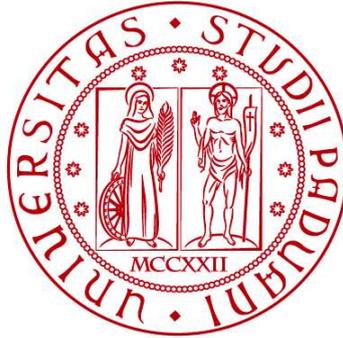


UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA

DIPARTIMENTO DI BIOLOGIA

Corso di Laurea in Biologia



ELABORATO DI LAUREA

Adattamenti alimentari nell'evoluzione umana

Tutor: Prof.ssa Francesca Cima
Dipartimento di Biologia

Laureando: Matteo Schivo

ANNO ACCADEMICO 2022/2023

INDICE

INTRODUZIONE	2
CAPITOLO 1: Cacciatori e raccoglitori.....	3
1.1 La dieta dei Primati.....	3
1.2 Primi Ominini.....	4
1.3 Da frugivori a onnivori.....	5
1.4 Fuoco e cottura dei cibi	7
1.5 La dieta del Paleolitico.....	9
1.5.1 Conseguenze sulla morfologia cranica.....	11
CAPITOLO 2: Agricoltori e allevatori.....	12
2.1 La rivoluzione agricola.....	12
2.1.1 Dal Medio Oriente all'Europa.....	12
2.1.2 La dieta del Neolitico.....	13
2.1.3 Conseguenze: vantaggi e svantaggi.....	14
2.1.4 Dall'età della pietra all'età moderna	16
2.2 Adattamenti alimentari	17
2.2.1 Tolleranza al lattosio.....	17
2.2.2 Digestione dell'amido.....	18
2.2.3 Geni FADS	19
2.2.4 Consumo di alcol	20
CAPITOLO 3: La rivoluzione industriale	21
3.1 Globalizzazione e alimentazione	22
3.1.1 Conseguenze sulla salute umana	23
CONCLUSIONE	26
BIBLIOGRAFIA.....	27

INTRODUZIONE

L'alimentazione comprende la raccolta, la manipolazione e il consumo del cibo necessario alla nutrizione, ovvero la digestione di alimenti e l'assunzione di nutrienti che assicurino il funzionamento e la salute dell'organismo. Gli alimenti che compongono la dieta devono fornire, oltre ad un adeguato apporto energetico, anche macronutrienti quali carboidrati, proteine e grassi, e micronutrienti come vitamine e minerali.

La storia evolutiva umana è stata caratterizzata da significativi cambiamenti alimentari. Dai primi Ominini, separatisi dalle altre scimmie antropomorfe intorno a 8 milioni di anni fa, all'uomo moderno (*Homo sapiens*), comparso circa 300.000 anni fa, la nostra evoluzione è stata ampiamente influenzata dai mutamenti dell'ambiente e della dieta, in conseguenza dei quali sono intervenuti vari adattamenti genetici alle risorse alimentari disponibili e importanti cambiamenti anatomici e culturali. L'evoluzione bioculturale del genere umano ne ha consentito il successo e l'espansione a livello globale, anche grazie alla plasticità e variabilità della dieta.

Per oltre il 99% della propria storia evolutiva, gli esseri umani sono stati cacciatori-raccoglitori. Nel corso del Paleolitico, l'utilizzo di strumenti e poi la cottura dei cibi favorirono l'accesso alle risorse alimentari che hanno permesso la crescita delle dimensioni corporee e soprattutto del cervello. A partire da 12-10.000 anni fa, la rivoluzione agricola e la domesticazione di piante e animali cambiarono per sempre le nostre abitudini alimentari. Oggi, la diffusione di stili di vita sedentari e di regimi alimentari tipicamente "occidentali" rappresentano una sfida cruciale per la salute umana.

La ricostruzione di queste transizioni alimentari e più in generale della dieta dei nostri antenati dall'età della pietra all'epoca contemporanea è il frutto della cooperazione tra diverse discipline, come archeologia, antropologia, biochimica, geologia e medicina evolutivista. L'approccio tradizionale è rappresentato dallo studio degli scavi archeologici e dei reperti fossili: l'analisi di ossa e denti appartenenti a scheletri della linea evolutiva umana fornisce le informazioni più dirette, mentre archeobotanica e archeozoologia si occupano dei resti di piante e animali. Ad esse si affiancano analisi di tipo molecolare, come il sequenziamento di materiale genetico e l'analisi degli isotopi stabili (Fig. 1).

Questa complessa e difficile opera di ricostruzione non è certamente priva di interesse per l'uomo contemporaneo. Infatti, la conoscenza delle abitudini alimentari passate e del contesto ambientale che ha plasmato il nostro genoma è di vitale importanza per la comprensione, la prevenzione e la cura di numerose patologie diffuse al giorno d'oggi.

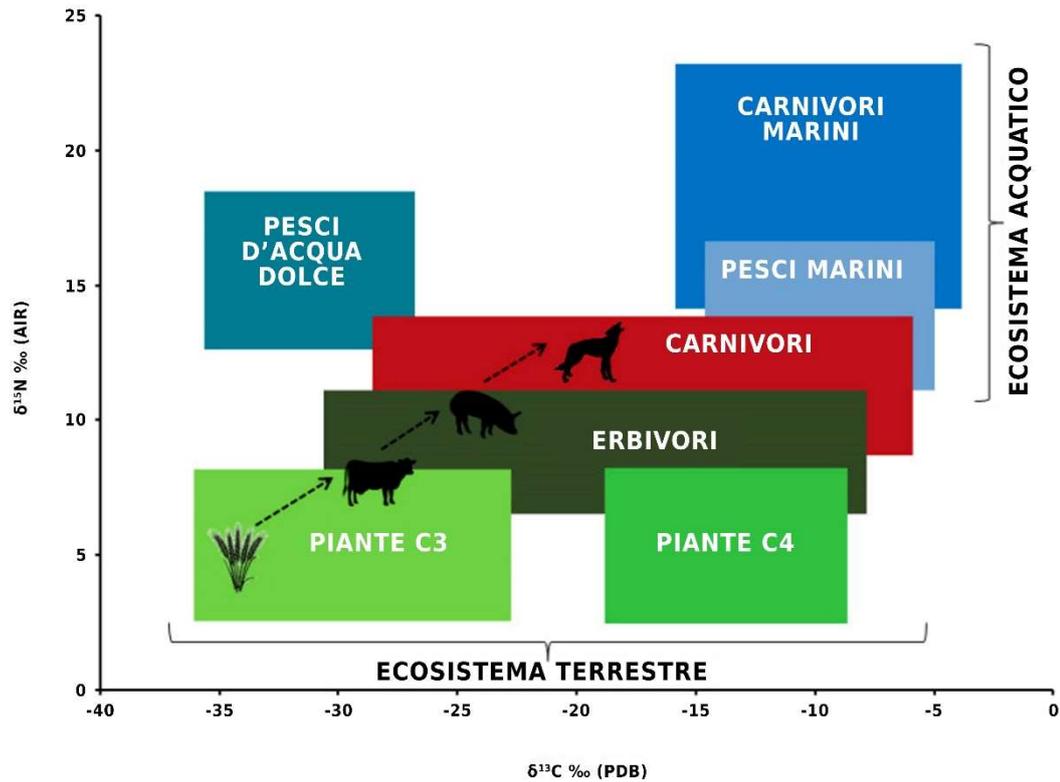


Figura 1 – Modello di rete alimentare terrestre e acquatica per ecosistemi terrestri e acquatici con gli intervalli di sovrapposizione dei valori isotopici di carbonio e azoto di diversi produttori e consumatori (modificato da Alt *et al.*, 2022).

CAPITOLO 1: Cacciatori e raccoglitori

1.1 La dieta dei Primati

La dieta dei Primati è principalmente a base vegetale e comprende cibi a disponibilità stagionale quali frutta, noci, corteccia, semi, erbe, gambi, fiori, foglie, radici e tuberi. Solo occasionalmente essi predano piccoli animali, come uccelli, insetti, lucertole, rane, pipistrelli, roditori e crostacei. Le nostre conoscenze sulla dieta dei Primati riguardano soprattutto le scimmie antropomorfe. Scimpanzé (*Pan troglodytes*) e bonobo (*Pan paniscus*), gli unici Ominini insieme agli esseri umani (*Homo sapiens*) giunti fino ad oggi, sono in prevalenza frugivori e in misura minore erbivori e faunivori. Gli scimpanzé, in particolare, si nutrono di oltre 90 specie di piante e solo raramente di piccole quantità di carne. Tuttavia è da notare che le due specie appartenenti al genere *Pan* mangiano carne in quantità maggiori e più frequentemente rispetto alle altre scimmie antropomorfe (Domínguez-Rodrigo e Pickering, 2017; Alt *et al.*, 2022).

Le prime scimmie antropomorfe emersero in Africa tra 25 e 18 milioni di anni fa. Dalle dimensioni e capacità cranica maggiori rispetto agli altri Primati, erano pronograde e arboricole, con una dieta principalmente frugivora. Scimmie successive, di 16-8 milioni di anni fa, mostrano adattamenti sia arboricoli sia terrestri. Circa 16-15 milioni di anni fa, un aumento delle temperature globali coincise con le prime migrazioni di scimmie antropomorfe dall'Africa all'Europa. Poco dopo, una netta diminuzione delle temperature

causò maggiori variazioni stagionali in Eurasia e di conseguenza una difficile reperibilità di frutta nei mesi più freddi. Col tempo ciò portò alla completa estinzione delle scimmie antropomorfe al di fuori dell’Africa, 8 milioni di anni fa (Andrews e Johnson, 2020).

Furono queste pressioni ambientali la causa della progressiva perdita di attività dell’enzima uricasi, fino al completo silenziamento del rispettivo gene nella linea evolutiva degli Ominidi. Il vantaggio per le scimmie antropomorfe europee fu quello di potenziare l’effetto del fruttosio alimentare nella stimolazione della sintesi di grasso e glicogeno, fornendo così maggiori possibilità di sopravvivenza nel contesto dei cambiamenti climatici descritti (James *et al.*, 2019).

La funzione dell’uricasi (o urato ossidasi) è scomporre l’acido urico, un prodotto del metabolismo delle purine: le mutazioni che si susseguirono nelle regioni promotrice e codificante hanno prodotto una crescita dei livelli di acido urico sierico. La maggiore formazione di acido urico in risposta al fruttosio si traduce in un aumento di pressione sanguigna, grasso epatico e gluconeogenesi, accrescendo così le riserve di grasso. Tale capacità rappresentò un grande vantaggio durante i periodi di carestia, ma oggi, a causa dell’eccessivo consumo di fruttosio, aumenta il rischio di sviluppare diabete di tipo 2, obesità, steatosi epatica e ipertensione (Andrews e Johnson, 2020).

1.2 Primi Ominini

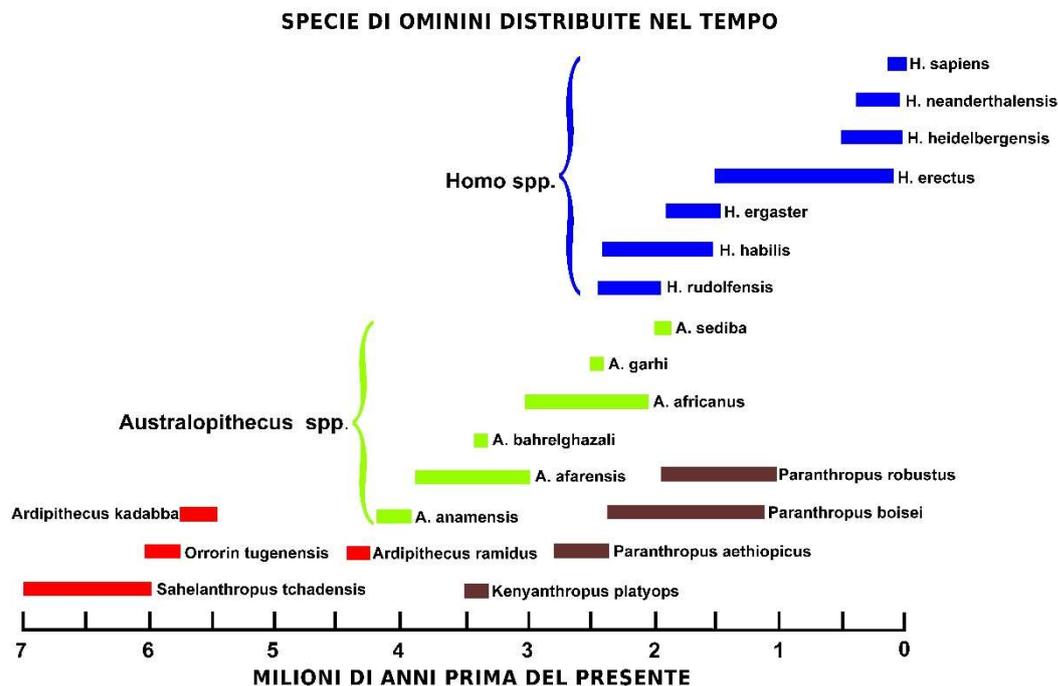


Figura 2 – Distribuzione delle specie fossili di Ominini nel tempo (modificato da https://en.wikipedia.org/wiki/File:Hominin_evolution.jpg).

Intorno a 8 milioni di anni fa avvenne la separazione fra la linea evolutiva umana (Fig. 2) e quella delle odierne scimmie antropomorfe (Domínguez-Rodrigo e Pickering, 2017; Alt *et al.*, 2022). Nei primi Ominini prese avvio l’adattamento al bipedismo: oltre alla nuova forma di locomozione, il più importante vantaggio evolutivo che ne sarebbe seguito fu la

liberazione delle mani per altri usi, che permise lo sviluppo della presa precisa caratteristica degli umani. È probabile che i primi Ominini vivessero ancora in ambienti di foresta, con una dieta simile a quella delle scimmie antropomorfe, composta in larga parte da frutta e con quantità di prodotti animali inferiori al 10% (Andrews e Johnson, 2020). Fra i più antichi Ominini conosciuti vi sono *Orrorin tugenensis* (6 milioni di anni fa) e *Ardipithecus ramidus* (4,4 milioni di anni fa), nei quali non era ancora avvenuto il passaggio dall'habitat di foresta a quello di savana: essi vivevano infatti in ambienti boschivi, con una dieta generalista e variegata, a giudicare dai rapporti di isotopi stabili e da morfologia e usura dei denti (Luca *et al.*, 2010; Domínguez-Rodrigo e Pickering, 2017). Tuttavia esistono ancora oggi molte incertezze riguardo alla dieta dei primi Ominini. Alcuni ipotizzano una prevalenza di cibi ad alta densità fra cui la carne, altri di piante, frutti, semi ricchi d'olio e tuberi (Armélagos, 2014). Inoltre, se circa 4 milioni di anni fa la dieta degli Ominini era composta soprattutto da piante C3, a partire da 3,5 milioni di anni fa si ebbe un progressivo aumento del consumo di piante C4 o CAM, addirittura una specializzazione in *Paranthropus* (Alt *et al.*, 2022).

Il passaggio ad ambienti più aperti avvenne con le Australopithecine (4,1-1,4 milioni di anni fa), antenati diretti degli umani, i cui denti grandi e dallo smalto spesso testimoniano la transizione ad una dieta che includeva cibi più duri (Luca *et al.*, 2010). Circa 3 milioni di anni fa, infatti, un altro periodo di raffreddamento globale e un aumento della stagionalità climatica determinarono un cambiamento nella dieta delle Australopithecine, a causa della minore disponibilità durante i mesi più freddi o più secchi tanto di frutta quanto di altri cibi come foglie e corteccia (Andrews e Johnson, 2020). Nei nuovi ambienti di prateria, più secchi a causa delle minori precipitazioni, si trovarono a mangiare vari cibi vegetali, come radici e tuberi, e animali (James *et al.*, 2019). Cambiamenti nella dentatura anteriore, analisi isotopiche e microsegni di usura sullo smalto dentale forniscono la prova di tale ampliamento della varietà alimentare. La dieta di *Australopithecus africanus*, ad esempio, comprendeva oltre a foglie e frutti anche grandi quantità di erbe e carici, o forse animali che si nutrivano di esse (Armélagos, 2014; Hardy *et al.*, 2015). Le maggiori fonti di cibo che spiegano la morfologia dentale, comunque, erano rappresentate da grandi semi con guscio duro e organi di riserva sotterranei ricchi d'amido, come radici, tuberi, rizomi, bulbi e corni (Luca *et al.*, 2010; Hardy *et al.*, 2015). In assenza di questi, cruciale per la sopravvivenza era il consumo, più raro, di "cibi di ripiego" (Luca *et al.*, 2010). Le Australopithecine, adattate ad una dieta varia e mista C3/C4, furono spinte dai mutamenti del loro habitat dovuti ai cambiamenti climatici a nutrirsi non solo di erbe, carici e altre piante, ma anche di carne (Alt *et al.*, 2022).

Secondo numerosi studi il passaggio da una dieta a base vegetale ad una arricchita da proteine animali fu fondamentale per lo sviluppo del cervello umano; tuttavia altri studi suggeriscono che per lo sviluppo cerebrale abbiano avuto una considerevole importanza anche i cibi vegetali ricchi d'amido (Hardy *et al.*, 2015; Alt *et al.*, 2022).

1.3 Da frugivori a onnivori

Una dieta di buona qualità è "una dieta diversificata e bilanciata che fornisce energia sufficiente e i nutrienti essenziali" (Palma-Morales *et al.*, 2022). Gli esseri umani sono adattati ad una dieta di alta qualità e in confronto agli altri Primati possiedono un cervello più grande, un intestino più piccolo, percentuali minori di massa muscolare e maggiori di grasso corporeo, caratteristiche atte a far fronte alle elevate richieste energetiche del

cervello (Palma-Morales *et al.*, 2022), che in *Homo sapiens*, pur rappresentando il 2% della massa corporea, consuma circa il 20% dell'energia (Armelagos, 2014; Hardy *et al.*, 2015; Andrews e Johnson, 2020). La comparsa del genere umano fu appunto legata ad una maggiore qualità della dieta rispetto agli altri Ominini, associata a cambiamenti nell'anatomia del sistema digerente (Dufour e Piperata, 2018).

Questo salto di qualità venne favorito dall'introduzione di maggiori quantità di carne nella dieta: il consumo di proteine e grasso animali costituì un elemento chiave per poter accrescere dimensioni corporee, socialità e attività fisica (Dufour e Piperata, 2018). Le prime prove del consumo di carne da parte di Ominini risalgono a 2,6-2,5 milioni di anni fa, sulla base di segni di taglio su ossa animali, e coincidono all'incirca con la comparsa del genere *Homo* (Luca *et al.*, 2010; Wrangham, 2013; Domínguez-Rodrigo e Pickering, 2017). Nonostante esistano ancora molte incertezze riguardo alla preponderanza della saprofagia o della caccia attiva, specialmente fra 2,6 e 1,8 milioni di anni fa, è generalmente riconosciuto che 1,5-1,0 milioni di anni fa la caccia e il consumo di carne da grandi prede erano ormai comportamenti abituali del genere umano (Domínguez-Rodrigo e Pickering, 2017).

Il maggior consumo di carne fornì elevati guadagni calorici ed importanti elementi nutrizionali come proteine, vitamine, grassi e minerali, ovvero i substrati che permisero l'espansione del cervello e con essa molti sviluppi comportamentali e sociali, come la caccia e la difesa collettive e l'apprendimento sociale. Tuttavia l'incorporazione nella dieta di grandi quantità di carne fu impedita fino all'introduzione della cottura dei cibi (Luca *et al.*, 2010; James *et al.*, 2019; Palma-Morales *et al.*, 2022).

In confronto agli altri Primati, l'inclusione nella dieta di carne e altri cibi ricchi di proteine provenienti da grandi animali è sicuramente una specialità degli esseri umani, come suggerito anche dalle varianti di apolipoproteine adattate alla carne e dalla necessità di ottenere la vitamina B12 da fonti di cibo animali. Tuttavia, il fatto che nella nostra dieta la carne possa mancare e che anzi troppa sia dannosa smentisce l'ipotesi di un forte adattamento al consumo di carne (Wrangham, 2013).

Il raffreddamento delle temperature globali intorno a 2,8 milioni di anni fa determinò la comparsa di ambienti di savana dal clima secco in Africa orientale, con importanti effetti sulle risorse di cibo e sui comportamenti alimentari. Fra 3 e 2 milioni di anni fa, dal genere *Australopithecus* si evolvettero i primi rappresentanti del genere *Homo*, vale a dire *Homo rudolfensis* e *Homo habilis* (Alt *et al.*, 2022). L'aumento delle richieste energetiche associato all'evoluzione del genere umano fu accompagnato da una riduzione della capacità masticatoria e digerente, bilanciata da un ampliamento dello spettro alimentare e in particolare da un crescente consumo di carne (Alt *et al.*, 2022). Le dimensioni del cervello sono cresciute di oltre il triplo e l'intestino si è ridotto del 27% rispetto a quanto atteso dall'andamento degli altri Primati (Armelagos, 2014). Aiello e Wheeler (1995), in "The Expensive-Tissue Hypothesis", hanno proposto una forte correlazione tra la riduzione di dimensioni e costo metabolico del tratto gastrointestinale e il crescente tasso metabolico del cervello. La dieta di *Homo habilis* comprendeva ancora una parte importante di frutta, come testimoniato dai denti grandi, ma la presenza di segni di taglio su ossa animali fatti con strumenti di pietra indicano anche quantità crescenti di carne, associate al primo aumento di volume del cervello (Andrews e Johnson, 2020). Una dieta frugivora richiedeva un intestino piuttosto dispendioso in termini energetici, poiché la frutta e la verdura consumate dai nostri antenati erano dotate di rivestimenti alquanto duri rispetto a quelle

di oggi e spesso contenevano composti secondari problematici per la digestione. Inoltre, le fonti di proteine vegetali erano rappresentate da cereali non raffinati e legumi, ricchi di fibre insolubili e fattori antinutrizionali. Invece con l'introduzione della carne, più digeribile dei prodotti vegetali, dimensioni e lunghezza dell'intestino cominciarono a diminuire e così anche le sue richieste metaboliche. Fu perciò possibile riallocare parte dell'energia a sostenere l'aumento di dimensioni del cervello, che in *Homo habilis* crebbe del 30-40% (Andrews e Johnson, 2020; Palma-Morales *et al.*, 2022).

L'aumento delle dimensioni del cervello fu dunque reso possibile dall'adozione di una dieta di qualità elevata, caratterizzata da un minor contenuto di fibre e lignina e da un maggior consumo di cibi ad alta densità con elevato contenuto energetico: carne, semi, tuberi, etc. (Armelagos, 2014; Hardy *et al.*, 2015; Dufour e Piperata, 2018). L'aumento delle dimensioni del corpo e del cervello favorì l'espansione degli esseri umani fuori dall'Africa a partire da 2 milioni di anni fa, primo fra tutti *Homo erectus*, che migrò con successo in Eurasia (Alt *et al.*, 2022).

1.4 Fuoco e cottura dei cibi

Con *Homo erectus*, comparso poco dopo 2 milioni di anni fa, le poche caratteristiche di scimmia antropomorfa ancora presenti in *Homo habilis* andarono perse per assumere tratti più simili a quelli dell'uomo moderno: allungamento delle gambe, accrescimento delle dimensioni corporee, diminuzione del dimorfismo sessuale, riduzione della dentatura, locomozione esclusivamente terrestre, maggior consumo di prodotti animali, riduzione dell'intestino e un ulteriore aumento del 40% delle dimensioni del cervello. Tutto ciò fu probabilmente reso possibile dall'utilizzo del fuoco e dalla cottura dei cibi (Hardy *et al.*, 2015; Andrews e Johnson, 2020).

La cottura dei cibi ha rappresentato un adattamento fondamentale nell'evoluzione umana, ma è ancora dubbio se sia stata il fattore determinante per i cambiamenti morfologici legati alla comparsa del genere *Homo* e associati al passaggio ad una dieta di alta qualità, a causa della scarsità o incertezza di prove tanto antiche di un uso abituale del fuoco (Dufour e Piperata, 2018). L'origine della cottura dei cibi è infatti dibattuta: sebbene secondo prove biologiche la cottura costituisca una pratica del genere umano da circa 2 milioni di anni e nonostante alcuni segnali di un uso sporadico del fuoco risalenti a 1,9-1,8 milioni di anni fa (Luca *et al.*, 2010; Wrangham, 2013; Palma-Morales *et al.*, 2022), le prove archeologiche certe di un uso controllato del fuoco (focolari) non vanno più indietro di 800.000 anni fa, solo tra 300.000 e 400.000 anni fa il fuoco è divenuto una componente importante della tecnologia umana e da circa 250.000 anni è stato utilizzato abitualmente per la lavorazione degli alimenti (Luca *et al.*, 2010; Armelagos, 2014; Palma-Morales *et al.*, 2022). È probabile che il fuoco servì dapprima come efficace mezzo di protezione dai predatori e solo secondariamente si scoprì che poteva essere utilizzato per cuocere cibi (Andrews e Johnson, 2020), ma se l'uso del fuoco e la pratica della cottura fossero antichi quanto alcuni autori ritengono, ne risulterebbe che i cambiamenti nella dieta ad essi associati abbiano giocato fin dal principio un ruolo importante nell'aumento delle dimensioni del cervello (Luca *et al.*, 2010; Hardy *et al.*, 2015). Esistono ancora dibattiti riguardo all'importanza relativa della carne e degli organi di riserva sotterranei ricchi d'amido nella rivoluzione alimentare che seguì la scoperta del fuoco. Quale che fosse il maggior componente nella

dieta, la cottura di entrambi dà origine a varie tossine, alle quali il nostro metabolismo ha dovuto adattarsi (Luca *et al.*, 2010).

L'introduzione della cottura aumentò la digeribilità dei cibi vegetali e animali ammorbidendoli, incrementò il valore nutrizionale e il guadagno calorico aumentando la biodisponibilità di energia e nutrienti, rese più sicuro il consumo di carne e pesce riducendo tossicità e patogenicità, rese edibili molti alimenti amidacei e migliorò in generale il gusto dei cibi (Hardy *et al.*, 2015; Andrews e Johnson, 2020; Palma-Morales *et al.*, 2022). Il controllo del fuoco e la cottura dei cibi costituiscono perciò degli importanti vantaggi adattativi che hanno favorito la riduzione della dentatura e l'evoluzione dell'intestino verso una capacità digestiva più veloce e adattata a cibi "predigeriti" ad alta densità, molti dei quali altrimenti risulterebbero non commestibili (Armelagos, 2014). Ne seguì un'ulteriore espansione del cervello alle spese dell'intestino in *Homo erectus* (Dufour e Piperata, 2018; Andrews e Johnson, 2020).

Il controllo del fuoco permise ad *Homo erectus* il completo passaggio all'habitat di savana, la formazione di consistenti gruppi sociali per la difesa dai predatori e la ricerca del cibo e non ultima la migrazione al di fuori dell'Africa. Non è un caso che *Homo erectus* sia stato il primo fra gli Ominini a espandersi con successo in Europa e Asia, in territori dal clima più freddo e in tempi piuttosto brevi, a partire da circa 1,8 milioni di anni fa (Andrews e Johnson, 2020). Tuttavia si pensa che l'uso del fuoco sia diventato una pratica quotidiana solo in *Homo neanderthalensis*, che lo utilizzava per riscaldare, cucinare e affumicare gli alimenti (Palma-Morales *et al.*, 2022).

Wrangham (2013) ritiene che ciò che più di ogni altra cosa rende unici gli esseri umani per quanto riguarda gli adattamenti alimentari sia proprio la lavorazione degli alimenti e in particolare la cottura. Nonostante le incertezze intorno al periodo in cui l'uomo iniziò a cuocere gli alimenti, quel che è più sicuro è che gli esseri umani contemporanei necessitano di cibo cucinato per sopravvivere (coloro che seguono una dieta crudista vanno frequentemente incontro a deperimento o a disfunzioni riproduttive). L'adattamento alla cottura dei cibi spiega la dentatura ridotta e poco specializzata e le minori dimensioni dell'intestino rispetto agli altri Primati, oltre che l'incredibile varietà di adattamenti alimentari nelle diverse regioni del mondo (Wrangham, 2013). Sappiamo che la cottura aumenta la digeribilità della carne e dei cibi amidacei, con un maggiore guadagno di energia, ed è probabile che per la maggior parte dei cibi vi sia una differenza nel numero di calorie per grammo di peso secco a seconda che siano crudi o cotti (Wrangham, 2013), ma le ricerche sperimentali in questo campo non sono numerose, con risultati talvolta contraddittori, e non vi è ancora sufficiente sicurezza sull'importanza della cottura nel migliorare la digeribilità di diversi tipi di alimenti e sul nostro completo adattamento ad essa ai fini della sopravvivenza (Dufour e Piperata, 2018). Inoltre, tenendo in considerazione i costi legati alla necessità di procurarsi combustibili per l'utilizzo del fuoco, se per cuocere alimenti amidacei il bilancio energetico resta comunque positivo, lo stesso non si può sempre dire per la carne (Palma-Morales *et al.*, 2022). La cottura dei cibi non ha influenzato però solo il bilancio energetico, ma anche i nostri sistemi di percezione del gusto, la tossicità o patogenicità dei cibi e l'evoluzione del microbioma intestinale (Wrangham, 2013; Amato *et al.*, 2019).

1.5 La dieta del Paleolitico

La dieta paleolitica o paleodieta è una moderna interpretazione della dieta degli uomini del Paleolitico e si propone di riprodurne le abitudini alimentari. Solitamente comprende frutta, noci, verdure, pesce, uova e carne magra, escludendo invece latticini, cereali, grano, legumi, sale aggiunto, zucchero, grassi raffinati e tutti i cibi processati comuni al giorno d'oggi (Challa *et al.*, 2023; Palma-Morales *et al.*, 2022). Questa definizione della dieta dei nostri antenati è controversa e non corrisponde del tutto alla realtà storica, come si vedrà più avanti.

Konner e Eaton (2010), riprendendo quanto affermato in precedenza (Eaton e Konner, 1985), sostengono che l'uomo contemporaneo è ancora geneticamente adattato alla dieta del Paleolitico, che i cambiamenti nello stile di vita e nella dieta determinati dal passaggio all'agricoltura e all'allevamento sono troppo recenti perché il nostro genoma possa essersi adattato ad essi e che questo rapido cambiamento delle nostre abitudini alimentari è fra le cause delle malattie croniche odierne. Infatti, la discrepanza tra la nostra evoluzione genetica e le diete comuni al giorno d'oggi, non più caratterizzate dalla varietà e dall'apporto nutritivo di un tempo, è alla base dell'ampia diffusione di malnutrizione e sovranutrizione (Dufour e Piperata, 2018; Challa *et al.*, 2023). Lo stile di vita e le abitudini alimentari dei cacciatori-raccoglitori del Paleolitico erano invece completamente adattati alle necessità fisiologiche del nostro organismo: seguivano una dieta equilibrata ricca di proteine e vitamine, il sistema muscoloscheletrico era ben sviluppato, vi era una minore incidenza di malattie infettive e zoonosi, erano praticamente assenti le malattie croniche non trasmissibili così comuni oggi (Alt *et al.*, 2022).

Nel corso della maggior parte della propria storia evolutiva, fino a 12.000-10.000 anni fa, gli esseri umani sono stati cacciatori-raccoglitori, completamente dipendenti dalla natura per il proprio sostentamento: la dieta era legata alle variazioni stagionali, alla disponibilità di risorse e alle condizioni climatiche (Andrews e Johnson, 2020; Alt *et al.*, 2022; Carlberg, 2023). La dieta paleolitica, diversamente da quanto viene spesso creduto, era prevalentemente a base vegetale, composta da cibi ricchi di nutrienti e fibre (Palma-Morales *et al.*, 2022). Era costituita per circa l'80% da alimenti di origine vegetale, come verdure a foglia verde, erbe dolci, noci, semi, tuberi, bacche, radici, frutta, orzo, legumi e fiori. Le piante consumate erano molto diverse da quelle mangiate oggi, molto più dure e fibrose; in seguito allo sviluppo di strumenti di pietra e soprattutto all'introduzione del fuoco, però, molti cibi vegetali furono lavorati e cucinati in modo da essere più facilmente masticabili e digeribili (Alt *et al.*, 2022; Palma-Morales *et al.*, 2022; Carlberg, 2023; Challa *et al.*, 2023). Il restante 20% era costituito da alimenti di origine animale, come carne e pesce. Fin dai tempi dei primi ominini venivano consumati grasso e proteine animali da carcasse abbandonate da altri predatori, ma con l'utilizzo del fuoco per la cottura il consumo di prodotti animali crebbe ulteriormente e, a partire da circa 780.000 anni fa, la dieta dei nostri antenati andò incontro ad un progressivo ampliamento della varietà alimentare (Armélagos, 2014; Andrews e Johnson, 2020; Alt *et al.*, 2022; Carlberg, 2023).

Ad esempio, sulla base dei rapporti di isotopi stabili e dei microresti vegetali estratti da calchi dentali, è stato possibile ricostruire la dieta degli uomini di Neanderthal e degli uomini moderni in Europa: *Homo neanderthalensis* consumava molte proteine animali provenienti da grandi erbivori, mentre *Homo sapiens* integrava i prodotti animali di origine terrestre con pesce d'acqua dolce e salata, ed entrambi includevano nella propria dieta un ampio spettro di cibi vegetali (Alt *et al.*, 2022). Erano parte della dieta paleolitica, in quanto importanti "cibi di riserva", anche insetti e miele d'api, ma non i latticini (Palma-Morales *et al.*, 2022; Challa

et al., 2023). Nel Paleolitico inferiore la carne proveniva da grandi prede, mentre dal Paleolitico medio e superiore, con *Homo neanderthalensis* e *Homo sapiens*, si cominciò a cacciare anche piccoli animali (Armelagos, 2014; Palma-Morales *et al.*, 2022). Le prede erano rappresentate da mammiferi, uccelli, pesci e frutti di mare (crostacei e molluschi), questi ultimi provenienti da acque dolci, inizialmente, e in alcune popolazioni anche da ambienti marini, soprattutto a partire dal Paleolitico medio, associato anche a maggiori distanze di foraggiamento e ad una caccia più attiva. Lo sfruttamento delle risorse acquatiche è infatti testimoniato a partire da circa 160.000-130.000 anni fa e solo dal Paleolitico superiore si ebbe un consumo regolare di risorse marine (Armelagos, 2014; Andrews e Johnson, 2020; Palma-Morales *et al.*, 2022; Challa *et al.*, 2023). Secondo alcuni autori le risorse alimentari acquatiche si rivelarono essenziali per l'aumento delle dimensioni del cervello, per via dell'abbondanza nella catena alimentare marina di DHA (acido docosaesaenoico), un acido grasso polinsaturo a catena lunga predominante nel tessuto nervoso e del quale apporti minimi nella dieta sono necessari per uno sviluppo ottimale del cervello (Hardy *et al.*, 2015; Dufour e Piperata, 2018).

La dieta paleolitica era anche caratterizzata dall'ingestione di batteri commensali: si ipotizza che la quantità di batteri non patogeni ma anzi salutari fosse un miliardo di volte superiore in confronto all'odierna dieta occidentale. Inoltre, la composizione del microbioma intestinale era differente rispetto ad oggi, in quanto influenzata dalle quantità di grassi, fibre, proteine e carboidrati presenti nella dieta (Armelagos, 2014; Amato *et al.*, 2019).

La lavorazione della farina, ottenuta ad esempio dall'orzo selvatico, è stata parte della cucina dei cacciatori-raccoglitori da almeno 30.000 anni fa (Armelagos, 2014; Challa *et al.*, 2023). *Homo sapiens* si serviva anche di tecniche di conservazione: essiccazione, disidratazione, congelamento, affumicatura, miscele di carne o grasso e fermentazione (Palma-Morales *et al.*, 2022). Infine, si ritiene che tutti i membri del genere *Homo* abbiano praticato cannibalismo (Andrews e Johnson, 2020).

Sono queste, dunque, le abitudini alimentari alle quali la biochimica del nostro corpo è in gran parte adattata e, in confronto alle diete contemporanee, la dieta del Paleolitico era molto più varia, composta da cibi di maggiore qualità e più sana. La densità energetica degli alimenti era relativamente bassa in confronto a oggi, con un basso contenuto di grassi e medio di fibre, senza zucchero e con poco sale, ma con capacità antiossidante e densità di micronutrienti elevate (Palma-Morales *et al.*, 2022; Carlberg, 2023; Challa *et al.*, 2023). Ciò però non significa che oggi dovremmo adottare una dieta che replica esattamente quella dei nostri antenati. Definire in modo esatto la dieta paleolitica potrebbe essere alquanto difficile, se non impossibile. Spesso vengono prese a modello popolazioni conosciute e studiate di cacciatori-raccoglitori (oggi circa una dozzina di tribù in diverse regioni del mondo), ma le conoscenze sulla loro dieta sono comunque limitate e parziali, senza contare che non rappresentano necessariamente un corrispettivo fedele degli uomini del Paleolitico (Dufour e Piperata, 2018; Challa *et al.*, 2023). Per di più, è verosimile che non sia mai esistita un'unica "dieta paleolitica", poiché le abitudini alimentari dei nostri antenati sono sempre state in continua evoluzione, estremamente flessibili e variegate. Ciò consentì agli esseri umani di espandersi a partire da circa 2 milioni di anni fa al di fuori dell'Africa e di adattarsi a numerosi habitat e a diverse condizioni climatiche (Dufour e Piperata, 2018; Alt *et al.*, 2022).

La storia dell'uomo nel corso del Paleolitico è stata comunque caratterizzata da una certa insicurezza per quanto riguarda le risorse alimentari, la cui disponibilità era strettamente

legata al successo della caccia o raccolta di cibo e alla variabilità o avversità dei fattori ambientali e climatici. Le carenze alimentari erano una costante e i nostri antenati erano costretti a cambiare frequentemente condizioni di vita e strategie alimentari. Nel Paleolitico gli esseri umani conducevano una vita non sedentaria caratterizzata da molta attività fisica e la densità demografica è sempre rimasta bassa. Le popolazioni umane poterono cominciare a crescere solo con l'avvento dell'economia produttiva, ovvero grazie alla rivoluzione agricola (Alt *et al.*, 2022).

1.5.1 Conseguenze sulla morfologia cranica

Le caratteristiche dei denti (dimensione, forma, numero, posizione) e delle mascelle dell'uomo moderno sono il frutto della nostra storia evolutiva e dell'adattamento a importanti funzioni come la masticazione e il linguaggio. Lo smalto e la dentina dei denti sono i tessuti più resistenti e durevoli, pertanto nei resti fossili i denti sono meglio preservati delle ossa e di vitale importanza per ricostruire la storia evolutiva umana e la dieta dei nostri antenati. Il sistema masticatorio, composto da mascella, mandibola, denti, articolazione temporo-mandibolare e muscoli masticatori, ha subito profondi mutamenti nel corso dell'evoluzione umana (Emes *et al.*, 2011; Das *et al.*, 2018; Resham e Pakhmode, 2022).

L'evoluzione delle mascelle e del complesso masticatorio è associata a tratti tipici dell'uomo, quali l'habitat terrestre, la locomozione bipede, l'encefalizzazione, lo sviluppo del linguaggio e la masticazione dei cibi. L'uomo contemporaneo possiede mascelle più piccole e dimensioni dei denti inferiori rispetto alle grandi scimmie antropomorfe. Questa riduzione del sistema masticatorio prese avvio già nei primi Ominini ed è da attribuirsi soprattutto ai cambiamenti nelle abitudini alimentari. L'antenato comune alla linea evolutiva di esseri umani, scimpanzé e bonobo possedeva grandi incisivi procombenti, canini sessualmente dimorfici (sporgenti nei maschi), molari e premolari più piccoli in relazione agli altri denti. Da allora sono intervenuti molti cambiamenti morfologici nella dentatura e le principali caratteristiche di *Homo sapiens* oggi sono: l'assenza di prognatismo facciale, la forma a parabola di mascella e mandibola, l'aspetto delle cuspidi detto Y5, la perdita del diastema e le dimensioni simili di molari e incisivi. Inoltre, l'articolazione temporo-mandibolare è spostata in avanti, il piano oclusale è elicoidale ed è presente un mento sporgente, probabilmente dovuto alla riduzione dell'arcata dentale e della mandibola o secondo alcuni autori evolutosi come elemento di resistenza nei confronti delle forze biomeccaniche della masticazione. L'evoluzione delle mascelle e dei denti è stata ampiamente influenzata dagli alimenti mangiati e dalla lavorazione dei cibi tramite fuoco e strumenti. Il passaggio da una dieta di cibi grezzi e abrasivi a una dieta di cibi più morbidi portò a mascelle meno sporgenti, più piccole e gracili, a una riduzione della dentatura, a canini non più sporgenti e ad un viso più piccolo. La cottura dei cibi consentì a mascelle e denti di abbandonare gli adattamenti volti a masticare carne e cibi duri non lavorati: la perdita della necessità di potenti capacità masticatorie portò infatti alla progressiva riduzione di mandibole, canini e muscoli masticatori (Emes *et al.*, 2011; Das *et al.*, 2018; Resham e Pakhmode, 2022).

Ne consegue che i denti del giudizio, o terzi molari, sono divenuti organi vestigiali, tanto da essere spesso compressi o bloccati nel loro sviluppo e da mancare addirittura in alcune persone. Si spiegano così pure i fenomeni di affollamento dentale e malocclusione, dovuti anche alla mancanza di sfregamento dei denti. Mentre i cibi duri, ruvidi, fibrosi e non lavorati propri della dieta dei nostri antenati provocavano sfregamento interprossimale e oclusale

dei denti, oggi invece la forza della masticazione non è tale da portare al movimento laterale dei denti e ad usura interprossimale (Emes *et al.*, 2011; Das *et al.*, 2018; Resham e Pakhmode, 2022). Emerge dunque che la conoscenza dell'evoluzione della morfologia cranica umana può giovare alla comprensione delle patologie dentali odierne.

CAPITOLO 2: Agricoltori e allevatori

2.1 La rivoluzione agricola

2.1.1 Dal Medio Oriente all'Europa

La fine dell'ultimo periodo glaciale segnò l'inizio della più grande rivoluzione economica, sociale e alimentare nella storia dell'uomo. Durante un periodo dai climi caldi e favorevoli intorno a 12-10.000 anni fa, furono stabiliti i primi insediamenti stabili e in diverse regioni del mondo iniziò la transizione da cacciatori-raccoglitori ad agricoltori-allevatori, a partire da centri in Asia, Europa, Sud America e Africa (Luca *et al.*, 2010; Andrews e Johnson, 2020; Alt *et al.*, 2022; Carlberg, 2023). La raccolta e la caccia del cibo offerto dalla natura cominciarono a essere sostituite da un'economia di tipo produttivo e da uno stile di vita sedentario. Le condizioni di vita del Paleolitico, che hanno caratterizzato il 99% della storia evolutiva umana, vennero progressivamente abbandonate. Inizialmente il nuovo stile di vita rimase limitato alla regione della Mezzaluna fertile in Medio Oriente e la sua diffusione giunse in seguito, tramite il trasferimento di idee e soprattutto in reazione ai cambiamenti climatici di 8200 anni fa. Il passaggio alla coltivazione e all'allevamento fu un processo molto lento, che durò diverse migliaia di anni, e portò a drastici cambiamenti sociali ed economici (Alt *et al.*, 2022).

I primi esperimenti di coltivazione erano basati su forme selvatiche di cereali, erbe e legumi. Fra le prime colture vi fu il fico, seguito da grano e orzo, i quali presentavano il vantaggio di essere difficilmente accessibili agli uccelli; con essi aumentò il contenuto di amido nella dieta. Dalle sementi naturali furono ottenuti molti cereali, tra cui il farro medio e il piccolo farro, ideali per i terreni aridi e poveri. Si diffusero così varietà ad elevato rendimento di farro e altri cereali. Le aree ottimali per la coltivazione erano le regioni montuose a bassa quota, dal clima mite in estate e piovoso in inverno. Da colture secondarie si svilupparono varie verdure, come carote, ravanelli, lattuga e erbe. Capre e pecore furono fra i primi animali domestici, contribuendo ad accrescere dimensioni e fertilità dei pascoli naturali (Andrews e Johnson, 2020; Alt *et al.*, 2022).

Intorno a 7700 anni fa, spinti dalle condizioni climatiche e dalla crescente densità demografica, gli agricoltori giunsero dal Vicino Oriente anche in Europa, portando con sé lo stile di vita agricolo. Si stabilirono nelle nuove regioni, convertendo così paesaggi naturali in terre coltivate. La diversità di suoli e territori probabilmente diede luogo a battute d'arresto e ad una lunga fase di apprendimento in Europa centrale (Alt *et al.*, 2022).

In quest'area le principali fonti di carboidrati erano rappresentate dal farro medio e piccolo e in misura minore dall'orzo. I cereali decorticati venivano macinati e la farina era utilizzata per preparare il pane, un'attività testimoniata dalla scoperta dei forni, e così a porridge e focacce si aggiunsero pani e paste. Erano poi consumati lenticchie e piselli, soprattutto come cibi secchi, e semi di lino e papavero, ricchi di grassi. Bovini, pecore, capre e maiali

erano già domesticati all'arrivo in Europa centrale, con tecniche di allevamento variabili da regione a regione (Alt *et al.*, 2022).

Le colture erano integrate da varie piante selvatiche, in particolare frutti, che fornivano nutrienti e vitamine: nocciole, ghiande, fagge, mele, pere, bacche, prugne, lamponi. Si pensa che l'apporto calorico provenisse per il 45% da piante coltivate, per il 30% da piante selvatiche e per il 25% da prodotti animali (carne, pesce e latte). La sopravvivenza durante i mesi invernali era garantita da riserve di cereali, frutta secca e carne ben conservati e in caso di perdite del raccolto, piuttosto frequenti, si ricorreva alla raccolta di piante selvatiche o ad un maggior consumo di carne; la caccia era infatti ancora importante nei periodi di deterioramento climatico. Il continuo aumento del consumo di proteine animali osservato in Europa centrale è però da attribuire soprattutto ai latticini (Alt *et al.*, 2022).

2.1.2 La dieta del Neolitico

La principale novità introdotta dalla rivoluzione neolitica, o prima rivoluzione agricola, è rappresentata dallo sfruttamento di piante e animali domesticati (Fig. 3). Inoltre, il sale venne usato per la conservazione dei cibi e si cominciò ad utilizzare lo zucchero (Carlberg, 2023).

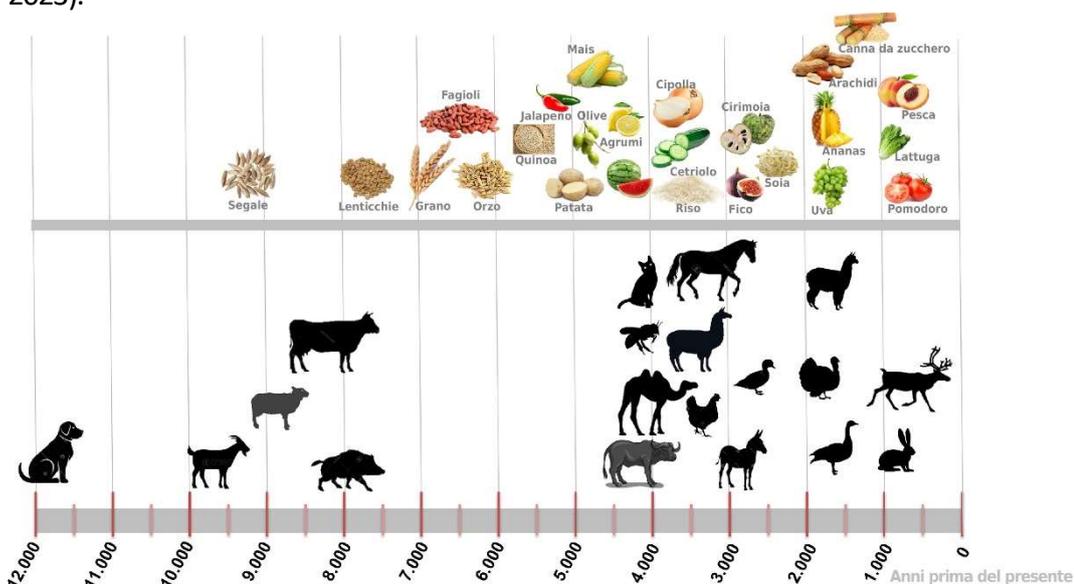


Figura 3 – Cronologia della domesticazione di piante e animali (modificato da Palma-Morales *et al.*, 2022).

La domesticazione del bestiame (mucche, capre, pecore, maiali, cavalli, etc.) accrebbe la disponibilità di carne e latte e fornì così molti benefici all'uomo, migliorando l'apporto energetico, il sistema immunitario, la crescita e lo sviluppo. Nel corso del Neolitico aumentò progressivamente il consumo di latticini, dapprima consumati nei periodi di carenza di cibo e in seguito anche in forma di yogurt, formaggio e burro. Nel frattempo, in diverse regioni del mondo si svilupparono la coltivazione e la domesticazione di ortaggi differenti (Fig. 4): grano e orzo in Medio Oriente, riso e soia in Cina, mais e fagioli in Mesoamerica, sorgo e caffè in Africa, canna da zucchero e banana in Nuova Guinea. Il consumo di miele è testimoniato fin dalle prime comunità agricole, intorno a 9000 anni fa in Anatolia, Europa e Nord Africa, e dal Neolitico in poi il miele ha sempre costituito una risorsa alimentare importante. In seguito alla domesticazione di specie commestibili furono anche scoperti,

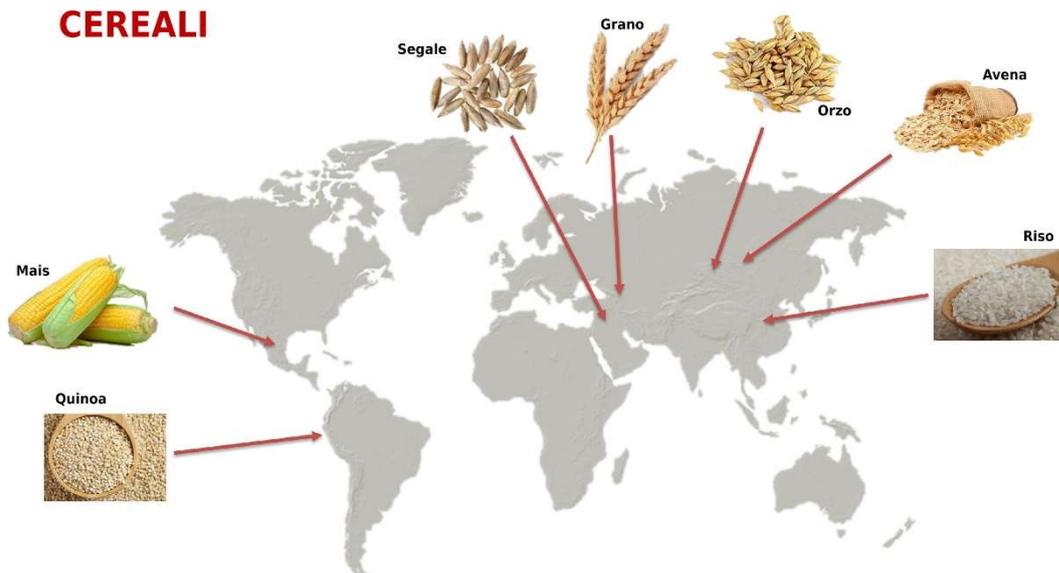


Figura 4 – Origine della raccolta di diversi cereali (modificato da Palma-Morales *et al.*, 2022).

probabilmente per caso, nuovi prodotti, come pane, vino, birra e formaggio (Palma-Morales *et al.*, 2022).

Le testimonianze di coltivazioni, scorte di cibo e rifiuti provenienti da siti archeologici sono le maggiori fonti di informazione sulla dieta del Neolitico: resti di cereali, legumi e verdure, oltre che scarti della macellazione di animali. In seguito aumentò la diversità e la varietà degli strumenti e dei materiali impiegati, i quali forniscono informazioni su produzione, lavorazione e consumo dei cibi (Alt *et al.*, 2022). Alla nostra conoscenza sui cambiamenti alimentari intervenuti durante il Neolitico hanno contribuito di recente anche alcuni nuovi approcci. Il primo è rappresentato dall'interpretazione bioculturale della variazione delle condizioni di salute nelle popolazioni umane, il cui declino potrebbe essere dovuto all'aumento della densità demografica e a cambiamenti biologici e socioculturali più che alla dieta in senso stretto, come spesso si suggerisce. Il secondo si serve dell'analisi degli isotopi stabili per ricostruire i cambiamenti alimentari intervenuti in diverse regioni: spesso la transizione fu alquanto graduale e per lungo tempo all'agricoltura e all'allevamento si affiancarono ancora la raccolta di piante selvatiche, la caccia di animali e la pesca di risorse marine. Il terzo è costituito dalle prove di adattamenti genetici ai nuovi cibi domesticati, come le duplicazioni dei geni dell'amilasi e la persistenza della lattasi (Dufour e Piperata, 2018). Inoltre, l'adozione della nuova dieta basata sul sistema agricolo determinò forti cambiamenti nella composizione batterica del microbiota orale e del microbioma intestinale (Dufour e Piperata, 2018; Amato *et al.*, 2019).

2.1.3 Conseguenze: vantaggi e svantaggi

La rivoluzione agricola ebbe sicuramente numerosi vantaggi. Le fonti di sostentamento relativamente stabili e i rendimenti più elevati garantirono una certa indipendenza dalla natura e promossero lo sviluppo di una struttura sociale diversificata e dinamica (Andrews e Johnson, 2020; Alt *et al.*, 2022). Un'altra fondamentale innovazione fu l'impiego della selezione artificiale sulle nuove colture. Prima della rivoluzione agricola i cibi non avevano la stessa densità di macronutrienti, micronutrienti e non nutrienti che hanno oggi. Le verdure erano mal digerite e contenevano quantità minori di carboidrati e zuccheri. L'intervento

umano ha però plasmato il genoma delle colture per ottenere nuove caratteristiche: maggior numero di raccolti, frutti più grandi e variegati e così via. Esempi di colture che sono state soggette a selezione artificiale sono la pannocchia, il pomodoro, la carota e la mela. Sono state ottenute più di 60 varietà di granturco, con pannocchie fino a quattro volte più grandi rispetto alla pianta originale. Le dimensioni del pomodoro sono cresciute di ben cento volte e oggi esistono varietà di colore, sapore e consistenza diversi. La radice della carota, il cui colore in origine andava dal giallo al viola, è stata selezionata per un maggiore accumulo di carotenoidi. La domesticazione delle mele ha portato a frutti più grandi, dolci e sodi, adattati a diversi ambienti e con geni selezionati per la resistenza a malattie e stress abiotici. I cibi non domesticati di cui si nutrivano i nostri antenati avevano inoltre un alto contenuto di xenobiotici, responsabili di alterazioni del pattern di metilazione e della composizione del microbioma e a loro volta modificati dal nostro metabolismo, come arsenico, idrocarburi policiclici aromatici, metalli pesanti e deossinivalenolo (Palma-Morales *et al.*, 2022).

Tuttavia, la rivoluzione agricola ebbe anche molti svantaggi: la mancanza di un completo adattamento genetico alle nuove abitudini alimentari, la mobilità limitata e lo stile di vita sedentario, le inevitabili conseguenze sulla salute e sulla mortalità (Alt *et al.*, 2022). Numerosi studi confermano che i cambiamenti della dieta seguiti alla domesticazione di piante e animali nel Neolitico sono associati ad una riduzione della robustezza scheletrica, della statura adulta e dell'igiene orale e hanno avuto in generale un impatto negativo sulla salute umana (Dufour e Piperata, 2018; Amato *et al.*, 2019): non solo si diffusero numerose patologie legate alla produzione primaria del cibo, ma comparvero anche alcune malattie nutrizionali, come disturbi metabolici e intolleranze alimentari, e le prime malattie croniche non trasmissibili. Aumentò significativamente la diffusione di malattie infettive, come tubercolosi, peste, epatite B, vaiolo, morbillo, malaria, tifo, brucellosi, salmonellosi, febbre gialla, malattia del sonno, febbre tifoide, colera e varie infezioni parassitarie. Le cause furono l'indebolimento del sistema immunitario per via di diete squilibrate povere di micronutrienti, lo stretto contatto con gli animali allevati (spesso vettori di zoonosi), la scarsa igiene unita alla mancanza di sistemi fognari e infine il maggior rischio d'infezione legato alle crescenti dimensioni delle popolazioni sedentarie (Armelagos, 2014; Amato *et al.*, 2019; Alt *et al.*, 2022; Carlberg, 2023).

Nonostante la carenza di risorse alimentari adeguate e la diffusione di malattie infettive, le migliori condizioni di approvvigionamento alimentare e la dieta più ricca di calorie determinarono comunque una maggiore fertilità e una crescita esponenziale della popolazione umana, che quintuplicò a partire da soli cinque milioni all'inizio del Neolitico (Armelagos, 2014; Alt *et al.*, 2022; Carlberg, 2023).

La produzione di cibo in eccedenza e i sistemi di stoccaggio non impedirono carenze nutrizionali significative, a causa della riduzione della varietà alimentare e dell'affidamento a una scelta limitata di piante domestiche, soggette talora a moria e siccità. La diversità di piante consumate cominciò infatti a declinare dal Neolitico in poi, in favore di poche varietà più resistenti e dalle rese più elevate. Il nuovo modello agricolo si tradusse in un'economia di stoccaggio basata su un numero alquanto ridotto di risorse alimentari, il che si rivelava rischioso nei periodi di crisi (Luca *et al.*, 2010; Armelagos, 2014; Alt *et al.*, 2022). La specializzazione su una o poche colture (miglio, riso, grano, mais) inevitabilmente ridusse le risorse nutritive disponibili, favorendo un maggiore impatto delle malattie infettive e una riduzione della diversità del microbioma umano. Il ritardo o l'interruzione della crescita e

l'aggravamento del quadro patologico ebbero anche un impatto negativo sull'aspettativa di vita (Armelagos, 2014; Alt *et al.*, 2022).

Gli effetti del modello agricolo sulla riduzione della biodiversità e della varietà alimentare sono evidenti anche oggi. Insieme agli esseri umani, gli animali allevati costituiscono il 90% della biomassa totale dei mammiferi. Delle 5000 specie di piante che sono state usate dall'uomo come cibo, solo il 3%, circa 150, è diventato parte del commercio mondiale. Il 60% delle calorie e il 56% delle proteine vegetali provengono da grano, riso e mais (Armelagos, 2014).

Inoltre, nelle diete caratteristiche delle economie agricole il 50-70% delle calorie proviene solamente dall'amido e in generale la disponibilità calorica eccede di gran lunga le richieste energetiche dell'individuo. La dieta del Paleolitico era più ricca di carne e più povera di carboidrati, pertanto nei nostri antenati cacciatori-raccoglitori la selezione per una maggiore efficienza metabolica ha favorito l'insulino-resistenza. Questa condizione è però all'origine di patologie contemporanee come il diabete di tipo 2 (Luca *et al.*, 2010). L'elevato consumo di carboidrati, specialmente da cereali amidacei, favorì anche un aumento di carie e parodontopatie (Alt *et al.*, 2022).

2.1.4 Dall'età della pietra all'età moderna

Il nuovo stile di vita diffusosi dopo l'introduzione dell'agricoltura era caratterizzato dalla suddivisione del lavoro e dall'accumulo di risorse, cui si accompagnarono la progressiva dispersione delle popolazioni umane a livello globale e importanti cambiamenti sociali: crebbero sempre più le disuguaglianze sociali e le differenze di classe (Armelagos, 2014; Alt *et al.*, 2022).

Ebbe inizio il processo di urbanizzazione, con la presenza di pochi grandi insediamenti già al principio dell'Olocene, e dal IV millennio a.C. grandi città sorsero in Mesopotamia, Egitto e Cina. Con l'aumento della densità insediativa, gli esseri umani dovettero affrontare anche nuove sfide: carenza d'acqua, formazione di steppa, inondazioni, perdite di raccolto, mancanza di cibo e carestie. Nacquero e via via si intensificarono varie pressioni economiche e sociali: l'aumento della densità demografica, la crescente gerarchizzazione sociale, l'accesso controllato alle risorse naturali, l'impatto delle attività umane sulla natura e l'insorgenza di conflitti armati. Condizioni di approvvigionamento precarie, crisi alimentari e conseguenti violenze costituiscono delle minacce costanti in molte regioni del mondo ancora oggi (Alt *et al.*, 2022).

Attraverso l'analisi degli isotopi stabili di carbonio e azoto è stato possibile studiare e ricostruire le abitudini alimentari attraverso varie fasi culturali dal Neolitico al Medioevo, in particolare in Eurasia. Già le comunità di pescatori, cacciatori e raccoglitori al principio dell'Olocene presentavano notevoli differenze nelle usanze funebri, indice di una differenziazione sociale, ma in seguito alla diffusione dello stile di vita agricolo nel corso del Neolitico si consolidarono la differenziazione materiale e sociale, la distribuzione ineguale delle risorse e la formazione di posizioni di potere, fenomeni che si intensificarono ulteriormente con i cambiamenti delle condizioni economiche e sociali seguiti allo sviluppo della metallurgia (Alt *et al.*, 2022).

Durante le età dei metalli aumentò anche la varietà dei cereali utilizzati, con l'introduzione di avena e miglio, e fra le nuove colture la più importante fu quella dei fagioli. In generale aumentò il consumo di legumi, di pari passo con la crescita della popolazione. Con l'avvento dell'età del bronzo emersero le prime élite, caratterizzate fra le altre cose dal consumo di

proteine di alta qualità. Di lì in avanti, le società furono sempre organizzate sulla base della distinzione fra le classi alte, con accesso ad ogni risorsa alimentare, e la popolazione povera, caratterizzata da una dieta ipoproteica di cereali e verdure. Alla fine dell'età del ferro sorse un fiorente commercio con il mondo greco e romano, che tuttavia interessò solamente la dieta di quel 10% della popolazione che apparteneva alle classi ricche. Indubbiamente, almeno fino all'epoca moderna l'accesso ad una dieta bilanciata fu fortemente legato alla propria posizione sociale (Alt *et al.*, 2022).

Nel Medioevo, ad esempio, la suddivisione della società in nobiltà, clero e terzo stato (borghesi e contadini) era associata a differenze significative nel consumo dei diversi tipi di carne, pesce e cereali. Nel contesto del sistema feudale, la caccia divenne un privilegio riservato ai nobili. Per quanto riguarda le classi sociali più povere, ovvero gran parte della popolazione, durante il Medioevo e fino all'introduzione della patata nel XVII secolo i cereali impiegati per il pane come segale e grano costituivano il 60% della dieta e le perdite di raccolto difficilmente potevano essere compensate, con frequenti carestie dettate dalle variazioni climatiche e malnutrizione diffusa: assieme al propagarsi di malattie infettive ed epidemie, la fame contribuì a mantenere elevati i tassi di mortalità. Questa rigida suddivisione dell'ordine sociale e dell'accesso ai beni alimentari cominciò veramente a cambiare solo con l'avvento dell'era industriale (Alt *et al.*, 2022).

2.2 Adattamenti alimentari

2.2.1 Tolleranza al lattosio

Uno dei più importanti adattamenti genetici indotti da cambiamenti alimentari è la persistenza della lattasi, ovvero la capacità di digerire il lattosio anche durante la vita adulta (Carlberg, 2023). Il lattosio, uno zucchero disaccaride contenuto nel latte, costituisce la principale fonte di energia per i mammiferi neonati e viene digerito dall'enzima intestinale lattasi-florizina idrolasi (LPH) a galattosio e glucosio (Luca *et al.*, 2010; Ségurel e Bon, 2017; Carlberg, 2023). Tutti i mammiferi non umani perdono la capacità di digerire il lattosio poco dopo lo svezzamento a causa di una forte riduzione dell'espressione del gene LCT e di conseguenza dell'attività dell'enzima lattasi (Luca *et al.*, 2010; Armelagos, 2014; Ségurel e Bon, 2017). Il consumo di lattosio da parte di individui con espressione ridotta della lattasi provoca infatti vari sintomi intestinali; viene così evitata la competizione per il latte materno tra i figli più grandi e quelli appena nati (Ségurel e Bon, 2017; James *et al.*, 2019; Carlberg, 2023).

Tuttavia, in seguito alla domesticazione di bovini, pecore e capre tra 9000 e 7500 anni fa (James *et al.*, 2019), alcune popolazioni di Europa, Africa e Medio Oriente hanno sviluppato la capacità di digerire il lattosio anche dopo l'infanzia (Luca *et al.*, 2010; Alt *et al.*, 2022; Palma-Morales *et al.*, 2022), un fenotipo detto appunto persistenza della lattasi e presente in circa un terzo degli esseri umani (Ségurel e Bon, 2017). Tale adattamento è molto diffuso in Europa (in generale nelle popolazioni di origine europea) e in alcune regioni dell'Africa, come Kenya e Malawi (Ségurel e Bon, 2017; Palma-Morales *et al.*, 2022), ma è praticamente assente (< 10%) nel Sud-est asiatico e in gran parte dell'Africa (James *et al.*, 2019; Alt *et al.*, 2022; Carlberg, 2023), cosicché il 70% della popolazione mondiale risulta intollerante al lattosio (Armelagos, 2014). I ricercatori hanno trovato differenze significative sia nelle frequenze degli aplotipi sia nell'espressione fenotipica tra differenti gruppi etnici da Kenya,

Sudan e Tanzania, sulla base della loro dipendenza storica dai latticini (Dufour e Piperata, 2018). La persistenza della lattasi è comune solo nelle popolazioni con una lunga storia di pastorizia e produzione di latte, sebbene sia influenzata anche da fattori culturali, nutrizionali e ambientali, ed è determinata da meccanismi genetici differenti tra diverse popolazioni dell’Africa e tra africani ed europei (Luca *et al.*, 2010; Armelagos, 2014; Ségurel e Bon, 2017; James *et al.*, 2019). La persistenza della lattasi ha infatti una base genetica ed è ereditata come un tratto dominante (Luca *et al.*, 2010; Ségurel e Bon, 2017). È dovuta ad alcune varianti a singolo nucleotide (SNV) nei siti di legame per fattori di trascrizione all’interno delle regioni enhancer a monte del sito d’inizio della trascrizione del gene LCT (Carlberg, 2023). La variante responsabile della persistenza della lattasi negli europei è l’allele rs4988235, caratterizzato dalla sostituzione di una coppia di basi “CC” con “CT” o “TT” (Ségurel e Bon, 2017; Palma-Morales *et al.*, 2022). In seguito sono state scoperte ulteriori varianti coinvolte nella persistenza della lattasi in popolazioni dell’Africa e del Medio Oriente. La maggior parte delle varianti identificate sono associate a valori significativi di EHH (extended haplotype homozygosity), forti segnali di selezione naturale (Luca *et al.*, 2010; Ségurel e Bon, 2017). Sussistono però molte incertezze su quale sia l’età di ciascuna mutazione (Luca *et al.*, 2010; Ségurel e Bon, 2017; James *et al.*, 2019; Carlberg, 2023).

Il latte non solo è un alimento di elevata qualità biologica e nutrizionale, fonte di carboidrati, grassi e calcio, ma fornisce anche anticorpi protettivi nei confronti di malattie infettive. Lo svezzamento e la perdita del contributo immunitario del latte materno provocano una maggiore esposizione alle malattie infettive, pertanto la persistenza della lattasi costituì un vantaggio cruciale in termini di sopravvivenza: il latte degli animali domestici rappresentava una risorsa alimentare affidabile, ricca di calorie e nutrienti, che garantiva tassi di sopravvivenza e di riproduzione più elevati. Per millenni i tassi di mortalità infantili sono stati estremamente alti, di conseguenza le mutazioni coinvolte nella persistenza della lattasi sono state sottoposte a forti pressioni selettive, raggiungendo frequenze elevate nelle popolazioni che hanno praticato l’allevamento del bestiame fin dal Neolitico (James *et al.*, 2019; Palma-Morales *et al.*, 2022; Carlberg, 2023). La persistenza della lattasi costituisce perciò un ottimo esempio di evoluzione convergente nelle popolazioni umane (Luca *et al.*, 2010; Ségurel e Bon, 2017; James *et al.*, 2019).

2.2.2 Digestione dell’amido

Un importante componente della dieta umana è sicuramente l’amido, un polisaccaride vegetale composto da due polimeri, amilosio e amilopectina; è presente in cereali, semi, bulbi, rizomi e tuberi, come le patate (Wrangham, 2013; Hardy *et al.*, 2015; Carlberg, 2023). Secondo alcuni autori i tuberi amidacei hanno rappresentato una risorsa alimentare chiave nelle prime fasi dell’evoluzione umana (Perry *et al.*, 2007; Palma-Morales *et al.*, 2022). L’ampio consumo di carboidrati nella storia del genere *Homo* è confermato dalla presenza di batteri adattati all’amido caratteristici del microbiota orale umano (Palma-Morales *et al.*, 2022). Oggi, più del 50% delle calorie a livello mondiale proviene dall’amido (Wrangham, 2013).

Nella digestione dell’amido gioca un ruolo chiave l’enzima amilasi, responsabile della sua idrolisi in molecole di glucosio (Andrews e Johnson, 2020; Palma-Morales *et al.*, 2022). La famiglia genica dell’amilasi è composta da AMY1A, AMY1B e AMY1C, espressi nelle ghiandole salivari, e da AMY2A e AMY2B, espressi nel pancreas (Hardy *et al.*, 2015; Carlberg,

2023). L'isoenzima salivare può perdurare nello stomaco e nell'intestino dopo la deglutizione, aumentando così l'attività enzimatica dell'amilasi pancreatica (Perry *et al.*, 2007; Luca *et al.*, 2010).

L'aumento del numero di copie dei geni ha solitamente conseguenze più svantaggiose che vantaggiose. I geni dell'amilasi costituiscono tuttavia un'eccezione, in quanto il numero di copie dei geni è assai variabile tra individui e tra popolazioni. In particolare, le deviazioni maggiori riguardano il gene AMY1, con la concentrazione dell'enzima nella saliva proporzionale al numero di copie (Hardy *et al.*, 2015; James *et al.*, 2019; Palma-Morales *et al.*, 2022). Gli esseri umani odierni hanno in media 16 copie del gene AMY1 all'interno del proprio genoma, cui consegue una maggiore secrezione di amilasi salivare. Ciò non solo migliora la digestione dei cibi amidacei e aumenta la percezione del dolce, ma contrasta anche alcuni effetti delle malattie intestinali (Perry *et al.*, 2007; James *et al.*, 2019; Carlberg, 2023).

Si ritiene che questo aumento del numero di copie del gene nella linea evolutiva umana sia avvenuto piuttosto recentemente, nel corso degli ultimi 200.000 anni. Con la rivoluzione agricola, intorno a 10.000 anni fa, l'introduzione di cereali come grano e orzo comportò un maggior consumo di amido. Sembra che la quantità crescente di amido nella dieta abbia esercitato una pressione selettiva sull'espressione dell'isoenzima salivare: fu probabilmente proprio in questo periodo che il gene AMY1 andò incontro a duplicazioni multiple, facilitando la digestione degli alimenti caratteristici delle comunità agricole (Perry *et al.*, 2007; Luca *et al.*, 2010; Andrews e Johnson, 2020; Palma-Morales *et al.*, 2022). Tuttavia, secondo altri autori l'evoluzione del cluster genico dell'amilasi è da attribuire alla maggiore disponibilità di amido digeribile determinata dal controllo del fuoco e dalla cottura dei cibi (Hardy *et al.*, 2015).

Vi sono prove di un aumento significativo del numero di copie del gene AMY1 nelle popolazioni storicamente dipendenti da alimenti ricchi d'amido (mais, miglio, riso, sorgo, tuberi e grano), ovvero i cacciatori-raccoglitori di ambienti aridi e soprattutto le società agricole: i giapponesi, gli europei e gli americani di origine europea, gli Hadza, etc. Il numero di copie del gene è invece rimasto basso nelle popolazioni caratterizzate da diete povere d'amido e più ricche di proteine animali, ovvero i cacciatori-raccoglitori delle foreste tropicali o del circolo polare e alcune popolazioni di pastori e allevatori, come gli Yakut e i Datog (Perry *et al.*, 2007; Dufour e Piperata, 2018; Palma-Morales *et al.*, 2022; Carlberg, 2023). Il diverso numero di copie dei geni dell'amilasi è anche associato a differenze a livello di microbioma intestinale (Amato *et al.*, 2019).

L'amplificazione del gene AMY1 costituisce quindi un esempio di selezione direzionale in risposta a cambiamenti alimentari, nella specie umana e non solo. Infatti, in seguito alla domesticazione del lupo circa 30-40.000 anni fa, il numero di copie dei geni dell'amilasi è aumentato anche nei cani, migliorando la digestione degli avanzi dei nostri cibi cucinati ricchi di amido (Hardy *et al.*, 2015; Carlberg, 2023).

2.2.3 Geni FADS

Nel corso della storia evolutiva umana, i geni FADS (fatty acid desaturase) sono stati più volte soggetti a pressioni selettive in risposta a cambiamenti della dieta. Gli enzimi codificati dai geni FADS1 e FADS2 sono coinvolti nella sintesi endogena degli acidi grassi omega-3 a catena lunga a partire da precursori a media catena presenti negli oli vegetali. Il bilancio metabolico tra gli acidi grassi omega-3 e altri tipi di acidi grassi è importante per lo sviluppo

cerebrale e la sintesi ormonale. Gli acidi grassi a catena lunga, come il DHA (acido docosaesaenoico) e l'acido arachidonico, sono infatti particolarmente abbondanti nel cervello. Le diete ricche di pesce caratteristiche delle popolazioni costiere hanno naturalmente un alto contenuto di acidi grassi polinsaturi a catena lunga. Invece, in quei gruppi etnici che da lungo tempo seguono diete povere di cibi animali, gli enzimi FADS hanno dovuto adattarsi ad una maggiore efficienza nella sintesi endogena. Per tale ragione, in diverse parti del mondo, varie popolazioni di Africa, Europa e Asia hanno sviluppato varianti dei geni FADS differenti sulla base della loro dieta tradizionale, ora potenziando ora riducendo l'attività sintetica degli enzimi FADS (Gross, 2017; James *et al.*, 2019).

Ad esempio, circa 84.000 anni fa comparve in Africa una variante in grado di migliorare la sintesi di acidi grassi omega-3 a catena lunga in assenza di abbondanti quantità di pesce nella dieta: tale allele si diffuse nelle popolazioni rimaste in Africa ma non in quelle migrate verso gli altri continenti. Ciò si riflette in una differenza nelle frequenze alleliche dei geni FADS tra gli americani di origine africana e quelli di origine europea (Gross, 2017).

Gli Inuit, che da migliaia di anni seguono una dieta basata principalmente su risorse marine, presentano varianti dei geni FADS risultanti in una scarsa sintesi endogena di omega-3, ovvero adattate ad una dieta ricca di pesce. Il ruolo dei geni FADS nel produrre precursori degli ormoni della crescita spiega inoltre la loro distribuzione del grasso corporeo e bassa statura. Al contrario, nelle popolazioni tradizionalmente vegetariane dell'India, il cui apporto di acidi grassi proviene esclusivamente da fonti di cibo vegetali, è stata scoperta una variante del gene FADS2, più attiva nella sintesi endogena di acidi grassi, con una frequenza allelica di circa 0,82 (contro 0,38 negli Stati Uniti). Segnali di pressioni selettive sul cosiddetto "gene vegetariano" sono stati osservati anche in altre parti dell'Asia e in Africa orientale (Gross, 2017).

Tramite eQTL (expression quantitative trait loci) e studi di associazione genome-wide, il genoma delle odierne popolazioni che abitano l'Europa è stato confrontato con i dati genomici relativi ai nostri antenati europei: sono stati identificati segnali di selezione direzionale su diverse varianti dei geni FADS prima e dopo l'introduzione dell'agricoltura. Nei cacciatori-raccoglitori, la cui dieta era caratterizzata da un maggior equilibrio tra i diversi tipi di acidi grassi, era favorito l'aplotipo associato alle varianti con minore attività enzimatica, mentre era selezionata negativamente la variante "vegetariana". Invece, con l'avvento dell'agricoltura e il passaggio ad una dieta più dipendente da alimenti vegetali, la selezione naturale operò favorendo la sintesi endogena di acidi grassi omega-3. Questo cambiamento fu più marcato in Europa meridionale, a causa del maggior consumo di pesce e latticini presso le popolazioni dell'Europa settentrionale (Gross, 2017).

La storia dell'evoluzione dei geni FADS verso adattamenti genetici differenti non è altro che un'ulteriore conferma della nostra capacità di adattamento a condizioni ambientali e alimentari estremamente variegata.

2.2.4 Consumo di alcol

Il consumo di alcol è un aspetto piuttosto antico della storia dell'uomo, che se ne è servito, oltre che come fonte incontaminata di liquidi, anche per scopi religiosi e medicinali. Oggi, tuttavia, nonostante alcuni benefici in termini di prevenzione contro malattie cardiovascolari e calcoli alla cistifellea, gli svantaggi dovuti al consumo di alcol sono considerati predominanti (James *et al.*, 2019).

Sebbene alcune prove indichino che l'adattamento degli esseri umani all'alcol ebbe inizio già prima del Neolitico, fu con l'introduzione dell'agricoltura che si diffusero la produzione e il consumo di bevande alcoliche fermentate. La produzione di birra cominciò intorno a 13.000 anni fa in Israele e vi sono prove della produzione di alcol in Cina 8000-7000 anni fa con diverse tecniche di fermentazione. Lo sfruttamento di questa risorsa ricca di energia fu però accompagnato da nuove pressioni selettive sugli enzimi che metabolizzano l'alcol, a causa del maggiore stress ossidativo legato alla produzione di ROS. Il cluster genico dell'alcol deidrogenasi è stato infatti soggetto a selezione direzionale in alcune popolazioni umane (James *et al.*, 2019; Palma-Morales *et al.*, 2022; Carlberg, 2023).

La tolleranza all'alcol è un carattere quantitativo determinato dalle interazioni tra molti geni e con l'ambiente. Negli esseri umani contemporanei, il metabolismo dell'alcol e di conseguenza la tolleranza alle bevande alcoliche variano significativamente, ad esempio, tra diverse popolazioni africane oppure tra europei ed asiatici (James *et al.*, 2019; Carlberg, 2023).

Nelle popolazioni dell'Asia orientale e della Polinesia, a causa di alcune mutazioni nei geni mitocondriali dell'acetaldeide deidrogenasi, si verifica un accumulo di acetaldeide che provoca vampate di calore e malessere nel bere alcolici. Questa alterazione dell'attività enzimatica è associata principalmente a cinque aplotipi caratterizzati da cinque polimorfismi a singolo nucleotide. La ridotta attività dell'acetaldeide deidrogenasi protegge contro l'alcolismo e i tumori gastrointestinali: è probabile che l'intolleranza all'alcol in queste popolazioni sia comparsa in risposta all'elevata incidenza dell'epatite (James *et al.*, 2019).

CAPITOLO 3: La rivoluzione industriale

La rivoluzione industriale ebbe inizio circa 250 anni fa, un tempo brevissimo se paragonato alla storia evolutiva dell'uomo, ma la rivoluzione alimentare che ne seguì, caratterizzata dalla produzione industriale del cibo, è paragonabile solo alla prima rivoluzione agricola al principio del Neolitico (Alt *et al.*, 2022; Carlberg, 2023).

A partire dalla seconda metà del XVIII secolo in Inghilterra si susseguirono molteplici innovazioni tecniche nella meccanica di precisione, nella produzione di utensili e nell'ingegneria meccanica. Le importazioni di materie prime crescevano e così anche lo sfruttamento del carbone come risorsa energetica e delle ferrovie come vie di trasporto. Inoltre, in Europa occidentale la resa delle colture e la disponibilità di beni alimentari erano già aumentate grazie a importanti innovazioni, come la rotazione delle colture, e a miglioramenti nelle coltivazioni e nell'allevamento. La popolazione prese perciò a crescere rapidamente e a spostarsi dalle campagne alle grandi città in cerca di lavoro nelle fabbriche (Alt *et al.*, 2022). Le innovazioni nella trasformazione agroalimentare e nella conservazione dei cibi determinarono un aumento della capacità di stoccaggio e l'introduzione di beni alimentari economici e durevoli. Si diffuse il consumo di cibi in scatola, caratterizzati da uno scarso contenuto di vitamine e dall'aggiunta di sostanze chimiche, e di vari cibi raffinati, come oli e cereali, che diminuirono il contenuto di fibre nella dieta in favore di maggiori quantità di zuccheri e grassi. In aggiunta a ciò, con l'utilizzo delle macchine e dei mezzi di trasporto diminuì sempre più l'attività fisica durante il lavoro quotidiano (Alt *et al.*, 2022; Carlberg, 2023).

Con il processo di globalizzazione e i conseguenti mutamenti dello stile di vita e delle condizioni sociali, le abitudini alimentari hanno continuato a cambiare. Oggi, la dieta della maggior parte delle persone è caratterizzata da un consumo ancora maggiore di zuccheri, sale e grassi, mentre sono diminuiti ulteriormente il contenuto medio di fibre e il consumo di alimenti in grado di attivare vie antiossidanti (Andrews e Johnson, 2020; Carlberg, 2023). Con l'industrializzazione del sistema alimentare la varietà dei cibi consumati si è ridotta significativamente: l'agricoltura industriale ha determinato la perdita del 75% della diversità genetica delle colture durante l'ultimo secolo. Ad esempio, mentre molte varietà di mais sono andate perse, il numero di prodotti derivati dal mais è invece cresciuto (Armelagos, 2014). Il carico glicemico della dieta è oggi più elevato che mai, grazie anche all'ampio utilizzo di prodotti come lo sciroppo di glucosio. Nel frattempo, le innovazioni in ambito di trasporti e computerizzazione hanno condotto ad un'ulteriore riduzione dell'attività fisica (Carlberg, 2023).

3.1 Globalizzazione e alimentazione

Nella seconda metà del XX secolo, venne importato in Europa tramite le catene di fast-food e supermercati quel modello alimentare nato negli Stati Uniti e definito "dieta occidentale", un termine appropriato fino a 50 anni fa, ma che oggi descrive la dieta di quasi tutti i paesi e le popolazioni al mondo. La dieta occidentale è caratterizzata da elevati consumi di alimenti preconfezionati, cereali raffinati, carne rossa, carne lavorata, bevande zuccherate, dolci, cibi fritti, burro e altri latticini ricchi di grasso (Alt *et al.*, 2022; Carlberg, 2023). Oggi fast-food e snack rappresentano una parte sempre maggiore della dieta quotidiana, soprattutto fra i più giovani. In questi cibi i componenti naturali sono ormai difficilmente riconoscibili. I nutrienti presenti negli alimenti vegetali non processati, invece, comprendono non solo carboidrati, proteine e grassi, ma anche composti secondari con funzioni protettive, come polifenoli, isoflavoni, carotenoidi e glucosinolati. I loro effetti benefici per la salute umana, come la prevenzione di molte malattie, sono determinati da vari fattori, quali la sinergia dei diversi componenti alimentari, l'equilibrio fra i singoli composti, i processi metabolici della digestione e l'attività biologica a livello cellulare (Alt *et al.*, 2022).

In confronto agli alimenti non processati, i cibi ultra-processati hanno uno scarso contenuto di nutrienti benefici, come fibre, vitamine, minerali e fitochimici. Sono invece ricchi di zuccheri e grassi, fornendo fino al 65% di energia in più rispetto ai cibi tradizionali. Il sistema alimentare industriale è capace di produrre enormi quantità di energia alimentare con un dispendio energetico minimo da parte degli esseri umani: la quantità di energia ricavata per ciascuna caloria spesa nella ricerca o produzione di cibo è all'incirca 9,6 calorie nei cacciatori-raccoglitori, 54 calorie nell'agricoltura tradizionale e 210 calorie in quella industriale (Armelagos, 2014).

Una parte crescente della popolazione ha quindi un bilancio energetico positivo: l'aumento dell'aspettativa di vita è associato in tutti i paesi ad un maggior numero di persone con indice di massa corporea troppo alto e pertanto il numero di persone sovrappeso o obese è in aumento. Questa transizione interessa ormai quasi tutti i paesi al mondo (Carlberg, 2023). Infatti, la recente "occidentalizzazione" di molte popolazioni è associata a cambiamenti nelle abitudini alimentari e nell'attività fisica. Gli studi sulla salute pubblica a livello nazionale riportano un maggior consumo di cibi ricchi di grassi saturi, colesterolo, zuccheri semplici e altri carboidrati processati a basso contenuto di fibre, oltre che ridotti

livelli di attività fisica. Anche la maggior parte degli studi antropologici su scala locale concordano con questi risultati: l'integrazione economica nel mercato globale porta ad un aumento delle persone in sovrappeso o obese. Tuttavia, esiste una certa variabilità per quanto riguarda gli effetti di questa transizione alimentare sulla salute: gli esiti differiscono in base alla popolazione considerata, all'età, al sesso e al reddito (Dufour e Piperata, 2018). Il consumo di cibi ultra-processati e la diffusione dell'obesità sono strettamente legati a fattori socioeconomici. Nei paesi a più alto reddito sono consumati più zuccheri e grassi aggiunti rispetto ai paesi a basso reddito. All'interno dei paesi più ricchi, poi, i consumatori con reddito più basso hanno diete di qualità peggiore in confronto ai consumatori con reddito alto. I cibi ad alto contenuto energetico ricchi di cereali, zuccheri e grassi raffinati solitamente sono poco costosi, hanno un buon sapore e sono facili e veloci da preparare. Al contrario, alimenti più nutrienti come carne magra, pesce, verdure e frutta fresche generalmente costano di più. Le diete ricche di cibi ad alta energia sono un ottimo modo per risparmiare soldi e tempo (in media il tempo dedicato alla preparazione dei pasti è meno di un'ora al giorno), ma hanno uno scarso contenuto di nutrienti e una minore capacità di saziare l'appetito, conducendo facilmente a sovralimentazione. Altri fattori economici che incidono sullo stile di vita influenzano di conseguenza anche le scelte alimentari: ad esempio, cattive condizioni e pesanti carichi di lavoro inducono a mangiare principalmente fuori casa e dunque ad una dieta di minore qualità nutrizionale (Armelagos, 2014).

Mentre nei paesi ad alto reddito una parte crescente della popolazione è in sovrappeso o obesa a causa della sovranutrizione diffusa, il numero di persone al mondo che ancora oggi soffrono la fame è all'incirca un miliardo e almeno il doppio sono coloro che affrontano condizioni di insicurezza alimentare (Armelagos, 2014). Secondo la definizione elaborata al World Food Summit nel 1996, "la sicurezza alimentare esiste quando tutte le persone, in ogni momento, hanno accesso fisico ed economico ad alimenti sufficienti, sicuri e nutrienti che garantiscano le loro necessità e preferenze alimentari per una vita attiva e sana" (FAO, 1996). Ogni anno quattro milioni di bambini muoiono prima di aver raggiunto un mese di vita: metà delle morti infantili nei paesi in via di sviluppo sono causate da malnutrizione, dovuta principalmente alla povertà. La sicurezza alimentare diventerà sempre più precaria negli anni a venire, a causa della forte crescita della domanda di cibo (Armelagos, 2014).

3.1.1 Conseguenze sulla salute umana

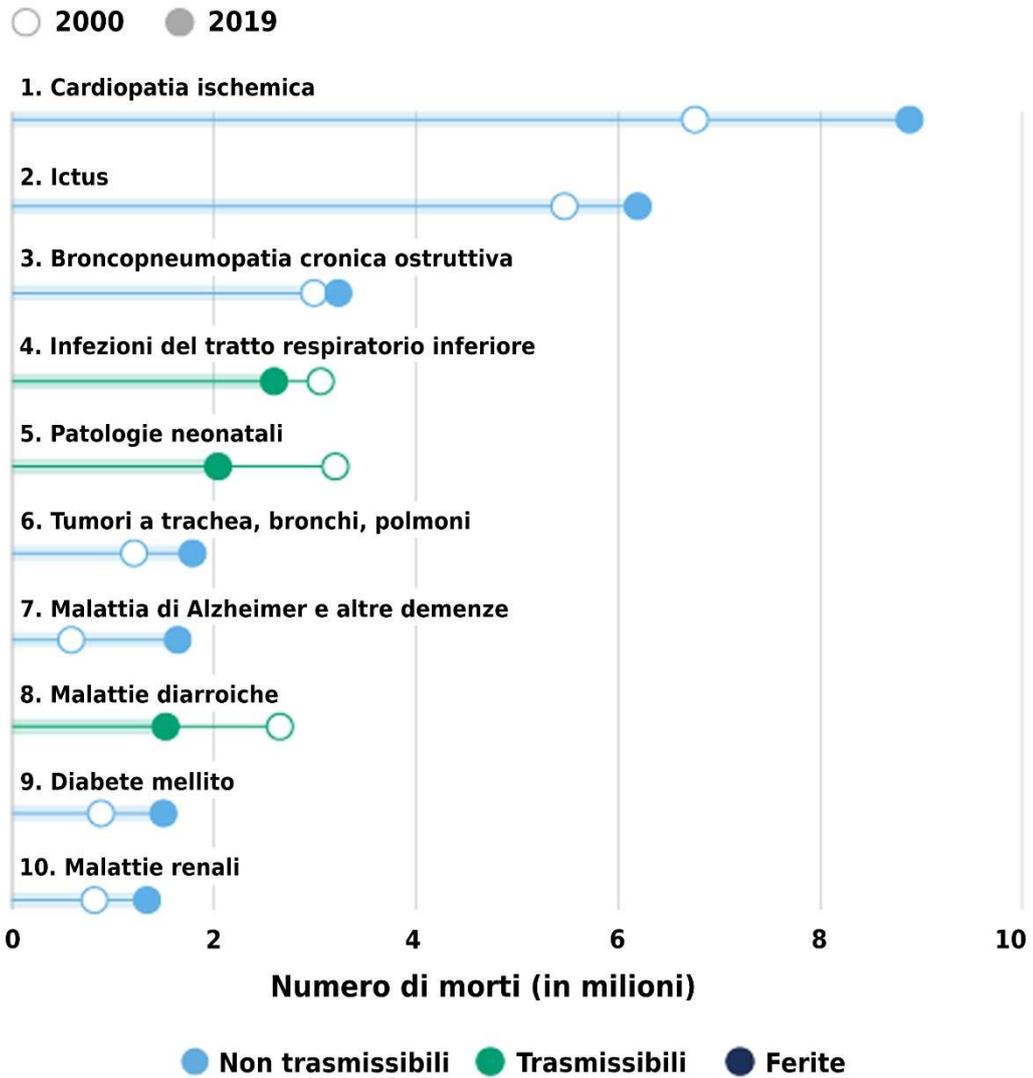
Nonostante l'enorme varietà e abbondanza di cibi disponibili, l'insicurezza dei consumatori resta elevata, a causa di allergie e patologie alimentari, scandali e nuove scoperte sui rischi associati all'alimentazione. Molti problemi di salute comuni al giorno d'oggi derivano dal consumo di cibi niente affatto benefici per il nostro apparato digerente. Usiamo solo una ridotta percentuale delle piante utilizzate dai nostri antenati, la cui dieta era composta per circa il 75% da cibi vegetali e per il restante 25% da cibi animali. Oggi questo rapporto è stato quasi invertito e non è affatto un bene: l'eccessivo consumo di carne e latte induce infiammazione cronica negli esseri umani e aumenta il rischio di cancro coloretale e tumore al seno. Inoltre, esiste una relazione tra il crescente consumo di prodotti animali e le pandemie contemporanee. Le conseguenze di questa transizione nutrizionale sono sovranutrizione, malnutrizione e denutrizione. Oggi uno dei maggiori fattori di rischio per la salute è proprio quello alimentare e ciò ha portato alla nascita di varie diete alternative, come vegetarianesimo e veganesimo (Alt *et al.*, 2022).

La riduzione della varietà alimentare, la produzione di cibi di scarsa qualità, la diminuzione del consumo di fibre e l'ampio utilizzo di additivi alimentari hanno contribuito ad accelerare la perdita di diversità del microbioma umano negli ultimi 100 anni: questo processo è associato ad un aumento dell'insorgenza di malattie autoimmuni, allergie e malattie croniche come obesità e diabete (Amato *et al.*, 2019). L'alimentazione influenza anche le interazioni tra il microbioma intestinale e i sistemi metabolico, immunitario e nervoso. I cambiamenti a livello di microbioma intestinale sono correlati all'insorgenza di malattie sia fisiche sia mentali ed hanno anche un impatto sulla nostra memoria, emotività e capacità di gestire lo stress. Ad esempio, la tipica dieta occidentale sembra avere un effetto negativo sulle capacità di apprendimento e memoria e ridurre il controllo dell'appetito, con un notevole aumento della sensazione di fame (Alt *et al.*, 2022). Il controllo dell'appetito determina vari aspetti delle abitudini alimentari, come la frequenza e il volume dei pasti, il loro contenuto energetico e la diversità dei cibi consumati (Luca *et al.*, 2010). I circuiti di controllo neuronali e ormonali coinvolti in questo processo sono evolutivamente adattati alla disponibilità ambientale di cibo e allo stile di vita dei nostri antenati: i geni codificanti per gli ormoni che coordinano fame e sazietà mostrano forti segnali di selezione verso un maggior consumo di cibo e un minor consumo di energia in risposta all'esaurimento delle scorte energetiche (Luca *et al.*, 2010; Carlberg, 2023). Perciò la fame è un istinto di base degli esseri umani come degli altri animali e contrasta fortemente con le strategie volte a ridurre l'obesità, come l'adozione di abitudini quotidiane che portino ad un bilancio energetico negativo (Carlberg, 2023).

Un altro importante fattore di rischio predominante nella società industrializzata contemporanea è la grave mancanza di attività fisica. Mentre i nostri antenati erano costretti a spendere quotidianamente considerevoli quantità di tempo ed energia nel procurarsi le risorse alimentari necessarie alla sopravvivenza, oggi invece non abbiamo più bisogno di muoverci per procurarci o trasportare i nostri beni di consumo; ne abbiamo però bisogno per poter essere in salute, dal momento che la nostra fisiologia è concepita per sostenere certi livelli di attività fisica (Alt *et al.*, 2022).

Il risultato più preoccupante dell'adattamento incompleto dell'uomo a questo stile di vita è rappresentato dall'incremento a livello mondiale dell'incidenza di malattie croniche non trasmissibili. Come la medicina evolucionistica ha evidenziato negli ultimi anni, le cause ultime di questa epidemia vanno ricercate nell'incompatibilità tra la nostra evoluzione biologica e lo stile di vita contemporaneo, caratterizzato da inattività fisica e diete squilibrate. Le malattie croniche non trasmissibili comprendono obesità, malattie cardiovascolari, diabete di tipo 2, malattie respiratorie croniche, vari tipi di tumori, depressione, demenza, malattie autoimmuni, allergie, intolleranze alimentari, molte patologie orali e altre malattie "da civilizzazione" (Alt *et al.*, 2022). Oggi costituiscono la prima causa di morte (Fig. 5), provocando, secondo i dati dell'OMS, il 74% delle morti ogni anno (WHO, 2022). E non interessano solo gli anziani: è in aumento il numero di persone giovani affette da tumore al colon e malattie autoimmuni, principalmente a causa del consumo di cibi altamente processati per svariati anni. L'insorgenza delle malattie croniche non trasmissibili è determinata da molteplici fattori: genetici, fisiologici, ambientali e legati allo stile di vita. Tuttavia, numerosi studi clinici hanno evidenziato la fondamentale importanza rivestita dalla dieta: ormai è ampiamente riconosciuto che l'alimentazione sia stata il fattore chiave nella comparsa e nella diffusione delle malattie legate all'odierno stile di vita (Alt *et al.*, 2022).

Principali cause di morte a livello globale



Fonte: WHO Global Health Estimates.

Figura 5 – Principali cause di morte a livello globale (modificato da WHO, 2020).

CONCLUSIONE

Gli adattamenti alimentari nel corso dell'evoluzione umana sono stati molteplici, da quelli anatomici a quelli metabolici, e spesso questi cambiamenti sono stati selezionati nel contesto di transizioni più ampie. Numerosi fattori ambientali e fisiologici hanno esercitato pressioni selettive che hanno dato luogo a vari adattamenti, tanto che le esigenze alimentari differiscono tra gruppi etnici diversi. Tuttavia, ciò che ci accomuna è lo stretto legame fra l'alimentazione e l'evoluzione culturale del genere umano, il quale è andato incontro ad una crescente indipendenza dalla natura sotto ogni punto di vista. Si stima che il numero di esseri umani vissuti nel pianeta Terra sino ad oggi sia all'incirca 117 miliardi, dei quali il 60% ha vissuto da cacciatori-raccoglitori e il 35% ha praticato l'agricoltura, con il restante 5% appartenente a società industriali (Alt *et al.*, 2022).

Nel corso del Paleolitico, lo sviluppo delle capacità tecniche e cognitive caratteristiche del genere umano fu accompagnato dall'adozione di una dieta di elevata qualità nutrizionale. Lo stile di vita dei nostri antenati cacciatori-raccoglitori era caratterizzato da notevoli richieste energetiche, mentre era frequente la carenza di risorse alimentari, in quanto la sussistenza dipendeva unicamente dalla raccolta di piante selvatiche e dalla caccia di animali terrestri e marini.

Con l'avvento del Neolitico e della rivoluzione agricola lo stile di vita delle popolazioni umane è cambiato radicalmente. Oltre ad un significativo aumento della densità demografica, la produzione primaria del cibo ha comportato profondi mutamenti dell'ambiente e una riduzione della varietà di piante e animali consumati, con conseguenti carenze nutrizionali. Nonostante la nostra biochimica sia ancora in gran parte adattata alla dieta paleolitica, alla rivoluzione neolitica sono seguiti importanti adattamenti genetici.

La rivoluzione industriale ha infine segnato il progressivo abbandono dello stile di vita agrario verso un modello di produzione industriale dei beni alimentari, associato ad un'ulteriore riduzione degli alimenti consumati. L'aumento sproporzionato della popolazione globale non è stato accompagnato da una risposta adeguata alla crescente domanda di cibo, cosicché milioni di persone al mondo soffrono fame e malnutrizione, mentre nei paesi più ricchi il cibo è in eccesso. Tuttavia, proprio nel mondo occidentale – ma anche in molte altre popolazioni che stanno vivendo questa transizione alimentare – è frequente la coesistenza di malnutrizione e sovranutrizione, a causa dell'abbondanza di cibi ultra-processati ricchi di grassi e zuccheri aggiunti in diete in realtà povere di fibre e micronutrienti. A causa degli effetti deleteri di questi alimenti pronti ed economici e al bilancio calorico positivo dovuto a stili di vita sedentari, stiamo vivendo una vera e propria epidemia di malattie "da civilizzazione".

Il nostro stile di vita è cambiato nel giro di pochissime generazioni più di quanto abbia mai fatto durante l'evoluzione umana; perciò, la nostra eredità genetica e le nostre predisposizioni biologiche non sono affatto adattate ai comportamenti e alle abitudini alimentari dettati dalla società contemporanea. L'uomo, come ogni altro essere vivente, non può prescindere dalle proprie origini e dal proprio passato. Lo stile di vita e lo sviluppo culturale della nostra specie dovranno inevitabilmente adattarsi alla nostra storia evolutiva.

BIBLIOGRAFIA

Aiello L. C., Wheeler P. (1995). "The Expensive-Tissue Hypothesis: The Brain and the Digestive System in Human and Primate Evolution". *Current Anthropology*, 36(2): 199–221.

Alt K. W., Al-Ahmad A., Woelber J. P. (2022). "Nutrition and Health in Human Evolution-Past to Present". *Nutrients*, 14(17): 3594.

Amato K. R., Jeyakumar T., Poinar H., Gros P. (2019). "Shifting Climates, Foods, and Diseases: The Human Microbiome through Evolution". *Bioessays*, 41(10): 1900034.

Andrews P., Johnson R. J. (2020). "Evolutionary basis for the human diet: consequences for human health". *Journal of Internal Medicine*, 287(3): 226-237.

Armelagos G. J. (2014). "Brain evolution, the determinates of food choice, and the omnivore's dilemma". *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, 54(10): 1330-1341.

Carlberg C. (2023). "Nutrigenomics in the context of evolution". *Redox Biology*, 62: 102656.

Challa H. J., Bandlamudi M., Uppaluri K. R. (2023). "Paleolithic Diet". *StatPearls* [Internet]: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK482457/>.

Das H., Motghare V., Singh M. (2018). "Human Evolution of the Teeth & Jaws: A Mouthful of History". *International Journal of Oral Health & Medical Research*, 5(4): 32-36.

Domínguez-Rodrigo M., Pickering T. R. (2017). "The meat of the matter: an evolutionary perspective on human carnivory". *Azania: Archaeological Research in Africa*, 52(1): 4-32.

Dufour D. L., Piperata B. A. (2018). "Reflections on nutrition in biological anthropology". *American Journal of Physical Anthropology*, 165(4): 855-864.

Eaton S. B., Konner M. (1985). "Paleolithic nutrition. A consideration of its nature and current implications". *The New England Journal of Medicine*, 312(5): 283-289.

Emes Y., Aybar B., Yalcin S. (2011). "On the Evolution of Human Jaws and Teeth: A Review". *Bulletin of the International Association for Paleodontology*, 5(1): 37-47.

FAO (1996). Report of the World Food Summit: Roma, 13–17 novembre 1996. <https://www.fao.org/3/w3613e/w3613e00.htm>.

Hardy K., Brand-Miller J., Brown K. D., Thomas M. G., Copeland L. (2015). "THE IMPORTANCE OF DIETARY CARBOHYDRATE IN HUMAN EVOLUTION". *The Quarterly Review of Biology*, 90(3): 251-268.

Gross M. (2017). "How our diet changed our evolution". *Current Biology*, 27(15): 731-733.

James W. P. T., Johnson R. J., Speakman J. R., Wallace D. C., Frühbeck G., Iversen P. O., Stover P. J. (2019). "Nutrition and its role in human evolution". *Journal of Internal Medicine*, 285(5): 533-549.

Konner M., Eaton S. B. (2010). "Paleolithic nutrition: twenty-five years later". *Nutrition in Clinical Practice*, 25(6): 594-602.

Luca F., Perry G. H., Di Rienzo A. (2010). "Evolutionary adaptations to dietary changes". *Annual Review of Nutrition*, 30: 291-314.

Palma-Morales M., Mateos A., Rodríguez J., Casuso R. A., Huertas J. R. (2022). "Food made us human: Recent genetic variability and its relevance to the current distribution of macronutrients". *Nutrition*, 101: 111702.

Perry G., Dominy N., Claw K., Lee A., Fiegler H., Redon R., Werner J., Villanea F., Mountain J., Misra R., Carter N., Lee C., Stone A. (2007). "Diet and the evolution of human amylase gene copy number variation". *Nature Genetics*, 39: 1256–1260.

Resham A. V., Pakhmode V. (2022). "Evolution of oral maxillofacial complex in Homo sapiens (Modern man) - An overview". *Bulletin of the International Association for Paleodontology*, 16(1): 28-32.

Ségurel L., Bon C. (2017). "On the Evolution of Lactase Persistence in Humans". *Annual Review of Genomics and Human Genetics*, 18(1): 297-319.

WHO (2020). "The top 10 causes of death". *World Health Organization* [Internet]: <https://www.who.int/news-room/fact-sheets/detail/the-top-10-causes-of-death>.

WHO (2022). "Noncommunicable diseases". *World Health Organization* [Internet]: <https://www.who.int/news-room/fact-sheets/detail/noncommunicable-diseases>.

Wrangham R. (2013). "The evolution of human nutrition". *Current Biology*, 23(9): 354-355.