



UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA

Dipartimento di Psicologia Generale

**Corso di Laurea in Scienze Psicologiche Cognitive e
Psicobiologiche**

Tesi di Laurea

**L'evoluzione dell'altricialità secondaria nella
specie umana. Cause e conseguenze**

Evolution of secondary altriciality in humans. Causes and consequences

Relatore

Prof. Angelo Bisazza

Laureanda: Veronica Cucco

Matricola: 1225515

Anno Accademico 2021/2022

INDICE

Sommario

1. INTRODUZIONE.....	3
2. LA SPECIE UMANA: NASCITA E SVILUPPO	5
2.1 Specie altriciali e precoci	5
2.1.1 Lo sviluppo nei primati e nell'uomo.....	6
2.2 Gestazione e parto nella specie umana.....	8
2.3 Stadio di sviluppo cerebrale e percettivo del feto.....	11
2.3.1 Sviluppo percettivo	13
3. LA PELVI NELLA SPECIE UMANA	15
3.1 Morfologia pelvica.....	15
3.2 Dimorfismo sessuale.....	17
4. DILEMMA OSTETRICO (Obstetrical dilemma - OD)	19
5. IPOTESI ALTERNATIVE AL DILEMMA OSTETRICO.....	23
5.1 Primavera extrauterina (Extrauterine spring - ES).....	23
5.2 Ipotesi del cross-over metabolico	24
5.3 Ipotesi energetica della gestazione e della crescita (Energetics of gestation and growth - EGG).....	25
6. CONCLUSIONI.....	28
7. BIBLIOGRAFIA	30

1. INTRODUZIONE

Circa ottanta milioni di anni fa comparve un nuovo ordine di mammiferi, i Primati. L'ordine di Primati è rappresentato oggi da circa trecento specie tra scimmie e proscimmie, e include anche la specie umana.

Passando dalle proscimmie, alle scimmie e poi all'uomo si osserva un aumento delle dimensioni relative del cervello. Rispetto ai primi antenati ominidi, le dimensioni cerebrali presenti nell'uomo odierno sono tre volte superiori.

La specie umana ha evoluto un cervello con un notevole grado di sviluppo in termini di grandezza e complessità, caratterizzato dal più alto indice di encefalizzazione (rapporto tra peso del cervello e massa corporea) tra le specie esistenti.

L'elevato grado di sviluppo del sistema nervoso ha conferito alla specie umana una serie di caratteristiche che ne hanno favorito il successo e la conquista, già in epoca preistorica, di tutti i continenti.

In generale, i primati sono considerate specie "precoci" dato che mostrano alla nascita un notevole grado di sviluppo del loro sistema nervoso. Nonostante la specie umana condivida con i primati non umani la maggior parte del patrimonio genetico (più del 95% con le scimmie antropomorfe), i neonati della nostra specie mostrano alla nascita grandi differenze rispetto a quelli delle altre specie.

Rispetto agli altri mammiferi, e ai primati non umani, il processo di nascita nella specie umana risulta essere abbastanza complesso e pone dei rischi notevoli per la madre e la prole. Alla nascita il neonato umano pur essendo relativamente grande, si trova ad uno stadio di sviluppo immaturo e richiede una notevole attenzione e cura da parte dell'adulto. Le specie che mostrano un notevole grado di immaturità alla nascita vengono comunemente definite "altriciali" e le caratteristiche sopra evidenziate hanno portato a definire la specie umana come caratterizzata da "altricialità secondaria". L'altricialità è evidente dal lento processo prima del raggiungimento della piena indipendenza dalla madre e dalle sostanziali cure parentali richieste per un normale sviluppo della prole. Negli anni gli studiosi si sono interrogati sulle cause che hanno portato alla selezione di un tipo di sviluppo e un processo di nascita così complesso e prematuro, e i potenziali benefici che questa selezione ha comportato.

La rassegna che segue ha come scopo quello di far luce sulle principali cause che hanno portato la specie umana ad abbandonare il modello precociale che caratterizza i primati non umani, e le conseguenze che questo cambiamento ha comportato.

2. LA SPECIE UMANA: NASCITA E SVILUPPO

2.1 Specie altriciali e precoci

In molte specie animale, soprattutto tra gli invertebrati e i vertebrati a sangue freddo, non sono previste cure parentali. In tali specie, i piccoli alla schiusa devono essere in grado di sopravvivere autonomamente e alla nascita mostrano un grado di sviluppo avanzato che gli permette di svolgere le funzioni che sono necessarie per sopravvivere e svilupparsi (muoversi nell'ambiente, alimentarsi, trovare riparo, sfuggire ai predatori).

Per contro, mammiferi e uccelli (ma anche alcuni pesci e rettili) hanno evoluto sofisticate cure parentali. In queste specie, i piccoli alla nascita mostrano solitamente un grado di sviluppo anatomico, fisiologico e neurale minore in quanto le funzioni sopra elencate sono solitamente svolte dai genitori.

Se, tuttavia, si esaminano nel dettaglio le diverse specie di mammiferi e uccelli, si può osservare come anche all'interno di queste due classi ci sia una notevole diversificazione nel grado di sviluppo dei neonati alla nascita. I biologi tendono a suddividere le specie di mammiferi e uccelli in due grandi categorie: specie altriciali e specie precoci.

Appartengono alle specie altriciali molti mammiferi, ad esempio roditori, carnivori e la maggior parte delle specie di uccelli (tutte quelle che nidificano sugli alberi e sulle scogliere). Le specie altriciali sono caratterizzate da una gestazione di breve durata con cucciolate di grandi dimensioni. Alla nascita la prole presenta un'immaturità del sistema percettivo, con orecchie e occhi turati da membrane, e l'assenza di peluria (o piume) sulla superficie corporea. Inoltre, inizialmente sussiste un'immaturità dell'apparato locomotore, un'incapacità di regolare la propria temperatura corporea e, di conseguenza, vi è la costante necessità di cure parentali e alloparentali per un periodo che varia da specie a specie. Per tale motivo, la prole rimane all'interno di un nido che fornisce loro protezione durante questa fase di elevata vulnerabilità.

Appartengono, al contrario, al gruppo delle specie precoci quelle specie di uccelli che vivono prevalentemente a terra come le anatre, i galliformi o gli struzzi e tra i mammiferi mostrano questa caratteristica la maggior parte degli ungulati e dei primati o scimmie, i cetacei e i pinnipedi. Nelle specie precoci si osserva una gestazione di lunga durata e cucciolate di ridotto numero. La prole presenta pelo o penne sulla superficie corporea, organi sensoriali sviluppati, capacità di termoregolazione e un apparato locomotore quasi

totalmente sviluppato. Lo stadio di sviluppo presente al momento della nascita permette di raggiungere fin da subito un buon livello di indipendenza, riducendo notevolmente le cure parentali (*Desilva et al., 2016*). Il conseguimento di questo stadio è da attribuirsi in gran parte alla velocità di picco cerebrale che si verifica durante la gestazione, ovvero la massima velocità di crescita e di aumento della massa cerebrale (*Rosenberg, 2021*).

2.1.1 Lo sviluppo nei primati e nell'uomo

La specie umana appartiene all'ordine dei Primati. Questo ordine di mammiferi, sulla base della durata della gestazione e dello stadio di sviluppo della prole, viene categorizzato come specie precoce. Ad esempio, un piccolo di macaco immediatamente dopo la nascita è in grado di arrampicarsi sulla propria madre e di reggersi autonomamente anche quando la madre salta tra un ramo e l'altro. Pochi giorni dopo la nascita il piccolo macaco inizia la locomozione sul terreno e ad interagire con i coetanei del proprio branco e a tre giorni di vita è già in grado di imitare alcuni comportamenti della madre (*Ferrari et al 2006*).

La specie umana è tuttavia atipica all'interno dell'ordine dei Primati, presenta un connubio di caratteristiche tra specie altriciali e precoci e per tale motivo non si adatta completamente alla categoria dei suoi parenti più prossimi, i primati non umani (*Rosenberg, 2021*).

Dopo una gestazione di nove mesi, il neonato umano nasce in uno stato indifeso (*Rosenberg, 2021*) e come tutti i mammiferi egli viene allattato dalla madre. La composizione del latte umano è simile a quella dei mammiferi con neonati precoci, caratterizzata da un'elevata diluizione in acqua. Nelle specie precoci, tale composizione del latte porta ad un aumento della frequenza degli allattamenti, i quali sono resi possibili dalla capacità della prole di stare al passo con la madre.

Nelle specie altriciali il latte è ricco di nutrienti e l'allattamento si verifica ad intervalli discreti, in quanto la prole risiede in maniera stazionaria nel nido fino al pieno sviluppo. Al contrario delle specie altriciali, gli organi sensoriali del neonato umano si sviluppano quando egli risiede ancora nel grembo materno e il completo sviluppo viene raggiunto pochi mesi dopo la nascita.

Per quanto concerne la maturazione scheletrica, egli raggiunge il livello di maturazione presente nei neonati di scimmia diversi anni dopo la nascita (*Desilva et al., 2016*).

Entrambe le specie, altriciali e precoci, sono in grado di produrre movimenti alternati di passo con gli arti dopo la nascita, evidenziando come gli elementi di base della locomozione si sviluppino nel periodo intrauterino/di incubazione e siano presenti prima dell'espressione della locomozione matura (*Muir, 2001*).

Come le specie altriciali, il neonato umano non è in grado di camminare o correre subito dopo la nascita, aumentando di conseguenza la vulnerabilità e la dipendenza dai genitori per la mobilità. Al contrario, le specie precoci sono in grado sin dalla nascita di sorreggere il proprio peso e deambulare come gli adulti (*Desilva et al., 2016*).

Nelle specie altriciali, il perfezionamento della locomozione avviene nel periodo post-natale e comprende: la capacità di eseguire movimenti locomotori degli arti (movimento di flessione-estensione), serbare l'equilibrio e assestare i movimenti alle diverse condizioni ambientali (*Muir, 2001*).

Il neonato umano sviluppa la capacità di mantenere una postura eretta, funzionale alla locomozione bipede, al termine del primo anno di vita (la completa efficienza viene raggiunta diversi anni dopo). È stato osservato che, pur mantenendo una somiglianza anatomica e fisiologica con le scimmie, è presente una differenza qualitativa nello sviluppo dell'apparato locomotore, e di conseguenza dell'inizio della deambulazione. Paragonato con lo sviluppo dei nostri parenti più prossimi, il neonato della specie umana sembra presentare uno sviluppo ritardato in diverse aree (*Desilva et al., 2016*).

Gli studiosi nel tempo hanno coniato diversi termini per fornire una denominazione allo stato di sviluppo caratteristico dei neonati umani, tra questi troviamo: "impotente", "neotenico", "indifeso" e "secondariamente altriciale". Quest'ultimo termine venne coniato per la prima volta da Portman nel 1969 (*Desilva et al., 2016*).

Per comprendere al meglio il significato del termine "secondariamente altriciale", è necessario porre a confronto le condizioni di sviluppo alla nascita dei neonati umani con quelle presenti nei neonati dei primati non umani. Comparata con i parenti più prossimi, la specie umana presenta una gestazione leggermente più lunga delle grandi scimmie, come gorilla e scimpanzè (rispettivamente 265 e 230 giorni rispetto ai 270 dell'uomo); inoltre, il neonato umano nasce proporzionalmente più grande in termini di lunghezza e peso assoluto. Alla nascita il peso assoluto è pari al 5.6% del peso adulto, mentre la prole delle scimmie nasce con un peso assoluto che va dall'1.4% al 4%.

Tuttavia, pur nascendo proporzionalmente più grande, il neonato della specie umana presenta uno sviluppo cerebrale ridotto: alla nascita il cervello risulta essere pari a $\frac{1}{4}$ del volume totale del cervello adulto, mentre nel gorilla risulta essere pari a $\frac{1}{2}$ e negli oranghi ad $\frac{1}{3}$ le dimensioni adulte (*Sherwood and ' Omez-Robles, 2017*).

Sacher & Staffeldt hanno introdotto il concetto di “fattore di avanzamento”; si tratta di un parametro di misura utilizzato per indicare il rapporto tra le dimensioni del cervello del neonato e dell’adulto. Le specie altriciali presentano un fattore di avanzamento nettamente più basso rispetto a quello delle specie precoci. Il fattore di avanzamento nella specie umana si colloca tra il limite superiore delle specie altriciali e quello inferiore delle specie precoci, e risulta essere il più basso all’interno dell’ordine dei primati (*Rosenberg, 2021*)

Il termine “altricità secondaria”, nasce quindi per definire la maturazione consistente del cervello del neonato che si verifica nel periodo postnatale (*Dunsworth et al., 2012*). Gli studiosi hanno sostenuto come lo sviluppo durante il primo anno di vita sia molto più simile a quello di un feto nel grembo materno, rispetto a quello di un neonato (*Desilva et al., 2016*)

2.2 Gestazione e parto nella specie umana

La specie umana appartiene alla sottoclasse dei mammiferi denominata euteri o euplacentati (*Dunsworth et al., 2012*). Come introdotto dal nome, questi mammiferi sviluppano la placenta, ovvero un organo temporaneo che permette il completo sostentamento del feto durante tutta la durata della gestazione.

La specie umana sviluppa una placenta emocoriale, una forma di placentazione estremamente invasiva che comporta un elevato rischio per la madre e il feto. La placenta emocoriale è comune a tutto il sottordine di primati denominati “aplorrhini”, a cui la specie umana appartiene (*Moffett and Loke, 2006*).

Questa tipologia di placentazione instaura un’articolata interazione tra il feto e la madre. A causa delle diverse pressioni selettive per la sopravvivenza del feto e della madre, si è sviluppato una sorta di conflitto nell’espressione dei geni di quest’ultimi (*Haig, 1993*).

La gestazione inizia con il processo di fecondazione. Dopo circa sette giorni dalla fecondazione, inizia il processo di impianto. Il processo di impianto comporta una serie

di rimodellamenti a carico delle arterie materne, a causa dell'invasione dell'endometrio, operata dalle cellule embrionali. Queste modificazioni forniscono la possibilità all'embrione di accedere in maniera diretta al sangue arterioso della madre. La madre non possiede più la capacità di ridurre l'apporto di nutrienti che arrivano alla placenta senza interferire con la quantità di nutrienti che arriva ai propri tessuti. Il volume di sangue che viene irrorato nella placenta non dipende dal controllo della vascolarizzazione materna e, viceversa, la placenta è in grado di rilasciare ormoni e altre sostanze direttamente nella circolazione materna (*Haig, 1993*).

Dopo un'iniziale richiesta ridotta di nutrienti da parte dell'embrione, durante il terzo mese di gestazione si verifica un notevole incremento del volume del cervello fetale, comportando così un aumento del fabbisogno giornaliero di ossigeno e nutrienti (*Desilva et al., 2016*). L'aumento di peso del feto, e della placenta, avviene in maniera non lineare: con un'iniziale peso di 30 g a 12 settimane, il feto raggiunge 750 g a 24 settimane, per poi superare i 2200 g al raggiungimento delle 36 settimane di gestazione. I continui tentativi da parte della madre di far fronte alle richieste fetali possono esporre quest'ultima a diversi rischi. Lo sviluppo di ipertensione gravidica (preeclampsia) rappresenta uno dei rischi a cui incorre la madre quando il feto, nel tentativo di aumentare l'apporto di nutrienti, induce l'aumento delle resistenze periferiche della circolazione sistemica materna (*Haig, 1993*).

Un ulteriore aumento dello sviluppo fetale si verifica nel corso dell'ultimo trimestre di gestazione. Durante i restanti mesi prima del parto, il 60% del fabbisogno nutrizionale totale viene destinato allo sviluppo cerebrale. La specie umana è risultata essere la specie che fornisce una percentuale maggiore di fabbisogno nutritivo al cervello tra i mammiferi placentati, i quali, mediamente, vi conferiscono solo il 20% dell'apporto nutritivo totale (*Moffett and Loke, 2006*).

In quest'ultima fase di gestazione, la madre inizia ad accumulare grasso che le permette di fronteggiare l'aumento delle richieste nutritive da parte del feto. Il grasso è necessario anche a preparare il feto alla vita post-natale e la madre alla fase di allattamento (*Desilva et al., 2016*).

Nei mammiferi placentati, la durata della gestazione è correlata con le dimensioni corporee (*Dunsworth et al., 2012*). La specie umana presenta una gestazione di 36

settimane, la quale non si discosta di molto dalla lunghezza media della gestazione nelle altre grandi scimmie (~38 settimane gorilla, 32 settimane scimpanzè) (Rosenberg, 2021). Se, tuttavia, si considera la massa corporea tipica di un essere umano adulto, la durata della gestazione risulta essere 37 giorni più lunga del previsto rispetto a un primate con analoga massa corporea (Dunsworth et al., 2012).

Al contrario, se vengono considerate le dimensioni cerebrali alla nascita, la specie umana risulta possedere una gestazione più breve rispetto a quella delle altre grandi scimmie che presentano un indice di encefalizzazione più basso. Per raggiungere lo stesso grado di sviluppo fisico, neurologico e cognitivo presente nei primati non umani alla nascita (Haeusler et al., 2021), la lunghezza ottimale della gestazione dovrebbe essere pari a 84 settimane (Rosenberg, 2021). Questa stima è stata nel tempo modificata in base al lavoro di DeSilva e Lesnik, che hanno osservato come solo dopo 7 mesi dalla nascita, il neonato umano presenti una dimensione cerebrale pari a quella di un neonato di scimpanzè.

È proprio sulla base di questi nuovi sviluppi nella ricerca, che si è arrivati ad affermare che la lunghezza ottimale della gestazione umana dovrebbe quindi essere pari a 64 settimane (Desilva et al., 2016).

La gestazione si conclude con il parto. Come per lo sviluppo neonatale, la specie umana differisce dagli altri primati non umani nell'articolato processo di parto. Nella specie umana, per via della morfologia della pelvi il rischio di mortalità per la madre e il feto aumenta (Haeusler et al., 2021). A causa delle difficoltà riscontrate durante il parto, la maggioranza delle donne richiede assistenza nel corso del travaglio (Dunsworth et al., 2012). Sebbene le attuali cure ostetriche abbiano apparentemente ridotto la mortalità materna nei paesi sviluppati, il rischio che una donna muoia a causa del parto persiste.

La mortalità materna si verifica per una moltitudine di fattori, in particolare essa avviene a causa dell'ostruzione del canale del parto durante il travaglio, chiamata anche "distocia". La distocia è l'incapacità del feto di progredire lungo il canale del parto malgrado le frequenti ed intense contrazioni uterine. Il 65% dei casi di distocia sono causati dalla sproporzione cefalopelvica del feto, ovvero la discrepanza presente tra le dimensioni della testa del feto e le dimensioni della pelvi della madre. Benché più rara, la distocia della spalla rappresenta un'altra complicanza che può sussistere durante il parto. Essa si presenta ogni qualvolta le ossa pubiche della madre bloccano le spalle del

feto. Recentemente sono state condotte diverse stime sull'incidenza della distocia durante il parto nella specie umana, e quest'ultima è riconducibile all'8-17% di tutte le morti materne (*Haeusler et al., 2021*).

La peculiare morfologia pelvica che caratterizza la specie umana, combinata con le grandi dimensioni corporee e craniche del neonato umano, hanno rappresentato delle valide pressioni selettive che hanno condotto ad una modificazione del processo di nascita. La specie umana ha sviluppato così la: “nascita rotazionale” (*Gruss and Schmitt, 2015*).

Attualmente il parto umano rimane fortemente associato alla mortalità materna, e tale condizione ha sollevato la questione di come un processo così indispensabile per la sopravvivenza e la riproduzione possa essere così rischioso, e soprattutto quali pressioni selettive sono responsabili del mantenimento di un processo di nascita così instabile (*Haeusler et al., 2021*).

Contrariamente, il processo di nascita dei primati non umani risulta essere meno complicato. Quest'ultimi possiedono un canale del parto ampio, il quale, combinato con una dimensione della testa neonatale relativamente piccola, rende il processo di nascita relativamente facile e poco pericoloso (*Gruss and Schmitt, 2015*). La prole nasce generalmente rivolta verso l'addome della madre, il che facilita quest'ultima durante l'estrazione del feto dal canale del parto (*Haeusler et al., 2021*). Inoltre, lo sviluppo fisico del feto di scimmia alla nascita fornisce a quest'ultimo la capacità di aiutare la madre durante il processo di espulsione del feto (*Gruss and Schmitt, 2015*).

2.3 Stadio di sviluppo cerebrale e percettivo del feto

La maturazione del neonato umano continua al di fuori del grembo materno. Sin dalla nascita egli viene inserito all'interno di un ambiente culturale e sociale, nel quale viene esposto ad un'ampia gamma di stimoli e comportamenti (*Rosenberg, 2021*).

L'anatomia e le funzioni del cervello umano si sono evolute in maniera tale da essere altamente reattive all'esperienza derivante dall'ambiente, in particolare all'ambiente sociale. Le prime esperienze di vita sono cruciali per lo sviluppo neurotipico di diverse caratteristiche fondamentali del comportamento e della cognizione umana, quali: la capacità di interpretare le espressioni facciali, comprendere gli stati mentali altrui e

acquisire il linguaggio. Non solo nella specie umana, ma anche nei primati non umani, variazioni nell'esperienza di allevamento nella prima infanzia portano ad alterazioni nello sviluppo cognitivo (*Sherwood and ' Omez-Robles, 2017*).

Come introdotto nei precedenti sottocapitoli, il neonato umano nasce con un cervello di un volume molto ridotto rispetto a quello dell'adulto. Alla nascita, il neonato umano ha raggiunto solo uno sviluppo pari al 28.1% delle dimensioni del cervello adulto. I primati non umani, alla nascita presentano uno sviluppo che va dal 39.5% al 71.4% del volume cerebrale presente nell'adulto.

Tuttavia, il confronto basato meramente sulle dimensioni cerebrali potrebbe essere ingannevole. A livello neuronale, la specie umana risulta essere estremamente avanzata rispetto alle altre specie di primati, in quanto il numero di neuroni presenti nel neonato umano è solo di poco inferiore a quello dell'adulto. A supporto di questo, è stato osservato come a 7 mesi di gestazione il feto umano presenti un livello di maturazione neuronale di un macaco appena nato, di un gatto di una settimana e di un topo di due settimane (*Desilva et al., 2016*).

L'apparente contraddizione presente nel neonato umano tra l'elevato sviluppo neuronale e il peso contenuto dell'encefalo alla nascita è legata allo sviluppo degli elementi che vanno a formare le connessioni tra i neuroni, dendriti, assoni, sinapsi e soprattutto cellule gliali. Tale sviluppo infatti risulta essere estremamente ridotto alla nascita. Ad esempio, è solamente nei primi mesi di vita che inizia ad aumentare consistentemente il numero di cellule gliali (necessarie al processo di isolamento dei neuroni e alla conduzione dei segnali elettrici), le quali aumentano progressivamente di numero durante l'infanzia e continuano ad aumentare, anche se a ritmo meno sostenuto, durante i primi due decenni di vita (*Budday, Steinmann and Kuhl, 2015*).

La mancanza di molte delle connessioni che caratterizzano il cervello dell'adulto, e soprattutto l'assenza della maggior parte delle cellule gliali, spiegano perché nonostante siano presenti tutti i neuroni l'encefalo del neonato non presenti quasi nessuna delle funzioni tipiche dell'adulto (*Philip David Zelazo, 2013*).

Lo sviluppo cerebrale nei mammiferi ha inizio durante la gestazione e si protrae per tutto il primo periodo postnatale. Nella specie umana, lo sviluppo si caratterizza da un'iniziale

sovraproduzione di neuroni e connessioni sinaptiche, alla quale seguirà un processo di potatura sinaptica che si protrarrà fino alla prima età adulta.

Alla nascita, a livello microstrutturale, la maggior parte della neurogenesi è completa e l'arborizzazione dendridica e la sinaptogenesi si verificano a ritmi molto elevati. Durante il periodo postnatale, il neonato umano presenta uno sviluppo molto rapido del volume della sostanza bianca cerebrale, che è direttamente correlato con l'espansione complessiva del volume cerebrale.

Un altro importante processo di sviluppo neurologico è rappresentato dal processo di mielinizzazione. Questo processo ha inizio durante la ventinovesima settimana di gestazione e si estende fino all'età adulta. La mielinizzazione rappresenta la maturazione ultima del sistema nervoso centrale. Essa consiste nell'avvolgimento dell'assone del neurone da parte di una guaina ricca di lipidi, chiamata "guaina mielinica", che risulta essere fondamentale per il buon funzionamento delle cellule nervose.

Nei primati non umani, il neonato raggiunge lo stesso livello di mielinizzazione presente nel cervello adulto, già al conseguimento della maturità sessuale.

Nella specie umana è presente un ritardo nello sviluppo. Questo ritardo consente di ottenere ulteriori margini di miglioramento nelle funzioni cognitive ed esecutive (*Sherwood and ' Omez-Robles, 2017*).

2.3.1 Sviluppo percettivo

Come avviene nelle specie precoci, il neonato umano alla nascita presenta uno sviluppo non completo dell'organo deputato alla vista, l'occhio. Sin da subito, egli è in grado di mettere a fuoco oggetti che si trovano ad una distanza dal proprio volto pari a 30-45 cm (la distanza mediamente presente tra gli occhi del neonato e della madre durante l'allattamento). Il neonato umano nasce con una preferenza innata per il volto umano, presente sin dai primi minuti dopo il parto, e comune anche ai primati non umani.

La ricerca visiva attiva le aree neurali deputate alla visione, consentendo ulteriori sviluppi di quest'ultime. Inoltre, è stato osservato come il contatto visivo svolga un ruolo importante nella formazione del legame di attaccamento tra genitori e neonato (*Desilva et al., 2016*).

Lo sviluppo del sistema uditivo ha inizio sin dalle prime settimane di gestazione.

Gli studi in questo ambito di ricerca si svolgono in maniera indiretta, tramite l'osservazione della reattività comportamentale al suono. Diversi studiosi hanno indagato le risposte del feto a stimoli sonori emessi tramite appositi strumenti posizionati direttamente sull'addome della madre. Veniva considerata come "risposta" qualsiasi movimento della parte superiore del corpo del feto, prodotto durante la presentazione dello stimolo o all'interno dei 2-5 secondi successivi alla cessazione di quest'ultimo.

La conferma che il feto fosse in grado di percepire la frequenza a cui veniva sottoposto veniva data nel momento in cui quest'ultimo produceva una risposta a due presentazioni conseguenti del medesimo stimolo.

Questi studi hanno permesso di rilevare come a diciannove settimane di gestazione un feto sia in grado di rispondere a frequenze che vanno dai 250 ai 500 Hz, corrispondente al range uditivo inferiore di frequenze dell'adulto. Attorno la trentesima settimana di gestazione, il feto è in grado di rispondere a toni di 1000 Hz e solo al raggiungimento della trentacinquesima settimana di gestazione, a toni di 3000 Hz.

Pertanto, con il progredire della gestazione, il feto mostra una progressiva capacità di risposta ad una gamma più ampia di frequenze, implementata da un aumento della sensibilità del sistema uditivo.

Per quanto concerne la morfologia dell'apparato uditivo, lo sviluppo della coclea ha inizio durante la decima-dodicesima settimana di gestazione, per concludersi poi nel corso della trentacinquesima settimana di gestazione. La coclea rappresenta una struttura di importanza rilevante all'interno del sistema uditivo: essa permette di tradurre l'informazione acustica in impulsi nervosi, al fine di renderla comprensibile al cervello. Durante le prime settimane di gestazione si verifica inoltre lo sviluppo delle cellule ciliate esterne, responsabili dell'amplificazione meccanica.

L'iniziale sensibilità per i suoni a bassa frequenza favorisce la selezione della voce umana come stimolo uditivo saliente nel neonato. La voce umana, infatti, presenta una frequenza pari a 125 Hz nei maschi e 200 Hz delle femmine, favorendo così l'esposizione, sin da subito, al linguaggio. L'esposizione al linguaggio umano ne favorisce il riconoscimento e lo sviluppo, favorendo inoltre l'attaccamento materno (*Hepper and Shahidullah, 1994*).

3. LA PELVI NELLA SPECIE UMANA

3.1 Morfologia pelvica

La pelvi, conosciuta anche come “bacino”, è una struttura osteo-articolare situata alla fine della spina dorsale. Essa svolge un ruolo centrale in molti processi biologici critici, specialmente nella: locomozione bipede, termoregolazione e parto. Ciascuno di questi processi ricopre una posizione di particolare importanza per la fitness nell’uomo, e di conseguenza la pelvi è sottoposta ad una forte pressione da parte della selezione naturale. A seconda della tipologia di processo biologico, è richiesta una morfologia specifica della pelvi, la quale favorisce la migliore esecuzione di tale processo.

La locomozione bipede richiede una pelvi robusta, con una forma che permetta di massimizzare le capacità dei muscoli e ridurre il carico al minimo. La larghezza e la profondità della pelvi determinano le proporzioni corporee complessive e le proporzioni tra superficie corporea e il volume, influenzando sulla quantità di calore disperso e sul processo di termoregolazione. Infine, la pelvi deve aver una forma tale da consentire il parto di un neonato, senza creare un rischio per la salute della madre e/o per il neonato stesso.

Dunque, la selezione naturale ha promosso un compromesso tra queste pressioni discordanti.

Lo studio dell’anatomia pelvica sui nostri antenati ha permesso di rivelare come, nel corso del tempo, siano avvenute molteplici modificazioni. Quest’ultime sono riconducibili a cambiamenti nella tipologia di locomozione, nell’habitat in cui essi vivevano, nel clima e nelle dimensioni del cervello.

Per comprendere al meglio i cambiamenti che l’evoluzione ha apportato all’anatomia pelvica, è necessario suddividere la pelvi in due sezioni: superiore ed inferiore.

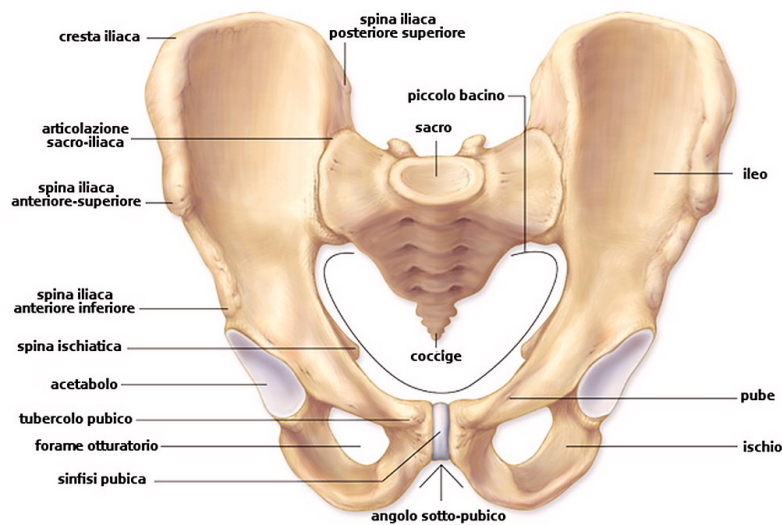


Figura 1 anatomia pelvica nella specie umana

(<https://medicinaonline.co/2017/10/08/osso-iliaco-osso-dellanca-anatomia-e-funzioni-in-sintesi/>)

La sezione superiore comprende le ossa dell'ileo, mentre la sezione inferiore comprende il sacro, le ossa dell'ischio e del pube (**Figura 1**).

La posizione e l'altezza delle creste iliache influenzano: la capacità di leva dei muscoli nell'articolazione dell'anca; il range di movimento della colonna vertebrale lombare e il baricentro (importanti nel processo di bilanciamento del corpo sulle gambe, durante la locomozione bipede); infine influisce anche sulla larghezza del tronco, la quale risulta essere direttamente correlata al processo di termoregolazione.

Le strutture ossee della parte inferiore della pelvi sono determinanti per le dimensioni e la forma del canale del parto.

Come è possibile osservare nella **Figura 2**, rispetto ai nostri antenati, abbiamo sviluppato delle creste iliache più corte, le quali hanno favorito l'abbassamento del baricentro e hanno permesso di evitare l'intrappolamento delle vertebre lombari, facilitando la lordosi lombare. La riduzione della larghezza pelvica ha favorito lo sviluppo di una forma corporea più stretta, consentendo una maggiore efficienza nel processo di dissipazione di calore.

Come illustrato nella **Figura 2 (d)**, l'*Homo Sapiens* ha sviluppato un canale del parto con una forma più circolare (*Gruss and Schmitt, 2015*) e delle spine ischiatiche di dimensioni maggiori rispetto ai suoi antenati. Le spine ischiatiche fungono da importanti siti di

attaccamento per le fasce e i legamenti che formano il pavimento pelvico. Esse svolgono una serie di funzioni, tra queste troviamo il fatto che rappresentano un vincolo per le dimensioni del canale del parto. Dimensioni più ampie del canale sono correlate ad una maggiore prevalenza di disturbi del pavimento pelvico (Huseynov et al., 2016).

Questa specifica forma del canale del parto ha permesso alla nostra specie di fronteggiare, a livello ostetrico, l'aumento dell'encefalizzazione consentendo allo stesso tempo un'efficiente termoregolazione e un miglioramento delle prestazioni locomotorie (Gruss and Schmitt, 2015).

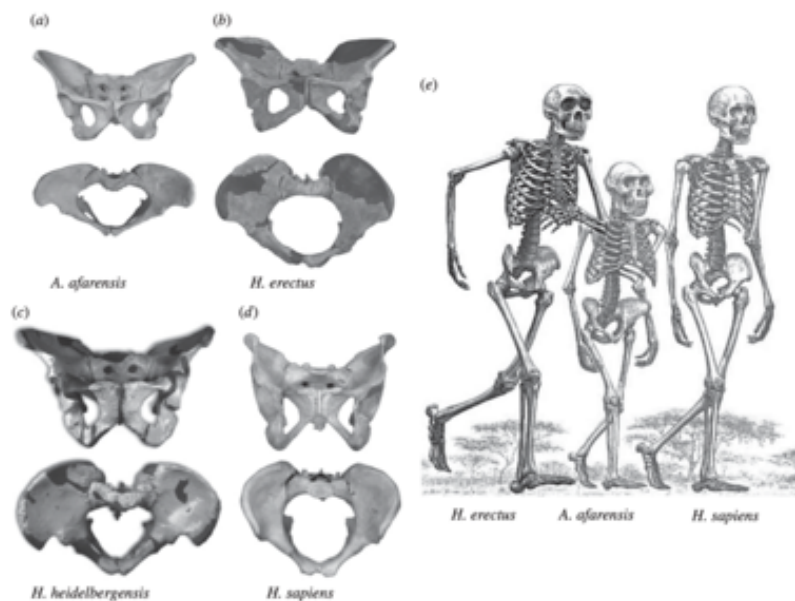


Figura 2 Vista anteriore e superiore della pelvi in (a) femmina *A. afarensis*, (b) femmina *H. erectus*, (c) maschio *H. heidelbergensis* e (d) femmina moderna *H. sapiens*. Le ossa sono illustrate approssimativamente con la stessa scala di misura (e) (Gruss and Schmitt, 2015)

3.2 Dimorfismo sessuale

Gli esseri umani hanno sviluppato un pronunciato dimorfismo sessuale dell'anatomia pelvica (Haeusler et al., 2021), in contrasto con il dimorfismo corporeo, in cui i maschi possiedono delle dimensioni corporee superiori rispetto alle femmine (Desilva et al., 2016).

Il dimorfismo sessuale è in gran parte il risultato dell'espressione genica regolata dagli ormoni. Come è stato osservato anche in altri mammiferi, nella specie umana la traiettoria

di sviluppo della pelvi traligna, dall'iniziale traiettoria condivisa da entrambi i sessi, al raggiungimento della pubertà.

Nel corso della vita, la morfologia pelvica delle femmine subisce diverse modificazioni. Dopo la pubertà le femmine presentano un moderato, ma significativo, dimorfismo che raggiunge i suoi massimi attorno i venticinque-trent'anni (età di massima fertilità). Il dimorfismo diventa meno accentuato quando le femmine superano i quarant'anni di età e durante il periodo successivo alla menopausa nel quale differenze nella morfologia pelvica tra maschi e femmine si attenuano quasi completamente.

Nel corso dello sviluppo, le modificazioni della morfologia pelvica sono riconducibili a variazioni ormonali. Durante la fase prepuberale, i primi cambiamenti sono attribuibili a variazioni nei livelli di IGF1, chiamato anche "somatomedina", il quale ricopre un ruolo fondamentale nei processi di crescita nel bambino. Il dimorfismo sessuale più pronunciato, riscontrabile nella fase puberale, è riconducibile all'attività dell'ormone estradiolo, il quale favorisce il rimodellamento osseo pelvico. Al contrario, cambiamenti dei livelli di testosterone nel maschio non producono divergenze nella traiettoria di sviluppo; sembra invece che tale ormone faccia parte del processo di mantenimento della morfologia pelvica maschile.

L'estradiolo rappresenta uno dei più importanti estrogeni prodotti dalle ovaie, esso regola il ciclo mestruale, la comparsa e il mantenimento dei caratteri sessuali femminili. È stato osservato come i livelli di estradiolo aumentino nel corso degli anni e siano influenzati da fattori come la dieta e lo stato nutrizionale (*Huseynov et al., 2016*).

Comparando la morfologia pelvica maschile, le femmine sviluppano: una maggiore larghezza bi-ischiare, un pube più lungo, un sacro e angolo sub pubico più ampio. Questo insieme di caratteristiche conferisce alla pelvi un canale del parto più ampio.

Diversi studi hanno dimostrato come il significativo dimorfismo sessuale pelvico presente nella specie umana abbia un'entità ben superiore rispetto al dimorfismo presente negli altri mammiferi e nei nostri parenti più prossimi, i primati non umani.

Si è quindi arrivati alla conclusione che le marcate differenze nella pelvi umana presenti nei due sessi, non possano essere spiegate esclusivamente basandosi sull'attività degli ormoni sessuali, ma che siano molto probabilmente il risultato dell'azione di processi evolutivi e forze selettive contrastanti (*Haesler et al., 2021*).

4. DILEMMA OSTETRICO (*Obstetrical dilemma* - OD)

Come introdotto dai capitoli precedenti, nel corso dell'evoluzione si sono venute a sviluppare delle pressioni selettive contrastanti che hanno portato ad avere un canale del parto più ampio, il quale consentirebbe il passaggio di un feto con dimensioni cerebrali maggiori, e una pelvi di dimensioni contenute, funzionale alla locomozione bipede (*Haeusler et al., 2021*). Questo conflitto tra l'evoluzione della locomozione bipede ed un cervello più grande alla nascita, è stato definito "dilemma ostetrico" (*Huseynov et al., 2016*).

L'ipotesi del dilemma ostetrico sostiene che l'interruzione della gestazione, che si verifica attorno alla trentottesima settimana, rappresenti il compromesso raggiunto da queste pressioni selettive contrastanti. Tale compromesso comporta un parto prematuro, il quale non consente al feto di sviluppare la piena maturità neurologica e fisica (*Haeusler et al., 2021*).

L'ipotesi del dilemma ostetrico si pone come obiettivo principale quello di fornire una spiegazione all'altricialità secondaria presente nella specie umana e, allo stesso tempo, di fornire una spiegazione al dimorfismo sessuale pelvico, trattato nel precedente capitolo. Il termine "dilemma ostetrico" venne coniato per la prima volta da Washburn nel 1960 e la soluzione a tale dilemma è stata recentemente rivalutata e contestata su basi biomeccaniche, metaboliche e bioculturali (*Huseynov et al., 2016*).

Una dei presupposti su cui si basa l'ipotesi del dilemma ostetrico, riguarda la quantità di risorse che possono essere trasferite dalla madre al feto attraverso la placenta.

Nei mammiferi, il trasferimento di risorse per lo sviluppo cerebrale del feto è più efficiente se avviene tramite la placenta, rispetto al trasferimento tramite il latte, fornito dopo la nascita. Infatti, il trasferimento di risorse nutritive tramite il latte richiede che la madre trasformi quest'ultime in latte e le somministri al neonato, il quale a sua volta le assimila tramite il processo di digestione.

A causa del maggior dispendio di energia richiesto nella somministrazione delle risorse nutritive tramite l'allattamento, lo sviluppo fetale nel grembo materno viene spinto fino al limite consentito dalle dimensioni del canale del parto.

Secondo le aspettative dell'ipotesi del dilemma ostetrico, se la morfologia pelvica non fosse stata limitata dalle richieste meccaniche della locomozione bipede, la selezione

naturale avrebbe selezionato una pelvi più ampia che avrebbe permesso di prolungare la gestazione e accogliere un feto di dimensioni maggiori, riducendo i rischi del parto.

Sulla base dei presupposti e delle forze selettive contrastanti previste dal dilemma ostetrico, i ricercatori hanno cercato di fornire una risposta alla seguente domanda: la dimensione del canale del parto è soggetta ad un'effettiva limitazione? (*Desilva et al., 2016*).

Secondo l'ipotesi del dilemma ostetrico, ulteriori aumenti nelle dimensioni della pelvi risulterebbero insostenibili e non compatibili con un'efficiente locomozione bipede.

Ciò che collega la larghezza pelvica all'efficienza locomotoria, è dato dall'attività degli abduttori dell'anca coinvolti nella locomozione e nella corsa. Gli abduttori sono muscoli che hanno come azione principale il movimento di abduzione (movimento che allontana un arto, o una parte di esso, dalla linea mediana del corpo). Gli abduttori dell'anca comprendono diversi muscoli, quali: il *gluteo medium*, il *gluteo minimus* e il *tensore fasciae latae*. Quest'ultimi vengono attivati durante il ciclo di appoggio della gamba, evitando così che il tronco ruoti e si allontani dalla gamba in appoggio.

Secondo l'ottica prevista dall'ipotesi del dilemma ostetrico, e secondo la visione della meccanica degli abduttori dell'anca, una pelvi più larga implicherebbe un aumento della forza richiesta dagli abduttori nel processo di locomozione, con conseguente aumento della loro attività e della loro richiesta metabolica.

Come trattato nel capitolo precedente, la specie umana è caratterizzata da un dimorfismo sessuale pelvico, che contraddistingue una pelvi femminile di dimensioni maggiori rispetto alla pelvi maschile.

Riprendendo la meccanica degli abduttori, la pelvi più ampia presente nelle femmine porterebbe quindi ad un dispendio maggiore di energia durante la camminata e la corsa.

Per confutare l'ipotesi secondo cui il dispendio di energia durante la locomozione è maggiore nelle femmine, sono stati condotti diversi studi. Quest'ultimi hanno portato a risultati variabili, con una prevalenza di risultati che sosteneva come in realtà non sono presenti differenze in termini di costo energetico tra i due sessi; al contrario, alcuni risultati hanno riportato come la pelvi femminile consenta di avere una maggiore economia nella corsa e nella camminata.

Studi successivi hanno osservato come non sia presente una relazione diretta tra le dimensioni della pelvi e l'attivazione degli abduuttori dell'anca: le pelvi più larghe non sono meno efficienti rispetto a quelle di dimensioni inferiori.

In conclusione, gli studi condotti hanno dimostrato che le differenze nelle dimensioni pelviche comportano solo un cambiamento nella dinamica della camminata e della corsa (*Dunsworth et al., 2012*).

Un differente approccio alla questione del vincolo pelvico è dato dal quesito seguente: quale incremento delle dimensioni del canale del parto deve avvenire per ospitare un feto con dimensioni cerebrali maggiori? Inoltre, tale incremento potrebbe risultare in qualche modo dannoso per la fitness della madre? (*Desilva et al., 2016*).

Abbiamo visto come nella specie umana il neonato nasca ad uno stadio di sviluppo fisico e neurologico inferiore rispetto allo stadio di sviluppo presente nei neonati di scimmia. Per raggiungere lo stesso stadio di sviluppo cerebrale, infatti, il feto umano dovrebbe aumentare le dimensioni cerebrali fino a raggiungere delle dimensioni pari al 40% del volume cerebrale adulto.

L'aumento dell'11.1% delle dimensioni cerebrali, a cui dovrebbe essere sottoposto il feto umano, comporterebbe un aumento della grandezza del cranio neonatale di circa 3 cm.

Considerando che il neonato umano nasce con una dimensione del cervello pari a 8-9 cm circa, e la dimensione richiesta per nascere con uno sviluppo pari al 40% del volume cerebrale adulto sarebbe di 11-12 cm, si renderebbe necessario un aumento delle dimensioni dell'ingresso pelvico della madre, fino a 3 cm.

L'incremento dell'ingresso pelvico fino a 3 cm rientra nell'intervallo di variabilità delle dimensioni pelviche presente nelle femmine odierne della specie umana. Come introdotto precedentemente, l'aumento delle dimensioni pelviche non ha alcun impatto evidente o sistematico sulla locomozione bipede.

Pertanto, le evidenze supportano il fatto che le femmine della specie umana potrebbero essere in grado di ospitare nel grembo materno un cervello fetale di dimensioni maggiori senza che questo riduca l'efficienza locomotoria (*Dunsworth et al., 2012*).

Gli studiosi si sono quindi posti un ulteriore quesito: perché la pelvi femminile, che si è adattata alle dimensioni della testa fetale, presenta un adattamento così stretto e spinoso?

Sono state avanzate diverse possibilità a riguardo. Una possibilità riguarda l'eventuale selezione stabilizzante cui la dimensione del corpo femminile è sottoposta. Una pelvi molto ampia comporterebbe delle dimensioni corporee maggiori e tale sviluppo, secondo la selezione stabilizzante, viene selezionato negativamente.

Una seconda possibilità afferisce al fatto che una pelvi più ampia potrebbe avere un impatto negativo su aspetti in precedenza non considerati, come la velocità e/o la stabilità. Inoltre, l'aumento della dimensione della pelvi comporterebbe un incremento del rischio di lesioni legate alla maggiore probabilità di un prolasso pelvico e all'aumento delle sollecitazioni medio laterali su ginocchia e caviglie.

Una terza possibilità concerne il livello di difficoltà esperito durante il parto e la pericolosità che comporta quest'ultimo per la salute della madre e del feto. Secondo questa ottica, le difficoltà riscontrate sono fenomeni relativamente recenti. La moderna modificazione della dieta ha permesso alla madre di disporre di una quantità molto maggiore di energia da poter impiegare nella gestazione rispetto a prima. Pertanto, questo ha comportato un aumento delle dimensioni del feto, il quale tuttavia sembra aver preceduto la selezione di una pelvi più larga.

L'ultima possibilità è stata fornita in origine da Portman, secondo cui la tempistica prevista per la nascita nella specie umana, e il grado di sviluppo cerebrale fetale, permettano di ottimizzare lo sviluppo motorio e cognitivo (*Dunsworth et al., 2012*).

5. IPOTESI ALTERNATIVE AL DILEMMA OSTETRICO

5.1 Primavera extrauterina (*Extrauterine spring* - ES)

Un'alternativa all'ipotesi del dilemma ostetrico è stata fornita da Portman ed è rappresentata dall'ipotesi della “primavera extrauterina”.

La maturazione durante il primo anno di vita avviene al di fuori del grembo materno, all'interno di uno stimolante ambiente culturale e sociale, nel quale il neonato umano viene costantemente sottoposto ad un'ampia gamma di stimoli e comportamenti. Il primo anno di vita rappresenta per il neonato una “primavera extrauterina”, ovvero una stagione di nuova crescita (*Rosenberg, 2021*).

Secondo questa ipotesi, l'interruzione della gestazione e della crescita fetale non avviene a causa di limitazioni legate alla morfologia pelvica, ma avviene per favorire lo sviluppo di abilità cognitive e neuromuscolari (*Dunsworth et al., 2012*).

I neonati umani entrano nel mondo in grado fin da subito di interagire con i genitori, i quali a loro volta trovano gratificante la cura dei bambini.

Il mondo sociale in cui il neonato è inserito risulta essere fondamentale per la sua sopravvivenza. Sin dai primi mesi di vita, il neonato presenta maggiori capacità rispetto ai primati non umani, come lo scimpanzè, in termini di potenzialità cognitive e interattive. Nello specifico, il neonato umano presenta un maggiore interesse nel monitoraggio degli altri e nella capacità di determinare il modo migliore per fare appello a quest'ultimi.

Come abbiamo già visto e trattato precedentemente, il neonato umano nasce in uno stato indifeso, il quale ha favorito lo sviluppo di una più articolata capacità manipolativa sociale ed emotiva. Il neonato, infatti, deve cercare di indurre il genitore a fornire maggiori investimenti nei suoi confronti. Tale scopo è stato raggiunto dall'evoluzione di caratteristiche comportamentali e fisiche particolari, che permettono di accrescere l'attrattività che la madre, nonché altri *caregiver* presenti, esperiscono nei confronti del neonato. Tra i comportamenti che si sono sviluppati per favorire l'attrattività e l'investimento materno troviamo: il riflesso di moro, il gattonare e il sorriso.

Il pianto del neonato invece fa parte degli adattamenti che si sono evoluti per mantenere la vicinanza con i *caregiver*. Il pianto permette di favorire una risposta da parte del *caregiver*, suscitare emozioni ed entrare in empatia con l'altro. Inoltre, esso permette al

neonato di richiedere protezione e gli fornisce la garanzia di essere nutrito adeguatamente, in quanto egli non è ancora in grado di prendersi cura di sé (*Desilva et al., 2016*).

Pertanto, l'ipotesi della primavera extrauterina supporta l'idea che l'impotenza con cui il neonato umano viene al mondo sia associata alla sua capacità di assorbire informazioni dall'ambiente e di manipolare tali informazioni. Specificatamente, il neonato umano possiede sviluppate capacità di elaborazione delle informazioni inerenti alle relazioni sociali ed emotive con i conspecifici, di fondamentale importanza all'interno delle specie sociali, quali sono l'ordine dei Primati (*Rosenberg, 2021*).

5.2 Ipotesi del *cross-over* metabolico

Un lavoro condotto negli anni Ottanta ha portato alla scoperta di un meccanismo implicato nella tempistica del parto.

Vennero studiati degli ovini in gravidanza e venne osservata l'esistenza di un "orologio" endocrino basato sull'asse ipotalamo-ipofisi-surrene (*Hypothalamic Pituitary Adrenal axis* - HPA) del feto, che portava all'aumento dell'ormone di rilascio delle corticotropine (*Corticotropin Releasing Hormone* - CRH). Il CRH stimola la produzione degli ormoni surrenali, in particolare la produzione di glucorticoidi, come il cortisolo. Il cortisolo è un ormone catabolico che viene coinvolto nel processo di mobilitazione delle riserve di grasso.

Ellison fu il primo a proporre che il parto avvenisse quando il fabbisogno energetico del feto superava la capacità metabolica della madre, la quale risulta non essere più in grado di sopperire al nutrimento del feto attraverso la placenta.

Secondo l'ipotesi di Ellison, denominata "ipotesi del *cross-over* metabolico", il travaglio ha inizio quando il feto inizia a morire di fame. L'ipotesi si basava sulla credenza che gli acidi grassi non attraversassero in maniera efficiente la placenta. Secondo questa ipotesi, la madre durante le ultime settimane di gestazione non è più in grado di fornire una quantità sufficiente di acidi grassi per permettere una rapida crescita cerebrale e la formazione delle riserve di grasso necessarie per la sopravvivenza fetale al di fuori del grembo materno.

Questa ipotesi è stata negli anni superata, in quanto studi successivi hanno dimostrato come, in realtà, il trasporto di acidi grassi attraverso la placenta avvenga rapidamente e con efficienza (Haeusler et al., 2021).

5.3 Ipotesi energetica della gestazione e della crescita (*Energetics of gestation and growth - EGG*)

L'ipotesi energetica della gestazione e della crescita (EGG) nasce come estensione dell'ipotesi del *cross-over* metabolico e pone una nuova prospettiva. Tale ipotesi propone che il principale vincolo sullo sviluppo del cervello fetale e sulle dimensioni corporee non sia la morfologia pelvica, bensì la portata metabolica materna (Dunsworth et al., 2012). Come è possibile osservare nella **Figura 3**, l'ipotesi EGG presuppone che la dimensione pelvica si sia adattata alla dimensione della testa fetale, e non viceversa (Haeusler et al., 2021).

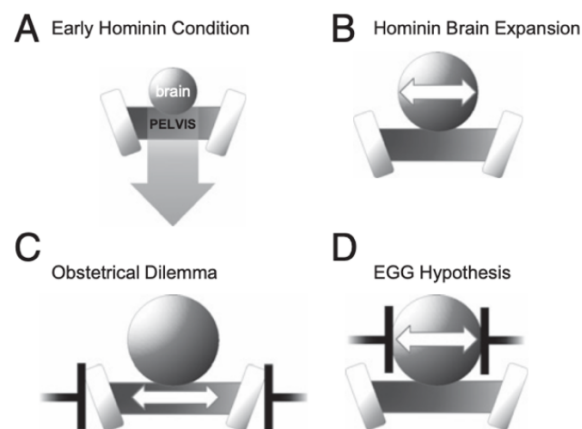


Figura 3 confronto ipotesi del dilemma ostetrico e ipotesi EGG (Dunsworth et al., 2012).

Per comprendere l'ipotesi EGG è necessario fornire una definizione del significato di tasso metabolico basale. Il tasso metabolico basale (*Basal metabolic rate - BMR*), chiamato anche “metabolismo basale”, rappresenta il minimo dispendio energetico necessario a mantenere le funzioni vitali e lo stato di veglia.

Nella specie umana si ritiene che il tasso metabolico massimo possibile da sostenere sia pari a 2-2,5 volte il tasso metabolico basale (Dunsworth et al., 2012).

Come abbiamo già introdotto in precedenza, la gestazione incrementa notevolmente il carico metabolico che deve sostenere la madre (*Dunsworth et al., 2012*). Durante la gestazione, il tasso metabolico della madre si avvicina al tetto massimo di 2-2,5 x BMR, con un dispendio giornaliero due volte superiore al BMR pre-gravidanza, entro il sesto mese (*Dunsworth et al., 2012*).

Durante il progredire della gestazione il feto si sviluppa, e con lui aumentano anche i bisogni metabolici richiesti per sostenere tale sviluppo (*Desilva et al., 2016*). Entro il nono mese di gestazione, le richieste metaboliche del feto portano ad un aumento progressivo del fabbisogno energetico della madre ad oltre 2,1 x BMR, superando, così, le capacità metaboliche di quest'ultima (*Dunsworth et al., 2012*).

Studi comparativi, eseguiti su mammiferi e primati, hanno rilevato la possibile esistenza di un vincolo metabolico sulla quantità di energia che può richiedere il feto prima di lasciare il grembo materno.

L'ipotesi EGG propone che i vincoli energetici della madre e del feto siano i determinanti primari della durata della gestazione nei mammiferi, compresa la specie umana. L'allungamento della gestazione umana anche di un solo mese, richiederebbe un investimento energetico oltre le capacità della madre (*Dunsworth et al., 2012*).

Tuttavia, è stato osservato come il tasso di crescita fetale non mantenga un andamento esponenziale, come suggerito dall'ipotesi EGG. Tra la trentaseiesima settimana e le prime settimane dopo la nascita, infatti, si verifica un calo del fabbisogno del feto. Seguentemente, il tasso di crescita riprende ad avere un andamento lineare, rallentando poi al raggiungimento del mese e mezzo di vita. Il tetto metabolico materno viene superato solo a seguito del sesto mese dopo la nascita del neonato (periodo in cui si verifica lo svezzamento).

Questo accade perché l'allattamento rappresenta la fase più costosa dal punto di vista energetico, all'interno del processo riproduttivo. Nella specie umana durante i primi quattro mesi dopo la nascita, la madre consuma una quantità di energia analoga al costo energetico totale previsto da una gestazione di trentasei settimane.

Diversamente da come era stato ipotizzato inizialmente, sembra che le donne non raggiungano il limite metabolico durante l'ultimo trimestre di gestazione, il che potenzialmente consentirebbe loro di investire una quantità maggiore di energia nello

sviluppo fetale. A supporto di questo, l'aumento di peso e di tessuto adiposo che si verifica durante le gravidanze avanzate contrasta l'ipotesi che le risorse energetiche della madre siano quasi completamente esaurite al termine della gestazione.

Pertanto, è possibile che sia stato il metabolismo materno ad essersi adattato alla durata della gestazione e non viceversa (*Haeusler et al., 2021*).

6. CONCLUSIONI

Questa rassegna ha cercato di fornire una spiegazione su come si sia evoluta l'altricialità secondaria nella specie umana, e le conseguenze che questa selezione ha comportato.

Per più di quarant'anni l'ipotesi più accreditata è stata quella del dilemma ostetrico. Secondo questa ipotesi, l'evoluzione simultanea della stazione eretta, che ha modificato la morfologia del canale del parto, e l'espansione della capacità cranica, che ha aumentato la dimensione della testa, hanno indotto la specie umana a terminare la gestazione ad uno stadio di sviluppo definito ancora "fetale". Negli anni questa ipotesi è stata criticata e sono state sviluppate nuove ipotesi che hanno cercato di fornire delle spiegazioni alternative all'altricialità secondaria nella specie umana.

Le principali critiche mosse contro l'ipotesi del dilemma ostetrico riguardano la morfologia pelvica e le richieste meccaniche della locomozione bipede. Secondo l'ipotesi del dilemma ostetrico, un aumento delle dimensioni pelviche comporterebbe una riduzione dell'efficienza locomotoria a causa dell'aumento dell'attività degli abduuttori dell'anca, coinvolti nella locomozione e nella corsa. Per confutare l'ipotesi, è stato studiato il costo energetico richiesto dalla locomozione bipede nel sesso femminile e in quello maschile. Le maggiori dimensioni pelviche, caratteristiche del sesso femminile, avrebbero dovuto comportare un maggior dispendio energetico durante la camminata e la corsa. Tuttavia, i risultati a tali studi sostenevano come non siano presenti differenze in termini di costo energetico tra i due sessi, nonostante siano state contestate le modalità e i parametri scelti per lo studio.

È stato, inoltre, osservato che per sviluppare il grado di maturità nervosa presente alla nascita nei primati non umani, le dimensioni craniche del neonato umano dovrebbero aumentare di 3 cm circa. Gli studi hanno constatato come un aumento delle dimensioni dell'ingresso pelvico di qualche centimetro non comporti alcuna conseguenza per la fitness della madre.

Una delle ipotesi alternative al dilemma ostetrico è l'ipotesi della primavera extrauterina (ES). L'ipotesi ES vede l'impotenza del neonato umano non solo come un adattamento ad un parto complicato, ma come un qualcosa che favorisce le capacità ed opportunità del neonato umano di sviluppare maggiormente le abilità cognitive e neuromuscolari.

L'ipotesi energetica della gestazione e della crescita (EGG) propone che alla base dell'altricialità secondaria ci sia la portata metabolica materna. Secondo questa ipotesi il parto prematuro del neonato umano si verifica a causa dell'incapacità della madre di sopperire alle richieste metaboliche del feto. Questa ipotesi è smentita dal fatto che studi recenti hanno osservato come il fabbisogno del feto si riduca in prossimità del parto e la fase di allattamento successiva risulti essere molto più costosa rispetto l'intera gestazione.

In conclusione, tra le ipotesi vagliate all'interno della rassegna vengono accettate, o non possono essere rifiutate, l'ipotesi del dilemma ostetrico e l'ipotesi della primavera extrauterina.

Nonostante questo, si rende necessario un'implementazione del lavoro sperimentale per chiarire quale sia la vera causa dell'altricialità secondaria nella specie umana.

7. BIBLIOGRAFIA

Budday, S., Steinmann, P. and Kuhl, E. (2015) 'Physical biology of human brain development', *Frontiers in Cellular Neuroscience. Frontiers Media S.A.* Available at: <https://doi.org/10.3389/fncel.2015.00257>.

Desilva, J.M. et al. (2016) Costly and Cute trevathan • rosenberg contributors. Available at: www.sarweb.org.

Dunsworth, H.M. et al. (2012) 'Metabolic hypothesis for human altriciality', *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(38), pp. 15212–15216. Available at: <https://doi.org/10.1073/pnas.1205282109>.

Ferrari PF, Visalberghi E, Paukner A, Fogassi L, Ruggiero A, Suomi SJ (2006) Neonatal Imitation in Rhesus Macaques. *PLoS Biol* 4(9): e302.

Gruss, L.T. and Schmitt, D. (2015) 'The evolution of the human pelvis: Changing adaptations to bipedalism, obstetrics and thermoregulation', *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. Royal Society of London.* Available at: <https://doi.org/10.1098/rstb.2014.0063>.

Haeusler, M. et al. (2021) 'The obstetrical dilemma hypothesis: there's life in the old dog yet', *Biological Reviews*, 96(5), pp. 2031–2057. Available at: <https://doi.org/10.1111/brv.12744>.

Haig, D. (1993) Genetic Conflicts in Human Pregnancy THE QUARTERLY REVIEW of BIOLOGY GENETIC CONFLICTS IN HUMAN PREGNANCY, Source.

Hepper, P.G. and Shahidullah, S. (1994) Development of fetal hearing, *Archives of Disease in Childhood*.

Huseynov, A. et al. (2016) 'Developmental evidence for obstetric adaptation of the human female pelvis', *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113(19), pp. 5227–5232. Available at: <https://doi.org/10.1073/pnas.1517085113>.

Moffett, A. and Loke, C. (2006) 'Immunology of placentation in eutherian mammals', *Nature Reviews Immunology*, pp. 584–594. Available at: <https://doi.org/10.1038/nri1897>.

Muir, G.D. (2001) Early ontogeny of locomotor behaviour: A comparison between altricial and precocial animals.

Rosenberg, K.R. (2021) 'Annual Review of Anthropology The Evolution of Human Infancy: Why It Helps to Be Helpless'. Available at: <https://doi.org/10.1146/annurev-anthro-111819>.

Sherwood, C.C. and ' Omez-Robles, A.G. (2017) 'Annual Review of Anthropology Brain Plasticity and Human Evolution'. Available at: <https://doi.org/10.1146/annurev-anthro-102215>.

Zelazo P. (2013). *The Oxford Handbook of Developmental Psychology, Vol. 1: Body and Mind*. Minnesota: OUP USA

Medicina Online. Osso iliaco (osso dell'anca): anatomia e funzioni in sintesi. <https://medicinaonline.co/2017/10/08/osso-iliaco-osso-dellanca-anatomia-e-funzioni-in-sintesi/>