



Fabio Di Vincenzo, naturalista e paleontologo, membro dell'Istituto italiano di paleontologia umana, sta completando il dottorato in biologia animale all'Università «La Sapienza» di Roma.

Giorgio Manzi insegna paleoantropologia presso il Dipartimento di biologia ambientale dell'Università «La Sapienza» di Roma, dove dirige il Museo di antropologia «Giuseppe Sergi».

L'ultimo antenato

La sua origine è ancora misteriosa, ma diversi studi indicano che *Homo heidelbergensis* è l'ultimo antenato comune tra noi e i Neanderthal

di Giorgio Manzi e Fabio Di Vincenzo

Nel 1987 poteva sembrare una novità, ma oggi non più. Fu infatti proprio nel 1987 che i dati genetici sulla variabilità attuale della nostra specie indicarono chiaramente che l'origine di *Homo sapiens* avvenne in Africa e in tempi piuttosto recenti (circa 200.000 anni fa), facendo pendere la bilancia a favore di una delle teorie proposte dai paleoantropologi in quegli anni: l'origine africana recente, anche detta ipotesi del *replacement*. Al tempo stesso veniva a cadere uno dei presupposti, e altri ne cadranno in seguito, della teoria alternativa, il modello della cosiddetta evoluzione multiregionale, che invece prevedeva un'origine molto più antica della variabilità umana attuale.

IN BREVE

Per capire a fondo l'origine della nostra specie, *Homo sapiens*, dobbiamo fare i conti non solo con la sua comparsa, avvenuta 200.000 anni fa, ma anche con eventi più remoti nel tempo, in particolare la

separazione delle linee evolutive di *H. sapiens* e di *H. neanderthalensis*, avvenuta circa 500.000 anni fa.

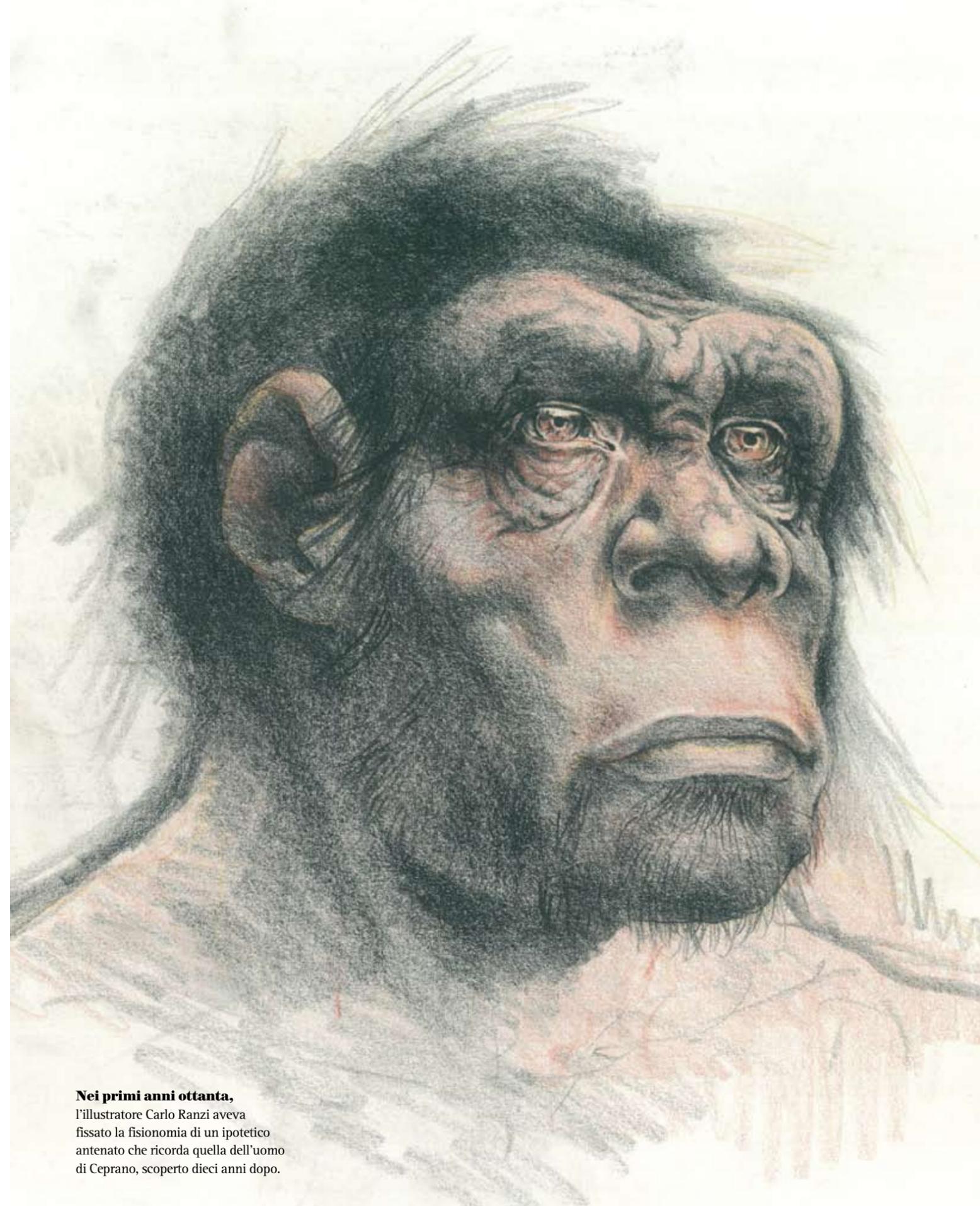
Secondo gli autori, i dati paleoantropologici, paleogeografici e paleogenetici indicano che l'ultimo

antenato comune tra *H. sapiens* e Neanderthal è stato *Homo heidelbergensis*.

L'origine di questa specie è ancora misteriosa. Ma alcune informazioni sono state ottenute dall'analisi di

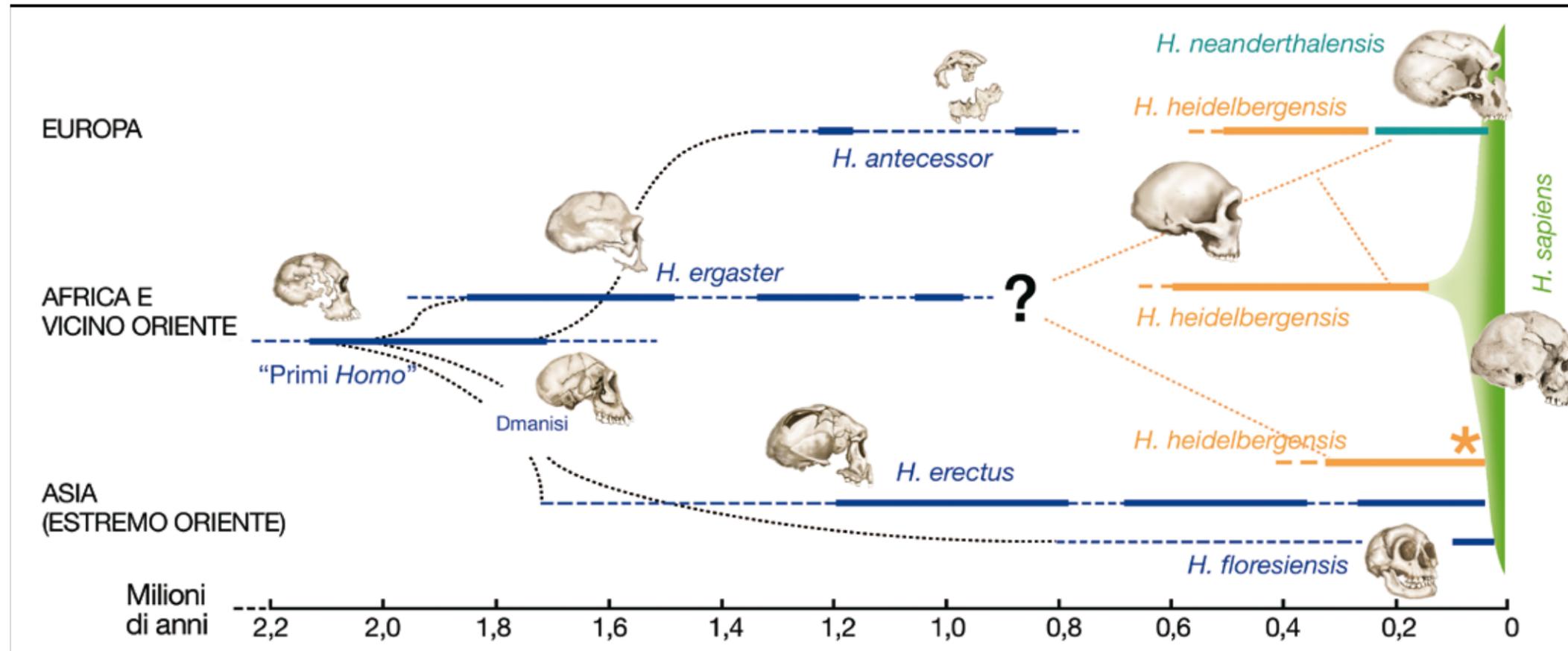
fossili scoperti a Denisova, in Siberia, per cui *H. heidelbergensis* avrebbe avuto origine prima di 500.000 anni fa, e dal cranio di Ceprano, che rappresenterebbe la forma ancestrale di questa specie.

Carlo Ranzi



Nei primi anni ottanta, l'illustratore Carlo Ranzi aveva fissato la fisionomia di un ipotetico antenato che ricorda quella dell'uomo di Ceprano, scoperto dieci anni dopo.

Storia naturale del genere *Homo*



L'evoluzione del genere *Homo* è lo scenario nel quale si inserisce la specie *Homo heidelbergensis* nelle sue varietà e nelle sue derivazioni. La storia naturale che precede la comparsa di *Homo sapiens*, avvenuta nell'Africa subsahariana intorno a 200.000 anni fa, è caratterizzata da almeno due distinte radiazioni adattative che si combinarono con altrettante diffusioni geografiche. La prima di queste radiazioni, nota anche come out-of-Africa 1 è quella che potrebbe essere stata all'origine del primo popolamento dell'Europa (*Homo antecessor*), dell'evoluzione in Africa di *Homo ergaster* e in Asia di *Homo erectus*, senza trascurare il caso del tutto particolare dei cosiddetti «hobbit» dell'isola di Flores, nell'arcipelago della Sonda, in Indonesia (*Homo floresiensis*). La seconda può essere invece interpretata come la diffusione di un'unica specie (*Homo heidelbergensis*), sottoposta nel tempo a fenomeni di differenziamento delle popolazioni in Europa, Africa ed Asia continentale, fino alla comparsa in Europa dei Neanderthal (*Homo neanderthalensis*) e in Africa della nostra specie. I fossili scoperti in alcuni siti chiave – come per esempio Dmanisi nel Caucaso e Denisova in Siberia – consentono di annodare i fili di questo complicato intreccio: per la loro morfologia, datazione e collocazione geografica (nel caso di Dmanisi) o anche grazie alle inferenze basate sui dati ottenuti con l'estrazione del DNA dai resti fossili (nel caso di Denisova).

* Denisova

Esattamente dieci anni dopo, nel 1997, un altro sorprendente dato genetico aggiungeva nuovi elementi a un evento più remoto sulla strada di *Homo sapiens*: il momento in cui la nostra linea evolutiva si separò da quella dei Neanderthal. La sorpresa era nel fatto che, per la prima volta, erano stati estratti con successo frammenti di DNA dalle ossa fossili del più «paradigmatico» degli scheletri di Neanderthal: quello scoperto nell'omonima valle tedesca nel 1856 e che aveva dato il nome alla specie. Inoltre, anche in questo caso la data suggerita dai dati genetici era in accordo con una delle teorie proposte dai paleoantropologi: circa 500.000 anni fa.

Se si vogliono cercare le origini della nostra specie bisogna fare i conti non solo con la sua comparsa (200.000 anni fa), ma anche con eventi che si perdono nel tempo profondo del genere *Homo* e riguardano, innanzitutto, la separazione delle linee evolutive nostre e dei Neanderthal (500.000 anni fa). Possiamo anche chiederci quando l'ultimo antenato comune tra *H. sapiens* e *H. neanderthalensis* fece la sua comparsa, diffondendosi geograficamente. E qui entra in gioco un terzo binomio latino e una nuova frontiera per la ricerca paleoantropologica: *H. heidelbergensis*.

Una prospettiva mediterranea

Guardando al continente europeo, sembra che almeno due ondate di diffusione umana siano avvenute a cavallo tra il tardo Pleistocene inferiore (circa 1,2 milioni di anni fa) e dopo l'inizio del Pleistocene medio (fra 780.000 e 135.000 anni fa), a partire da circa 600.000 anni dal presente. La prima è testimoniata dalla presenza, fino a questo momento nota solo sul territorio spagnolo, della specie *Homo antecessor*. Resti fossili di questa specie sono stati trova-

ti in due siti della Sierra de Atapuerca vicino Burgos, nel nord della penisola iberica. In particolare, dal livello TE9 della Sima dell'Elefante, datato a circa 1,2 milioni di anni, e dal livello TD6 della Gran Dolina, risalente a oltre 780.000 anni fa. I resti di *Homo antecessor* sono stati scoperti in associazione stratigrafica con una tipologia paleolitica molto primitiva detta Olduvaiano (o Modo 1 del Paleolitico inferiore). Il suo insediamento nel continente europeo potrebbe aver subito una drastica interruzione intorno a 600.000 anni fa a seguito di marcati e diffusi cambiamenti climatici, in particolare la glaciazione che prende il nome tecnico di «stadio isotopico 16» perché dedotta dalla variazione del rapporto di isotopi dell'ossigeno in sedimenti marini.

Successivamente a quella data, in tutta Europa si trovano segni di una nuova ondata di espansione, la seconda. Questa volta è a opera di forme umane diverse e progressive dal punto di vista della morfologia scheletrica, con chiari segni di ulteriore encefalizzazione. Sono resti generalmente attribuiti alla specie *Homo heidelbergensis*, di solito associata a manufatti dell'Acheuleano (o Modo 2 del Paleolitico inferiore). I più importanti rappresentanti di questa seconda ondata provengono da un altro sito della Sierra de Atapuerca, noto come Sima de los Huesos («pozzo delle ossa»), dove sono stati scoperti fossili scomposti ma ben conservati di una trentina di individui, datati (non proprio precisamente) fra 600.000 e 300.000 anni. La morfologia dello scheletro e in particolare del cranio consente di descrivere questa umanità come «ante-neanderthaliana», nel senso che non solo precede i Neanderthal sul loro stesso territorio, ma ne anticipa anche numerosi caratteri morfologici.

Homo antecessor e *Homo heidelbergensis* «competono» tra lo-

Elisa Botton

Mandibola di Mauer: scoperta nel 1907, questa mandibola di *Homo heidelbergensis* ha rappresentato per quasi tutto il Novecento il più antico fossile umano trovato in Europa.



John Reader/Science Photo Library/Contrasto

per ricoprire la stessa posizione filogenetica nell'albero evolutivo umano, in base a modelli alternativi. I ricercatori spagnoli che lavorano nel sito di Atapuerca considerano *Homo antecessor* come la specie ancestrale alla divergenza evolutiva che ha portato, da un lato, all'evoluzione del Neanderthal in Europa e, dall'altro, alla comparsa della nostra specie in Africa, assumendo una diffusione anche africana di *Homo antecessor* che rimane tutta da dimostrare. Noi riteniamo invece che *Homo antecessor* si sia estinto in corri-

spondenza della stadio isotopico 16, e che questo ruolo cruciale di ultimo antenato comune competeva invece a *Homo heidelbergensis*. In un certo senso proprio i siti di Atapuerca possono offrire le prove in grado di risolvere questa ambivalenza, avendo restituito importanti campioni fossili sia dell'una sia dell'altra specie. Allo stesso tempo, però, c'è da notare che alla luce dei reperti di Sima de los Huesos *Homo heidelbergensis* sembra acquisire una forte identità regionale europea, con una morfologia che anticipa quella dei Neanderthal, inadatta a ricoprire anche il ruolo di antenato della linea evolutiva africana che ha dato origine a *Homo sapiens*.

In Europa però ci sono altri fossili, come il calvario proveniente da Ceprano, nel Lazio meridionale, che – pur essendo contemporaneo ai reperti di Atapuerca, secondo la cronologia delle recenti indagini geopaleontologiche – non mostra alcun tratto morfologico derivato in senso neanderthaliano, ma può al contrario rappresentare il morfotipo ancestrale di *Homo heidelbergensis*, visto come ultimo antenato comune prima della divergenza fra la linea evolutiva dei Neanderthal (in Europa) e quella di *Homo sapiens* (in Africa).

Il gap africano

Volgendo lo sguardo a sud del Mediterraneo, cioè in Africa, nello stesso periodo – fra il tardo Pleistocene inferiore e la prima parte del Pleistocene medio – si nota che fossili di circa un milione di anni, come quelli provenienti soprattutto da un paio di località nel Corno d'Africa (Bouri in Etiopia e Buia in Eritrea), mostrano ancora affinità con la specie umana arcaica di quel continente, denominata *Homo ergaster*. Successivamente, nelle stesse aree dell'Africa orientale si hanno reperti fossili (Bodo in Etiopia, Kabwe in Zam-

bia e altri ancora) che possono invece rappresentare una varietà africana dello stesso *Homo heidelbergensis* che troviamo in Europa, anche se (a differenza dei loro contemporanei europei) i fossili africani di questa fase sono privi di caratteri neanderthaliani.

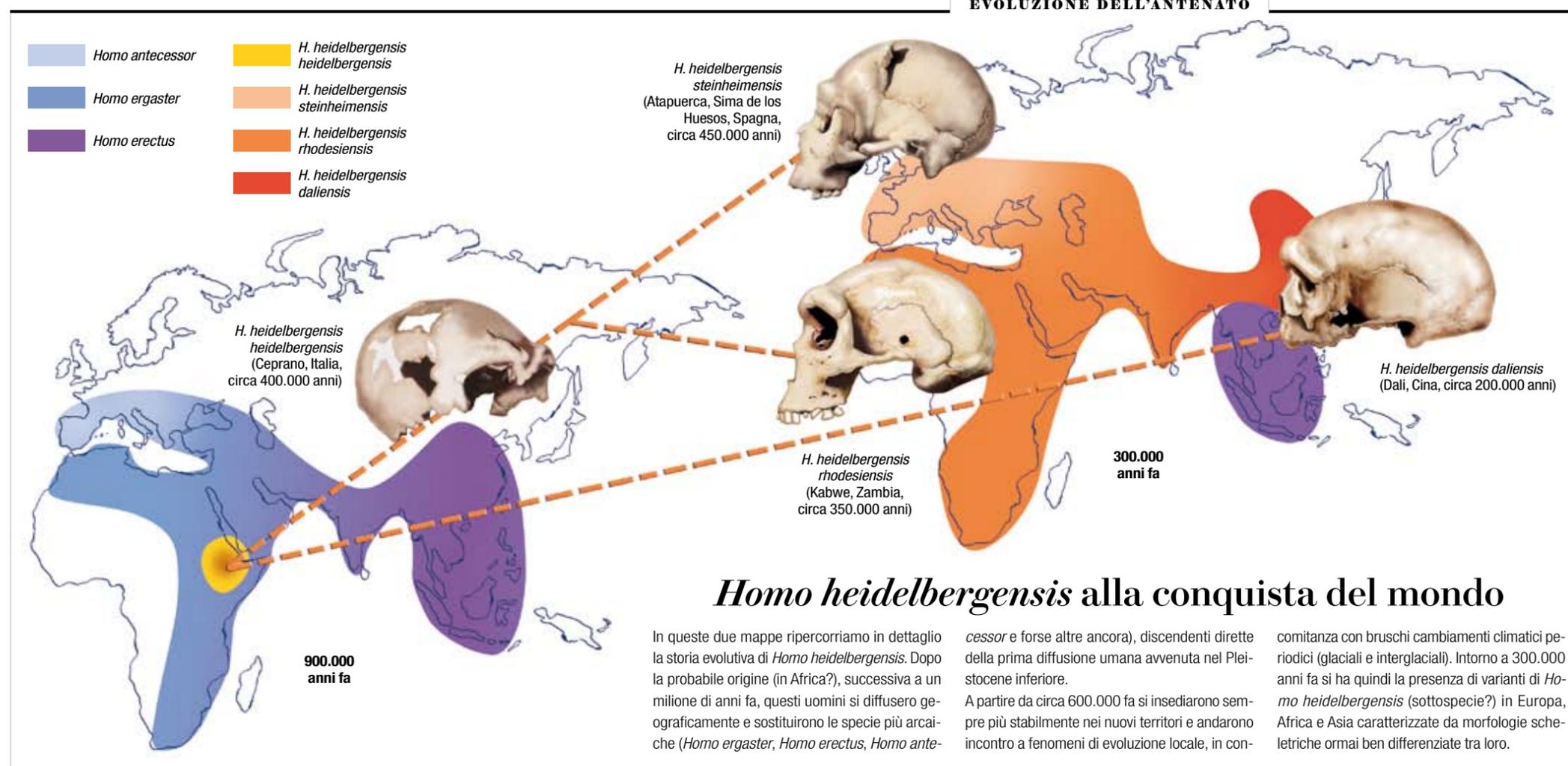
In aggiunta, tra 900.000 e 600.000 anni fa, cioè fra gli ultimi *Homo ergaster* e i primi *Homo heidelbergensis*, le testimonianze fossili umane in tutta l'Africa subsahariana sono scarse o assenti. Dunque non sappiamo quando, come e dove le differenze riscontrate tra le ultime popolazioni di *Homo ergaster*, più antiche di 900.000 anni, e quelle di *Homo heidelbergensis*, successive a 600.000 anni, si siano verificate. Potrebbero indicare un'origine non africana di quest'ultima specie? In ogni caso, qualcosa di cruciale per l'evoluzione del genere *Homo* è avvenuto attorno all'inizio del Pleistocene medio, tra un milione e 500.000 anni fa. Il fenomeno è di carattere generale. Si osserva anche guardando fuori dall'Africa, cioè in Eurasia, dove ci sono differenze che si riscontrano tra gli ultimi rappresentanti delle forme umane più arcaiche, figlie della prima diffusione fuori dall'Africa, ovvero *Homo erectus* in Asia e *Homo antecessor* in Europa, da un lato, e la specie umana successiva e morfologicamente derivata, cioè *Homo heidelbergensis*, dall'altro; lasciando da parte casi particolari come quello dei cosiddetti hobbit dell'isola di Flores, in Indonesia.

Il DNA di Denisova

Una possibile risposta a domande del genere proviene dai risultati ottenuti di recente con l'analisi del DNA mitocondriale (la catena ad anello del DNA che si trova nei mitocondri delle cellule) estratto da una falange umana isolata proveniente dalla grotta di Denisova, sui monti Altai, nel sud della Siberia. La falange è molto più recente delle epoche di cui stiamo parlando, essendo datata tra 48.000 e 30.000 anni dal presente, ed è stata trovata in associazione archeologica con industrie riferibili sia al Paleolitico superiore sia al Paleolitico medio, riconducibili a *Homo sapiens* e a *Homo neanderthalensis* o a entrambe queste specie. Sorprendentemente, invece, il DNA mitocondriale ha rivelato che il proprietario della falange di Denisova non è geneticamente riconducibile a nessuna delle due, ma deve essere appartenuto a una specie differente ancora senza nome, che avrebbe condiviso con le altre un antenato vissuto tra un milione e 500.000 anni fa.

È possibile supporre che quest'ultima scoperta sia da mettere in relazione con un popolamento dell'Asia continentale che va distinto da quello della specie umana asiatica per eccellenza, cioè *Homo erectus* (presente in Cina e nell'isola di Giava). Assumendo infatti che quest'ultima sia in rapporto con la prima diffusione extra-africana – avvenuta prima di 1,5 milioni di anni fa, mentre l'origine della falange dei Monti Altai scritta nel DNA risale a un milione di anni fa o anche meno – *Homo erectus* non può essere la specie da cui derivarono gli uomini di Denisova. Per trovare un possibile corrispettivo in Asia che sia ancestrale a quella falange e al suo DNA dobbiamo rivolgere il nostro sguardo a popolazioni umane che si affiancarono a *Homo erectus* nel Pleistocene medio, rappresentate da fossili come quelli di Dali o di Jinniushan, oggi attribuiti da alcuni ricercatori proprio a *Homo heidelbergensis*.

Questi e altri dati di paleogenetica indicano poi (come già detto) che le linee evolutive che hanno dato origine a *Homo sapiens* in Africa e a *Homo neanderthalensis* in Europa convergono in un punto di coalescenza intorno a 500.000 anni fa. Questo dato conferma conclusioni precedenti a cui si era arrivati basandosi sullo studio della morfologia scheletrica e della paleogeografia, che suggerivano fenomeni di isolamento e di divergenza evolutiva tra le



linee africane ed europee durante buona parte del Pleistocene medio. Tutto ciò sembra escludere *Homo antecessor* – e altre forme umane «arcaiche», come *Homo ergaster* e *Homo erectus* – dal ruolo di ultimo antenato comune fra i Neanderthal e la nostra specie, favorendo invece l'inserimento di *Homo heidelbergensis* in questa posizione cruciale per l'evoluzione del genere *Homo*.

Ulteriori analisi sul materiale osseo di Denisova, inclusa l'estrazione di DNA nucleare dalla falange e la scoperta di un dente molare superiore, hanno confermato che l'uomo (o la donna) di Denisova e la popolazione a cui apparteneva avevano una morfologia dentaria arcaica. Di contro, il nuovo materiale genetico estratto (DNA nucleare) suggerisce che Denisova ha maggiori affinità con i Neanderthal rispetto a quanto emerso dallo studio del solo DNA mitocondriale, come se ci fosse stato un continuo scambio genetico attraverso l'Eurasia tra gli antenati dei Neanderthal (distribuiti prevalentemente in Europa) e quelli degli ominini di Denisova (in Asia continentale) per buona parte del Pleistocene medio.

Ritorno a Ceprano

Da quanto detto fin qui dovrebbe risultare chiaro che negli ultimi 15-20 anni – se si prende come riferimento l'analisi del cranio di Bodo (trovato nel sito di Middle Awash, in Etiopia) pubblicata nel 1996 da G. Philip Rightmire, oggi alla Harvard University – *Homo*



Elisa Botton (mappe e crani), cortesia Giorgio Manzi (foto nella pagina a fronte)

Alla ricerca di indizi remoti. Geologi, paleontologi e archeologi preistorici al lavoro nell'area di Campogrande, vicino a Ceprano.

heidelbergensis ha conquistato un ruolo centrale nel nostro albero evolutivo, contribuendo a una sorta di marginalizzazione di specie più note, come *Homo erectus*, o di nuovi protagonisti, come *Homo antecessor*, e dando di fatto un'identità precisa a quel numero crescente di fossili che fino a una ventina di anni fa venivano catalogati come un improbabile *Homo sapiens* arcaico. Abbiamo anche visto che si tratta di una specie distribuita sia in Africa sia in Eurasia, e che tutto sommato è ben rappresentata per buona parte del Pleistocene medio. Ci siamo però dovuti arrendere di fronte all'evidenza che i primi passi di questa specie, cruciale per le origini sia di *Homo sapiens* sia dei Neanderthal, siano ancora avvolti nella nebbia. Non sappiamo né dove, né quando, né con quali modalità e con quale morfologia abbia avuto origine *Homo heidelbergensis*.

Ci è venuto in aiuto, quasi retrospettivamente, vista la sua datazione, il DNA della falange di Denisova, indicando che probabilmente le origini di *Homo heidelbergensis* risalgono a meno di un milione di anni fa.

C'è un altro reperto fossile che può dirci ancora qualcosa, questa volta, sulla morfologia che probabilmente avevano i primi *Homo heidelbergensis*. Il reperto di cui parliamo fu trovato a Ceprano, nel Lazio meridionale, lungo le rive di un lago che non c'è più e che aveva come immissario la versione pleistocenica dell'attuale fiume Sacco. Fu scoperto in località Campogrande il 13 marzo 1994. Da

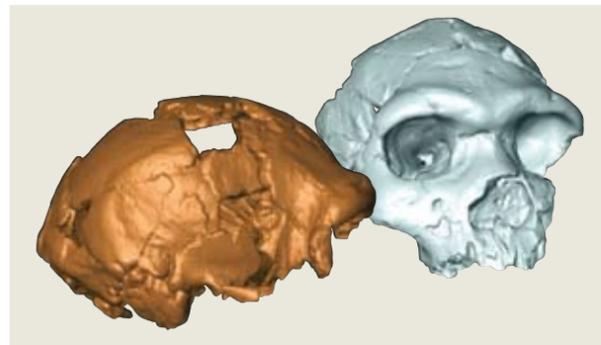
Sottospecie? Perché no!

Se per *Homo heidelbergensis* si intende un'unica specie diffusa sia in Africa sia in Eurasia per buona parte del Pleistocene medio, c'è da attendersi che essa mostri una grande variabilità, all'interno della quale si riconoscono linee evolutive regionali. Quindi riferirsi a essa come a un tutt'uno senza ulteriori distinzioni potrebbe essere fuorviante.

Allo stesso tempo, la morfologia dei fossili suggerisce il mantenimento di un legame genetico tra le popolazioni delle diverse aree, che preclude il frazionamento in specie differenti. Questa «umanità di mezzo» può essere dunque

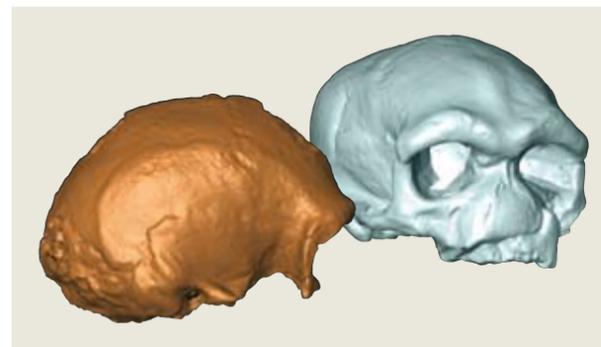
Homo heidelbergensis heidelbergensis

La varietà ancestrale, di fatto sconosciuta nella sua frazione più antica, include fossili africani ed europei che non mostrano tratti cranio-facciali derivati; fra questi, il reperto forse più significativo è proprio il cranio di Ceprano, nel quale si combinano un'architettura decisamente arcaica e caratteri discreti di tipo derivato, ma non in senso neanderthaliano.



Homo heidelbergensis daliensis

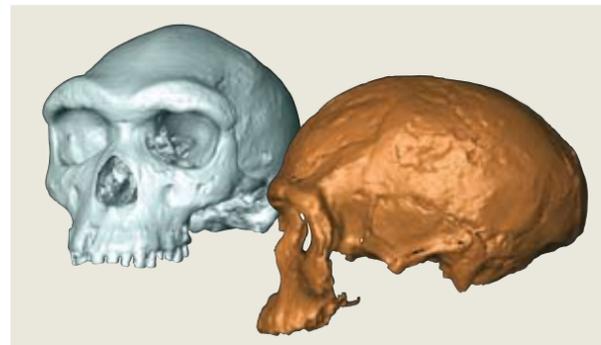
La varietà derivata in Asia; include reperti «non-*erectus*», come Dali e Jinjushan, in Cina, ed è probabilmente all'origine della popolazione a cui apparteneva l'uomo (o la donna) di Denisova.



vista come una grande, unica specie, mantenuta coesa da fenomeni di diffusione e di flusso genico, ma differenziata al suo interno in varietà geografiche e/o cronologiche: distinta in sottospecie, quindi. Alcune di queste linee evolutive diedero luogo a specie incipienti (in accordo con la definizione stessa di sottospecie) e infine a specie distinte, come nel caso di *Homo sapiens*. Nel 2011, in una rassegna della documentazione fossile precedente la comparsa di *Homo sapiens*, Manzi (si veda la bibliografia nella pagina a fronte) ha proposto quattro sottospecie di *Homo heidelbergensis*:

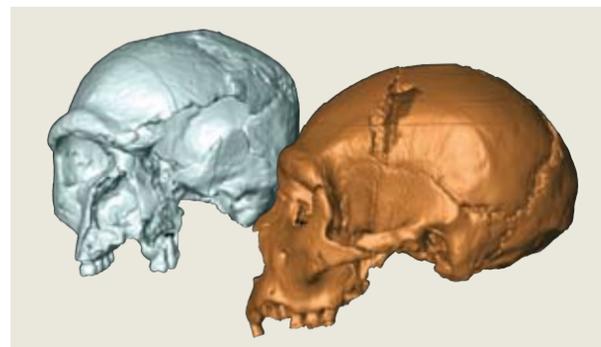
Homo heidelbergensis rhodesiensis

È, questa, la varietà derivata africana, il cui percorso evolutivo ha posto le condizioni per la speciazione di *Homo sapiens*. Vi appartiene, fra gli altri, il reperto che dà il nome alla sottospecie: Kabwe, nell'ex Rhodesia, oggi Zambia. Sono incluse in questa sottospecie anche forme più recenti come Irhoud, scoperto in Marocco.



Homo heidelbergensis steinheimensis

La varietà derivata europea o ante-neanderthaliana; comprende reperti e morfologie come quelli documentati nella Sima de los Huesos di Atapuerca, in Spagna, e in altri siti.



allora il reperto è stato sottoposto a diverse indagini che sono state in parte riportate anche su questa rivista (si veda Argil, *antenato d'Europa*, di Giorgio Manzi, in «Le Scienze» n. 428, aprile 2004).

Inoltre da una decina d'anni si scava in modo sistematico nella zona di Ceprano, innanzitutto per verificare l'ipotesi di datazione che era stata proposta ai tempi della scoperta: 800.000-900.000 anni fa. I risultati multidisciplinari ottenuti a seguito dello scavo hanno recentemente indicato che il cranio di Ceprano è più giovane di

quanto ipotizzato in un primo momento. L'età che tutti i dati suggeriscono, infatti, è prossima a 400.000 anni fa, e più precisamente all'intervallo compreso tra 430.000 e 385.000 anni fa: un periodo di clima temperato, nel corso del quale il grande lago che occupava buona parte del bacino di Ceprano si stava ritirando e lasciava il posto a zone paludose e al placido corso di un fiume sinuoso.

Questo risultato inatteso ha portato gli autori della nuova stima cronologica a commentare in uno studio del 2010 a cura di Manzi

Confesio Fabio Di Vincenzo



Mani abili.

Le ragioni del successo di *H. heidelbergensis* vanno cercate nella capacità di costruire bifacciali e altri strumenti del cosiddetto Acheuleano?

e colleghi apparso sul «Journal of Human Evolution» che «la morfologia del fossile di Ceprano, [...] che non sembra avere corrispettivi a esso contemporanei in nessuna parte del continente europeo, appare interessante, in quanto accresce enormemente e inaspettatamente il livello di diversità morfologica delle popolazioni europee del Pleistocene medio», suggerendo la possibilità di considerare «scenari più complessi per l'evoluzione umana in Europa, che tengano conto o di una considerevole variabilità intraspecifica [...] o, in alternativa, della coesistenza di differenti linee evolutive».

In seguito sono state fatte nuove analisi sulla morfologia del reperto in un quadro comparativo il più ampio possibile e alla luce della nuova cronologia. In particolare, uno studio pubblicato su «PLoS ONE» da Aurélien Mounier, dell'Université de la Méditerranée di Marsiglia, e colleghi conferma le conclusioni a cui erano giunte ricerche precedenti (per esempio quelle riportate da Manzi e colleghi sui «Proceedings of the National Academy of Sciences» nel 2001), che si possono riassumere in punti salienti. Prima di tutto, alcuni tratti architeturali di Ceprano sono arcaici e simili a quelli di *Homo erectus* in Asia e di *Homo ergaster* in Africa, ma al tempo stesso ci sono parecchi caratteri discreti che avvicinano il cranio italiano alla variabilità degli esseri umani del Pleistocene Medio, cioè a *Homo heidelbergensis*. Infine Ceprano non mostra alcun carattere derivato in senso neanderthaliano e appare più simile ai fossili contemporanei che si scoprono in Africa che a quelli europei.

Riunisce dunque in un solo reperto un mosaico di caratteristiche arcaiche ed evolute, africane ed euroasiatiche. Ciò suggerisce che possa documentare un popolamento ancestrale di *Homo heidelbergensis*, la cui morfologia cranica si è poi modificata in Europa, acquisendo una propria distinta particolarità in senso neanderthaliano, mentre si è in parte conservata in Africa e in Asia continentale.

Dunque l'uomo di Ceprano – alla luce della nuova stima cronologica, che gli conferisce un'antichità dimezzata rispetto alle datazioni precedenti – non perde d'interesse, anzi ne acquista uno nuovo e forse più importante. Non va più visto nel quadro del primo popolamento dell'Europa, ma in quello di una specie variabile e ampiamente distribuita, destinata a rappresentare l'ultimo antenato comune prima della comparsa – per speciazioni allopatriche (cioè differenziazione di nuove specie conseguente alla separazione geografica delle popolazioni) – di *Homo sapiens*, Neanderthal e uomini ancora senza un nome preciso rappresentati dalla falange di Denisova. In questo nuovo contesto, Ceprano si candida a rappresentare il morfotipo ancestrale di *Homo heidelbergensis*.

PER APPROFONDIRE

Before the Emergence of Homo sapiens: Overview on the Early-to-Middle Pleistocene Fossil Record (with a proposal about Homo heidelbergensis at the subspecific level). Manzi G., in «International Journal of Evolutionary Biology», article ID 582678, 2011.

The Stem Species of Our Species: A Place for the Archaic Human Cranium from Ceprano, Italy. Mounier A., Condemi S. e Manzi G., in «PLoS ONE», Vol. 6, n. 4, e18821, 2011.

L'evoluzione umana. Manzi G., Il Mulino, Bologna 2007.

The human cranium from Bodo: evidence for speciation in the Middle Pleistocene? Righthire P., in «Journal of Human Evolution», Vol. 31, pp. 21-39, 1996.

Carlo Manzi