



UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA

DIPARTIMENTO DI PSICOLOGIA GENERALE

DIPARTIMENTO DI PSICOLOGIA DELLO SVILUPPO E DELLA
SOCIALIZZAZIONE

CORSO DI LAUREA MAGISTRALE IN
PSICOLOGIA DELLO SVILUPPO E DELL'EDUCAZIONE

TESI DI LAUREA MAGISTRALE

**INVESTIMENTO PARENTALE E STRATEGIE
RIPRODUTTIVE: UN'ANALISI DELL'EFFETTO
TRIVERS-WILLARD**

PARENTAL INVESTMENT AND REPRODUCTIVE
STRATEGIES: AN ANALYSIS OF THE TRIVERS-WILLARD
EFFECT

Relatore: Dott.ssa PAOLA BRESSAN

Laureando: MICHELE TOFFOLO
Matricola N. 1234192

ANNO ACCADEMICO 2022/2023

*Alla mia famiglia,
per l'amore incondizionato
e la pazienza.*

INDICE

INTRODUZIONE	p. 5
CAPITOLO 1: CONCETTI TEORICI DI BASE	p. 8
1.1 Biologia evuzionistica e selezione naturale	p. 8
1.2 Le teorie riguardanti le strategie riproduttive	p. 9
CAPITOLO 2: LE STRATEGIE FEMMINILI DI SCELTA DEL PARTNER	p. 11
2.1 Preferenze femminili specifiche nella scelta del partner	p. 11
2.2. Effetti del contesto sulla scelta femminile del partner	p. 14
CAPITOLO 3: LE STRATEGIE MASCHILI DI SCELTA DEL PARTNER	p. 16
3.1 Preferenze maschili specifiche nella scelta del partner	p. 16
3.2 Effetti del contesto sulla scelta maschile del partner	p. 18
CAPITOLO 4: LE CURE PARENTALI	p. 20
4.1 Disuguaglianze di investimento genitoriale: il maggior coinvolgimento materno	p. 20
4.2 Analisi evuzionistica delle cure parentali	p. 22
CAPITOLO 5: L'INVESTIMENTO SUI FIGLI O SULLE FIGLIE: L'IPOTESI TRIVERS-WILLARD	p. 26
5.1 Ipotesi di Trivers-Willard e sue implicazioni	p. 26
5.2 L'effetto Trivers-Willard in diverse specie animali	p. 27
5.3 Studi sull'ipotesi di Trivers-Willard negli esseri umani	p. 33
CAPITOLO 6: I LIMITI DELLA VERIFICA DELL'IPOTESI DI TRIVERS-WILLARD	p. 42
CONCLUSIONI	p. 47
BIBLIOGRAFIA	p. 50

INTRODUZIONE

La parola “evoluzione” indica il risultato del mutamento dei caratteri trasmessi in maniera ereditaria di generazione in generazione. Charles Darwin, noto naturalista, antropologo ed esploratore, fu tra i primi a comprendere il motivo per cui negli esseri viventi avvenga questo mutamento, quali siano i processi che lo regolano e le modalità di manifestazione delle nuove specie. Nel 1859, infatti, con la pubblicazione del libro “L’origine delle specie”, Darwin formulò la teoria della selezione naturale. Tale teoria comprendeva tre punti fondamentali: la variazione dei caratteri, l’ereditarietà e la selezione. Con l’espressione “variazione dei caratteri” s’intende la diversificazione tra caratteristiche e dimensioni attribuite agli organismi. Di tali variazioni, tuttavia, solo alcune sono ereditarie - cioè tramandate da una generazione a quella successiva - e, soprattutto, possono influire sulle possibilità di sopravvivenza dei figli ai quali sono trasmesse, in base all’utilità che rappresentano in un determinato contesto ed ambiente.

Darwin comprese, inoltre, come la mera sopravvivenza di un organismo non fosse sufficiente per trasmettere i tratti ereditari alle generazioni successive; per fare ciò era invece necessario il passaggio segnato dalla riproduzione, poiché le varianti ereditarie si tramandano solo grazie al successo riproduttivo. Da quest’ultima intuizione nacque la teoria della selezione sessuale, basata sullo studio degli adattamenti sviluppatasi come conseguenza del successo nell’accoppiamento “per competizione e per selezione”. Nella competizione tra i sessi a prevalere sono gli individui con caratteristiche e tratti ricercati e apprezzati dal partner. Questa preferenza favorisce il successo riproduttivo di tali individui ma, allo stesso tempo, sfavorisce gli individui con attributi differenti e non ambiti.

Se ne deduce che, alla base del successo riproduttivo, vi è la competizione tra individui per l'accesso al sesso opposto. Per specie diverse vi sono anche differenti strategie di scelta del partner. Le femmine, ad esempio, adottano strategie distinte da quelle dei maschi, al fine di intraprendere relazioni a lungo termine il cui obiettivo finale è la formazione di nuova prole a cui trasmettere i propri geni e sulla quale investire.

L'investimento parentale riguarda un qualsiasi impegno - in termini di tempo, di energie e di cura - dei genitori nei confronti di un figlio. Questo sforzo produce un aumento della probabilità di sopravvivenza e, di conseguenza, di successo riproduttivo del figlio al quale viene destinato. Il meccanismo di investimento rivolto verso quel determinato figlio compromette, tuttavia, la possibilità e la capacità del genitore di investire in altra prole.

A questo proposito è stato dimostrato che, nel fornire cure parentali, la madre e il padre adottano strategie differenti; Robert Trivers, biologo evolucionista americano e Dan Willard, informatico e logico americano, nel 1973, formularono l'ipotesi secondo la quale i genitori che vivono in condizioni favorevoli orientano maggiormente i loro investimenti verso i figli maschi, mentre i genitori che vivono in condizioni sfavorevoli investono specialmente in figlie femmine. Il legame con i concetti di competizione e di eredità della prole è evidente dato che risulta più vantaggiosa per una famiglia in condizioni ambientali positive la nascita di un figlio maschio, il quale presenta una maggiore varianza riproduttiva, ovvero un successo riproduttivo variabile, mentre risulta più vantaggiosa per una famiglia in condizioni ambientali scarse la nascita di una figlia femmina, la quale, invece, presenta una minore varianza riproduttiva.

L'importanza dell'effetto Trivers-Willard consiste nella capacità di fornire una spiegazione evolucionistica del rapporto tra i sessi alla nascita di alcune specie animali.

L'ipotesi citata verrà qui presentata e analizzata dettagliatamente, con l'obiettivo di valutare le evidenze a supporto e quelle in contrasto con essa nelle diverse specie animali e negli esseri umani.

CAPITOLO 1

CONCETTI TEORICI DI BASE

1.1 Biologia evoluzionistica e selezione naturale

La biologia evoluzionistica è una disciplina scientifica che studia le origini, le diversità e le complessità della vita sulla Terra, ovvero il processo evoluzionistico attraverso il quale gli organismi si sono adattati alle condizioni ambientali nel corso del tempo, sviluppando nuove caratteristiche.

La teoria evoluzionistica fonda le proprie basi sulla selezione naturale, meccanismo proposto dal biologo Charles Darwin nella seconda metà del XIX secolo. La selezione naturale, come concepita da Darwin, è un processo attraverso il quale le caratteristiche genetiche che conferiscono un vantaggio adattativo agli individui di una specie sono selezionate e trasmesse alle generazioni successive. Gli individui con queste caratteristiche si riproducono con maggiore successo rispetto agli altri individui, favorendo così la trasmissione dei caratteri ai loro discendenti.

Inoltre, la selezione naturale è influenzata da vari fattori ambientali - quali la disponibilità di risorse, la competizione tra individui della stessa specie o tra specie diverse, la presenza di malattie, e da fattori genetici - come la mutazione e la deriva genetica, che possono innescare variazione genetica all'interno di una popolazione.

In sintesi, la biologia evoluzionistica e la selezione naturale sono concetti fondamentali per comprendere come gli organismi si sono adattati ed evoluti nel tempo. Tuttavia, l'evoluzione è un processo complesso che coinvolge non solo le caratteristiche fisiche, ma anche i comportamenti e le strategie adottate dagli organismi per la riproduzione e la trasmissione dei propri geni.

È in questo contesto che le teorie riguardanti le strategie riproduttive entrano in gioco. Esaminando le modalità con cui gli individui cercano di aumentare le probabilità di trasmettere i loro geni, si può ottenere una maggiore comprensione del processo attraverso il quale le specie si sono formate e sviluppate nel corso della storia.

1.2 Le teorie riguardanti le strategie riproduttive

Le teorie sulle strategie riproduttive si basano su concetti e ipotesi che cercano di spiegare il comportamento riproduttivo degli organismi. Le strategie riproduttive si riferiscono a quei comportamenti che hanno come conseguenza l'aumento delle possibilità di trasmettere i geni alle generazioni future.

Una delle teorie più importanti in biologia evolutiva è la teoria dell'investimento parentale, proposta da Robert Trivers nel 1972. Egli definì l'investimento parentale come un qualsiasi investimento, compiuto dai genitori a favore della prole, che aumenta le probabilità di sopravvivenza di quella specifica prole a scapito dell'investimento in altra prole. L'investimento parentale, tuttavia, differisce tra maschi e femmine e tale differenza è attribuibile alle caratteristiche contrastanti delle cellule riproduttive maschili e di quelle femminili (Bateman, 1948). I maschi, infatti, che producono un maggior numero di gameti (spermatozoi), sono in grado di aumentare il loro successo riproduttivo attraverso l'accoppiamento con più partner; invece, le femmine, poiché devono affrontare i processi legati a gestazione, allattamento e cure, tendono ad investire maggiormente nella prole invece di accoppiarsi con più partner. Questo significa che il sesso che investe maggiormente nella prole risulta più selettivo

nella scelta del partner, mentre l'altro sarà al contempo meno selettivo, ma anche più competitivo con i membri dello stesso sesso per accedere all'altro sesso (Trivers, 1972).

A conferma di ciò, Angus John Bateman, nel 1948, svolse una serie di esperimenti su una particolare specie di insetto (*Drosophila melanogaster*) al fine di dimostrare come la scelta del partner sessuale fosse influenzata dalla competizione tra individui dello stesso sesso. Bateman formulò la teoria del conflitto tra i sessi, la quale afferma che la competizione sessuale è più intensa nei maschi rispetto alle femmine. Secondo il genetista inglese, infatti, i maschi cercano di aumentare il loro successo riproduttivo cercando di accoppiarsi con il maggior numero possibile di femmine, mentre le femmine tendono a essere più selettive nella scelta del partner per garantire alla prole buone probabilità di sopravvivenza e successo riproduttivo. In alcuni casi, i maschi e le femmine possono sviluppare strategie per manipolare o influenzare il comportamento riproduttivo del partner. A causa di queste dinamiche competitive, può emergere un conflitto nei rapporti sessuali tra maschi e femmine.

CAPITOLO 2

LE STRATEGIE FEMMINILI DI SCELTA DEL PARTNER

Nella maggior parte delle specie sono le femmine che investono maggiormente nella prole (Trivers, 1972), dal momento che esse attraversano i processi di fecondazione interna e gestazione. L'investimento operato dal sesso femminile implica, dunque, costi molto elevati e di conseguenza, nel corso dei millenni, l'evoluzione ha favorito e privilegiato le femmine che operano una scelta del partner più selettiva, focalizzata principalmente sulla preferenza per caratteristiche e qualità più valide e vantaggiose dal punto di vista adattivo.

2.1 Preferenze femminili specifiche nella scelta del partner

Nella scelta di un compagno intervengono meccanismi psicologici che permettono di sommare le qualità ritenute significative, attribuendo a ciascuna una determinata importanza.

Nel corso dell'evoluzione della nostra specie, la selezione ha favorito la preferenza per compagni dotati di buone prospettive economiche e, quindi, in grado di garantire una stabilità economica a lungo termine. Diversi studi confermano che le donne ricercano risorse finanziarie solide (Gustavsson e Johnsson, 2008; Wiederman, 1993), attribuiscono maggior valore agli uomini con buone prospettive economiche (Buss et al., 1990) e danno maggior importanza a qualità come ricchezza, rispetto, operosità e generosità (Scelza e Prall, 2018). Inoltre, le donne dimostrano interesse verso l'intelligenza (Buss et al., 1990), una qualità associata con la presenza di reddito e di status occupazionale.

Le donne, poi, desiderano uomini che ricoprono una posizione sociale elevata, la quale è associata alla garanzia di maggiori opportunità sociali per i figli (Betzig, 1986). Il più delle volte, infatti, le donne giudicano desiderabile per un partner a lungo termine la probabilità di successo professionale e l'aver intrapreso una carriera promettente (Buss e Schmitt, 1993). L'importanza attribuita dalle donne allo status sociale dei loro partner non è confinata alle culture occidentali o capitaliste. Le donne hanno valutato più rilevante lo stato sociale in un partner a lungo termine anche nei paesi socialisti e comunisti, tra asiatici e africani, tra cattolici ed ebrei, ai tropici meridionali come nei climi nordici (Buss et al., 1990).

Nella selezione del compagno, inoltre, le donne preferiscono uomini più vecchi di loro. Infatti, in generale, nelle società contemporanee occidentali il reddito aumenta con l'età (Jencks, 1979) e tale tendenza è diffusa anche altrove. Nelle società tradizionali, la connessione tra età avanzata, accesso a risorse e status sociale era strettamente legata a caratteristiche quali la forza fisica e l'abilità di caccia. Questi attributi erano anticamente i più forti predittori dei giudizi femminili sull'attrazione per un uomo (Escasa, Gray e Patton, 2010) ed erano considerati fattori critici per la sopravvivenza.

Oltre a uomini che possiedono risorse, le donne ricercano uomini che presentano tratti che diano loro certezze di un accesso prolungato alle risorse. Uno di questi è l'ambizione. Rispetto a uomini pigri e demotivati, gli uomini attivi e ambiziosi raggiungono uno status occupazionale migliore (Jencks, 1979; Kyl-Heku e Buss, 1996; Lund et al., 2007; Willerman, 1979). Le donne desiderano partner che apprezzano il proprio lavoro, che sono orientati verso la carriera e che dimostrano operosità e ambizione (Langhorne e Secord, 1955); oltre a ciò, giudicano la mancanza di ambizione come estremamente indesiderabile (Buss e Schmitt, 1993).

Affidabilità e stabilità emotiva sono due tratti ricercati fortemente in un uomo dalle donne (Buss et al., 1990) dal momento che entrambi segnalano che le risorse saranno fornite in maniera costante nel tempo e non si esauriranno. Al contrario, uomini instabili ed inaffidabili richiedono costi elevati per la compagna in termini di tempo e risorse (Buss, 1991).

In tutto il regno animale, poi, le femmine attribuiscono grande rilevanza alle caratteristiche fisiche. La protezione fisica, infatti, è un vantaggio che le donne possono ottenere da una relazione a lungo termine quando forza, prestanza fisica e abilità atletiche sono qualità effettivamente e visibilmente presenti in un uomo (Buss e Schmitt, 1993).

Grazie ad uno studio effettuato su più di un centinaio di diverse culture del mondo, gli antropologi William Jankowiak ed Edward Fischer (1992) hanno trovato evidenze riguardanti il fatto che le persone di differenti civiltà hanno in comune pensieri, emozioni ed azioni legati all'amore. Donne e uomini valutano come centrali per una relazione d'amore azioni come l'impegno, il parlare di matrimonio e il desiderio di avere figli con il proprio partner (Buss, 1988, 2006; Wade, Auer e Roth, 2009). Questo tipo di dichiarazioni d'amore segnalano la predisposizione all'impegno personale e la volontà di spendere risorse verso il partner e i figli futuri (Gonzaga et al., 2008). Di pari passo con la volontà di impegno poi ci sono aspetti come la fedeltà - la quale segnala l'investimento esclusivo di risorse verso un singolo ed esclusivo partner -, il sostegno emotivo - inteso come disponibilità e ascolto - e, inoltre, la disposizione a spendere tempo ed energia nelle necessità e nei bisogni del partner.

Nella scelta di un partner a lungo termine, inoltre, le donne devono anche valutare la disponibilità di un uomo a investire nei figli. Infatti, dalle ricerche è emerso come le donne siano attratte, nella scelta del coniuge, da uomini che si mostrano aperti alla

possibilità di investire nei figli (La Cerra, 1994; Brase, 2006). È emerso, inoltre, come le donne siano in grado di identificare l'interesse maschile verso i bambini semplicemente riuscendo a cogliere negli uomini sentimenti di positività e gioia nel momento in cui questi venivano messi in relazione con bambini. Ciò rende gli uomini che vengono percepiti come amanti dei bambini molto attraenti come partner a lungo termine. Per le donne, quindi, le qualità paterne, intese come interesse di un uomo per i figli e disponibilità a investire su di loro, giocano un ruolo cruciale nel processo di selezione di un compagno a lungo termine (Roney et al., 2006).

Svolge invece un ruolo secondario - ma non meno importante - la somiglianza (intesa come condivisione di valori, orientamento politico, visione del mondo e pari livello intellettuale), la quale conduce ad instaurare nella coppia un legame emotivo, buona cooperazione, comunicazione positiva, maggior felicità e minor rischio di rottura del legame, con un notevole aumento della possibilità di sopravvivenza dei figli (Buss, 2003).

Infine, le donne attribuiscono importanza a tratti come la gentilezza, l'altruismo e la generosità di un compagno (Barclay, 2010; Phillips et al., 2008).

2.2. Effetti del contesto sulla scelta femminile del partner

Le preferenze femminili nella scelta di un partner variano in parte anche in funzione del contesto. L'ipotesi dell'impotenza costitutiva suggerisce che le donne sviluppino una preferenza per partner maschili che sono in grado di offrire loro sicurezza, status sociale e sostegno per i figli (Buss e Barnes, 1986; Eagly e Wood, 1999). Nella scelta di un partner entra però in gioco un ulteriore fenomeno definito come *mate copying* (Dugatkin, 2000; Hill e Ryan, 2006), tale per cui una persona è condizionata dagli altri

nella scelta o nell'attrazione verso un potenziale compagno. Le donne considerano un uomo più desiderabile come partner se questo si trova in compagnia di una donna attraente (Little et al., 2008) e che mostra interesse nei suoi confronti (Place et al., 2010).

Un'altra questione interessante riguarda il fatto che le preferenze delle donne cambiano a seconda che la relazione cercata sia occasionale o a lungo termine. Per quest'ultimo caso, ad esempio, le donne preferiscono uomini con buoni tratti caratteriali, come indipendenza, gentilezza e maturità, dando priorità al carattere piuttosto che all'aspetto fisico (Scheib, 1997) e attribuendo un elevato valore al calore e all'affidabilità (Li e Kenrick, 2006), caratteristiche ritenute meno importanti nella ricerca di una relazione occasionale.

Infine, donne che si percepiscono più attraenti diventano più esigenti e tendono ad elevare i loro criteri di scelta del partner andando alla ricerca di uomini relativamente più maschilini, fisicamente più attraenti, con sex appeal e buona condizione fisica (Buss e Shackelford, 2008), simmetrici (Feinberg et al., 2006), di status sociale elevato, intelligenti e orientati verso la famiglia (Regan, 1998), con un alto livello di istruzione, buona salute, buone prospettive finanziarie, dotati di valide qualità genitoriali (Tadinac e Hromatko, 2007). Perciò le donne con un alto valore preferiscono e cercano uomini di pari valore come partner, avvicinandosi ad individui caratterizzati da qualità che li rendono desiderabili.

Queste dinamiche offrono un'interessante prospettiva sulle interazioni tra i sessi nella scelta del partner. Nel prossimo capitolo, saranno approfondite le strategie maschili nella selezione del partner, in modo da fornire una visione completa delle complesse dinamiche che guidano uomini e donne nella ricerca del partner ideale.

CAPITOLO 3

LE STRATEGIE MASCHILI DI SCELTA DEL PARTNER

Nel corso dell'evoluzione, gli uomini, decidendo di investire le proprie risorse in una relazione a lungo termine esclusivamente con una donna, hanno ottenuto vantaggi adattivi. Tra questi, in modo preponderante, emerge come, investendo le proprie energie in una relazione stabile, l'uomo favorisca la sopravvivenza dei propri figli prendendosene cura. Il matrimonio inoltre può avere come conseguenza per l'uomo un miglioramento del proprio status che conduce successivamente al conseguimento di ulteriori benefici, tra i quali la possibilità di offrire risorse migliori per i figli e quindi ulteriori opportunità nella scelta del partner.

3.1 Preferenze maschili specifiche nella scelta del partner

Similmente alle preferenze femminili di scelta del partner, anche gli uomini ricercano compagne intelligenti, gentili, comprensive e sane (Buss, 2003). Tuttavia, uomini e donne hanno dovuto affrontare, nel corso dell'evoluzione, problemi adattivi ben differenti e ciò ha condotto allo sviluppo di preferenze diverse tra un sesso e l'altro.

Tra le preferenze maschili l'età risulta essere un indice critico, dal momento che è uno dei segnali più importanti che riguardano il valore riproduttivo di una donna e la sua fertilità. Con il passare degli anni, gli uomini desiderano come compagne donne con una differenza d'età sempre maggiore (Kenrick e Keefe, 1992). L'interpretazione di tale fatto è che gli uomini desiderano donne giovani poiché la giovinezza è legata alla fertilità. Da varie ricerche, infatti, è emerso che prima dei vent'anni i maschi prediligono donne leggermente più vecchie di loro, per il fatto che esse sono più fertili in confronto a quelle

della loro età o più giovani, mentre con il trascorrere degli anni gli uomini preferiscono donne più giovani (Kenrick et al., 1996). Quando si tratta di relazioni a breve termine, inoltre, gli uomini continuano a preferire donne nel periodo di massima fertilità (Buunk et al., 2001).

Gli uomini, inoltre, come già evidenziato, attribuiscono grande valore all'aspetto fisico nelle loro preferenze per una compagna (Buss et al., 2001). Nel corso delle epoche si sono formati canoni di bellezza all'interno della nostra specie. Da una parte essi comprendono caratteristiche relative all'aspetto fisico, come labbra piene, occhi grandi, mento piccolo, zigomi alti, simmetria facciale (Gangestad e Scheyd, 2005), pelle tonica dal colorito omogeneo e senza macchie (Fink et al., 2008), occhi brillanti, capelli luminosi e lunghi (Hinsz, Matz e Patience, 2001), buon tono muscolare, gambe relativamente lunghe (Sorokowski e Pawlowski, 2008); dall'altra vi sono le caratteristiche legate al comportamento, come andatura dinamica e giovanile, espressione facciale vivace e atteggiamento energetico (Symons, 1995). Tutte queste caratteristiche, segni di giovinezza e di salute, sono considerate universalmente attraenti (Ford e Beach, 1951).

In particolare, il corpo di una donna è un indicatore che può offrire indizi sulla sua capacità riproduttiva. Tuttavia, l'attrattiva associata a diversi tipi di corporatura può variare da una cultura all'altra. Nelle culture caratterizzate da scarsità di cibo, infatti, un corpo formoso è associato ad una condizione di salute e di benessere (Rosenblatt, 1974), mentre nelle culture in cui vi è abbondanza di cibo, il fenomeno si inverte e le condizioni di salute e di benessere sono associate ad un corpo magro (Symons, 1979).

3.2 Effetti del contesto sulla scelta maschile del partner

Sebbene la maggior parte degli uomini consideri rilevanti bellezza e giovinezza di una possibile compagna, non tutti sono in grado di raggiungere esattamente ciò che ricercano. Una serie di fattori dettati dal contesto può influenzare positivamente o negativamente la riuscita di tale ricerca.

Uno di questi fattori è sicuramente la posizione sociale ricoperta dall'uomo. Infatti, uomini che si trovano in una situazione socioeconomica ed occupazionale elevata sono in grado di attirare donne più attraenti dal punto di vista fisico rispetto agli uomini con uno status minore (Elder, 1969; Taylor e Glenn, 1976; Udry e Eckland, 1984). Vi è, inoltre, una correlazione tra il reddito percepito da un uomo e l'età di una donna: un elevato reddito degli uomini tende infatti ad essere associato a una preferenza per partner femminili più giovani. (Grammer, 1992).

Gli uomini, dunque, agiscono e si relazionano in base alle loro preferenze per donne giovani e attraenti (Baize e Schroeder, 1995); invecchiando, essi prediligono donne sempre più giovani di loro (Buss, 1989) e la differenza di età aumenta nei matrimoni successivi (Guttentag e Secord, 1983). Tutti questi dati sono collegati con uno stato socioeconomico elevato, e più alto è lo status socioeconomico di un uomo, maggiori sono le sue probabilità di sposarsi (Pollet e Nettle, 2007). Inoltre, le preferenze nella scelta mostrate da un sesso producono in quello opposto reazioni di competizione legate alla scelta del partner. Gli uomini tendono maggiormente a ostentare le proprie risorse e a sminuire potenziali avversari a livello di ricchezza e ambizione (Schmitt e Buss, 1996), arrivando anche ad esagerare riguardo al proprio status e al reddito effettivamente percepito (Haselton et al., 2005). Questo perché gli uomini agiscono in modo da realizzare ciò che le donne perseguono.

Le preferenze maschili influiscono sì sulla scelta della compagna, ma anche sui metodi di competizione femminili. Nel capitolo successivo verrà esaminata la modalità con la quale queste differenze nelle strategie riproduttive si riflettono all'interno delle dinamiche inerenti le cure parentali.

CAPITOLO 4

LE CURE PARENTALI

Quando si parla di cure parentali ci si riferisce all'insieme di attività, responsabilità e impegni che i genitori attuano nel prendersi cura dei propri figli, al fine di promuovere il loro benessere e garantire loro la sopravvivenza e il successo riproduttivo in futuro (Trivers, 1972). Spesso, sono le madri ad investire più risorse, in termini di tempo e sforzi, rispetto ai padri (Bjorklund e Pellegrini, 2002). Inoltre, le cure parentali possono variare in funzione di diversi contesti (Alexander, 1979).

4.1 Disuguaglianze di investimento genitoriale: maggior coinvolgimento materno

Le due ipotesi più influenti per spiegare il predominio materno nelle cure parentali sono l'ipotesi dell'incertezza della paternità e l'ipotesi dei costi in termini di opportunità riproduttive.

L'ipotesi dell'incertezza della paternità (Trivers, 1972) è una teoria evolutivista che si riferisce al concetto secondo cui nelle specie a fecondazione interna, compresi gli esseri umani, c'è una maggiore certezza riguardo alla maternità rispetto alla paternità. In altre parole, le madri hanno la certezza biologica di essere le genitrici dei loro figli, mentre i padri possono avere un grado di incertezza riguardo alla loro paternità. Questa incertezza deriva dal fatto che i maschi non possono essere sicuri al 100% che i figli che le loro compagne partoriscono siano realmente loro, dal momento che esse potrebbero essersi, anche in segreto, già accoppiate con un altro maschio.

Sebbene tale aspetto non precluda lo sviluppo delle cure parentali, questo può portare a differenze nei livelli di coinvolgimento genitoriale tra madri e padri (Trivers, 1972).

L'ipotesi dei costi in termini di opportunità riproduttive (Trivers, 1972), invece, si riferisce al fatto che gli individui, sia maschi che femmine, devono fare scelte strategiche riguardo all'allocazione delle loro risorse e degli sforzi riproduttivi. Queste scelte possono comportare dei costi in termini di perdita di opportunità riproduttive, ovvero la possibilità di investire risorse in un certo modo piuttosto che in un altro.

In sostanza, quando un individuo investe risorse in una determinata attività, potrebbe perdere l'opportunità di investire le stesse risorse in un'altra attività che avrebbe potuto aumentare il proprio successo riproduttivo. Ad esempio, un maschio potrebbe impegnarsi nell'accoppiamento con una singola femmina, ma in questo modo potrebbe perdere l'opportunità di cercare altre femmine con cui accoppiarsi. Lo stesso vale per le femmine, che potrebbero investire risorse nella cura dei figli già nati invece che cercare nuovi partner.

Tuttavia, negli esseri umani, gli uomini possono avere più figli accoppiandosi con molte donne, ma lo stesso non vale per le donne, le quali non possono aumentare la propria prole accoppiandosi con diversi uomini. Quindi le femmine traggono maggiori vantaggi rispetto ai maschi nel prestare cure parentali alla prole; le cure parentali maschili si sono dimostrate rare nel momento in cui i costi legati alla perdita di altre opportunità riproduttive aumentano (Alcock, 2009).

In situazioni in cui vi è un *surplus* relativo di uomini, la possibilità per loro di adottare una strategia riproduttiva a breve termine è spesso limitata, mentre in presenza

di un *surplus* relativo di donne, gli uomini tendono ad avere un maggiore accesso a opportunità riproduttive (Guttentag e Secord, 1983; Pedersen, 1991).

Di conseguenza, è plausibile ipotizzare che in situazioni di abbondanza relativa di uomini, gli uomini siano più propensi a investire nella cura dei figli, mentre in contesti caratterizzati da un eccesso di donne, l'attenzione dei padri verso i figli possa essere più limitata (Pedersen, 1991).

4.2 Analisi evuzionistica delle cure parentali

Il processo evolutivo favorisce, nei genitori, lo sviluppo di meccanismi in grado di massimizzare la sopravvivenza e il successo riproduttivo della prole (Daly e Wilson, 1995). I fattori che influenzano questi meccanismi includono la parentela genetica con la prole, la capacità della prole di trasformare le attenzioni genitoriali in successo riproduttivo e le potenziali alternative per l'allocazione delle risorse che possono influenzare le decisioni dei genitori sull'investimento nei loro figli (Alexander, 1979).

Per quanto concerne la parentela genetica con la prole, è probabile che i genitori non biologici dimostrino una minore dedizione nei confronti della loro prole. Questa situazione potrebbe portare i bambini cresciuti da genitori adottivi a essere più vulnerabili a situazioni di sfruttamento e rischio in vari contesti (Daly e Wilson, 1988). Ciò non significa che i genitori adottivi non siano in grado di trasmettere affetto e risorse ai loro figli non biologici; tuttavia, è importante sottolineare che l'amore genitoriale e le risorse hanno notevolmente meno probabilità di essere indirizzati verso i figli adottivi rispetto a quelli biologici.

Dunque, nelle specie che si riproducono tramite fecondazione interna, come quella umana, i maschi si sforzano spesso di verificare la propria paternità. Gli uomini

hanno almeno tre fonti di informazioni a loro disposizione per valutare la probabilità di essere il padre biologico di un bambino: informazioni sulla fedeltà sessuale della madre durante il periodo di concepimento, la percezione delle somiglianze fisiche tra padre e figlio (Daly e Wilson, 1988), e la percezione delle similitudini comportamentali tra padre e figlio (Gallup, Ampel, Matteo e O'Malley, 2016). Aumentare la certezza di un uomo sulla sua paternità potrebbe potenzialmente aumentare la sua motivazione ad investire nel bambino (Daly e Wilson, 1982).

Si è osservato, inoltre, che i padri che percepiscono una somiglianza con i propri figli tendono ad investire maggiormente su di loro in termini di attenzione, tempo trascorso insieme e partecipazione alle attività scolastiche (Apicella e Marlow, 2004). Infine, gli uomini che percepiscono le proprie partner come fedeli e leali mostrano un maggiore coinvolgimento nella cura dei figli rispetto a coloro che considerano le loro partner come infedeli (Apicella e Marlow, 2004).

Un altro fattore determinante che incide sulle cure parentali è la capacità del figlio di trarne beneficio e di sfruttarle appieno, aumentando le proprie probabilità di sopravvivenza e riproduzione. È conclamato il fatto che gli sforzi di investimento genitoriale nei confronti dei figli provochino un impatto significativo sul loro benessere fisico e sociale (Geary, 2000). Nonostante ciò, sembra che, nel momento cruciale dell'allocazione delle risorse, i genitori scelgano in base alle caratteristiche e alle condizioni individuali dei propri figli (Daly e Wilson, 1995). Un elemento chiave in tale scelta è la salute del figlio. Infatti, i bambini affetti da malattie congenite spesso presentano una minore probabilità di successo riproduttivo rispetto a quelli che nascono in buona salute. La salute del bambino ha un impatto sulla natura del comportamento materno, dando luogo a differenti modi di interazione da parte della madre. Quest'ultima,

infatti, tenderà a concentrare la maggior parte delle risorse genitoriali sul figlio che presenta il più alto potenziale di successo riproduttivo (Mann, 1992). Si è osservato, inoltre, che l'allocazione delle risorse da parte delle madri in relazione allo stato di salute dei bambini è influenzata dalla quantità di risorse disponibili della madre stessa (Beaulieu e Bugental, 2008). In particolare, le madri con risorse limitate investivano meno nei figli con un rischio elevato e di più nei figli con un rischio più basso. Al contrario, le madri con risorse abbondanti investivano maggiormente nei figli con rischio elevato. Pertanto, i parenti con risorse significative possono permettersi di fornire generose risorse al figlio che ne ha maggior bisogno.

Nel contesto delle cure parentali, l'attenzione diretta e l'impegno nei confronti di un figlio devono essere totali: i genitori concentrano tutti i loro sforzi nella cura dei figli. Nel corso dell'evoluzione, la selezione naturale ha modellato negli esseri umani meccanismi decisionali che determinano quando è opportuno investire nelle cure parentali e quando è più vantaggioso allocare risorse verso altre sfide adattive. Nel caso delle donne, le scelte possono essere plasmate dall'età e dallo stato matrimoniale (Daly e Wilson, 1988), mentre per gli uomini che godono di un alto potenziale di successo riproduttivo, potrebbe esserci una maggiore propensione a investire nell'aspetto riproduttivo rispetto a quello legato alle cure parentali (Hewlett, 1991).

Le donne giovani dispongono di un lungo periodo durante il quale possono avere figli e dedicarvisi. Pertanto, per loro, la perdita di un'opportunità riproduttiva può avere un costo relativamente basso. In contrasto, le donne più mature, che si avvicinano alla fine del periodo riproduttivo, potrebbero non avere ulteriori opportunità in questo ambito; da ciò ne consegue che le donne più giovani hanno la possibilità di allocare le loro risorse verso altri obiettivi, come l'accumulo di risorse personali o l'attrazione di partner di

valore. D'altro canto, le donne più mature sono incentivate a investire direttamente nei propri figli, anche se ciò potrebbe comportare dei costi in termini di altre sfide adattive (Daly e Wilson, 1988).

Una madre single che ha un figlio può decidere di crescerlo da sola senza il supporto o gli investimenti del padre, oppure può scegliere di prendere altre strade come l'abbandono, l'adozione o, in casi estremi, addirittura la soppressione del neonato. Potrebbe anche concentrarsi sull'attrarre un compagno a lungo termine con cui costruire una relazione stabile (Daly e Wilson, 1988).

In conclusione, le ipotesi dell'incertezza della paternità e quella dei costi in termini di opportunità riproduttive spiegano il predominio materno nelle cure parentali. L'incertezza sulla paternità spinge le madri a investire di più dei padri. I costi in termini di opportunità riproduttive influenzano le scelte di investimento dei genitori. La parentela genetica e la capacità della prole di beneficiare delle cure parentali sono fattori chiave per le decisioni genitoriali. Così, si è visto come le scelte genitoriali femminili siano influenzate dall'età e dallo stato coniugale: le madri giovani possono concentrarsi su altre sfide adattive, mentre le madri mature privilegiano gli investimenti diretti. Dall'altra parte, invece, gli uomini si concentrano sull'aspetto riproduttivo e il loro coinvolgimento genitoriale è influenzato dall'incertezza della paternità e dall'ipotesi dei costi in termini di opportunità riproduttive. Si è infine visto come in condizioni economiche favorevoli, i genitori investano di più nei figli maschi per il successo riproduttivo.

Tale ipotesi verrà esaminata più approfonditamente nel prossimo capitolo. In particolare, verranno esplorate le modalità con cui essa influenza le dinamiche genitoriali, in situazioni di prosperità e di scarsità di risorse, in diverse specie, compresa quella umana.

CAPITOLO 5

INVESTIMENTO SUI FIGLI O SULLE FIGLIE: L'IPOTESI TRIVERS-

WILLARD

5.1 Ipotesi di Trivers-Willard e sue implicazioni

Il sesso del figlio è una variabile che può influenzare la sua capacità di convertire le cure parentali in successo riproduttivo. Anche se solitamente il numero di maschi è equiparabile a quello delle femmine in una popolazione (Fisher, 1930), il successo riproduttivo dei figli e delle figlie può variare a seconda delle condizioni della prole e della loro capacità di trarre beneficio dalle cure parentali.

L'investimento dei genitori nei loro figli è guidato da una serie di fattori che l'evoluzione ha selezionato per aumentare il successo riproduttivo dei genitori stessi. Questo investimento si concentra sui figli che hanno una maggiore probabilità di offrire un vantaggio riproduttivo più elevato (Daly e Wilson, 1995). Tali fattori includono l'età dei genitori (Daly e Wilson, 1988; Salmon e Daly, 1998; Volk e Atkinson, 2013), il numero dei figli (Daly e Wilson, 1995), l'incertezza della paternità (Alvergne et al., 2010; Apicella e Marlowe, 2007), le prospettive future della prole (Daly e Wilson, 1998; Trivers e Willard, 1973), i bisogni della prole (Beaulieu e Bugental, 2008; Bugental et al., 2010), il sesso della prole (Trivers e Willard, 1973) e le risorse parentali (Davis et al., 1999; Trivers e Willard, 1973).

L'ipotesi di Trivers-Willard riguarda l'interazione tra il sesso della prole, le prospettive future della prole e le risorse genitoriali. Essa si basa su tre presupposti: il primo afferma che le condizioni genitoriali influenzano le condizioni della prole; il secondo riguarda il fatto che la condizione della prole persiste fino all'età adulta e, perciò,

ne influenza il successo riproduttivo; il terzo evidenzia come i maschi adulti ottengano maggiori benefici in termini di successo riproduttivo nell'arco della vita rispetto alle femmine adulte a causa di lievi vantaggi di condizione che possono riguardare il migliore accesso alle risorse, lo status sociale elevato e le più numerose opportunità riproduttive.

Trivers e Willard (1973) suggeriscono che, quando c'è un sesso che ha un maggiore successo riproduttivo rispetto all'altro e i genitori - in particolare le madri - mostrano variazioni nelle condizioni fisiche o nell'accesso alle risorse, è probabile che si manifestino differenze nelle loro preferenze riguardo al sesso dei discendenti. Infatti, quando le madri sono in buone condizioni, dovrebbero preferire il sesso della prole con maggiore varianza nel successo riproduttivo. Quando, invece, le madri si trovano in condizioni sfavorevoli, dovrebbero preferire il sesso della prole con minore varianza, ovvero con un successo riproduttivo meno incerto.

L'effetto Trivers-Willard può influenzare la dinamica delle popolazioni, in quanto l'adattamento della strategia riproduttiva può influenzare la proporzione di maschi e femmine. In tal senso la possibilità delle madri di investire di più nella prole maschile in circostanze vantaggiose può portare a una selezione sessuale più pronunciata nel sesso maschile.

5.2 L'effetto Trivers-Willard in diverse specie animali

La ricerca sugli animali che esamina l'ipotesi Trivers-Willard si concentra principalmente sulla capacità delle madri di controllare il sesso della prole, anche a seconda delle condizioni della madre o di variabili ambientali.

Sono state effettuate ricerche sugli insetti aplodiploidi, ovvero un gruppo di insetti che include formiche, api e vespe; le femmine si sviluppano da uova fecondate e sono

appunto diploidi, cioè, hanno un insieme completo di cromosomi, mentre i maschi si sviluppano da uova non fecondate e sono aploidi, cioè, hanno la metà dei cromosomi delle femmine. Tale ricerca ha dimostrato chiaramente che esistono adattamenti nella proporzione tra prole di sesso maschile e prole di sesso femminile in risposta a fattori che influenzano il successo riproduttivo futuro (Gullan e Cranston, 2010; West e Sheldon, 2002). In questo caso, il meccanismo è abbastanza chiaro: le femmine possono controllare il sesso della loro progenie sia fecondando le uova, producendo femmine, o lasciandole non fecondate, producendo maschi.

L'effetto citato è stato studiato inoltre in diverse specie di uccelli, poiché questi animali offrono un'opportunità unica per esplorare le dinamiche della selezione sessuale e delle strategie riproduttive.

Uno studio condotto da Griffith et al. (2002) ha esaminato il rapporto tra la condizione fisica delle femmine e quello tra i piccoli maschi e femmine in una popolazione di passeri domestici. Da tale analisi è emerso che le femmine caratterizzate da migliori condizioni fisiche avevano una maggiore probabilità di produrre maschi. Questo risultato era coerente con l'effetto Trivers-Willard.

Tuttavia, per i mammiferi, la situazione è diversa, soprattutto a causa della determinazione cromosomica del sesso; perciò, le analisi si sono concentrate sui possibili meccanismi attraverso cui le madri potrebbero influenzare il sesso della loro prole in queste specie.

La specie più studiata è quella del cervo nobile (*Cervus elaphus*), noto anche come cervo reale, cervo rosso o cervo europeo, una specie di ungulati poliginica in cui il maggiore investimento delle madri si riflette in una migliore condizione della prole fino all'età adulta. Secondo l'ipotesi Trivers-Willard, ci si aspetterebbe che le madri in

condizioni ottimali investano di più nella loro prole maschile. Questo perché solo i maschi di alta qualità avranno successo nella competizione con gli altri maschi e avranno così un alto tasso di successo riproduttivo; dall'altra parte, invece, il successo riproduttivo nella prole femminile sarà meno soggetto a variazioni.

Questa previsione è stata confermata da altri studi, condotti su cervi rossi (Clutton-Brock et al., 1984), renne (Trivers e Willard, 1973) e alci dell'Alaska (Veeroja et al., 2010). Tutti questi studi hanno dimostrato che le madri in condizioni relativamente ottimali sono più propense a dare alla luce un maschio.

Più recentemente, un'indagine ha esaminato l'investimento materno in una popolazione in cattività di cervo rosso (Ceacero et al., 2018). Questo studio ha fornito ulteriore supporto all'ipotesi Trivers-Willard nel contesto dell'investimento materno nei piccoli di cervo maschi. Le madri più anziane con una maggiore massa corporea hanno prodotto figli che erano più pesanti al momento dello svezzamento. Questo vantaggio di peso era significativo per i maschi.

Inoltre, un altro studio recente condotto su cervi rossi in una popolazione boschiva a bassa densità nel nord-est della Polonia ha rilevato che, sebbene il rapporto complessivo tra i sessi dei feti non differisse significativamente dalla parità, la probabilità di una madre di partorire un maschio aumentava con la sua massa corporea, indipendentemente dall'età (Borowik e Jedrzejewska, 2017).

In aggiunta, un ulteriore studio condotto sulle mucche (Roche et al., 2006) ha confermato l'ipotesi Trivers-Willard. Esso ha infatti evidenziato che le madri in condizioni di salute più precarie avevano una minore probabilità di avere figli maschi. Nel caso delle mucche che avevano perso poco peso tra il parto e il concepimento successivo, è stato osservato un aumento del 14% nella proporzione di maschi. Questo

indica che le buone condizioni fisiologiche della madre hanno reso più probabile la produzione di maschi.

Allo stesso modo, sono state trovate prove di distorsione del rapporto di maschi e femmine alla nascita nei cavalli selvatici in relazione alle condizioni corporee della cavalla al momento del concepimento (Cameron et al., 1999).

In una popolazione di cavalli selvatici in Nuova Zelanda, le giumente che hanno dato alla luce un puledro femmina erano in condizioni fisiche peggiori al momento del concepimento rispetto a quelle che hanno avuto un puledro maschio. Inoltre, le cavalle che hanno dato alla luce puledri di sesso diverso in anni diversi erano in condizioni peggiori al momento del concepimento del puledro femmina. L'analisi approfondita condotta su questa popolazione di cavalli selvatici ha valutato le condizioni fisiche delle cavalle prima e dopo il concepimento al fine di misurare qualsiasi cambiamento nella loro condizione e ha riscontrato che solo il 3% delle cavalle che hanno perso peso ha dato alla luce un puledro maschio, mentre l'80% delle cavalle che hanno guadagnato peso ha dato alla luce un puledro maschio (Cameron e Linklater, 2007).

Anche se molti studi sull'ipotesi Trivers-Willard riguardano principalmente gli ungulati, esistono ricerche su altre specie di mammiferi. Ad esempio, focalizzandosi su topi selvatici (*Mus musculus*) esposti alla paroxetina - una sostanza che può influenzare il sistema neurochimico e comportamentale - è stato rivelato che le madri esposte a questo farmaco avevano cucciolate composte principalmente da individui di sesso femminile (Gaukler et al., 2016).

È interessante notare che questo studio ha inoltre analizzato il successo riproduttivo dei figli maschi e delle figlie femmine, riscontrando che il successo riproduttivo dei figli maschi di queste cucciolate era stato ridotto in misura maggiore

rispetto a quello delle figlie femmine. Per di più, i figli delle madri esposte alla paroxetina sono stati in grado di ottenere solo la metà dei territori rispetto a quelli nati dalle madri di controllo, il che è un indicatore del loro minore successo nella competizione maschile.

I ricercatori hanno anche osservato che le cucciolate delle madri esposte al farmaco avevano un peso inferiore rispetto a quelle dei controlli, principalmente a causa del fatto che le madri esposte erano in cattive condizioni fisiche. La loro interpretazione è stata che le madri esposte avevano aumentato il loro successo riproduttivo orientando la loro prole verso individui di sesso femminile poiché meno penalizzate rispetto ai maschi.

Inoltre, una meta-analisi condotta da Cameron (2004) sugli studi riguardanti il rapporto tra i sessi alla nascita nei mammiferi ha suggerito che quando si esaminano le condizioni delle madri intorno al momento del concepimento, vi è un supporto più marcato per l'ipotesi che le madri in buone condizioni (superiori alla media) tendano a favorire la nascita di cucciolate maschili. Cameron (2004) ha anche ipotizzato che un eccesso di glucosio potrebbe svolgere un ruolo in un meccanismo che promuove la sopravvivenza delle blastocisti maschili rispetto a quelle femminili. La blastocisti rappresenta uno stadio chiave nello sviluppo precoce di un embrione poiché è in tale stadio che si formano le prime strutture che saranno fondamentali per il proseguimento della gravidanza e la crescita del feto. Di conseguenza, le madri con una migliore condizione corporea, abbondante disponibilità di cibo e un aumento di peso corporeo e di glucosio intorno al momento del concepimento potrebbero avere maggiori probabilità di produrre un maschio.

In generale, questi studi suggeriscono che l'ipotesi Trivers-Willard possa essere applicata a diverse specie animali e che le condizioni fisiche delle madri, così come le

influenze ambientali, possano influenzare la proporzione dei sessi nella prole, contribuendo al loro adattamento alle condizioni dell'ambiente in cui vivono.

Tuttavia, è importante notare che numerosi studi non hanno confermato gli effetti previsti dall'ipotesi Trivers-Willard e, anzi, lo hanno contraddetto.

Uno studio sull'alce del Montana ha indicato che una migliore condizione materna era associata alla produzione di un maggior numero di figlie (Cunningham et al., 2009), il che va contro l'aspettativa suggerita dall'ipotesi Trivers-Willard.

Un altro studio condotto sull'antilopetra (Antilocapra americana) in Montana (Clancey e Byers, 2016) ha riportato che, sebbene le femmine in buone condizioni o socialmente dominanti producessero cerbiatti più grandi e in migliori condizioni, non c'è stata una tendenza costante a favorire la nascita di maschi nella loro prole.

Alcuni studi, poi, hanno evidenziato l'importanza dell'ambiente specifico degli adulti. Ad esempio, uno studio sulle capre di montagna (*Oreamnos americanus*) ha rilevato che l'età materna era fortemente correlata con la massa corporea e il rango sociale e aveva un forte effetto sul rapporto tra maschi e femmine alla nascita. Le madri più giovani producevano principalmente figlie femmine, mentre le più anziane producevano principalmente figli maschi (Côté e Festa-Bianchet, 2001). Inoltre, per le madri in buone condizioni al momento del concepimento, la tendenza a produrre figli maschi diminuiva nel momento in cui i maschi adulti rappresentavano la maggioranza (Hamel et al., 2016). Tale aspetto suggerisce che le madri in buone condizioni producano un maggior numero di esemplari del sesso meno comune presumibilmente perché il sesso meno comune avrà più successo, anche se il successo riproduttivo effettivo della prole non è stato studiato direttamente.

Parallelamente, uno studio condotto sugli impala in Sudafrica ha rivelato che il rapporto tra i sessi alla nascita tra gli impala era sbilanciato verso le femmine (O'Kane e Macdonald, 2016). Una ragione importante di questo rapporto asimmetrico tra i sessi è la presenza di un'intensa competizione tra i maschi. Dal punto di vista riproduttivo, questa asimmetria è stata considerata vantaggiosa. I casi analizzati sono due: negli ambienti in cui la competizione tra maschi è elevata, non tutti i maschi hanno le stesse possibilità di riprodursi. Invece, la presenza di un alto numero di femmine garantisce che buona parte di essi abbia l'opportunità di riprodursi con successo (Clutton-Brock et al., 1982).

Lo studio suggerisce che in situazioni in cui vi è un'intensa competizione maschile, è evolutivamente vantaggioso per gli impala produrre più prole femminile.

5.3 Studi sull'effetto Trivers-Willard negli esseri umani

Gli studi sull'effetto Trivers-Willard negli esseri umani hanno prodotto risultati contrastanti (Beaulieu e Bugental, 2008; Freese e Powell, 1999; Keller et al., 2001; Sieff, 1990; Stein et al., 2004).

5.3.1 Analisi sulla distorsione del rapporto tra i sessi alla nascita

Pollet e colleghi (2009) hanno rilevato che nelle donne che fanno parte di sistemi di poliginia in Ruanda, le mogli di rango sociale inferiore tendono ad avere significativamente più figlie rispetto alle mogli di rango sociale superiore o alle donne monogame. Questo fenomeno è stato osservato in una popolazione in cui il successo riproduttivo maschile è altamente variabile e dipende in modo significativo dallo status sociale degli adulti e dall'accesso alle risorse.

Anche studi condotti sulle popolazioni zingare ungheresi (Berezkei e Dunbar 1997, 2002) hanno rivelato effetti conformi all'ipotesi Trivers-Willard. Rispetto ai nativi ungheresi, gli zingari hanno uno status sociale più basso e producono significativamente più figlie femmine rispetto ai figli maschi. Inoltre, le donne zingare hanno una maggiore probabilità di sposarsi con individui di status sociale più elevato e spesso superano i loro fratelli all'interno della scala sociale.

Un modello simile è stato osservato tra i contadini cinesi contemporanei. Le famiglie con un elevato status sociale hanno una maggiore probabilità di avere figli maschi, mentre le famiglie con un basso status sociale tendono a produrre più figlie femmine (Luo et al., 2016).

Un'analisi condotta sulla sopravvivenza infantile nella regione settentrionale del Ghana, una società poligama in cui gli uomini ricchi hanno la possibilità di avere un maggior numero di figli grazie a molte mogli, ha rivelato che gli uomini provenienti da famiglie benestanti hanno un numero maggiore di figli – maschi o femmine che siano - durante la loro vita rispetto agli uomini provenienti da famiglie più povere (Van Bodegom et al., 2013).

L'indagine condotta da Cameron e Dalerum (2009) sull'effetto Trivers-Willard nella lista dei miliardari di Forbes ha rivelato che le persone appartenenti alla fascia economica più alta tendono ad avere più nipoti tramite i loro figli maschi rispetto alle figlie. Inoltre, le madri che fanno parte di questa fascia socioeconomica con un livello di status più elevato hanno una maggior probabilità di avere figli maschi.

Lo studio condotto da Almond e Edlund (2007) utilizzando dati sulla natalità delle donne bianche negli Stati Uniti dal 1983 al 2001 ha evidenziato che le donne più giovani, più istruite e sposate tendono a dare alla luce più figli maschi.

In una ricerca effettuata in Venezuela (Chacon-Puignau e Jaffe, 1996) è emersa una correlazione tra lo stato civile delle coppie e il rapporto tra i sessi alla nascita. Secondo questo studio, i fattori associati alla probabilità di avere un figlio maschio includevano il matrimonio, livelli di istruzione elevati per entrambi i genitori, avere già avuto un primo figlio e condividere – mantenendolo - lo status socioeconomico dei propri genitori, il che si presume aumentasse la stabilità della relazione. Al contrario, l'analfabetismo e l'assenza di assistenza medica, considerati indicatori di povertà, erano associati con maggiori probabilità di avere una figlia.

Kanazawa (2005) ha formulato una versione estesa dell'effetto Trivers-Willard, secondo la quale i genitori che possiedono un qualsiasi tratto ereditabile che favorisce il successo riproduttivo dei maschi rispetto a quello delle femmine in un determinato ambiente, avranno più figli maschi, mentre i genitori che possiedono un tratto ereditabile che favorisce il successo riproduttivo delle femmine rispetto a quello dei maschi avranno più figlie femmine. Secondo Kanazawa, le dimensioni fisiche ereditabili - come altezza e peso - sono risultate storicamente più vantaggiose per i maschi nella competizione intrasessuale. Pertanto, egli ha previsto che i genitori più alti e di costituzione robusta avrebbero avuto una maggiore probabilità di avere figli maschi, mentre i genitori più bassi e magri avrebbero avuto una maggiore probabilità di avere figlie femmine. In modo analogo, studi sull'influenza dell'attrattiva dei genitori sul rapporto tra i sessi nella prole hanno riscontrato che, sebbene dimensioni corporee e status sociale tendano a beneficiare i maschi più delle femmine in termini di successo riproduttivo (Betzig, 1986; Hopcraft, 2006), la bellezza fisica sembra avere un maggiore impatto sul successo riproduttivo delle femmine (Buss, 1989; Symons, 1979).

Diverse ricerche hanno evidenziato che le madri che affrontano una serie di fattori di stress sociale e/o economico durante il periodo di gestazione hanno una maggiore probabilità di avere figlie femmine (Catalano, 2003; Catalano et al., 2006; Fukuda et al., 1998; Subbaraman et al., 2010; Zorn et al., 2002).

Grant (1994) ha esaminato il ruolo della dominanza materna, ovvero il fenomeno nel quale le madri esercitano un grado significativo di controllo o di influenza sul comportamento e sulla dinamica sociale all'interno della loro prole o del loro gruppo familiare. Lo studioso ha scoperto che le madri dominanti hanno un maggior numero di maschi rispetto alle femmine sub-dominanti. Questo suggerisce che la posizione sociale della madre possa influenzare le strategie riproduttive e il rapporto tra i sessi alla nascita, coerentemente con l'ipotesi Trivers-Willard.

Un altro fattore associato al sesso della prole è lo stato nutrizionale della madre prima del concepimento e durante la gestazione. In una comunità rurale in crisi alimentare nell'Etiopia meridionale, è stata osservata una forte correlazione tra il sesso dell'ultimo figlio e lo stato nutrizionale materno. Questo è stato valutato utilizzando misure di massa grassa e muscolare, con le madri più robuste che tendevano a dare alla luce più figli maschi rispetto alle madri più deboli (Gibson e Mace, 2003). Mathews et al. (2008) hanno suggerito che la dieta materna prima del concepimento influisca sul sesso del feto negli esseri umani e che un elevato apporto di risorse intorno al momento del concepimento sia collegato a una maggiore produzione di figli maschi.

Valente (2015) ha testato le previsioni della teoria Trivers-Willard sulla distorsione del rapporto tra i sessi alla nascita in seguito a periodi di conflitto civile in Nepal. Il conflitto civile ha aumentato la probabilità di aborti spontanei, ma i feti di sesso maschile hanno avuto una minore probabilità di sopravvivenza rispetto a quelli di sesso

femminile. La costante osservazione di una perdita sproporzionata di feti maschi in base alle condizioni materne suggerisce che il meccanismo che regola il rapporto tra i sessi alla nascita agisca dopo la fecondazione e non nel momento del concepimento (Almond et al., 2016; Valente, 2015). Di conseguenza, se la crescita e la sopravvivenza dei maschi sono influenzate dalle condizioni nutrizionali durante la gestazione, è probabile che le madri - specialmente in ambienti con risorse limitate - sperimentino la perdita spontanea di feti maschili rispetto a quelli femminili.

In effetti, recenti studi hanno rivelato una correlazione tra sessi, tassi di mortalità e aspettativa di vita. Nei Paesi con un'aspettativa di vita più lunga e una popolazione più sana sembra esserci un numero significativamente maggiore di figli maschi rispetto a quelli con una speranza di vita inferiore (Dama, 2011).

Altre ricerche, però, non hanno riportato alcun effetto Trivers-Willard. Stein e colleghi (2004), per esempio, hanno esaminato l'impatto della denutrizione acuta durante l'inverno olandese del 1944-45 (una carestia di 7 mesi): qui l'ipotesi di Trivers-Willard non ha trovato conferma, dato che la denutrizione non è stata associata a un aumento delle nascite femminili.

Analogamente, un recente studio su un ampio gruppo di individui in Giappone non ha messo in luce alcun effetto delle condizioni materne (come età, indice di massa corporea, stato occupazionale, livello di istruzione, stato di salute o reddito) sul sesso della prole, suggerendo l'assenza dell'effetto Trivers-Willard sul rapporto tra maschi e femmine alla nascita (Morita et al., 2017).

5.3.2 Analisi sulla distorsione dell'investimento parentale

Diversi studi hanno dimostrato distorsioni verso figli di un determinato sesso negli investimenti parentali (Gaulin e Robbins, 1991; Hopcroft, 2005; Kanazawa, 2005), mentre altri non hanno riscontrato tali effetti (Beaulieu e Bugental, 2008; Freese e Powell, 1999; Keller et al., 2001; Sieff, 1990).

Studi condotti negli Stati Uniti (Gaulin e Robbins, 1991) e in Kenya (Cronk, 1989) hanno suggerito che i neonati di sesso femminile provenienti da famiglie a basso reddito vengono allattati più frequentemente rispetto ai neonati maschi. Tuttavia, uno studio più recente condotto in Kenya ha rilevato che nelle aree colpite dalla siccità, solo le madri con carenze nutrizionali alimentavano al seno le loro figlie più frequentemente rispetto ai figli maschi. Non sono state riscontrate differenze nell'allattamento al seno tra figli e figlie quando le madri avevano un'alimentazione sufficiente (Fujita et al., 2012).

I genitori zingari ungheresi, che, come già precedentemente menzionato, hanno uno status sociale inferiore rispetto ai nativi ungheresi, sembrano investire maggiormente nelle loro figlie femmine rispetto ai figli maschi (Berezkei e Dunbar, 1997). Inoltre, le donne zingare trascorrono più tempo nell'assistenza alle loro figlie primogenite e forniscono loro un'istruzione superiore. Un comportamento simile di investimento orientato alle figlie è stato osservato anche nelle colonie hutterite, comunità religiose e agricole note per la loro vita collettiva, la condivisione delle risorse e una stretta osservanza delle tradizioni: in questo caso le figlie sono allattate per un periodo più lungo rispetto ai figli maschi (Margulis et al., 1993).

Allo stesso tempo vi sono situazioni in cui l'investimento favorisce i figli maschi rispetto alle figlie. In società in cui il possesso di risorse migliora in modo significativo il

successo riproduttivo maschile è probabile che si verifichi una preferenza per i figli maschi, soprattutto tra le famiglie ricche (Almond e Edlund, 2007).

Johns e Myers (2016) hanno suggerito che la depressione postnatale potrebbe rappresentare un meccanismo attraverso il quale l'investimento materno viene ritirato dalla prole quando questo ha meno probabilità di ripagare in termini di successo riproduttivo futuro della prole stessa. La depressione postnatale si è rivelata più comune tra le madri di figli maschi quando queste madri avevano meno sostegno sociale e quando si erano verificati parti complicati, che possono indicare esiti riproduttivi più sfavorevoli (Johns e Myers, 2016).

Un altro meccanismo che ha ricevuto un sostegno trasversale è l'investimento dei genitori nell'istruzione della loro prole. In Kenya, ad esempio, le famiglie più ricche hanno investito di più nell'istruzione dei figli, mentre le famiglie più povere hanno investito di più nell'istruzione delle figlie (Borgerhoff Mulder, 1998). Questo modello è stato riscontrato anche tra i contadini cinesi contemporanei, in cui i figli delle famiglie di alto rango hanno ottenuto un'istruzione più elevata rispetto alle figlie (Luo et al., 2016).

Inoltre, gli studi condotti negli Stati Uniti hanno rilevato che, mentre i figli di uomini di alto status ottengono un'istruzione superiore a quelli di uomini con status sociale basso, le figlie di uomini con status sociale basso ricevono un'istruzione più elevata rispetto ai figli maschi (Hopcroft, 2005). I genitori di alto status erano più propensi a mandare i loro figli maschi in scuole private e a stabilire aspettative educative più elevate per loro, mentre i genitori di basso status avevano maggiori probabilità di farlo per le figlie (Hopcroft e Martin, 2016).

Un ulteriore studio ha evidenziato che i padri di alto status fornivano più sostegno finanziario durante l'università ai figli maschi rispetto alle figlie femmine, mentre i padri

di basso status mostravano il modello opposto, fornendo più sostegno finanziario alle figlie rispetto ai figli (Pink et al., 2017).

Tuttavia, come già menzionato, la documentazione sull'effetto Trivers-Willard negli esseri umani è risultata nel complesso incoerente. In un ampio campione di bambini negli Stati Uniti, non è emerso che i genitori di alto status investano di più nei figli maschi, né che i genitori di basso status investano di più nelle figlie (Keller et al., 2001). Allo stesso modo, Ellis e Bonin (2002) non hanno trovato prove dell'effetto Trivers-Willard in Nord America.

I test condotti da Freese e Powell (1999) utilizzando il National Educational Longitudinal Study (NELS) - un sondaggio condotto su oltre 24.000 studenti dell'ottava e decima classe - hanno trovato poche prove a favore delle predizioni di Trivers-Willard.

Un'indagine sull'investimento materno differenziale in base allo stato di salute della prole e alle risorse materne ha rilevato che le madri con poche risorse sono più propense a investire nei bambini a basso rischio, mentre le madri con risorse elevate sono più propense a farlo nei bambini ad alto rischio, ma non sono state trovate prove chiare dell'effetto Trivers-Willard (Beaulieu e Bugental, 2008).

In conclusione, dopo aver esplorato nel dettaglio l'ipotesi di Trivers-Willard e le sue implicazioni, sono state identificate le complessità e le variabili che caratterizzano l'applicazione di questa teoria alla specie e alla società umana, sottolineando la mancanza di coerenza dei risultati. Infatti, se da una parte alcuni studi hanno offerto supporto alle previsioni dell'ipotesi, dall'altra parte vi sono stati riscontri capaci di sollevare dubbi significativi sulla sua applicabilità nell'ambito umano. I dati contrastanti emersi hanno

ostacolato la verifica e reso evidenti le limitazioni dell'ipotesi di Trivers-Willard negli esseri umani; proprio di tali limiti si tratterà nel prossimo capitolo, ponendo al centro dell'attenzione una riflessione sulle implicazioni di queste sfide per la ricerca futura.

CAPITOLO 6

I LIMITI DELLA VERIFICA DELL'EFFETTO TRIVERS-WILLARD

La mancanza di coerenza nel supporto per l'effetto Trivers-Willard negli esseri umani può essere attribuita a diverse limitazioni nella ricerca esistente. Questi limiti possono contribuire a spiegare l'incostanza nei risultati e includono ciò che viene effettivamente misurato e il momento in cui viene misurato.

Gli studi focalizzati sulla distorsione del rapporto tra i sessi alla nascita sembrano fornire prove più coerenti rispetto a quelli incentrati sugli investimenti genitoriali. Questa discrepanza potrebbe essere attribuita alla complessità della misurazione dell'investimento genitoriale rispetto a quella dei rapporti tra i sessi. In particolare, l'investimento genitoriale è più difficile da osservare direttamente. Inoltre, l'investimento genitoriale può essere misurato in vari modi, il che potrebbe contribuire alla diversità dei risultati tra gli studi (Veller et al., 2016).

Grant (2003) ha suggerito che la mancanza di un consenso tra i ricercatori riguardo a misure valide dell'investimento genitoriale potrebbe essere una delle ragioni alla base dei risultati incoerenti sull'effetto Trivers-Willard. La diversità nei metodi di misurazione dell'investimento genitoriale utilizzati per testare l'ipotesi rappresenta un ulteriore ostacolo. Questi metodi includono la valutazione della durata della relazione tra il figlio e il genitore dopo la nascita, l'osservazione dei comportamenti di investimento come il tempo trascorso in braccio, l'allattamento, l'interazione con il bambino e così via. Le variabili considerate comprendono la salute della prole, l'allocazione delle risorse e l'istruzione. Inoltre, alcune misure si basano sulla valutazione soggettiva dei genitori (ad

esempio, auto-riportate o diari), mentre altre sono più oggettive (come gli intervalli tra le nascite e la durata dell'allattamento al seno).

In generale, sembra che le misure più soggettive tendano a non supportare l'effetto Trivers-Willard, mentre le misure più oggettive mostrano un grado superiore di supporto, anche se in misura limitata (Keller et al., 2001; Koziel e Ulijaszek, 2001).

Come sottolineato da Cronk (2007), ciò che manca nell'indagine relativa all'investimento genitoriale è una misura diretta dell'effetto o del ritorno sull'investimento in termini di successo riproduttivo della prole.

Una delle sfide nella misurazione dell'investimento dei genitori riguarda la scelta dei gruppi di confronto. Schnettler (2009) ha identificato dei problemi con i confronti tra famiglie utilizzati in alcuni studi: uno di questi riguarda il fatto che spesso vengono utilizzati campioni relativamente piccoli, rendendo più difficile rilevare differenze negli investimenti. Un altro invece riguarda il fatto che le famiglie confrontate tendono ad essere omogenee – per esempio famiglie che hanno solo figli maschi confrontate con famiglie che hanno solo figlie femmine. Tuttavia, poiché l'investimento dei genitori può manifestarsi in modi diversi e i genitori possono ritirare gli investimenti in una dimensione e aumentarli in un'altra, Schnettler ha suggerito di confrontare gli investimenti in diverse aree all'interno di diadi di fratelli di sesso misto, offrendo così un test più valido per considerare l'effetto Trivers-Willard.

Un importante limite della ricerca sull'effetto Trivers-Willard riguarda la mancanza di comprensione dei meccanismi più prossimi alla sua base (Douhard, 2017; Kolk e Schnettler, 2013; Lynch et al., 2018). Attualmente, non si conoscono i dettagli dei meccanismi fisiologici che consentono ai mammiferi di influenzare il sesso della loro prole (Douhard, 2017). Inoltre, le metodologie attualmente adottate per studiare l'effetto

Trivers-Willard sull'investimento parentale possono non essere allineate con il meccanismo psicologico sottostante, che probabilmente funziona in gran parte a livello inconscio (Lynch et al., 2018).

In particolare, c'è una discrepanza tra le misure auto-riportate dell'investimento genitoriale, che sono state comunemente utilizzate nella ricerca sull'effetto Trivers-Willard sull'investimento dei genitori, e le misure del comportamento genitoriale. Questa discrepanza potrebbe influenzare la comprensione dell'effetto Trivers-Willard e dei meccanismi coinvolti.

Du e Mace (2017) hanno intervistato adulti di entrambi i sessi in cinque villaggi in Tibet e hanno riscontrato una mancanza di corrispondenza tra le preferenze dichiarate dai genitori per il sesso dei figli e le misure oggettive dell'investimento genitoriale, come l'allattamento al seno e gli intervalli tra le nascite. Questo suggerisce che le preferenze dichiarate per il sesso dei figli potrebbero non riflettere necessariamente le reali distorsioni nell'investimento dei genitori.

Un altro problema legato alla mancanza di comprensione dei meccanismi sottostanti è la difficoltà nel determinare il momento migliore per misurare i fattori che influenzano l'effetto Trivers-Willard (Kolk e Schnettler, 2013). Ci si chiede se sia più rilevante misurare queste condizioni prima del concepimento o durante la gestazione. Inoltre, c'è la possibilità che le condizioni materne o le risorse più rilevanti negli esseri umani siano quelle intorno al momento della nascita, specialmente se i meccanismi chiave dell'effetto Trivers-Willard agiscono in un momento successivo. Queste domande sono ancora senza risposta e si intersecano con il problema di come misurare accuratamente le condizioni materne.

La valutazione delle condizioni materne rappresenta infatti una sfida significativa nella ricerca sull'effetto Trivers-Willard negli esseri umani. Le variabili coinvolte includono fattori come peso, massa corporea, età, gravidanze precedenti, status sociale, variazioni nel peso corporeo dal periodo pre-concepimento a quello post-concepimento, esposizione allo stress, livelli di testosterone e fattori ambientali (Kolk e Schnettler, 2013; Veller et al., 2016). La mancanza di una misura adeguata delle condizioni materne è stata identificata come uno dei principali ostacoli nelle ricerche sull'effetto Trivers-Willard (Veller et al., 2016).

Concludendo, la documentazione sugli effetti dell'ipotesi Trivers-Willard negli esseri umani si è finora dimostrata incoerente. La ricerca in merito è stata limitata da fattori che includono:

1) la complessità della misurazione dell'investimento genitoriale, che può variare notevolmente tra i diversi studi;

2) le differenze nei metodi di misurazione dell'investimento genitoriale e l'uso di misure a volte soggettive e a volte oggettive, che contribuiscono alla diversità dei risultati;

3) la scelta di gruppi di confronto, ad esempio famiglie con solo figli maschi contro famiglie con solo figlie femmine. Sarebbe preferibile confrontare gli investimenti all'interno di diadi di fratelli di sesso misto per un test più efficace dell'effetto Trivers-Willard;

4) la questione relativa al momento migliore per le misurazioni (ad esempio, prima o dopo il concepimento);

5) la mancanza di misure dirette del successo riproduttivo della prole e di conseguenza la difficoltà di verificare l'effetto Trivers-Willard sul campo;

6) la mancanza di comprensione dei meccanismi sottostanti, per cui non si conoscono i dettagli dei meccanismi fisiologici alla base dell'effetto Trivers-Willard negli esseri umani.

Quindi, la ricerca sull'effetto Trivers-Willard negli esseri umani è afflitta da diverse sfide metodologiche e dalla mancanza di comprensione dei meccanismi che dovrebbero costituirne la base dal punto di vista scientifico. Queste limitazioni contribuiscono alla variabilità dei risultati e rendono difficile giungere a conclusioni definitive su questa teoria nell'ambito umano.

CONCLUSIONI

La presente tesi si è concentrata sulla verifica dell'ipotesi di Trivers-Willard e sulla sua applicazione alle strategie di investimento genitoriale in diverse specie, compresi gli esseri umani. Sono state esplorate le teorie fondamentali dell'evoluzione, della selezione naturale e delle strategie riproduttive.

Nei capitoli centrali sono state esaminate le preferenze di scelta del partner per entrambi i sessi e come queste preferenze possono essere influenzate dal contesto. Si è scoperto che le preferenze di scelta del partner possono variare in risposta a fattori ambientali e sociali, e questo ha implicazioni significative per la dinamica delle popolazioni e per la diversità genetica. Inoltre, sono state esaminate le differenze tra i sessi nell'investimento genitoriale.

Il capitolo chiave di questa tesi è quindi dedicato - in continuità con le premesse - all'ipotesi di Trivers-Willard e alle sue implicazioni nell'investimento sui figli o sulle figlie. Sono stati presentati studi condotti su una varietà di specie animali, evidenziando un certo grado di supporto per l'ipotesi Trivers-Willard; non sono mancate, però, alcune eccezioni.

La situazione si è complicata ulteriormente con l'analisi dell'applicazione dell'ipotesi di Trivers-Willard agli esseri umani. La mancanza di coerenza nei risultati è stata attribuita a una serie di limitazioni, tra cui la complessità dell'investimento genitoriale umano, la diversità nei metodi di misurazione e la mancata comprensione dei meccanismi sottostanti. Inoltre, sono state rilevate discrepanze tra misure auto-riportate e comportamentali, che hanno reso difficile stabilire una relazione definitiva tra preferenze dichiarate per il sesso dei figli ed effettivo investimento dei genitori.

Questa ricerca ha così sottolineato l'importanza di riconoscere le limitazioni e le sfide nella verifica dell'ipotesi di Trivers-Willard, specialmente quando applicata agli esseri umani. Questo rimane tuttavia un campo affascinante e in continua evoluzione, capace di offrire opportunità e spunti per ricerche future. Le direzioni e i percorsi da intraprendere potrebbero includere una maggiore standardizzazione delle misure (necessaria per rendere valida ed efficace la ricerca) e studi longitudinali, efficaci nel raccogliere dati su un gruppo di individui durante le diverse fasi di vita, fornendo così un quadro completo della variazione delle dinamiche sessuali e riproduttive nel tempo e delle conseguenze che possono avere in termini di successo riproduttivo.

BIBLIOGRAFIA

- Alcock, J. (2001). *Animal Behavior: An Evolutionary Approach*, 7th ed. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Almond, D., & Edlund, L. (2007). Trivers–Willard at birth and one year: evidence from US natality data 1983–2001. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 274(1624), 2491–2496.
- Almond, D., Edlund, L., Joffe, M., & Palme, M. (2016). An adaptive significance of morning sickness? Trivers–Willard and *hyperemesis gravidarum*. *Economics and Human Biology*, 21, 167–171.
- Alvergne, A., Faurie, C., & Raymond, M. (2010). Are parents' perceptions of offspring facial resemblance consistent with actual resemblance? Effects on parental investment. *Evolution and Human Behavior*, 31(1), 7–15.
- Apicella, C. L., & Marlowe, F. W. (2007). Men's reproductive investment decisions: mating, parenting and self-perceived mate value. *Human Nature*, 18(1), 22–34.
- Beaulieu, D. A., & Bugental, D. (2008). Contingent parental investment: an evolutionary framework for understanding early interaction between mothers and children. *Evolution and Human Behavior*, 29(4), 249–255.
- Berezkei, T., & Dunbar, R. I. M. (1997). Female-biased reproductive strategies in a Hungarian Gypsy population. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 264(1378), 17–22.
- Berezkei, T., & Dunbar, R. I. M. (2002). Helping at-the-nest and sex-biased parental investment in a Hungarian Gypsy population. *Current Anthropology*, 43(5), 804–809.
- Betzig, L. L. (1986). *Despotism and Differential Reproduction: A Darwinian View of History*. New York: Aldine.
- Borgerhoff Mulder, M. (1998). The demographic transition: are we any closer to an evolutionary explanation? *Trends in Ecology and Evolution*, 13(7), 266–270.
- Borgstede, M. (2021). Evolutionary dynamics of the Trivers-Willard effect: A non parametric approach. *Ecology and Evolution*, 11, (12676-12685).
- Borgstede, M. (2019). Is there a Trivers–Willard effect for parental investment? Modelling evolutionarily stable strategies using a matrix population model with nonlinear mating. *Theoretical Population Biology*, 130, (74–82).
- Borowik, T., & Jędrzejewska, B. (2017). Heavier females produce more sons in a low-density population of red deer. *Journal of Zoology*, 302(1), 57–62.

- Bugental, D. B., Beaulieu, D. A., & Silbert-Geiger, A. (2010). Increases in parental investment and child health as a result of an early intervention. *Journal of Experimental Child Psychology*, 106(1), 30–40.
- Buss, D. M. (1989). Sex differences in human mate preferences: evolutionary hypotheses tested in 37 cultures. *Behavioral and Brain Sciences*, 12(1), 1–49.
- Buss, D. M. (2003). *The evolution of desire: Strategies of human mating* (Revised Edition). New York: Free Press.
- Buss, D. M., & Barnes, M. F. (1986). Preferences in human mate selection. *Journal of Personality and Social Psychology*, 50, 559–570.
- Buss, D. M., & Shackelford, T. K. (2008). Attractive women want it all: Good genes, economic investment, parenting proclivities, and emotional commitment. *Evolutionary Psychology*, 6, 134–146.
- Buss, D. M., & Schmitt, D. P. (1993). Sexual strategies theory: An evolutionary perspective on human mating. *Psychological Review*, 100, 204–232.
- Buss, D. M., Shackelford, T. K., Kirkpatrick, L. A., & Larsen, R. J. (2001). A half century of American mate preferences. *Journal of Marriage and the Family*, 63, 491–503.
- Cameron, E. Z. (2004). Facultative adjustment of mammalian sex ratios in support of the Trivers–Willard hypothesis: evidence for a mechanism. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1549), 1723–1728.
- Cameron, E. Z., & Dalerum, F. (2009). A Trivers–Willard effect in contemporary humans: male-biased sex ratios among billionaires. *PLoS ONE*, 4(1), e4195.
- Cameron, E. Z., & Linklater, W. L. (2007). Extreme sex ratio variation in relation to change in condition around conception. *Biology Letters*, 3(4), 395–397.
- Cameron, E. Z., Linklater, W. L., Stafford, K. J., & Veltman, C. J. (1999). Birth sex ratios relate to mare condition at conception in Kaimanawa horses. *Behavioral Ecology*, 10(5), 472–475.
- Catalano, R. (2003). Sex ratios in the two Germanies: a test of the economic stress hypothesis. *Human Reproduction*, 18(9), 1972–1975.
- Catalano, R., Bruckner, T., Marks, A., & Eskenazi, B. (2006). Exogenous shocks to the human sex ratio: the case of September 11, 2001 in New York City. *Human Reproduction*, 21(12), 3127–3131.
- Ceacero, F., Komárková, M., García, A. J., & Gallego, L. (2018). Different maternal investment strategies for male and female calves in a polygynous mammal. *Current Zoology*, 1–9.

- Chacon-Puignau, G. C., & Jaffe, K. (1996). Sex ratio at birth deviations in modern Venezuela: the Trivers–Willard effect. *Social Biology*, 43(3-4), 257–270.
- Clancey, E., & Byers, J. A. (2016). A comprehensive test of the Trivers–Willard hypothesis in pronghorn (*Antilocapra americana*). *Journal of Mammalogy*, 97(1), 179–186.
- Clutton-Brock, T. H., Albon, S. D., & Guinness, F. E. (1982). Competition between female relatives in a matrilineal mammal. *Nature*, 300(5888), 178–180.
- Clutton-Brock, T. H., Albon, S. D., & Guinness, F. E. (1984). Maternal dominance, breeding success and birth sex ratio in red deer. *Nature*, 308(5957), 358–360.
- Côté, S. D., & Festa-Bianchet, M. (2001). Offspring sex ratio in relation to maternal age and social rank in mountain goats (*Oreamnos americanus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49(4), 260–265.
- Cronk, L. (1989). Low socioeconomic status and female-based parental investment: the Mukogodo example. *American Anthropologist*, 91(2), 414–429.
- Cronk, L. (2007). Boy or girl: gender preferences from a Darwinian point of view. *Reproductive Biomedicine Online*, 15(Suppl_2), 23–32.
- Cunningham, J. A., Hamlin, K. L., & Lemke, T. O. (2009). Fetal sex ratios in southwestern Montana elk. *The Journal of Wildlife Management*, 73(5), 639–646.
- Daly, M., & Wilson, M. (1995). Discriminative parental solicitude and the relevance of evolutionary models to the analysis of motivational systems. In *The Cognitive Neurosciences*, M. Gazzaniga, ed., pp. 1269–1286. Cambridge, MA: MIT Press.
- Daly, M., & Wilson, M. (1988). *Homicide*. Hawthorne, NY: Aldine.
- Dama, M. S. (2011). Sex ratio at birth and mortality rates are negatively related in humans. *PLoS ONE*, 6(8), e23792.
- Darwin, C. (1859). *On the origin of species*. London: Murray.
- Davis, J. N., Todd, P. M. & Bullock, S. (1999). Environment quality predicts parental provisioning decisions. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 266(1430), 1791–1797.
- Dickemann, M. (1979). Female infanticide, reproductive strategies, and social stratification: a preliminary model. In *Evolutionary Biology and Human Social Behavior*, N. A. Chagnon & W. Irons, eds, pp. 321–367. North Scituate, MA: Duxbury Press.
- Douhard, M. (2017). Offspring sex ratio in mammals and the Trivers–Willard hypothesis: in pursuit of unambiguous evidence. *Bioessays*, 39(9), 1700043.

- Du, J., & Mace, R. (2017). Parental investment in Tibetan populations does not reflect stated cultural norms. *Behavioral Ecology*, 29(1), 106–116.
- Dugatkin, L. A. (2000). *The imitation factor: Evolution beyond the gene*. New York: Free Press.
- Ellis, L., & Bonin, S. (2002). Social status and the secondary sex ratio: new evidence on a lingering controversy. *Social Biology*, 49(1–2), 35–42.
- Freese, J., & Powell, B. (1999). Sociobiology status, and parental investment in sons and daughters: testing the Trivers–Willard Hypothesis. *American Journal of Sociology*, 104(6), 1704–1743.
- Fujita, M., Roth, E. A., Lo, Y-J., Hurst, C., Vollner, J., & Kendell, A. (2012). Low serum vitamin A mothers breastfeed daughters more often than sons in drought-ridden northern Kenya: a test of the Trivers–Willard hypothesis. *Evolution and Human Behavior*, 33(4), 357–364.
- Fukuda, M., Fukuda, K., Shimizu, T., & Moller, H. (1998). Decline in sex ratio at birth after Kobe earthquake. *Human Reproduction*, 13(8), 2321–2322.
- Gaukler, S. M., Ruff, J. S., & Potts, W. K. (2016). Paroxetine exposure skews litter sex ratios in mice suggesting a Trivers–Willard process. *Behavioral Ecology*, 27(4), 113–1121.
- Gaulin, S. J. C., & Robbins, C. J. (1991). Trivers–Willard effect in contemporary North American society. *American Journal of Physical Anthropology*, 85(1), 61–69.
- Geary, D. C. (2015). *Evolution of Vulnerability: Implications for Sex Differences in Health and Development*. Cambridge, MA: Academic Press.
- Geary, D. (2016). Evolution of paternal investment. In *The Handbook of Evolutionary Psychology* (2nd edition), D. Buss, ed., pp. 524–541. Hoboken, NJ: John Wiley & Sons.
- Gibson, M. A., & Mace, R. (2003). Strong mothers bear more sons in rural Ethiopia. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(Suppl_1), S108–S109.
- Grant, V. J. (2003). The maternal dominance hypothesis: questioning Trivers and Willard. *Evolutionary Psychology*, 1(1), 96–107.
- Gullan, P. J., & Cranston, P. S. (2010). *The Insects: An Outline of Entomology* (4th edition). Wiley-Blackwell.

- Hamel, S., Festa-Bianchet, M., & Côté, S. D. (2016). Offspring sex in mountain goat varies with adult sex ratio but only for mothers in good condition. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 70(1), 123–132.
- Hopcroft, R. L. (2005). Parental status and differential investment in sons and daughters: Trivers–Willard revisited. *Social Forces*, 83(3), 1111–1136.
- Hopcroft, R. L., & Martin, D. O. (2016). Parental investments and educational outcomes: Trivers–Willard in the U.S. *Frontiers in Sociology*, 1, 1–12.
- Jankowiak, W., & Fischer, R. (1992). A cross-cultural perspective on romantic love. *Ethnology*, 31, 149–155.
- Johns, S. E., & Myers, S. (2016). Male infants, risk, and postnatal depression: evidence supporting the Trivers–Willard hypothesis in a contemporary low-fertility context. *European Human Behaviour and Evolution Association (EHBEA) Conference*. LHSTM, London, UK.
- Joshi N. V. (2000). Conditions for the Trivers-Willard hypothesis to be valid: a minimal population-genetic model. *J. Genet.* 79, 9±15
- Kanazawa, S. (2005). Big and tall parents have more sons: further generalizations of the Trivers–Willard Hypothesis. *Journal of Theoretical Biology*, 235(4), 583–590.
- Kanazawa, S. (2007). Beautiful people have more daughters: a further implication of the generalized Trivers–Willard hypothesis (gTWH). *Journal of Theoretical Biology*, 244(1), 133–140.
- Kanazawa, S. (2011). Beautiful British parents have more daughters. *Reproductive Sciences*, 18(4), 353–358.
- Keller, M. C., Nesse, R. M., & Hofferth, S. (2001). The Trivers–Willard hypothesis of parental investment: no effect in the contemporary United States. *Evolution and Human Behavior*, 22(5), 343–366.
- Kenrick, D. T., & Keefe, R. C. (1992). Age preferences in mates reflect sex differences in reproductive strategies. *Behavioral and Brain Sciences*, 15, 75–133.
- Kenrick, D. T., Keefe, R. C., Gabrielidis, C., & Cornelius, J. S. (1996). Adolescents age preferences for dating partners: Support for an evolutionary model of life-history strategies. *Child Development*, 67, 1499–1511.
- Kolk, M. & Schnettler, S. (2013). Parental status and gender preferences of children: is differential fertility stopping consistent with the Trivers–Willard hypothesis? *Journal of Biosocial Science*, 45(5), 683–704.
- Koziel, S. & Ulijaszek, S. J. (2001). Waiting for Trivers and Willard: do the rich really favour sons? *American Journal of Physical Anthropology*, 115(1), 71–79.

- Lazarus J. (2002) Human sex ratios: adaptations and mechanisms, problems and prospects. In: Hardy ICW (ed.) *Sex Ratios: Concepts and Research Methods*. Cambridge: Cambridge University Press, pp.287-311.
- Luo, L., Zhao, W., & Weng, T. (2016). Sexbiased parental investment among contemporary Chinese peasants: testing the Trivers–Willard hypothesis. *Frontiers in Psychology*, 7, 1215.
- Lynch, R., Wasielewski, H., & Cronk, L. (2018). Sexual conflict and the Trivers–Willard hypothesis: females prefer daughters and males prefer sons. *Scientific Reports*, 8(1), 15463.
- Margulis, S. W., Altmann, J., & Ober, C. (1993). Sex-biased lactational duration in a human population and its reproductive costs. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 32(1), 41–45.
- Mathews, F., Johnson, P. J., & Neil, A. (2008). You are what your mother eats: evidence for maternal preconception diet influencing foetal sex in humans. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 275(1643), 1661–1668.
- McGovern, R. J., Neale, M. C., & Kendler, K. S. (1996). The independence of physical attractiveness and symptoms of depression in a female twin population. *The Journal of Psychology*, 130(2), 209–219.
- Morita, M., Go, T., Hirabayashi, K., & Heike, T. (2017). Parental condition and infant sex at birth in the Japan Environment and Children’s Study: a test of the Trivers–Willard hypothesis. *Letters on Evolutionary Behavioral Science*, 8(2), 40–44.
- O’Kane, C. A., & Macdonald, D. W. (2016). An experimental demonstration that predation influences antelope sex ratios and resource associated mortality. *Basic and Applied Ecology*, 17(4), 370–376.
- Perret, M. (2018). Revisiting the Trivers–Willard theory on birth sex ratio bias: role of paternal condition in a Malagasy primate. *PloS ONE*, 13(12), e0209640.
- Pink, K. E., Schaman, A., & Fieder, M. (2017). Sex differences in intergenerational income transmission and educational attainment: testing the Trivers–Willard hypothesis. *Frontiers in Psychology*, 8, 1879.
- Pollet, T. V., Fawcett, T. W., Buunk, A. P., & Nettle, D. (2009). Sex-ratio biasing toward daughters among lower-ranking co-wives in Rwanda. *Biology Letters*, 5(6), 765–768.
- Quinlan, R. J., Quinlan, M. B., & Flinn, M. V. (2003). Parental investment and age at weaning in a Caribbean village. *Evolution and Human Behavior*, 24(1), 1–16.

- Rangel-Negrin, A., Coyohua-Fuentes, A., Canales- Espinosa, D., Chavira-Ramirez, D. R., & Dias, P. A. D. (2017). Maternal glucocorticoid levels affect sex allocation in black howler monkeys. *Journal of Zoology*, 304(2), 124–131.
- Roche, J. R., Lee, J. M., & Berry, D. P. (2006). Pre-conception energy balance and secondary sex ratio – partial support for the Trivers–Willard hypothesis in dairy cows. *Journal of Dairy Science*, 89(6), 2119–2125.
- Rowe, D. C., Clapp, M., & Wallis, J. (1989). Physical attractiveness and the personality resemblance of identical twins. *Behavior Genetics*, 17(2), 191–201.
- Salmon, C. (2016). Parental investment and parent–offspring conflict. In *The Handbook of Evolutionary Psychology* (2nd edition), D. Buss, ed., pp. 542–560. Hoboken, NJ: John Wiley & Sons.
- Salmon, C. A., & Daly, M. (1998). Birth order and familial sentiment: middleborns are different. *Evolution and Human Behavior*, 19(5), 299–312.
- Schnettler, S. (2009). A structured overview of 50 years of small-world research. *Social Networks*, 31(3), 165–178.
- Sheldon, B. C., & West, S. A. (2004). Maternal dominance, maternal condition, and offspring sex ratio in ungulate mammals. *The American Naturalist*, 163(1), 40–54.
- Sieff, D. F. (1990). Explaining biased gender ratios in human populations. *Current Anthropology*, 31(1), 25–48.
- Schmitt, D. P., & Buss, D. M. (1996). Strategic self-promotion and competitor derogation: Sex and context effects on perceived effectiveness of mate attraction tactics. *Journal of Personality and Social Psychology*, 70, 1185–1204.
- Smith, M. S., Kish, B. J., & Crawford, C. B. (1987). Inheritance of wealth and human kin investment. *Ethology and Sociobiology*, 8(3), 171–182.
- Song, S. (2018). Spending patterns of Chinese parents on children’s backpacks support the Trivers–Willard hypothesis: results based on transaction data from China’s largest online retailer. *Evolution and Human Behavior*, 39(3), 336–342.
- Stein, A. D., Zybert, P. A., & Lumey, L. H. (2004). Acute undernutrition is not associated with excess of females at birth in humans: the Dutch Hunger Winter. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(Suppl_4), S138–S141.
- Subbaraman, M., Goldman-Mellor, S., Anderson, E., LeWinn, K., Saxton, K., Shumway, M., & Catalano, R. (2010). An exploration of secondary sex ratios among women diagnosed with anxiety disorders. *Human Reproduction*, 25(8), 2084–2091.

- Symons, D. (1979). *The Evolution of Human Sexuality*. New York: Oxford University Press.
- Trivers, R. L. (1972). Parental investment and sexual selection. In *Sexual Selection and The Descent of Man: 1871–1971*, B. Campbell, ed., pp. 136–179. Chicago: Aldine-Atherton.
- Trivers, R. L., & Willard, D. (1973). Natural selection of parental ability to vary the sex-ratio of offspring. *Science*, 179(4068), 90–92.
- Valente, C. (2015). Civil conflict, genderspecific fetal loss, and selection: a new test of the Trivers–Willard hypothesis. *Journal of Health Economics*, 39, 31–50.
- Van Bodegom, D., Rozing, M. P., May, L., Meij, H. J., Thomese, F., Zwaan, B. J., & Westendorp, R. G. J. (2013). Socioeconomic status determines sex-dependent survival of human offspring. *Evolution, Medicine, and Public Health*, 2013, 37–45.
- Veeroja, R., Kirk, A., Tilgar, V., Säde, S., Kreitsberg, M., & Tonisson, J. (2010). Conception date affects litter type and foetal sex ratio in female moose in Estonia. *Journal of Animal Ecology*, 79(1), 169–175.
- Veller, C., Haig, D., & Nowak, M. A. (2016). The Trivers–Willard hypothesis: sex ratio or investment? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 283(1830), 20160126.
- Voland, E. (1998). Evolutionary ecology of human reproduction. *Annual Review of Anthropology*, 27, 347–374.
- Volk, A. A., & Atkinson, J. A. (2013). Infant and child death in the human environment of evolutionary adaptation. *Evolution and Human Behavior*, 34(3), 182–192.
- West, S. A., & Sheldon, B. C. (2002). Constraints in the evolution of sex ratio adjustment. *Science*, 295(5560), 1685–1688.
- Zorn, B., Sucur, V., Stare, J., & Meden-Vrtovec, H. (2002). Decline in sex ratio at birth after 10-year war in Slovenia. *Human Reproduction*, 17(12), 3173–3177.