



Rendiconti
Accademia Nazionale delle Scienze detta dei XL
*Memorie e Rendiconti di Chimica, Fisica,
Matematica e Scienze Naturali*
141° (2023), Vol. IV, fasc. 2, pp. 301-305
ISSN 0392-4130 • ISBN 978-88-98075-56-0

Homo heidelbergensis: l'ultimo antenato comune prima di Homo sapiens

GIORGIO MANZI

Socio XL. Sapienza Università di Roma, Dipartimento di Biologia Ambientale;
Accademia Nazionale dei Lincei; Accademia Nazionale delle Scienze detta dei XL
<https://orcid.org/0000-0002-8611-1371>

Abstract – A recent international study has identified a crucial «bottleneck» ancestral to the origin of our species. It would have occurred towards the end of the Early Pleistocene, reducing the human population to less than 1,300 fertile individuals. At the same time, it would have led to the appearance of the species that will give rise to the evolutionary lines of *Homo sapiens*, Neanderthals and the so-called «Denisovans». Due to taxonomic priority, this species corresponds to the controversial identity of *Homo heidelbergensis*. This brief article outlines some of the main paleoanthropological, paleoenvironmental and paleogenetic aspects relating to the origins and the diffusion of *Homo heidelbergensis* in Africa and Eurasia, as well as to the trajectories of human evolution during the Middle Pleistocene.

Keywords: Paleoanthropology; Human evolution; Mid-Pleistocene transition, Origin of *Homo sapiens*; *Homo heidelbergensis*

Riassunto – Un recente studio internazionale ha identificato un cruciale «collo di bottiglia» (o *bottleneck*) ancestrale alle origini della nostra specie. Si sarebbe verificato verso la fine del Pleistocene Inferiore, riducendo la popolazione umana a meno di 1.300 individui fertili. Al tempo stesso, avrebbe comportato la comparsa della specie che darà origine alle linee evolutive di *Homo sapiens*, dei Neanderthal e dei cosiddetti «Denisova». Per priorità tassonomica, questa specie corrisponde alla controversa identità di *Homo heidelbergensis*. In questo breve articolo si delineano alcuni dei principali aspetti paleoantropologici, paleoambientali e paleogenetici relativi alle origini, alla diffusione di *Homo heidelbergensis* in Africa ed Eurasia e alle traiettorie dell'evoluzione umana nel corso del Pleistocene Medio.

Parole chiave: Paleoantropologia; Evoluzione umana; Origini di *Homo sapiens*; *Mid-Pleistocene transition*; *Homo heidelbergensis*

Un drammatico bottleneck

Grazie a un recente studio internazionale [7] è stato identificato un cruciale evento di contrazione demografica delle popolazioni umane ancestrali alla nostra specie, che si sarebbe verificato verso la fine del Pleistocene Inferiore, ossia in un periodo compreso tra 900 e 800 ka (migliaia di anni dal presente)

Prolusione tenuta in occasione della seconda Assemblea autunnale dei Soci, congiunta con l'Istituto Veneto di Scienze, Lettere ed Arti, tenutasi il 25 novembre 2023 presso l'Istituto Veneto di Scienze, Lettere ed Arti.

circa. L'evento avrebbe ridotto la popolazione umana di allora a un numero paragonabile a quelli di specie attualmente a rischio di estinzione [9]. Tuttavia, sarebbe stato anche un evento «generativo», avendo con buona probabilità comportato la comparsa di *Homo heidelbergensis* [24], un *taxon* che può rappresentare un vero e proprio «ultimo antenato comune» (o LCA), in quanto darà origine alle linee evolutive di noi *Homo sapiens* [14], dei Neanderthal [3] e dei cosiddetti «Denisova» [11].

Applicando un innovativo e potente metodo bioinformatico, denominato «FitCoal», Hu e colleghi [7] hanno preso in esame i genomi completi di 3.154 individui, appartenenti a 50 diverse popolazioni umane a noi contemporanee, in modo da risalire – in base a un criterio di coalescenza [10] – a oscillazioni genetiche e demografiche che hanno preceduto nel tempo la variabilità attuale della nostra specie. Il nuovo metodo bioinformatico si è dimostrato altamente affidabile, con una precisione superiore al 95% rispetto ad altri software analoghi [7]. A scopo interpretativo, questi dati sono stati poi combinati con quelli paleoambientali e con la documentazione paleoantropologica e paleogenetica disponibile.

I risultati dello studio hanno rivelato che tra 930 e 813 ka la popolazione dei nostri antenati si sarebbe ridotta di circa il 98,7%, arrivando a contare meno di 1.300 individui fertili. Tale fenomeno – noto come «collo di bottiglia» (o *bottleneck*), una metafora che si usa per esprimere un particolare tipo di deriva genetica – è stato con ogni probabilità dovuto ai drastici cambiamenti climatici che caratterizzano la cosiddetta «*Mid-Pleistocene transition*» [13]. È ben noto, infatti, che successivamente a un milione di anni fa i cicli glaciali e interglaciali si ampliarono a livello planetario, portando a condizioni di freddo estremo nell'emisfero boreale e di notevole aridità in Africa, con l'estinzione di intere comunità di grandi mammiferi. Queste avverse condizioni climatiche e ambientali resero la sopravvivenza estremamente difficile anche per i nostri antenati (come peraltro avvenne per altre forme umane ad essi penecontemporanee), portandoli sull'orlo dell'estinzione.

Tuttavia, in questo caso, l'evento sarebbe stato tanto catastrofico quanto generativo, dando origine – probabilmente nel contesto africano – a una specie che viene ritenuta ancestrale alla successiva speciazione di *Homo sapiens*: cosa che possiamo datare intorno a 230 ka, nuovamente in Africa [14].

Un evento cruciale per l'evoluzione umana

I risultati dello studio di Hu e colleghi [7] si combinano con una carenza di fossili umani riferibili alla fase

di transizione climatica e paleoecologica compresa fra le fine del Pleistocene Inferiore e l'inizio del Pleistocene Medio. È stata cioè rilevata una lacuna in tal senso di circa 300 mila anni [22], in piena coincidenza con il periodo del collasso demografico ora messo in evidenza dai dati genetici e dalle analisi bioinformatiche. Infatti, prima di circa un milione di anni fa ci sono evidenze paleoantropologiche relativamente abbondanti, ma intorno a 950 ka queste scompaiono quasi completamente dall'intero continente africano (come anche, di lì a poco, in Eurasia), per tornare ad aumentare solo dopo circa 650.000 anni fa, con reperti che vengono solitamente attribuiti alla specie *Homo heidelbergensis* [4, 17].

È importante sottolineare che, in base alla teoria evolutiva degli «equilibri punteggiati» o «intermittenti» [5], un periodo di contrazione e/o rarefazione demografica può giocare un ruolo decisivo nella formazione di nuove specie. Durante un *bottleneck*, infatti, i normali equilibri ecologici e genetici vengono sconvolti con l'isolamento di piccole popolazioni e con l'aumento dell'endogamia al loro interno, aumentando la probabilità che si vengano a manifestare varianti genetiche inattese e si produca una conseguente rapida fissazione delle stesse. L'ipotesi è dunque che la crisi genetica e demografica di circa 900-800 ka avrebbe portato alla formazione di una nuova specie. Quest'ultima, in base a un criterio di priorità tassonomica è da riferirsi a *Homo heidelbergensis* [24], un *taxon* che va considerato come il LCA, ovvero la forma umana che si diffuse in seguito dall'Africa in gran parte dell'Eurasia, dando origine allo sviluppo di tre diverse linee evolutive e alle successive speciazioni allopatriche: quelle di *Homo sapiens* in Africa, di *Homo neanderthalensis* in Europa e dei Denisova (per i quali non è stata tuttora proposta una formale denominazione tassonomica) in Asia.

Altrettanto interessante è la concomitanza cronologica con quanto stimato nel 2022 da Poszewiecka e colleghi [21] circa la formazione del nostro cromosoma-2. Utilizzando un procedimento da loro stessi messo a punto, questi autori avevano potuto valutare l'epoca in cui sarebbe avvenuta la fusione del cromosoma-2 che la nostra specie ha ereditato a seguito di una mutazione cromosomica avvenuta in un qualche momento dell'evoluzione umana. Il cromosoma-2 è il secondo più grande cromosoma del nostro genoma; ce ne sono due copie in ciascuna cellula e hanno le seguenti caratteristiche: sono composti all'incirca da 242 milioni di nucleotidi, contengono oltre 1600 geni e rappresentano l'8% del nostro DNA [8]. La loro stima coincide nei tempi con quella di Hu e colleghi [7]: circa 900.000 anni fa, con un intervallo di confidenza compreso tra 400 e 1.500 ka.

Il punto che è qui di particolare interesse è che questa mutazione sarebbe il risultato della fusione di due cromosomi ancestrali: essa è infatti nota per la notevole omologia che si riscontra nel bandeggio tra quello umano (cromosoma-2) e quelli distinti (cromosomi 2p e 2q) che sono presenti nel genoma delle scimmie antropomorfe e, in particolare, in quelle a noi più prossime anche geneticamente: gli scimpanzé [8]. La presenza di centromeri e telomeri, anomali e/o vestigiali, è la chiara traccia di due cromosomi che negli scimpanzé sono rimasti separati mentre in noi sono fusi. Ne consegue che, mentre tutte le grandi scimmie antropomorfe hanno 24 coppie di cromosomi, gli esseri umani ne hanno in totale (cioè contando anche quelli sessuali) solo 23.

Si poteva ritenere che l'insorgenza di questa fusione cromosomica fosse avvenuta in un qualche momento cruciale della nostra evoluzione. Sembrava pertanto ragionevole immaginare che si fosse avuta con la separazione evolutiva dagli antenati degli scimpanzé, cioè con la comparsa dei primi ominidi bipedi, circa 5-6 milioni di anni fa, oppure all'alba del genere *Homo*, intorno a 2,5 milioni di anni fa. Che invece questa mutazione sia alle origini dell'antenato comune fra la nostra specie, i Neanderthal e i Denisova può apparire sorprendente ed è oltremodo interessante. Fra gli altri aspetti, ciò avvalorava l'ipotesi che il *bottleneck* di circa 900.000 anni fa sia stato all'origine di una vera e propria speciazione e che questo passaggio evolutivo, da forme precedenti del genere *Homo* (verosimilmente *Homo ergaster*) alla specie *Homo heidelbergensis*, rappresenti un evento cruciale della nostra storia evolutiva, tanto quanto lo furono la radiazione adattativa dei primi ominidi bipedi e/o la comparsa del genere *Homo*, con tutti i formidabili passaggi evolutivi intercorsi con essa.

Uno sguardo alla specie ancestrale: *Homo heidelbergensis*

Nel corso del Pleistocene Medio – compreso tra 770 e 126 ka, denominato di recente Chibanian [6] – la documentazione fossile in Africa ed Eurasia mostra una significativa e progressiva diversità [4, 25]. A causa di cambiamenti climatici ricorrenti (effetto delle successive glaciazioni), questa variabilità può essere attribuita ad adattamenti e/o a deriva genetica, con la sopravvivenza differenziale di distinte linee evolutive. Nel corso del tempo, dunque, distinte varietà della specie ancestrale avrebbero sviluppato caratteristiche proprie, producendo, in ultimo, eventi di speciazione locale [12]. In questo scenario, la corretta identità del LCA è riferibile a un'unica

specie polimorfa e ampiamente distribuita nel Pleistocene Medio (Fig. 1). Questa corrisponde per priorità tassonomica alla denominazione, sia pur controversa (vedi sotto), di *Homo heidelbergensis* [24].

I più antichi dati paleogenetici al momento disponibili – con riferimento a sequenze di DNA antico, sia mitocondriale (mtDNA) che nucleare (nDNA) – sono stati estratti da reperti fossili del campione spagnolo di Sima de los Huesos, nella Sierra de Atapuerca, datati a circa 430 ka [1, 15, 16]. Dati di questo tipo – combinati con quelli analoghi provenienti da un numero crescente di Neanderthal e di Denisova, assieme alle conoscenze sulla variabilità genetica (attuale e preistorica) di *Homo sapiens* [e.g., 20] – hanno restituito un quadro di riferimento, in aggiunta a quelli paleoantropologico e archeologico [4], che ci consente di interpretare l'origine della nostra specie, dei Neanderthal e dei Denisova, a partire da un comune antenato vissuto nel Pleistocene Medio, così come le possibili relazioni filogenetiche fra esse.

Su queste basi, in base ai calcoli del cosiddetto «orologio molecolare», è stato possibile determinare la cronologia degli eventi di coalescenza tra le diverse linee genetiche e, dunque, di divergenza delle rispettive linee evolutive. La separazione tra la nostra specie e i Neanderthal, in particolare, è stata stimata intorno a 500 ka (760-550 ka in base al mtDNA; 569-465 secondo il nDNA [20]). Analogamente, la linea dei Denisova si differenzia dalle altre due, formando con esse un gruppo monofiletico originatosi all'incirca 600 ka (prima di questa data in base al mtDNA; dopo questa data, insieme alla linea neandertaliana, secondo il nDNA [20]).

Va sottolineato che questi tempi di coalescenza genetica non vanno confusi con quelli degli eventi di speciazione, che sono successivi alla divergenza delle rispettive traiettorie evolutive. In questo caso, perciò, il dato genetico non fornisce «datazioni» per l'origine puntuale delle diverse specie, bensì indica quando le rispettive linee evolutive cominciarono a divergere all'interno dello stesso gruppo monofiletico originario, ossia a partire da una medesima specie ancestrale (il LCA), andando ad acquisire nel tempo caratteristiche e adattamenti sempre più distintivi, dando infine luogo a speciazioni allopatriche [12].

Dovremmo quindi attenderci che da una variabilità iniziale – precedente a 600 ka e priva di tratti derivati – siano discese linee filetiche che, nel tempo e in un vasto areale, avrebbero acquisito una gradazione di caratteristiche divergenti, che le hanno progressivamente differenziate sia dall'antenato comune sia fra loro, nelle rispettive aree di diffusione: Africa, Asia ed Europa.

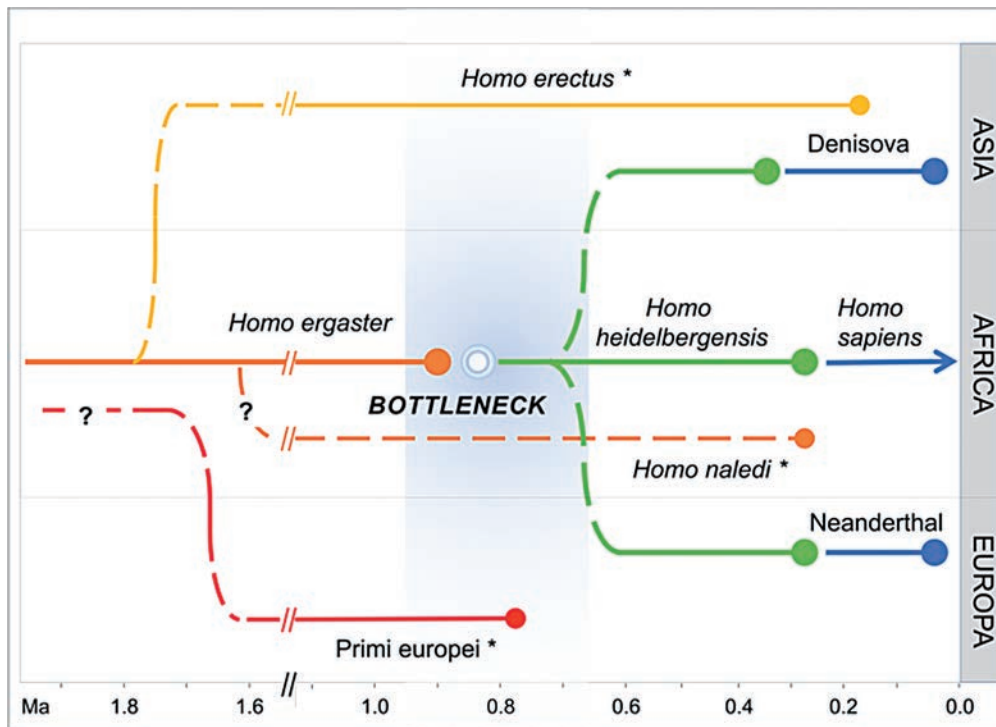


Fig. 1. Diagramma dell'evoluzione del genere *Homo* nel Pleistocene (successivamente a 2 milioni di anni fa). Sono rappresentate le ipotetiche traiettorie filogenetiche che avrebbero condotto alle origini di *Homo sapiens*, così come dei Neanderthal e dei Denisova, a partire da uno stesso antenato comune (LCA), ovvero da *Homo heidelbergensis*; sono anche riportate altre linee evolutive (*) che non risultano rilevanti nello specifico; cronologia in milioni di anni dal presente (Ma). Si noti la corrispondenza tra la relativa assenza di documentazione fossile, compresa fra circa 0,95 e 0,65 Ma, e il *bottleneck* genetico e demografico messo in evidenza da Hu e colleghi [7]. Si ringrazia Fabio di Vincenzo per la collaborazione nella valutazione critica dei dati e nell'elaborazione grafica della figura.

Ciò comporta uno scenario evolutivo che include: i) diversità intraspecifica, con parziale isolamento nell'alveo della specie ancestrale; ii) conseguente progressiva caratterizzazione di morfotipi (o sottospecie) geograficamente distinti, ma ancora all'interno del *taxon* originario; iii) eventi di speciazione allopatrica, dove le nuove specie possano essere definite sulla base di un insieme di tratti derivati sotto il profilo genetico, morfologico e comportamentale. Ciò in effetti è quanto si riscontra nel record fossile umano del Pleistocene Medio in Africa ed Eurasia, relativamente alle forme umane non riconducibili a *Homo erectus* (*sensu lato*) o ad altre specie di morfologia arcaica [4].

Tuttavia, esiste un ampio dibattito, tuttora non risolto [4, 12, 18, 19, 23, 25, 26], riguardo le modalità evolutive che hanno condotto ai diversi fenomeni di speciazione, riguardo allo status tassonomico dei reperti fossili che mostrano caratteristiche «intermedie» e riguardo all'identificazione della specie ancestrale o LCA. Quest'ultimo viene generalmente (ma non da tutti gli specialisti [e.g., 2]) riferito a *Homo heidelbergensis* [24]: il nome at-

tribuito nel 1908 alla mandibola di Mauer, scoperta non lontano da Heidelberg in Germania, l'anno precedente.

In questa prospettiva, *Homo heidelbergensis* sarebbe stato un *taxon* molto variabile dal punto di vista morfologico e ad ampia distribuzione geografica (africana ed eurasiatica), il cui arco di esistenza andrebbe a coprire gran parte dell'intervallo cronologico del Pleistocene Medio, cioè tra prima di 600 ka fino a circa 200 ka. A tale specie sarebbe da ricondurre un processo di espansione geografica, che avrebbe visto la diffusione in Africa e in Eurasia di popolazioni di cacciatori-raccoglitori equipaggiate con industrie del Paleolitico inferiore di Modo 2 – chiamato, più comunemente, Acheuleano – che era comparso in Africa già prima di 1 milione e 600 ka.

In tale scenario, *Homo heidelbergensis* sarebbe quindi una specie cosmopolita (afro-euroasiatica), che affonda la sua origine nella variabilità di *Homo ergaster* (considerata da alcuni autori come la variante africana di *Homo erectus*) nel tardo Pleistocene Inferiore africano e che dà in ultimo origine ai Neanderthal, ai Denisova e alla specie umana moderna.

BIBLIOGRAFIA

- [1] ARSUAGA Juan Luis, Ignacio MARTÍNEZ, Lee J. ARNOLD *et al.* (2014). Neandertal roots: cranial and chronological evidence from Sima de los Huesos. *Science* 344: 1358-1363.
- [2] BALTER Michael (2014). RIP for a key Homo species? *Science* 345: 129.
- [3] DEAN David, Jean-Jacques HUBLIN, Ralph HOLLOWAY *et al.* (1998). On the phylogenetic position of the pre-Neandertal specimen from Reilingen, Germany. *Journal of Human Evolution* 34: 485-508.
- [4] DI VINCENZO Fabio, Giorgio MANZI (2023). *Homo heidelbergensis* as the Middle Pleistocene common ancestor of Denisovans, Neanderthals and modern humans. *Journal of Mediterranean Earth Sciences* 15 (online: 10.13133/2280-6148/18074).
- [5] GOULD Stephen Jay, Niles ELDREDGE (1977). Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology* 3: 115-151.
- [6] HORNYAK Tim (2020). Japan puts its mark on geologic time with the Chibanian age. *Eos* 101; *Earth & Space Science News – American Geophysical Union*.
- [7] HU Wangjie, Ziqian HAO, Pengyuan DU *et al.* (2023). Genomic inference of a severe human bottleneck during the Early-Middle Pleistocene transition. *Science* 381: 979-984.
- [8] IJDO Jacob W., Antonio BALDINI, David C. WARD *et al.* (1991). Origin of human chromosome 2: an ancestral telomere-telomere fusion. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 88: 9051-9055.
- [9] JABLONSKI David (2004). Extinction: past and present. *Nature* 427: 589.
- [10] KINGMAN John F.C. (1982). On the Genealogy of Large Populations. *Journal of Applied Probability* 19A: 27-43.
- [11] KRAUSE Johannes, Qiaomei FU, Jeffrey M. GOOD *et al.* (2010). The complete mitochondrial DNA genome of an unknown hominin from southern Siberia. *Nature* 464: 894-897.
- [12] MANZI Giorgio (2016). Humans of the Middle Pleistocene: the controversial calvarium from Ceprano (Italy) and its significance for the origin and variability of *Homo heidelbergensis*. *Quaternary International* 411: 254-261.
- [13] MASLIN Mark A., Andy J. RIDGWELL (2005). Mid-Pleistocene revolution and the 'eccentricity myth'. *Geological Society London, Special Publications* 247 (1): 19-34.
- [14] MENEGANZIN Andra, Telmo PIEVANI, Giorgio MANZI (2022). Pan-Africanism vs. single-origin of *Homo sapiens*: Putting the debate in the light of evolutionary biology. *Evolutionary Anthropology* 31: 199-212.
- [15] MEYER Matthias, Qiaomei FU, Ayinuer AXIMU-PETRI *et al.* (2013). A mitochondrial genome sequence of a hominin from Sima de los Huesos. *Nature* 505: 403-406.
- [16] MEYER Matthias, Juan Luis ARSUAGA, Cesare DE FILIPPO *et al.* (2016). Nuclear DNA sequences from the Middle Pleistocene Sima de los Huesos hominins. *Nature* 531: 504-507.
- [17] MICARELLI Ileana, Simona MINOZZI, Laura RODRIGUEZ *et al.* (2024). The oldest human fossil specimen from Italy: reassessment of the femoral diaphysis from Venosa-Notarchirico in its Acheulean context. *Nature Ecology and Evolution* (under revision).
- [18] MOUNIER Aurelien, Francois MARCHAL, Silvana CONDEMI (2009). Is *Homo heidelbergensis* a distinct species? New insight on the Mauer mandible. *Journal of Human Evolution* 56: 219-246.
- [19] MOUNIER Aurelien, Silvana CONDEMI, Giorgio MANZI (2011). The stem species of our species: a place for the archaic human cranium from Ceprano, Italy. *PLoS ONE* 6, e18821.
- [20] POSTH Cosimo, Christoph WISUNG, Keiko KITAGAWA *et al.* (2017). Deeply divergent archaic mitochondrial genome provides lower time boundary for African gene flow into Neanderthals. *Nature Communications* 8, 16046.
- [21] POSZEWIECKA Barbara, Krzysztof GOGOLEWSKI, Pawel STANKIEWICZ *et al.* (2022). Revised time estimation of the ancestral human chromosome 2 fusion. *BMC Genomics* 23 (Suppl 6): 616.
- [22] PROFICO Antonio, Fabio DI VINCENZO, Lorenza GAGLIARDI *et al.* (2016). Filling the gap: human cranial remains from Gombore II (Melka Kunture, Ethiopia; ca. 850 ka) and the origin of *Homo heidelbergensis*. *Journal of Anthropological Sciences* 94: 41-63.
- [23] RIGHTMIRE G. Philip (1996). Human evolution in the Middle Pleistocene: the role of *Homo heidelbergensis*. *Evolutionary Anthropology* 6: 218-227.
- [24] SHOETENSACK Otto (1908). *Der Unterkiefer des Homo heidelbergensis aus den Sanden von Mauer bei Heidelberg: Ein Beitrag zur Palaeontologie des Menschen*. Englemann, Leipzig.
- [25] STRINGER Chris (2012). The status of *Homo heidelbergensis* (Schoetensack 1908). *Evolutionary Anthropology* 21: 101-107.
- [26] STRINGER Chris (2016). The origin and evolution of *Homo sapiens*. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 371: 20150237.