.S.I.
- Cutler R.G. 1976 – Evolution of longevity in Primates. *Journ.Hum.Evol.*, 5; 169-202
- Dani S. 2001 – Neural aspects of aging, longevity and expectation of life. In P.V. Tobias, M.A. Raath, J. Moggi-Cecchi, G.A. Doyle (eds), *Humanity from African Naissance to Coming Millenia*; pp. 361-363. Firenze University Press – Witwatersrand University Press, Firenze - Johannesburg
- Dunbar R.I.M. 1992 – Neocortex size as constraint on group size in primates. *Journ.Hum.Evol.*, 20; 469-493
- Hammer M.L.A. & R.A. Foley 1996 – Longevity and life history in hominid evolution. *Hum.Evol.*, 11(1); 61-66
- Harvey P.H. & T.H. Clutton-Brock 1985 – Life history variation in primates. *Evolution*, 39(3); 559-581
- Hawkes K., J.F. O'Connell, N.G. Blurton Jones, H. Alvarez & E.L. Charnov 1998 – Grandmothering, menopause, and the evolution of human life histories. *Proc.Natl.Acad.Sci.USA*, 95;1336-1339
- Holly Smith B. 1992 – Life history and the evolution of human maturation. *Evol.Anth.*, 1; 134-142
- Joffe T.H. 1997 – Social pressure have selected for an extended juvenile period in primates. *Journ.Hum.Evol.*, 32; 593-605
- Kirkwood T.B.L. & R. Hollyday 1986 – Ageing as a consequence of natural selection. In A.H. Bittles & K.J. Collins (eds) *Biology of human ageing*, pp. 1-16. Cambridge University Press
- Kirkwood T.B.L. 1977 – Evolution of aging. *Nature*, 270; 301-304
- Leonard W.R. & M.L. Robertson 1992 – Nutritional requirements and human evolution : a bioenergetics model. *Am.Journ.Hum.Biol.*, 4; 179-195
- Leonard W.R. & M.L. Robertson 1994 – Evolutionary perspective on human nutrition: the influence of brain and body size on diet and metabolism. *Am.Journ.Hum.Biol.*, 6; 77-88
- Leonard W.R. & M.L. Robertson 1997 – Comparative primate energetics and hominid evolution. *Am.Journ.Phys.Anth.*, 102; 265-281
- Lieberman D.E. 2001 – Another face in our family tree. *Nature*, 410; 419-420
- Martin R.D. 1981 – Relative brain size and basal metabolic rate in terrestrial vertebrates. *Nature*, 293; 57-60
- McCay C.M., M.F. Crowell & L.A. Maynard 1935 – The effect of retarded growth upon the length of lifespan and upon the ultimate body size. *Journ.Nutr.*, 10; 63-69
- Merry B.J. 1986 – Dietary manipulation of ageing: an animal model. In A.H. Bittles & K.J. Collins (eds) *Biology of human ageing*, pp. 223-242. Cambridge University Press
- Ross M.H. 1975 – Food preference and length of life. *Science*, 190; 165-167
- Ruddle F.H. & C. Kappen 1995 – Mamalian homeo box genes: evolutionary and regulatory aspects of a network gene system. In J.P. Changeux & J. Chavillon (eds) *Origins of Human Brain*; pp. 137-151. Clarendon Press, Oxford

- Sawaguchi T. 1992 – The size of the neocortex in relation to ecology and social structure in monkeys and apes. *Folia Primat.*, 58; 131-145
- Shea B.T. 1983 – Allometry and heterocrony in the african apes. *Am.Journ.Phys.Anth.*, 62; 275-269
- Shea B.T. 1992 – Developmental perspective on size change and allometry in evolution. *Evol.Anth.*, 1; 125-134
- Trinkaus E. & D.D. Thompson 1987 – Femoral diaphyseal histomophometric age determinations for the Shanidar 3, 4, 5, and 6 neandertals and neandertal longevity. *Am.Journ.Phys.Anth.*, 72; 123-129
- Weindruch R., B.M. Marriott, J. Conway, J.J. Knapka, M.A. Lane, R.G. Cutler, G.S. Roth & D.K. Ingram 1995 – Measures of body size and growth in rhesus and squirrel monkeys subjected to long-term dietary restriction. *Am.Journ.Primat.*, 35; 207-228
- Wood B. & M. Collard 1999 – The human genus. *Science*, 284; 65-71
- Wood B.A. 2000 – The history of the genus Homo. *Hum.Evol.*, 15(1-2); 39-49