



Ian Tattersall

DEFINING AND RECOGNIZING THE GENUS *HOMO*

DEFINIRE E RICONOSCERE IL GENERE *HOMO*

Riassunto breve - Il genere *Homo* è nato, due secoli e mezzo fa, senza una precisa descrizione. Da allora ha continuato ad esistere in un limbo morfologico, anche quando si è reso evidente che i suoi confini si trovano ben oltre quelli della specie *Homo sapiens*, attualmente (cosa davvero insolita) il solo ominide vivente sul pianeta. A seguito dell'affermazione, alla metà del ventesimo secolo, del *New Evolutionary Synthesis*, i paleontologi estendono i confini del genere *Homo* aggiungendo di continuo nuove specie all'origine della sua esistenza, in una ricerca che non conosce fine del "primo" *Homo*. Questa ricerca si traduce nell'inclusione, nel genere *Homo*, di diverse forme fossili che hanno solo una tenue rivendicazione morfologica ad appartenere al genere monofiletico necessariamente definito da *H. sapiens*. Un notevole passo in avanti è stato fatto quando WOOD & COLLARD (1999) hanno sensatamente limitato il genere *Homo* alle specie *H. sapiens*, *H. neanderthalensis*, *H. heidelbergensis*, *H. erectus* e *H. ergaster*, rimuovendo i fossili classificati come *H. habilis*, o indicati genericamente quali "precursori del genere *Homo*". Purtroppo questo saggio consiglio è stato in seguito ignorato, nel momento stesso in cui nuovi ritrovamenti o fossili ricostruiti virtualmente hanno continuato a essere inseriti nel genere, ritrasformando lo stesso in un "wastebasket" taxon. Come risultato, e per una serie di ragioni, molte autorità in materia ora riconoscono diverse discendenze all'interno del genere *Homo*, una datata addirittura a 2,8 milioni di anni. Di per se stessi né la più antica origine del genere, né la sua più antica diversificazione sono così improbabili. Tuttavia nessuna di queste possibilità è al momento supportata da una caratterizzazione morfologica coerente del genere; e suggerisco che una realistica concezione di quello che il genere *Homo* è - sia filogeneticamente che dal punto di vista adattativo - emergerà solo quando si arriverà a una soddisfacente definizione morfologica del genere.

Parole chiave: Ominidi, Ominini, Sistematica, Genere *Homo*, Percorsi evolutivi, Modelli evolutivi.

Abstract - The genus *Homo* was born, two and a half centuries ago, without precise definition. It has continued to exist in a morphological limbo ever since, even as it has become evident that its boundaries lie well beyond its living type species *Homo sapiens*, currently (and very unusually) the lone hominid on the planet. Following the triumph of the *New Evolutionary Synthesis* in the mid-twentieth century, paleontologists expanded the limits of the genus *Homo* by adding species at its early end, in a ceaseless quest for the "earliest *Homo*". This pursuit has, however, resulted in the inclusion within *Homo* of several fossil forms that have only a very tenuous morphological claim to belong to a monophyletic genus necessarily defined by *H. sapiens*. Considerable progress was made in 1999, when WOOD & COLLARD sensibly restricted *Homo* to the species *H. sapiens*, *H. neanderthalensis*, *H. heidelbergensis*, *H. erectus* and *H. ergaster*, rejecting from it the fossils usually classified as *H. habilis*, *H. rudolfensis*, or "early *Homo*". Sadly, this salutary advice has subsequently been ignored, as newly-found or virtually reconstructed fossils have continued to be received within the genus, converting it back into a wastebasket taxon. As a result, and for highly miscellaneous reasons, most authorities now recognize multiple lineages within *Homo*, one of them dating back as far as 2.8 Ma. In and of itself, neither an ancient origin of the genus, nor its early diversity, might be especially improbable. However, neither of these possibilities is currently supported by any coherent morphological characterization of the genus; and I suggest that a realistic notion of what *Homo* is - both phylogenetically and adaptively - will only emerge when a satisfactory morphological definition of the genus is arrived at.

Key words: Hominids, Hominins, Systematics, Genus *Homo*, Evolutionary pattern, Evolutionary models.

Introduction

It has been a quarter-millennium since Carolus Linnaeus introduced the genus *Homo* to the scientific literature. As he construed it in the definitive tenth edition of the *Systema Naturae* (LINNAEUS 1758), this genus contained the living species *Homo sapiens*, divided into five subspecies. Four of these latter represented

familiar geographical variants of modern humankind today, but one of them embraced several "monstrous" forms of myth and legend. To complicate matters, in this case Linnaeus substituted the cryptic admonition *nosce te ipsum* (know thyself) in place of the morphological characteristics that he customarily used to diagnose his taxa. Potentially more perplexingly, Linnaeus simultaneously named a second species of *Homo*, *H.*

troglodytes, which he evidently intended to encompass both the poorly-known orangutan of the East Indies, and what we may assume to be an African ape that had been noted in Classical times by Pliny the Elder.

The genus to which modern humans belong was thus born in some confusion: a state that has only been compounded by the frequent conflation of the taxonomic appellation *Homo* with the poorly-defined vernacular term “human.” In a pre-evolutionary world, this latter term hardly appeared to need definition: everyone knew that it applied to an articulate, culture-bearing creature without any near living equivalent. Indeed, the great English lexicographer Samuel Johnson thought it perfectly adequate in his magisterial dictionary to define a “man” as a “human being,” and “human” as “having the qualities of a man” (JOHNSON 1755). With the discovery that living human beings have a fossil record, and that they possess extinct close relatives, the calculation changed entirely. But nonetheless, nearly 300 years later, even scientists continue to employ the concept of “human” loosely at best. Most would agree that “human evolution” encompasses the entire history of the hominid family (or hominin subfamily; the difference is merely notional in the present context). On the other hand, most would equally describe as “human” all those hominids legitimately belonging to the genus *Homo*, though only behaviorally modern *Homo sapiens* qualifies as “fully human.” Perhaps such vagueness is only to be expected of a vernacular term; what is more surprising is that there is still nothing even vaguely resembling scientific consensus on which hominid fossils should properly be classified in the genus *Homo*. Indeed, several recent contributions bearing on this issue have been highly inconsistent. In this article I shall briefly survey the history of discovery and interpretation of fossils believed to be germane to this question, and will point out the inadequacy of current concepts of the genus.

The Genus *Homo* and the Fossil Record

A hundred years after Linnaeus made his sibylline statement, Johann Friedrich Blumenbach (BENDYSHE 1865) made the first substantive attempt to distinguish *Homo sapiens* from other mammals in morphological terms. Among the features he used were: small canines approximated to small incisors; a short mandible and face, a chin, a large rounded skull atop a vertical spine, a bowl-shaped pelvis, and erect posture. With the subsequent discovery of a hominid fossil record, only some of those features turned out to be specific to *H. sapiens*, the others characterizing hominids in general. (I use “hominid” rather than the currently fashionable “hominin” for the by now very diverse clade that includes modern humans and their extinct close relatives; but in

the current context the difference is merely notional). And perhaps predictably, even when fossils were discovered that proved the former existence of now-extinct close relatives of *H. sapiens*, opinions differed radically as to how those relatives ought to be classified.

In 1863, Thomas Henry Huxley employed some extraordinary intellectual legerdemain in support of the claim that the newly discovered Feldhofer Neanderthal skull cap was “the extreme term of a series leading gradually from it to the highest and best developed of human crania” (HUXLEY 1863: 149). In other words, Huxley argued that the big-brained Neanderthaler, for all of its morphological peculiarities, could be squeezed into the species *Homo sapiens*. In contrast, having concluded that the “thoughts and desires that once dwelled within it never soared beyond those of a brute,” the Galway geologist William KING (1864: 96) not only allocated this fossil braincase to the new species *Homo neanderthalensis*, but also expressed the view that it was actually so apelike “as to lead one to doubt the propriety of generically placing it with Man”, something he implied he would not have done had the cranium been more complete. These two extremes of interpretation continue to frame the debate about the Neanderthals; but with the accumulation of new fossil representatives, by the turn of the twentieth century *H. neanderthalensis* (under various synonyms) had become generally accepted as an independent entity. The genus *Homo* had consequently become polytypic, making it necessary to define this taxon independently of its type species *H. sapiens*. But nobody at the time seems to have felt it necessary to do this.

With the early study of the human fossil record largely in the hands of human anatomists who fretted about variations within *Homo sapiens*, and who showed little concern for the niceties of taxonomy or interest in larger patterns of diversity, the number of named hominid taxa subsequently blossomed. By the middle of the twentieth century, there were at least a dozen generic or specific names in active use for fossils that would be classified today within the genus *Homo* (Tab. I). This nomenclatural

Pithecanthropus erectus
Meganthropus palaeojavanicus
Sinanthropus pekinensis
Atlanthropus mauritanicus
Palaeoanthropus palestinensis
Palaeoanthropus heidelbergensis
Protanthropus neanderthalensis
Cyphanthropus rhodesiensis
Javanthropus soloensis
Telanthropus capensis
Africanthropus helmei
Homo spelaeus

Tab. I - Nomina in general use by the end of the 1940s for hominid species now classified in the genus *Homo*.
 - Nomi utilizzati sino alla fine degli anni '40 per specie di ominidi, ora inserite nel genere *Homo*.

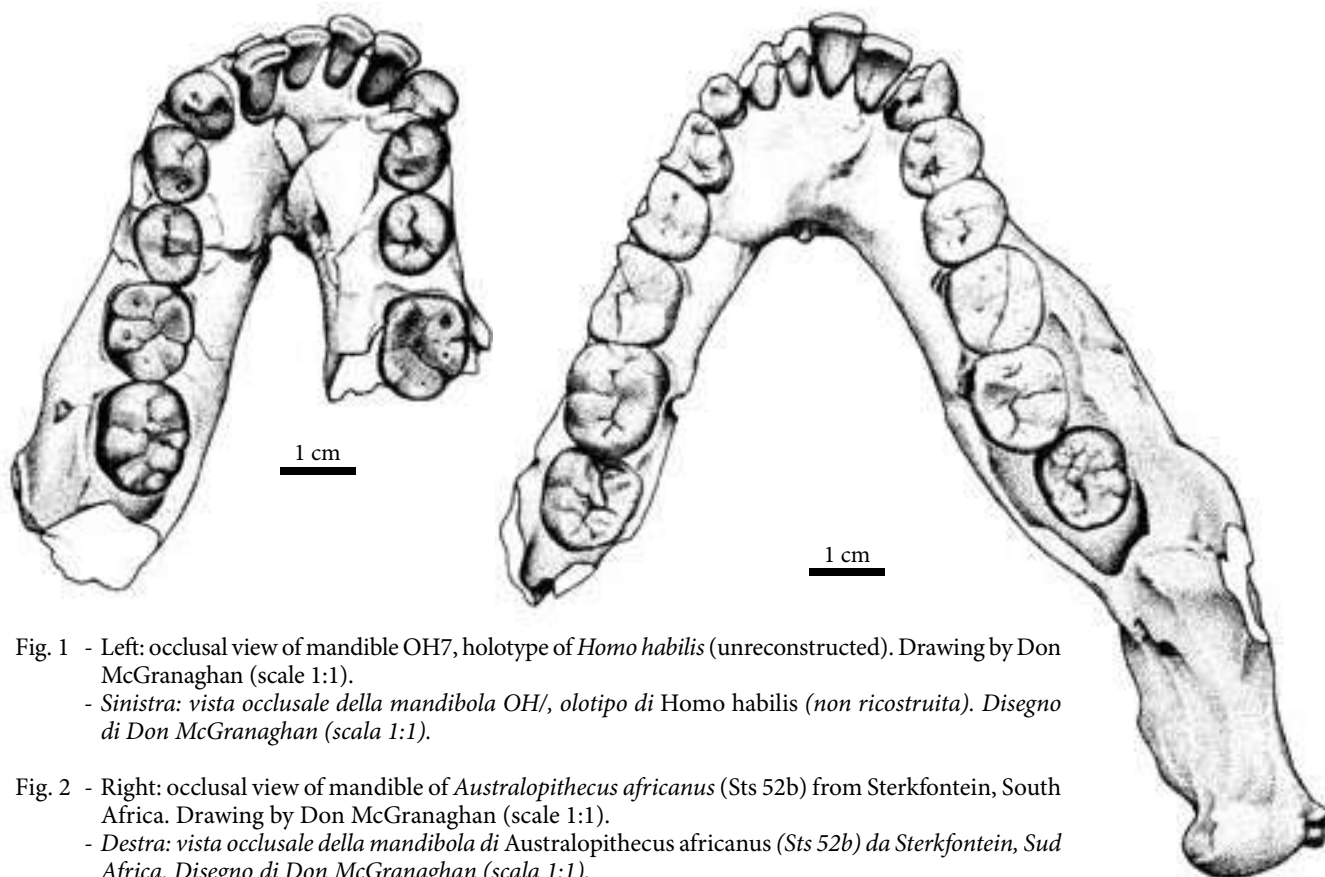


Fig. 1 - Left: occlusal view of mandible OH7, holotype of *Homo habilis* (unreconstructed). Drawing by Don McGranaghan (scale 1:1).
 - Sinistra: vista oclusale della mandibola OH/, olo tipo di *Homo habilis* (non ricostruita). Disegno di Don McGranaghan (scala 1:1).

Fig. 2 - Right: occlusal view of mandible of *Australopithecus africanus* (Sts 52b) from Sterkfontein, South Africa. Drawing by Don McGranaghan (scale 1:1).
 - Destra: vista oclusale della mandibola di *Australopithecus africanus* (Sts 52b) da Sterkfontein, Sud Africa. Disegno di Don McGranaghan (scala 1:1).

proliferation was not, however, underpinned by any rational analysis of morphology; and in 1944 the geneticist Theodosius Dobzhansky, the leading architect of the New Evolutionary Synthesis, strongly advocated an alternative perspective (DOBZHANSKY 1944). In Dobzhansky's view, culture had allowed hominids to adapt to all possible niches, so that within the human lineage speciation had not been possible. He consequently demoted *H. neanderthalensis* to a mere subspecies of *Homo sapiens*. This interpretation was soon thereafter taken to an extreme by Dobzhansky's colleague Ernst Mayr, an ornithologist who had also contributed seminal to the Synthesis. MAYR (1950) roundly declared that only three species could be identified in the entire hominid fossil record. What was more, all belonged to the genus *Homo*; and (in line with the predictions of the rapidly-"hardening" Synthesis) all fell into a single gradually-transforming succession: *H. transvaalensis* (what we would now call the australopiths) gave rise to *H. erectus* (formerly *Pithecanthropus erectus* and allied forms), which gave rise to *H. sapiens* (including the Neanderthals).

Uncomfortably aware that their earlier plethora of hominid species had possessed precious little theoretical or anatomical justification, English-speaking paleoanthropologists almost unanimously capitulated to this onslaught. Following the objections of John ROBINSON (1953), the australopiths of South Africa

were generally given separate generic status (the gracile *Australopithecus* being generally regarded as somehow ancestral to *Homo*, while the robust *Paranthropus* was shunted into a side branch of human evolution); but it became common wisdom that evolution within the genus *Homo* itself had consisted of the gradual modification of *Homo erectus* into *H. sapiens*. After all, under the New Synthesis species were seen as no more than ephemera that simply evolved themselves out of existence; and accordingly, for decades afterwards few paleoanthropologists even dared apply zoological names to hominid fossils, identifying their specimens simply by the sites from which they had been recovered. In the new perspective, species had no fixed morphological identity; and by implication genera didn't, either.

The comfortable gracile australopith → *Homo erectus* → *Homo sapiens* consensus was badly disrupted when Louis Leakey and colleagues (LEAKEY, TOBIAS & NAPIER 1964) created the new species *H. habilis* for the non-robust hominid fossils recovered from Bed I and lower Bed II at Tanzania's Olduvai Gorge. These were dated by the recently-introduced K/Ar method to around 1.8 Ma: in a single stroke, the new species had not only more or less doubled the known stratigraphic range of the genus *Homo*, but had hugely expanded its morphological limits. Essentially, *H. habilis* now replaced the very approximately contemporaneous australopiths in Mayr's transformationist scenario, leaving the gracile as well as

the robust South African hominids as mere offshoots in human evolution.

Morphological justification for this radical move was scant, however. For beyond a slight putative increase in brain size indicated by the OH7 cranial fragments, there was little reason for including any of this very ancient material in *Homo*. In particular, the dentally primitive OH7 lower jaw (Fig. 1) showed extensive resemblances to some gracile South African australopiths (see Fig. 2). Indeed, the principal motivation for including the more lightly built Olduvai forms in the genus *Homo* appears to have been Leakey's strong desire to identify these fossils, rather than the coeval and remarkably robust "*Zinjanthropus*" specimens, as the physical remains of the hominid who had made the crude stone tools found in the lower layers of the Gorge. This desire stemmed partly from Leakey's long-held inner conviction that the roots of the genus *Homo* lay far back in the past. But it also derived from his belief in Kenneth Oakley's dictum of "Man the Toolmaker" (OAKLEY 1949), which was widely accepted at the time. More recent archaeological discoveries have since made an exclusive association between stone tool manufacture and the genus *Homo* highly dubious at best: the earliest evidence of stone tool use and manufacture indicates that this radically new behavior was almost certainly introduced by one or more australopiths (e.g. DE HEINZELIN et al. 1999; MCPHERRON et al. 2010; HARMAND et al. 2015).

Irrespective of Leakey's precise motivations, the effect of his inclusion within *Homo* of the anatomically diverse gracile hominids of Olduvai Bed I and lower Bed II was to broaden the accepted morphology of the genus so greatly that further hominids from other sites could be (and were) easily shoehorned into it, almost without regard to what they looked like ("if you can include this one, why not that one?"). In this way, as the human fossil record rapidly expanded the morphological identity of the genus *Homo* became even murkier. Most confusingly of all, perhaps, later prospections at Olduvai produced a very fragmentary skeleton (OH62) that was allocated to *H. habilis* despite its remarkably archaic limb proportions (JOHANSON et al. 1987), leading Bernard Wood to ask, "Who is the 'real' *Homo habilis*?" (WOOD 1987).

Some authorities, for example Chris STRINGER (1986), had already remarked on the australopith-like characteristics of the accumulating medley of fossils allocated to *Homo habilis*, and had questioned whether all should indeed be allocated to the genus that included *Homo sapiens*. And the issue he raised only became more acute as new non-robust hominid fossils began to come in from northern Kenya. Some of these gained controversial admittance to *H. habilis*, while others were hived off into "early African *H. erectus*," or later into *H. ergaster* (GROVES & MAZAK 1975) (Fig. 3). However, systematic rethinking of what could rationally



Fig. 3 - Occlusal view of left corpus of mandible KNM-ER 992 from Ileret, East Turkana, Kenya. Holotype of *Homo ergaster*. Photograph by and © Jeffrey Schwartz.

- Vista occlusale della parte sinistra della mandibola KNM-ER 992 da Ileret, Est Turkana, Kenya. Olotipo di *Homo ergaster*. Foto e © di Jeffrey Schwartz.

be included within the genus *Homo* only really began with a 1992 review by WOOD, who remarked upon the "unusually large amount of variation" in *H. habilis* as it then stood (p. 788), and who suggested that at least three species: *H. habilis*, *H. rudolfensis*, and *H. ergaster*, should be recognized among the "early *Homo*" fossils then known. Wood subsequently repudiated this initial inclusive notion (WOOD & COLLARD 1999), having by then come to the belief that the genus *Homo* should contain only fossil species that met specific criteria. Among these qualifications were that they be demonstrably more closely related to *H. sapiens* than to the australopiths; that in body mass and limb and jaw proportions they should resemble the former more closely than the latter; and that they should show evidence of *Homo*-like obligate bipedality and extended growth schedule.

WOOD & COLLARD (1999) saw all of these diagnostic tendencies as consequences of a major adaptive shift to open-country living; and by this new reckoning (and more for adaptive reasons than morphological ones),

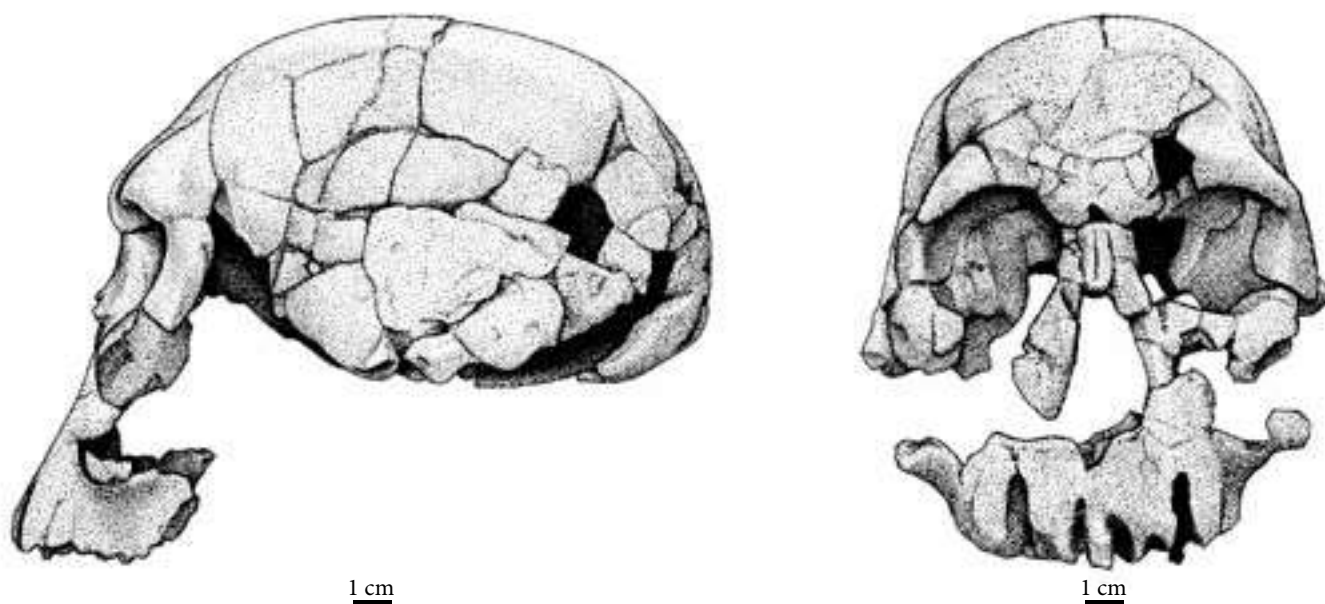


Fig. 4 - Frontal and lateral views of cranium KNM-ER 1470 from Koobi Fora, East Turkana, Kenya. Holotype of *Homo rudolfensis*. Drawings by Don McGranaghan.

- Vista frontale e laterale del cranio KNM-ER 1470 da Koobi Fora, East Turkana, Kenya. Olotipo di *Homo rudolfensis*. Disegno di Don McGranaghan.

they excluded both *H. habilis* and *H. rudolfensis* (as defined by the East Turkana cranium KNM-ER 1470, Fig. 4) from the genus *Homo*. This made *H. ergaster* (defined by the East Turkana mandible KNM-ER 992, Fig. 3) the most ancient known member of the genus (see TATTERSALL 2015a for a review of the fossils attributed to this species, also widely known as “early African *Homo erectus*”). In the wake of this reappraisal the *habilis* and *rudolfensis* specimens were left floating in an unsatisfactory taxonomic limbo; but the genus *Homo* itself had become a much more compact and more plausibly monophyletic unit. It was also potentially much more susceptible to rational morphological definition, though Wood & Collard made no attempt to provide one.

Sadly, paleoanthropologists subsequently paid little heed to Wood & Collard’s exhortations. As a result, over the past couple of decades the motley assortment of fossils ascribed to chronologically very early “*Homo*” from African sites has continued to build up. All of the more ancient specimens concerned are fragmentary and hard to interpret, although few commentators other than SCHWARTZ & TATTERSALL (2005) have seen fit to question their allocation to *Homo*. HILL et al. (1992) reported a 2.4 Ma temporal bone fragment from Chemeron in northern Kenya as “early *Homo*,” but it has many of the characteristics of a robust australopithecine and its allocation must remain uncertain. SCHRENK et al. (1993) assigned the 2.4 Ma UR 501 mandible from Uraha in Malawi to *Homo rudolfensis*, but due to its worn and broken nature detailed comparisons with putative conspecifics are also difficult (see also below). A better-preserved specimen is the AL 666-1

palate reported by KIMBEL et al. (1996) from 2.3 Ma sediments at Hadar, in Ethiopia. But given that this specimen shows a relationship of the nasoalveolar clivus to the palate that is atypical for better-established *Homo* specimens, and in light of dental similarities to the *Australopithecus garhi* palate from nearby Bouri, the reasons for disassociating it from the abundant earlier *A. afarensis* at Hadar are not clear-cut. Altogether, the evidence for the existence before about 2.0 Ma of a morphological entity allocable to the genus *Homo* is remarkably weak.

A stronger challenge to Wood and Collard’s slimming-down of the genus *Homo*, or at least one based on better fossil evidence, came from finds made at Dmanisi, in the Georgian Republic. This remarkable site, the oldest confirmed hominid locality outside the African continent, has now yielded five small-brained hominid crania, four mandibles, and some associated postcranial bones that all date to about 1.8 Ma (FERRING et al. 2011). The Dmanisi assemblage has had a fairly bumpy taxonomic ride following the first discovery at the site in 1992; but all attributions have been to one species or another of *Homo*. The delicately-built lower jaw initially found at the site was assigned to “early African *Homo erectus*” by its describers (GABUNIA & VEKUA 1995). Then, with the addition of two crania, the whole sample was compared to *H. ergaster* (GABUNIA et al. 2000). When a very large jaw was unearthed, the new name *Homo georgicus* was proposed (GABUNIA et al. 2002); but with the discovery of yet another cranium (Fig. 5), the entire sample was rapidly returned to *H. erectus* (VEKUA et al. 2002). The cranium matching the large jaw was discovered in 2005, and was described eight years



Fig. 5 - Right side view of Dmanisi cranium/mandible 2700/2736 (cast). Photograph by Jennifer Steffey.
 - Vista del lato destro del cranio e mandibola di Dmanisi 2700/2736 (calco). Foto di Jennifer Steffey.

later by LORDKIPANIDZE et al. (2013). Bizarrely, it was given the inappropriate and extralegal quadrinomen *Homo erectus ergaster georgicus*, apparently in obeisance to all of its previous identities.

While the Dmanisi team has always operated on the assumption that all of its hominids belong to the same species, the assemblage presents us with a remarkable variety of morphologies. Indeed, as early as 2000 Jeffrey Schwartz (SCHWARTZ 2000) suggested that more than one species is likely represented in the sample. What is more, none of the Dmanisi hominids bears any particular resemblance to *Homo erectus* as defined by the type material from Java. Indeed, there is precious little justification for placing any of them in a genus that

by definition contains *H. sapiens*. In a preliminary study of the Dmanisi postcrania, LORDKIPANIDZE et al. (2007) noted both short stature and a “mosaic of primitive and derived features” (p. 305) in the postcranial skeleton, although limb proportions were said to be basically modern. But perhaps more significantly, all Dmanisi crania display notably small brain volumes, ranging from 550 to 730 ml. (well below the 850 ml. of the approximately contemporaneous KNM-ER 3733 cranium from northern Kenya, though fractionally above the australopith range). The recently reported (LORDKIPANIDZE et al. 2013) but not yet fully described large skull (D2600/4500) is a particularly interesting specimen. It has the smallest braincase in the sample

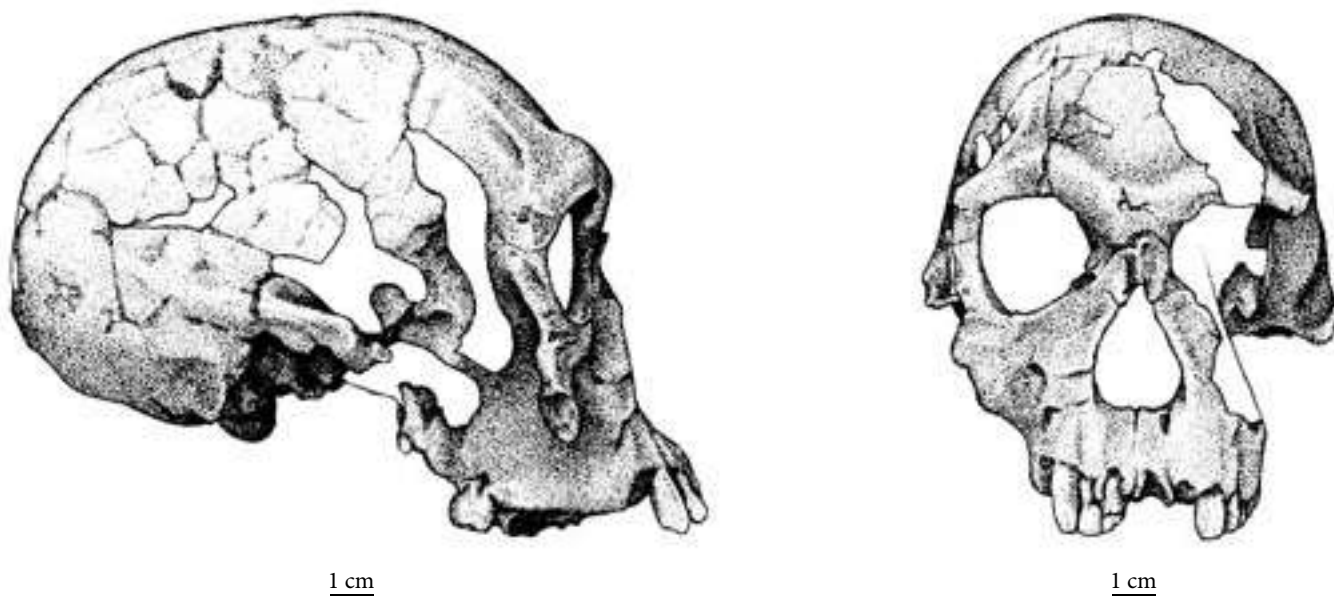


Fig 6 - Lateral and frontal views of cranium KNM-ER 1813 from Koobi Fora, East Turkana, Kenya. Drawings by Don McGranaghan.
 - Vista laterale e frontale del cranio KNM-ER 1813 proveniente da Koobi Fora, Est Turkana, Kenya. Disegni di Don McGranaghan.

(546 ml.), allied with a face as strongly prognathic as that of any gracile australopith. And yet it appears utterly unlike any australopith in many details of cranial build, perhaps most notably in exhibiting what would have to be described as salient brow ridges.

The last word on the Dmanisi hominid assemblage has obviously yet to be written. But it is already clear that including all (or perhaps any) of these fossils in the genus *Homo* violates the principles enunciated by Wood & Collard in 1999, as well as defeating any reasonable morphological definition of a genus that also necessarily contains *Homo sapiens*.

Quite aside from the probable heterogeneity of the Dmanisi hominid assemblage (SCHWARTZ 2000; SCHWARTZ & TATTERSALL 2005; SCHWARTZ, TATTERSALL & CHI 2014), COLLARD & WOOD (2015) have themselves recently made this very point. On the basis of a geometric morphometric analysis of cranial profiles, LORDKIPANIDZE et al. (2013) had advanced the curious argument that, since variation within the Dmanisi hominid sample exceeded that of *H. habilis*, *H. rudolfensis*, *H. ergaster* and *H. erectus* combined, the Georgian materials should all be assigned to *H. erectus*. Spurning Lordkipanidze et al.'s conclusions on the grounds that their morphometrical methods also failed to distinguish between the crania of the large-brained and very distinctive Neanderthals and the very small-brained and equally distinctive Dmanisi D2700 (Fig. 5), COLLARD & WOOD (2015) also rejected the assignment of the Dmanisi materials to the genus *Homo*. Instead, they reiterated with some force the vision of the genus they had enunciated back in 1999. In their view, while *Homo* embraced *H. sapiens*, *H.*

neanderthalensis, *H. heidelbergensis*, *H. erectus* and *H. ergaster*, it very definitely excluded *H. rudolfensis* and *H. habilis* - and, by then, also the bizarre Indonesian *H. floresiensis*. However, Collard & Wood also continued to hew to their concept of the genus as a collection of species occupying a single adaptive zone, whatever that might in effect mean. As it happens, the genus *Homo* as currently envisioned by these authors is very probably monophyletic; but since Collard & Wood's underlying genus concept does not exclude polyphyly, it will presumably have to be revisited at some point, probably sooner rather than later.

Recent Putative Additions to Our Knowledge of "Early *Homo*"

Several recent contributions, based on new discoveries, reconstructions, and overviews, have re-examined the issue of "early *Homo*" from a variety of perspectives. Sadly, though, the main common thread is that all of them ignore the wise admonitions of Wood and Collard, and instead take for granted the reality of the mindlessly expanded concept of the genus that, in addition to the species accepted by Collard and Wood, embraces the various "early *Homo*" pretenders, the Dmanisi hominids, and the motley assortment of materials attributed to *Homo habilis* and *H. rudolfensis*. To accomplish this feat of inclusivity all of the investigators have, unsurprisingly, been obliged to recognize the existence of several lineages of *Homo* in the early Pleistocene (as framed using the current, if questionable, long chronology).

In an overview of “early *Homo*”, ANTÓN et al. (2014) surveyed the maximalist *Homo* hypodigm. Oddly enough, the only fossil they excluded from consideration was the OH7 holotype jaw of *Homo habilis* which, despite its excellently preserved dentition, they considered excessively distorted in shape. This omission naturally enough caused some nomenclatural uncertainty, which the authors sidestepped by dividing the rest of the “early non-*erectus* *Homo*” fossils into two informal groups, named for the East Turkana KNM-ER 1470 (Fig. 4) and 1813 (Fig. 6) crania, respectively. While morphologically characterizing these groups in only the most impressionistic of terms, Antón and colleagues emphasized that neither exactly coincided with what earlier authors had regarded as the *rudolfensis* and *habilis* hypodigms. For example, they excluded from *rudolfensis* the KMN-ER 1802 mandible (the specimen that had actually prompted SCHRENK et al. [1993] to refer the Uraha mandible to that species), and pointed out that such reallocations cast doubt on the earlier “larger vs smaller” (i.e. *rudolfensis* vs *habilis*) dichotomy. They further turned Collard and Wood’s adaptive concept of *Homo* against its authors by citing stable isotope research (CERLING et al. 2013; SPONHEIMER et al. 2013) suggesting that all the “early non-*erectus*” hominids were dietary generalists. These studies alternatively demonstrated - in Antón et al.’s view - that all of the latter should be reinstated within *Homo*. Also included in their ecumenical notion of the genus were the Dmanisi hominids, which they considered to show characteristics of both “early African *Homo erectus*” and other “early African *Homo*.” Given Antón and colleagues’ willingness to sweep this huge wastebasket assortment of hominids into the genus, it is hardly surprising that they then found that various traits thought to be characteristic of *Homo* had actually appeared in the fossil record at different times, and that some of them were shared with australopiths. On the basis of their fossil grab-bag, Antón et al. concluded that the genus *Homo* had originated at about 2.4 Ma, and that in the 2.0-1.5 Ma period three lineages could already be identified, something not unexpected in a time of extreme habitat instability and fragmentation on short time scales.

Whatever else it may be, any genus is fundamentally a monophyletic (hopefully, holophyletic) grouping of species that are all ultimately descended from the same common ancestor. Since neither time nor geographical locality necessarily encodes the genealogical relatedness that ultimately determines genus membership (ELDRIDGE & TATTERSALL 1975), we are left with morphology as our only testable arbiter of relationships. It is significant, then, that Antón et al.’s discussion was cast almost entirely in terms of factors such as brain and body sizes, diets, ecology, and various presumed behaviors. Nowhere did these authors come to grips

with the vital issue of morphology, beyond occasional vague passing references to “shape.” As a result, the grounds on which Antón and colleagues jettisoned Wood and Collard’s laudable attempt to make the genus *Homo* a more coherent morphological entity are highly dubious at the very best. But while their move placed the onus on Antón et al. to come up with a coherent alternative of their own, they signally failed to do so. And of course this was inevitable, because their neglect of morphology deprived them of any satisfactory way of defining the genus to which we belong, or of proposing any practical means of recognizing its members in the fossil record. Of course, nobody doubts that ecology, function, behavior and so forth are all extremely important components of the complex hominid evolutionary story that paleoanthropologists are trying to unravel. But without a strong systematic framework underpinning the stories we tell, all we will ever be left with is airy generalization.

In response to Antón et al.’s denial of the OH7 *Homo habilis* type mandible’s systematic utility, SPOOR et al. (2015) set out to correct the offending distortion of mandibular shape. Using techniques of virtual reconstruction, these authors determined that the original form of the mandible had been “remarkably primitive, with a long and narrow dental arcade more similar to *Australopithecus afarensis* than to the derived parabolic arcades of *Homo sapiens* or *H. erectus*” (p. 83). And the same, they said, was also true for extrapolated maxillary shape. But despite the suggestive comparison with *A. afarensis*, and their explicit denials of similarity with such specimens as the OH65 maxilla from Olduvai, and AL 666-1 from Hadar, Spoor and colleagues failed to question the assumption that the curiously primitive OH7 (Fig. 1) belonged to *Homo*. They simply concluded that, as reconstructed, OH7, the bearer of the *habilis* name, was unlike most other early *Homo* fossils (though that pesky KNM-ER 1802 mandible might have been an exception). And in their view those other fossils should be assigned either to *H. rudolfensis* or to *H. erectus*. Accordingly, the Spoor group identified evidence for multiple lineages of *Homo* in the 2.4 to 1.5 Ma period, just as Antón et al. had done - although for entirely different reasons.

Perhaps Spoor et al.’s conclusion that the OH7 mandible should be generically placed in *Homo* along with the others was to some degree influenced by the fact that their virtual reconstruction of the OH7 cranial fragments (never definitively associated with the lower jaw) had produced a modestly increased brain size of between 729 and 824 ml., right up there with *Homo rudolfensis*. Interestingly, though, Spoor et al. failed to comment on the fact that KNM-ER 992 (Fig. 3), the type mandible of *H. ergaster*, also has the long, parallel tooth rows that they believe make the OH7 jaw so distinctive. Perhaps this was because they had already filed ER 992

(and *H. ergaster*) away within the catch-all category *H. erectus*, so any comparison of this kind was considered irrelevant.

At about the same time that SPOOR et al. (2015) published their views on OH7, VILLMOARE et al. (2015) announced the discovery of a partial hominid mandible at Ledi-Geraru in the Afar region of Ethiopia. Dated to between 2.8 and 2.75 Ma, this left mandibular corpus (NME LD350-1) has the roots or crowns of C-M3; and it is intermediate in time between *Australopithecus afarensis* and the AL666-1 alleged “early *Homo*” from nearby Hadar.

The Ledi-Geraru mandible matched smaller *A. afarensis* specimens in size, and was also said to share with that species features such as an “inclined symphyseal cross-section, a bulbous anterior symphyseal face, and a projecting inferior transverse torus that is only slightly elevated above the corpus base” (VILLMOARE et al. 2015: 1353). On the other hand, Villmoare and colleagues listed a miscellany of features, mainly dental, that are not typical of *A. afarensis*. Most of them are not self-evidently indicative of membership in a compact and monophyletic *Homo*, either; but the few characters of the mandible cited as “align[ing] it with early *Homo*” include: apparently somewhat divergent tooth rows, subparallel inferior and superior margins of the corpus, mental foramen opening on to a short groove on the corpus, posterior origin of anterior root of ramus, and M3 mesio distally shorter than M2. Following SUWA et al.’s (1996: 270-271) supremely Mayrian identification of the 2.9-2.7 Ma interval as the “transitional period when evolution occurred from an *A. afarensis*-like to a more advanced species ... close in overall dental morphology to the *A. africanus* condition but also mostly within the *A. africanus* and/or early *Homo* ranges of variation,” Villmoare and colleagues concluded that the LD350-1 mandible “sample[d] a population from this transition and ... point[ed] to a close phyletic relationship with *Homo* at 2.4 to 2.3 Ma” (p. 1354). Accordingly, they awarded their new specimen ancestral status relative to the supposedly well-established *Homo* of the 2.4-2.3 Ma interval; and in the title of their paper, at least, they assigned it to the genus *Homo*, extending our genus back in time to 2.8 Ma. Louis Leakey would have been hugely gratified.

It is encouraging that Villmoare et al. finally re-introduced some substantive morphology into the discussion of “early *Homo*”; but, once again, their comparisons were biased by a priori assignment of morphologically and temporally diverse fossils to “early *Homo*”. The problem is glaringly evident: as we have seen, morphologies within the “early *Homo*” assemblage are astonishingly diverse, enabling observers to rationalize the inclusion of a huge variety of hominid fossils within that genus. Of course, as long as paleoanthropologists persist in subscribing to the model articulated by

SUWA et al. (1996), in which a gradual and insensible time-transgressive transition occurred from gracile *Australopithecus* into *Homo*, they can continue to justify such cramming of diverse morphologies into a single central hominid lineage by appealing to the notion of “intra-species variation.” And indeed, emphasizing “variation” in their samples seems to have given many paleoanthropologists a particularly smug form of satisfaction as they reflexively rejected the “typology” against which their intellectual forefather Mayr had railed back in 1950.

So far so good, maybe. But the fact is that every good idea can be taken to an unrealistic extreme; and the overwhelming evolutionary pattern that has emerged from discoveries in paleoanthropology over the past half-century has not yielded the gradual transformation predicted by Mayr. Instead, what has materialized is a vivid picture of taxic variety (Fig. 7) as is, indeed, typical for any widespread and successful mammalian group. Even fairly traditionalist paleoanthropologists are now prepared to recognize at least two dozen extinct hominid species in the hominid fossil record of the last seven million years - and that is simply in the currently known record, which substantially underestimates the actual species variety that was out there. What is more, the form of the hominid family tree clearly demonstrates that several lineages have typically coexisted in parallel (see Fig. 7). The lonely state of *Homo sapiens* as the sole hominid in the living world (which is by now the only thing that might make it appear logical to project human evolution back in a single straight line) is, in fact, a highly unusual state of affairs. It tells us much more about our own unique properties as a species than it says about larger patterns of human evolution (TATTERSALL 2012, 2015b).

Conclusion

Most of the studies just discussed are wildly contradictory in their approaches. COLLARD & WOOD (2015) want to circumscribe *Homo* for adaptive reasons, yet it is precisely for reasons of adaptation that ANTÓN et al. (2014) want to expand it. SPOOR et al. (2015) emphasize the primitiveness of the OH7 *Homo habilis* mandible, while VILLMOARE et al. (2015) seek in contrast to include LD 350-1 in *Homo* because of its perceived derived features. It is unusual in science for practitioners in the same field to vary this much in their basic assumptions; and the evident problem in paleoanthropology seems to stem from a general failure to understand the importance of basic systematics. Everything we now know about hominid evolution points to the conclusion that it was not the process of steady Mayrian refinement that we were once taught to believe in (and that still lingers in the mindsets of many).

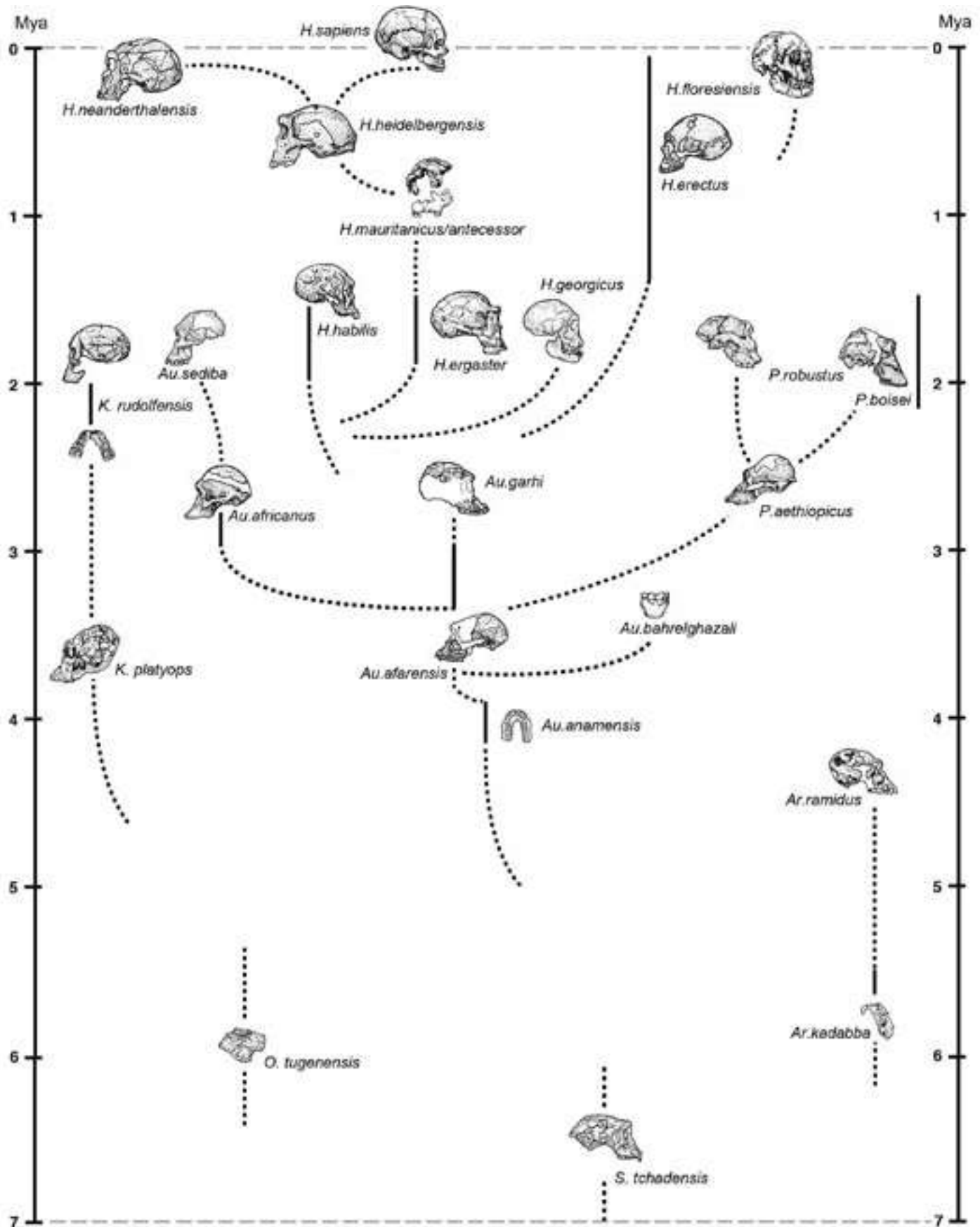


Fig. 7 - Informal genealogical tree of fossil hominid species. Note the extensive branching pattern, ensuring that that over the past 7 million years several species of our family have typically co-existed. Drawn by Jennifer Steffey.

- "Albero genealogico" informale delle specie fossili di ominidi. Si noti che, che dimostra come negli ultimi 7 milioni di anni diverse specie della nostra famiglia sono convissute. Disegno di Jennifer Steffey.

In contrast, the human evolutionary story actually involved vigorous evolutionary experimentation. Time and again, against a backdrop of see-sawing environments, new hominid species were spawned and tossed out on to the ecological stage to sink or swim. And in such a scenario, as Niles Eldredge and I pointed out many decades ago (TATTERSALL & ELDREDGE 1977), the age of any particular hominid fossil will not tell you what its evolutionary status is. If hominid evolution had actually consisted of nothing more than gradual within-lineage change, then each fossil would, indeed, be rather like a link in a chain running through time. Discovery would be paramount, and the position of any particular fossil in its chain (as determined by its age) would tell you where it stood in the evolutionary scheme of things. But since this was clearly not the case, fossils not only have to be properly allocated - via their morphology - to the species to which they belong, but it has to be recognized that those species themselves formed part of genealogies whose topographies have to be analyzed, and not simply discovered.

This is a lesson that has still to be taken on board by many paleoanthropologists. I have already noted that, at their simplest, genera are no more than monophyletic groups of species. But only once fossil species have been properly characterized, and the relationships among them hypothesized, can they be appropriately assembled into genera. And those genera, of course, cannot be endlessly inclusive. Where their limits should be drawn is unfortunately an arbitrary matter, although it is one that is often made easier in practice by morphological gaps such as those that separate WOOD & COLLARD's (1999) limited concept of *Homo* from the outlying species that those authors exclude. But the persistent paleoanthropological obsession with abstract "ecological zones," together with lingering Mayrian notions of linear process and the desire to report the "earliest *Homo*," have served to obfuscate the issue of which fossils are appropriately assigned to our genus. Clearly, we cannot simply continue to enlarge the genus *Homo* by projecting it farther and farther back into the past in an infinite recession, as older and older fossils are found that arguably have something that disqualifies them from being typically australopith. Even back to the mere 2.8 Ma we have now reached, we are presented with an agglomeration of putative *Homo* fossils that defy any rational characterization in terms of shared morphologies (SCHWARTZ & TATTERSALL 2015).

Paleoanthropologists are wont to complain vociferously about the incompleteness of the hominid fossil record, routinely concluding discussions of almost any problem in the field with the declaration that more fossils will be needed to clarify outstanding issues. And nobody, of course, would deny that a larger hominid fossil record would be hugely beneficial. But this should not distract attention from the equally obvious fact that the

hominid fossil record is already pretty good. Certainly, it is large and representative enough at this point to give us a reliable notion of the evolutionary pattern that has prevailed in hominid evolution, namely that pattern of diversity and evolutionary experimentation I have already discussed, and that so clearly emerges from the informal tree in Fig. 7. A much more pressing deficiency lies in the general disdain for systematics that continues to pervade paleoanthropology. The tendency among students of human evolution is to look upon systematics as a strictly clerical operation that should be dispensed with - even ignored, if necessary - to allow us to get to the really interesting stuff with the least delay. But in reality, it is basic systematics that provides the essential framework within which all other issues in paleoanthropology have to be discussed. To put it bluntly, if we don't understand who the actors are, we will never understand the play.

In the case of the genus *Homo*, what is most critically lacking at present is adequate morphological characterization of the individual species that can potentially be assembled to make up a coherent monophyletic grouping. As SCHWARTZ & TATTERSALL (2015) have recently remarked in this very context, "If we want to be objective we shall almost certainly have to scrap the iconic list of names in which hominin fossil specimens have historically been trapped, and start from the beginning by hypothesizing morphs, building testable theories of relatedness, and rethinking genera and species." This will be no easy task, and it will have to begin with the type species, *Homo sapiens*, rather than with ruminations about remote and primitive candidates for membership of *Homo*. It will certainly not be readily served by straining to stuff ever more ancient fossils into our genus, in the never-ending search for the "earliest *Homo*".

Manuscript received on 14.VIII.2015.

Acknowledgments

I thank Dr Giuseppe Muscio of the Museo Friulano di Storia Naturale for his kind invitation to contribute these thoughts to this elegant journal, and to my friends and colleagues Jeffrey Schwartz and Niles Eldredge for extensive discussion over the years. My appreciation goes to Don McGranaghan, Jenn Steffey, and Jeff Schwartz for the illustrations.

References

- ANTÓN, S.C., R. POTTS & L. AIELLO. 2014. Evolution of early *Homo*: An integrated biological perspective. *Science* 345: 10.1126/science.1236828.
- BENDYSHE, T. (Trans). 1865. *The Anthropological Treatises of Johann Friedrich Blumenbach*. London: Longman, Green, Longman, Roberts & Green.

- CERLING, T.E., F.K. MANTHI, E.M. MBUA, L.N. LEAKEY, M.G. LEAKEY, R.E. LEAKEY, F.H. BROWN, F.E. GRINE, P. KALEME, H. ROCHE, K.T. UNO & B.A. WOOD. 2013. Stable isotope-based diet reconstructions of Turkana Basin hominins. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 110: 10501-6.
- COLLARD, M., & B. WOOD. 2015. Defining the genus *Homo*. In *Handbook of Paleoanthropology*, 2nd ed., vol. 3, cur. W. HENKE & I. TATTERSALL, 2107-44. Heidelberg: Springer.
- DE HEINZELIN, J., J.D. CLARK, T. WHITE, W. HART, P. RENNE, G. WOLDEGABRIEL, Y. BEYENE & E.R. VRBA. 1999. Environment and behavior of 2.5-million-year-old Bouri hominids. *Science* 284: 625-9.
- DOBZHANSKY, T. 1944. On species and races of living and fossil man. *Amer. Jour. Phys. Anthropol.* 2: 251-65.
- ELDREDGE, N., & I. TATTERSALL. 1975. Evolutionary models, phylogenetic reconstruction, and another look at hominid phylogeny. In *Approaches to Primate Paleobiology*, cur. F. S. SZALAY, 218-42. Basel: Karger.
- FERRING, R., O. OMS, J. AGUSTI, F. BERNA, M. NIORADZE, T. SHELIA, M. TAPPEN, A. VEKUA & D. LORDKIPANIDZE. 2011. Earliest human occupations at Dmanisi (Georgian Caucasus) dated to 1.85-1.78 Ma. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 108: 10432-6.
- GROVES, C.P., & V. MAZAK. 1975. An approach to the taxonomy of the Hominidae: Gracile Villafranchian hominids of Africa. *Casopis pro Mineralogii Geologii* 20: 225-47.
- GABUNIA, L., M.-A. DE LUMLEY, A. VEKUA, D. LORDKIPANIDZE & H. DE LUMLEY. 2002. Découverte d'un nouvel hominidé à Dmanissi (Transcaucasie, Géorgie). *C. R. Palevol* 1: 243-53.
- GABUNIA, L., & A. VEKUA. 1995. A Plio-Pleistocene hominid from Dmanisi, east Georgia, Caucasus. *Nature* 373: 509-12.
- HARMAND, S., J.E. LEWIS, C.S. FEIBEL, C.J. LEPRE, S. PRAT, A. LENOBLE, X. BOES, R.L. QUINN, M. RENET, A. ARROYO, N. TAYLOR, S. CLEMENT, G. DAVER, J.-P. BRUGAL, L. LEAKEY, R.A. MORTLOCK, J.D. WRIGHT, S. LOKORODI, C. KIRWA, D.V. KENT & H. ROCHE. 2015. 3.3-million-year-old stone tools from Lomekwi 3, West Turkana, Kenya. *Nature* 521: 310-6.
- HILL, A., S. WARD, A. DEINO, G. CURTIS & R. DRAKE. 1992. Earliest *Homo*. *Nature* 335: 719-22.
- HUXLEY, T.H. 1863. *Evidence as to Man's Place in Nature*. London: Williams & Norgate.
- JOHANSON, D.C., F.T. MASAO, G.G. ECK, T.D. WHITE, R.C. WALTER, W.H. KIMBEL, B. ASFAW, P. MANEGA, P. NDESSOKIA & G. SUWA. 1987. New partial skeleton of *Homo habilis* from Olduvai Gorge, Tanzania. *Nature* 327: 205-9.
- JOHNSON, S. 1755. *Dictionary of the English Language*. London: J. & P. Knapton.
- KIMBEL, W., R.C. WALTER, D.C. JOHANSON, K.E. REED, J.L. ARONSON, Z. ASEFFA, C.W. MAREAN, G.G. ECK, R. BOBE, E. HOVERS, Y. RAK, C. VONDRA, T. YEMANE, D. YORK, Y. CHEN, N.M. EVENSEN & P.E. SMITH. 1996. Late Pliocene *Homo* and Oldowan tools from the Hadar Formation (Kadar Hadar Member), Ethiopia. *Jour. Hum. Evol.* 31: 549-61.
- KING, W. 1864. The reputed fossil man of the Neanderthal. *Quart. Jour. Sci.* 1: 88-97.
- LEAKEY, L.S.B., P.V. TOBIAS & J.R. NAPIER. 1964. A new species of *Homo* from Olduvai Gorge. *Nature* 202: 7-9.
- LINNAEUS, C. 1758. *Systema Naturae*. 10th ed. Stockholm: Salvii.
- LORDKIPANIDZE, D., T. JASHASHVILI, A. VEKUA, M.S. PONCE DE LEON, C.P.E. ZOLLIKOFE, G.P. RIGHTMIRE, H. PONTZER, R. FERRING, O. OMS, M. TAPPEN, M. BUKHIANIDZE, J. AGUSTI, R. KALHKE, G. KILADZE, B. MARTINEZ-NAVARRO, A. MOUSKHELISHVILI, M. NIORADZE & L. ROOK. 2007. Postcranial evidence of early *Homo* from Dmanisi, Georgia. *Nature* 449: 305-10.
- LORDKIPANIDZE, D., M.S. PONCE DE LEON, A. MARGVELASHVILI, Y. RAK, G.P. RIGHTMIRE, A. VEKUA & C.P.E. ZOLLIKOFE. 2013. A Complete Skull from Dmanisi, Georgia, and the Evolutionary Biology of Early *Homo*. *Science* 342: 326-31.
- MAYR, E. 1950. Taxonomic categories in fossil hominids. Cold Spring Harbor Symp. *Quant. Biol.* 15: 109-118.
- MCPIHERRON, S., Z. ALEMSEGED, C.W. MAREAN, J.G. WYNNE, D. GERAADS, R. BOBE & H.A. BEARAT. 2010. Evidence for stone-tool-assisted consumption of animal tissues before 3.39 million years ago at Dikika, Ethiopia. *Nature* 466: 857-60.
- OAKLEY, K.P. 1949. *Man the Tool-Maker*. London: British Museum.
- ROBINSON, J.T. 1953. *Meganthropus*, Australopithecines and hominids. *Amer. Jour. Phys. Anthropol.* 11: 1-38.
- SCHRENK, F., T. BROMAGE, C. BETZLER, U. RING & Y. JUWAYEYI. 1993. Oldest *Homo* and Pliocene biogeography of the Malawi Rift. *Nature* 365: 833-6.
- SCHWARTZ, J.H. 2000. Taxonomy of the Dmanisi crania. *Nature* 289: 55.
- SCHWARTZ, J.H., & I. TATTERSALL. 2005. *The Human Fossil Record, Vol. 4: Craniodental Morphology of Early Hominids (Genera Australopithecus, Paranthropus, Orrorin) and Overview*. Hoboken, N.J.: Wiley/Liss.
- SCHWARTZ, J.H., & I. TATTERSALL. 2015. Defining the genus *Homo*. *Science* 349 (6251): 931-2. DOI: 10.1126/science.aac6182.
- SCHWARTZ, J.H., I. TATTERSALL & Z. CHI. 2014. Comment on "A complete skull from Dmanisi, Georgia, and the evolutionary biology of early *Homo*". *Science* 344 (6182): 360-a. DOI: 10.1126/science.1250056.
- SPONHEIMER, M., Z. ALEMSEGED, T.E. CERLING, F.E. GRINE, W.H. KIMBEL, M.G. LEAKEY, J.A. LEE-THORP, F.K. MANTHI, K.E. REED, B.A. WOOD & J.G. WYNNE. 2013. Isotopic evidence of early hominin diets. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 110: 10513-8.
- SPOOR, F., P. GUNZ, S. NEUBAUER, S. STELZER, N. SCOTT, A. KWEAKSON & C. DEAN. 2015. Reconstructed *Homo habilis* type OH7 suggests deep-rooted species diversity in early *Homo*. *Nature* 519: 83-6.
- STRINGER, C.B. 1986. The credibility of *Homo habilis*. In *Major Topics in Primate and Human Evolution*, cur. B. WOOD, L. MARTIN and P. ANDREWS, 266-93. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- SUWA, G., T.D. WHITE & F.C. HOWELL. 1996. Mandibular postcanine dentition from the Shungura Formation, Ethiopia: Crown morphology, taxonomic allocations, and Plio-Pleistocene hominid evolution. *Amer. Jour. Phys. Anthropol.* 101: 247-82.
- TATTERSALL, I. 2012. *Masters of the Planet: The Search for Our Human Origins*. New York: Palgrave Macmillan.
- TATTERSALL, I. 2015a. *Homo ergaster* and its contemporaries. In *Handbook of Paleoanthropology*, 2nd ed., vol. 3,

- cur. W. HENKE & I. TATTERSALL, 2167-88. Heidelberg: Springer.
- TATTERSALL, I. 2015b. *The Strange Case of the Rickety Cossack, and other Cautionary Tales from Human Evolution*. New York: Palgrave Macmillan.
- TATTERSALL, I., & N. ELDREDGE. 1977. Fact, theory and fantasy in human paleontology. *Amer. Scientist* 65: 204-11.
- VEKUA, A., D. LORDKIPANIDZE, G.P. RIGHTMIRE, J. AGUSTI, R. FERRING, G. MAJSURADZE, A. MOUSKHELISHVILI, A. NIORADZE, M. PONCE DE LEON, M. TAPPEN, M. TVALCHRELIDZE & C.P.E. ZOLLIKOFE. 2002. A new skull of early *Homo* from Dmanisi, Georgia. *Science* 297: 85-9.
- VILLMOARE, B., W.H. KIMBEL, C. SEYOUN, C.J. CAMPISANO, E.N. DIMAGGIO, J. ROWAN, D.R. BRAUN, J.R. ARROWSMITH & K.E. REED. 2015. Early *Homo* at 2.8 Ma from Ledi-Geraru, Afar, Ethiopia. *Science* 347: 1352-5.
- WOOD, B. 1987. Who is the 'real' *Homo habilis*? *Nature* 327: 187-8.
- WOOD, B. 1992. Origin and evolution of the genus *Homo*. *Nature* 355: 783-90.
- WOOD, B., & M. COLLARD. 1999. The human genus. *Science* 284: 65-71.

Traduzione

Introduzione

Sono passati 250 anni da quando Linneo ha introdotto in genere *Homo* nella letteratura scientifica. Come descritto nella definitiva decima edizione del Sistema Naturae (LINNAEUS, 1758), questo genere comprende la specie *Homo sapiens*, suddivisa in cinque sottospecie. Quattro di queste ultime rappresentano quelle che sono oggi alcune familiari varianti geografiche dell'umanità, ma una di esse raccoglie diverse forme "mostruose" da miti e leggende. A complicare le cose, in questo specifico caso, Linneo sostituì con il criptico ammonimento: *nosce te ipsum* (conosci te stesso) le caratteristiche morfologiche che utilizzava abitualmente per definire i propri taxa. Ad aggiungere ulteriore potenziale perplessità, Linneo aggiunse contemporaneamente una seconda specie di *Homo*, *H. troglodytes*, che egli intendeva comprendesse sia il poco conosciuto orangutan delle Indie orientali, che quello che noi possiamo presumere fosse una scimmia africana che era stata descritta in tempi antichi da Plinio il Vecchio.

Il genere a cui l'uomo moderno appartiene nacque quindi con qualche incomprensione: condizione che è stata ulteriormente aggravata dalla frequente confusione fra la definizione tassonomica *Homo* con il poco preciso e colloquiale termine di "umano".

In un mondo pre-evoluzionista questo ultimo termine difficilmente aveva bisogno di una definizione: tutti sapevano che si applicava ad una creatura in grado di esprimersi, acculturato, e privo di qualsiasi equivalente in esistenza. Persino il grande lessicografo inglese Samuel Johnson pensava fosse corretto, nel suo autorevole dizionario, definire "uomo" come "essere umano", e "umano" come "avente le qualità di un uomo" (JOHNSON 1755). Con la scoperta che gli esseri viventi hanno una storia fossile, e che essi sono dotati di parenti prossimi estinti, questa valutazione cambia completamente. Tuttavia, circa 300 anni dopo, persino gli scienziati continuano a utilizzare il termine "umano" nel migliore dei casi in maniera impropria. La maggior parte di essi concorda che il termine "evoluzione umana" comprende la storia dell'intera

famiglia degli ominidi (o della sub-famiglia degli ominini; la differenza è meramente nozionistica nel presente contesto). D'altra parte, la maggior parte di loro descriverebbe come "umani" tutti quegli ominidi che appartengono legittimamente al genere *Homo*, nonostante solo al moderno *Homo sapiens* sia applicabile l'etichetta di "completamente umano". Può darsi che tanta genericità sia prevedibile con termine di uso comune; ciò che è più sorprendente è che non esiste ancora nulla che sia anche solo vagamente somigliante al consenso scientifico su come i fossili di ominidi debbano essere propriamente classificati all'interno del genere *Homo*. Addirittura, diversi recenti contributi relativi a questo argomento sono stati decisamente inconsistenti. In questo articolo farò un breve riassunto della storia della scoperta e dell'interpretazione dei fossili che si credevano essere correlati a questa questione, evidenziando l'inadeguatezza del corrente concetto sul genere [*Homo*].

Il genere *Homo* e le evidenze fossili

Un centinaio di anni dopo la sibillina dichiarazione di Linneo, Johann Friedrich Blumenbach (BENDYSHE 1865) fece il primo sostanziale tentativo per distinguere gli aspetti morfologici di *Homo sapiens* dagli altri mammiferi. Tra le caratteristiche c'erano: canini di piccola dimensione vicino a piccoli incisivi; una mandibola corta e un viso, un mento, un grosso cranio arrotondato in cima a una spina dorsale verticale, un bacino di forma arrotondata (a coppa?), e una postura eretta. Con la successiva scoperta di reperti fossili di ominide solo alcune di quelle caratteristiche risultarono essere specifiche di *H. sapiens*, le altre caratterizzavano gli ominidi in generale. (Utilizzo il termine "ominidi" piuttosto dell'attualmente più alla moda "ominini" che deriva da quello che oggi è il molto diverso clade che include i moderni umani e i loro estinti parenti prossimi; nel contesto corrente la differenza è, tuttavia, meramente nozionistica). Forse era prevedibile, ma persino quando furono scoperti dei fossili che provavano la precedente esistenza di ora estinti parenti prossimi di *H. sapiens*, le opinioni differirono radicalmente su come quei parenti dovessero essere classificati.

Nel 1863, Thomas Henry Huxley utilizzò alcuni interessanti stratagemmi intellettuali a supporto della teoria che il recentemente scoperto cranio di Feldhofer Neanderthal fosse "l'estremo limite di una serie che conduceva gradualmente da esso ai superiori e meglio sviluppati crani umani" (HUXLEY, 1863: 149). In altre parole, Huxley riteneva che il Neanderthal dal grande cervello, nonostante le sue particolarità morfologiche, potesse essere collocato dentro la specie *Homo sapiens*.

In contrasto, avendo concluso che i "pensieri e desideri che albergavano all'interno di esso non si innalzarono mai oltre quelli di un bruto" il geologo di Galway William KING (1864: 96) non solo posizionò la [stessa] scatola cranica fossile all'interno della nuova specie *Homo neanderthaliensis*, ma esprime anche l'opinione che fosse così simile a quella di una scimmia "da mettere in dubbio la correttezza di un generico posizionamento della stessa assieme all'Uomo", sottintendendo fosse qualcosa che non avrebbe fatto se il cranio fosse stato più completo. Queste due interpretazioni agli antipodi una rispetto all'altra sono ancora oggi gli estremi riferimenti del dibattito sui Neanderthal; con l'aggiungersi di nuove evidenze fossili all'avvento del ventesimo secolo *H. neanderthalensis* (coi suoi vari sinonimi) fu largamente accettato quale entità indipendente. Il genere *Homo*, conseguentemente, divenne

politipico, rendendo necessario definire questo taxon indipendentemente dalla specie tipo *Homo sapiens*. Tuttavia, nessuno all'epoca parve sentire la necessità di farlo.

Con i primi studi sulle evidenze fossili umane, per la maggior parte effettuati da anatomisti che si preoccupavano delle differenze all'interno di *Homo sapiens* e mostravano poca preoccupazione per le sottigliezze della tassonomia o per i ben più rilevanti modelli di diversità, il numero di taxa di ominide ovviamente esplose. Per la metà del ventesimo secolo erano in uso almeno una dozzina tra nomi generici e specifici per fossili che oggi giorno sarebbero classificati entro il genere *Homo* (tab. I). Questo proliferare della nomenclatura non fu, tuttavia, supportato da alcuna analisi morfologica razionale; nel 1944 il genetista Theodosius Dobzhansky, il principale fautore della *New Evolutionary Synthesis*, sostenne con veemenza una diversa prospettiva (DOBZHANSKY, 1944). Nella sua visione, la cultura aveva permesso agli ominidi di adattarsi ad ogni possibile nicchia ecologica, così che lungo la linea evolutiva umana la speciazione non era stata possibile. Di conseguenza ridimensionò *H. neanderthalensis* a una mera sottospecie di *Homo sapiens*. Questa interpretazione fu immediatamente estremizzata dal collega di Dobzhansky, Ernst Mayr, un ornitologo che contribuì sostanzialmente alla *Synthesis*. MAYR (1950) dichiarò senza mezzi termini che solo tre specie nella complessiva storia fossile degli ominidi potevano essere identificate. Di più, tutti appartenevano al genere *Homo* e (in linea con la *Synthesis* che si stava rapidamente rafforzando) tutti ricadevano in un'unica successione che si andava lentamente trasformando: *H. transvaalensis* (quello che ora potremmo definire come australopiteco) diede origine a *H. erectus* (in precedenza *Pithecanthropus erectus* e forme indotte), che diedero origine a *H. sapiens* (inclusi i Neanderthal).

Spiacevolmente consci che la loro precedente pletera di specie ominidi aveva poca giustificazione teorica o anatomica, gli antropologi di lingua inglese capitolarono quasi unanimemente a questo affondo. A seguito delle obiezioni di John ROBINSON (1953), agli australopiteci del Sud Africa fu generalmente fornito uno status genetico separato (il gracile *Australopithecus* fu generalmente ritenuto in qualche maniera un antenato di *Homo*, mentre il robusto *Paranthropus* fu collocato in un ramo laterale dell'evoluzione umana). Divenne però conoscenza comune che l'evoluzione all'interno dello stesso genere *Homo* era consistita nella graduale trasformazione di *Homo erectus* in *H. sapiens*. Dopo tutto, sotto la *New Synthesis*, le specie erano viste come poco più di un qualcosa di breve durata che semplicemente evolveva per conto proprio verso l'estinzione; di conseguenza, per decenni a seguire, pochi paleoantropologi osarono assegnare nomi zoologici a ominidi fossili, identificando i propri reperti con riferimento ai luoghi dove erano stati ritrovati. In questa nuova prospettiva le specie non possedevano una identità morfologica fissa; e per assonanza, anche i generi non l'avevano.

Il tranquillizzante assioma australopiteco gracile "→ *Homo erectus* → *Homo sapiens*" fu brutalmente scombussolato quando Luis Leakey e i suoi colleghi (LEAKEY, TOBIAS & NAPIER 1964) crearono la nuova specie *H. habilis* per il non-robusto ominide fossile ritrovato nello strato I e nel sottostante strato II nella Olduvai Gorge, in Tanzania. Questi furono datati col ^{14}C , allora recentemente introdotto, a circa 1,8 Ma: con un singolo colpo, la nuova specie aveva non solo più o meno raddoppiato l'allora conosciuto ambito stratigrafico del genere *Homo*, ma aveva enormemente espanso anche i suoi

limiti morfologici. Essenzialmente *H. habilis* aveva sostituito i molto approssimativamente contemporanei australopiteci dello scenario trasformazionista elaborato da Mayr, lasciando tanto i gracili quanto i robusti ominidi sudafricani quali meri prodotti collaterali dell'evoluzione umana.

Le giustificazioni morfologiche per questa mossa così radicale erano tuttavia appena sufficienti. Tranne che per un piccolo ipotizzato incremento nella dimensione del cervello indicata dai frammenti craniali dell'esemplare OH7 c'erano ben poche motivazioni per includere anche solo uno di questi antichi materiali in *Homo*. In particolare, solo la parte dentale della mascella inferiore del primitivo OH7 aveva estese somiglianze con alcuni gracili australopiteci sudafricani (cfr. Fig. 2). Invero, la motivazione principale per includere il più esile Olduvai nel genere *Homo* pare essere stata più il desiderio di Leakey a identificare questi fossili, piuttosto che quelli del coevo e notevolmente robusto esemplare di "*Zinjanthropus*", quali rimanenze fisiche dell'ominide che aveva realizzato i rozzi utensili in pietra trovati negli strati più profondi della Olduvai Gorge.

Questo desiderio in parte originava dalla convinzione di lunga data di Leakey che le radici del genere *Homo* fossero sepolte nel passato, ma derivavano anche dalla sua convinzione della correttezza della massima enunciata da Kenneth Oakley: "L'uomo costruttore di utensili" (OAKLEY, 1949), ampiamente accettata al tempo. Scoperte archeologiche più recenti hanno reso l'associazione esclusiva tra la manifattura di utensili di pietra e il genere *Homo* molto dubbiosa a voler essere gentili: le prove più recenti di uso e fabbricazione di attrezzature in pietra indica che questa azione fu quasi certamente introdotta da uno o più australopiteci (e.g. DE HEINZELIN et al. 1999; MCPHERSON et al. 2010; HARMAND et al. 2015).

Indifferente alle reali motivazioni di Leakey, la conseguenza dell'inclusione da parte sua degli anatomicamente gracili ominidi degli strati I e inferiore II della Olduvai Gorge fu di ampliare così tanto la morfologia accettata del genere che ulteriori ominidi da altri siti potevano (e furono) facilmente cacciati dentro di essa, quasi senza riguardo per il loro aspetto ("se puoi includere questo, perché non quest'altro?"). In questo modo, come le evidenze fossili umane aumentarono rapidamente, così l'identità morfologica del genere *Homo* divenne ancora più nebulosa. Ad aggiungere forse ulteriore confusione, più recenti prospezioni effettuate a Olduvai produssero uno scheletro estremamente frammentato (OH62) che fu inserito in *H. habilis* nonostante le proporzioni dei suoi arti fossero molto arcaiche (Johanson et al. 1987) il che portò Bernard Wood a chiedere, "Chi è il "vero" *Homo habilis*?" (WOOD 1987).

Alcune autorità, per esempio Chris STRINGER (1986), hanno già sottolineato che caratteristiche delle eterogenee evidenze fossili che si stavano accumulando e che erano inserite in *Homo habilis* erano più proprie di un australopiteco, e aveva chiesto se tutte dovessero realmente essere inserite nel genere che includeva anche *Homo sapiens*. La questione che sollevò divenne ancora più spinosa quando fossili di un nuovo ominide non-robusto cominciarono a spuntare nel Kenia settentrionale. Alcuni di questi si guadagnarono una controversa ammissione in *H. habilis*, mentre altri furono schiaffate entro la categoria degli "antichi *H. erectus* africani" o, più tardi, in *H. ergaster* (GROVES & MAZAK 1975) (Fig. 3).

Comunque, una revisione sistematica di quello che poteva essere razionalmente inserito all'interno del genere *Homo* iniziò veramente sono con un lavoro del 1992 di Wood, il quale

evidenziò l' "insolitamente vasto numero di variazioni" del *H. habilis* che c'erano all'epoca (p. 788), suggerendo nel contempo che almeno tre diverse specie: *H. habilis*, *H. rudolfensis*, e *H. ergaster*, avrebbero dovuto essere ammessi tra i fossili allora conosciuti degli "antichi *Homo*". Wood successivamente ripudiò questa iniziale teoria inclusiva (WOOD & COLLARD 1999), essendo per allora arrivato al convincimento che il genere *Homo* avrebbe dovuto contenere specie fossili che rispettavano specifici criteri. Nelle condizioni poste c'erano quelle che fosse possibile provare che fossero più imparentate con *H. sapiens* che con gli australopiteci; che nelle proporzioni della massa corporea, degli arti e della mascella fossero più vicine al primo che ai secondi; e che dovessero dare prova della obbligatoria andatura bipede e avere ritmi di crescita simili a quelli di *Homo*. Wood & Collard valutarono tutte queste "tendenze diagnostiche" come conseguenze di una maggiore tendenza evolutiva alla vita in aperta campagna; in base a questa nuova scoperta (e per ragioni più adattative che morfologiche), escludono sia *H. habilis* che *H. rudolfensis* (così come definito dal cranio KNM-ER 1470 proveniente dall'Est Turkana: Fig. 4) dal genere *Homo*. Questo rese *H. ergaster* (classificato sulla base dalla mandibola KNM-ER 992 proveniente dall'Est Turkana) quale il più antico membro conosciuto del genere (cfr. TATTERSALL 2015) considerato lo studio effettuato sui fossili attribuiti a questa specie, generalmente conosciuti come "primi *Homo erectus* africani"). Alla luce di questa revisione gli esemplari di *habilis* e *rudolfensis* furono lasciati "galleggiare" in un limbo tassonomico assolutamente insoddisfacente; ma il genere *Homo* era diventato una unità monofiletica molto più compatta e plausibile. Era teoricamente molto più suscettibile ad una definizione morfologica razionale, per quanto Wood & Collard non facessero alcuno sforzo per fornirne una.

Tristemente, i paleoantropologi in seguito fecero ben poca attenzione alle esortazioni di Wood & Collard. Come risultato, nel corso delle ultime due decadi il variegato assortimento di fossili ascritti cronologicamente ai primissimi *Homo* provenienti da siti africani ha continuato a aumentare. Tutti i reperti più antichi coinvolti nel processo sono frammentari e di difficile interpretazione, per quanto solo pochi studiosi oltre a SCHWARTZ & TATTERSALL (2015) si siano sentiti in diritto di mettere in dubbio il loro inserimento nel genere *Homo*. HILL et al. (1992), analizza un frammento di osso temporale di 2,4 Ma proveniente da Cherkmeron nel Kenya settentrionale parlandone come di "primo *Homo*" ma ha molte delle caratteristiche di un robusto australopiteco e la sua assegnazione (al genere) deve restare in sospeso. SCHRENK et al. (1993) assegna la mandibola risalente a 2,4 Ma di anni fa UR 501 proveniente da Urha in Malawi al genere *Homo rudolfensis*, ma a causa delle condizioni frammentarie e di cattiva conservazione un confronto preciso con specie simili che si suppongono coeve è di difficile realizzazione (vedasi anche sotto). Un reperto meglio conservato è il palato AL 666-1 descritto da KIMBEL et al. (1996) proveniente dai sedimenti di 2.3 Ma di Hadar, in Etiopia. Ma considerato che questo reperto mostra una correlazione con il clivus nasoalveolare del palato che è atipica per reperti la cui appartenenza al genere *Homo* è più sicura, e alla luce delle similitudini dentali con il palato di *Australopithecus garhi* proveniente dal vicino Bouri, le ragioni per separarlo dall'antecedente *A. afarensis* di Hadar non sono così sicure. Quindi, le prove portate a sostegno dell'esistenza più di 2.0 Ma di anni fa di una entità morfologicamente attribuibile al genere *Homo* sono decisamente deboli.

Un attacco più forte allo sfoltoimento di Wood & Collard al genere *Homo*, o almeno basato su una migliore evidenza fossile, venne da alcuni ritrovamenti ad Dmanisi, nella Repubblica di Georgia. Questo notevole sito, la più antica località a ominidi fuori dal continente africano, ha ad oggi prodotto cinque crani di ominide con una capacità cranica di piccole dimensioni, quattro mandibole, e alcune altre ossa postcraniali che datano tutte a circa 1.8 Ma di anni fa (FERRING et al. 2011). Le ossa di Dmanisi hanno avuto un percorso tassonomico piuttosto accidentato a seguito della prima scoperta nel sito nel 1992; tutte le attribuzioni sono state ad una o all'altra specie di *Homo*. La delicata mascella inferiore inizialmente rinvenuta nel sito fu assegnata al "primo *Homo erectus* africano" dai suoi descrittori (GABUNIA & VEKUA 1995). In seguito, con l'aggiunta di due crani, il campione nel suo complesso fu equiparato a *H. ergaster* (GABUNIA et al. 2000). Quando una mascella molto grossa fu dissotterrata, fu proposto il nuovo nome *Homo georgicus* (GABUNIA et al. 2002); ma con la scoperta di un ulteriore cranio (Fig. 5) l'insieme fu rapidamente ricondotto a *H. erectus* (VEKUA et al. 2002). Il cranio cui apparteneva la grossa mascella fu scoperto nel 2005, e fu descritto otto anni più tardi da LORDKIPANIDZE et al. (2013). Stranamente, gli fu dato il quadruplo nome, inappropriato e extralegale, di *Homo erectus ergaster georgicus*, apparentemente in omaggio a tutte le sue precedenti identità.

Per quanto la squadra operante a Dmanisi ha sempre operato con il presupposto che tutti i suoi ominidi appartenessero alla stessa specie, l'insieme si presenta con una notevole varietà di morfologie. Invero, era solo il 2000 quando Jeffrey Schwartz (SCHWARTZ 2000) suggerì che con ogni probabilità più di una specie fosse presente nel campione. Ciò che è più importante, nessuno degli ominidi di Dmanisi presenta una particolare somiglianza con *Homo erectus* così come definito dal materiale di riferimento di Java. Anzi, ci sono davvero poche preziose motivazioni per allocare uno qualunque di questi in un genere che per definizione comprende *H. sapiens*. In uno studio preliminare dei reperti postcraniali provenienti da Dmanisi, LORDKIPANIDZE et al. (2007) segnalavano sia la scarsa statura che la "mescolanza di tratti primitivi e derivati" (p. 305) nella parte post-craniale dello scheletro, per quanto fosse indicato come le proporzioni degli arti fossero sostanzialmente moderne. Ma, forse più importante, tutti i crani provenienti da Dmanisi avevano un volume cerebrale significativamente inferiore, variando da 550 a 730 ml (ben al di sotto degli 850 ml del più o meno contemporaneo cranio KNM-ER 3733 proveniente dal Kenya settentrionale, per quanto leggermente superiori a quello degli australopiteci). Il grosso cranio (D2600/455) recentemente segnalato (LORDKIPANIDZE et al. 2013), ma non ancora completamente descritto, è un reperto particolarmente interessante. Ha la più piccola scatola cranica del lotto (546 ml), accoppiato con un viso tanto fortemente prognato quanto quello di ogni minuto australopiteco. Tuttavia il suo aspetto è completamente diverso da qualunque australopiteco in moltissimi dettagli della conformazione cranica, forse esibendo quelli che dovrebbero essere descritte come importanti arcate sopracciliari.

L'ultima parola sull'insieme di ossa ominidi di Dmanisi deve essere ovviamente ancora scritta. Ma è già chiaro che includendo tutti (o forse ognuno) di questi reperti nel genere *Homo* viola i principi enunciati da Wood & Collard nel 1999, tanto quanto contrasta con ogni ragionevole definizione morfologica di un genere che comprende necessariamente anche

Homo sapiens. A parte la probabile eterogeneità dell'insieme osseo proveniente da Dmanisi (SCHWARTZ 2000; SCHWARTZ & TATTERSALL 2005; SCHWARTZ, TATTERSALL & CHI 2014), COLLARD & WOOD (2015) hanno ribadito recentemente le proprie conclusioni su questo preciso aspetto. Sulla base di una analisi geometrica della morfologia dei profili craniali, LORDKIPANIDZE et al. (2013) hanno elaborato la curiosa teoria che, dato che le differenze nell'insieme osseo ominide di Dmanisi superano quelle che si trovano complessivamente tra *H. habilis*, *H. rudolfensis*, *H. ergaster* e *H. erectus*, i materiali provenienti dalla Georgia dovrebbero essere assegnati a *H. erectus*. Rifiutando le conclusioni di Lordkipanidze et al., sulla base del fatto che i metodi morfologici da loro utilizzati non riuscivano a separare il cranio dei Neanderthal (dalla grossa scatola cranica e peculiari) da quelli altrettanto peculiari ma dalla piccola scatola cranica dei Dmanisi D2700 (Fig. 5), anche COLLARD & WOOD (2015) rigettano l'inserimento dei materiali provenienti da Dmanisi nel genere *Homo*. Ribadiscono invece, con una certa forza, la visione del genere da loro enunciata nel 1999. A loro modo di vedere, mentre il genere *Homo* comprende *H. sapiens*, *H. neanderthaliensis*, *H. heidelbergensis*, *H. erectus* e *H. ergaster*, esclude decisamente *H. rudolfensis* e *H. habilis* e, per ora, anche il bizzarro *H. floresiensis* indonesiano. Tuttavia, Collard & Wood continuano a ribadire la loro teoria che indica come genere un insieme di specie che occupa una singola zona adattativa, qualunque cosa questo possa effettivamente significare. In questo momento, il genere *Homo* così come definito da questi autori è probabilmente monofiletico; ma siccome, sottolineando il concetto di genere, quello proposto da Collard & Wood non esclude la polifilia, dovrà probabilmente essere rivisto prima o poi: con ogni probabilità più prima, che poi.

Recenti supposte aggiunte alla nostra conoscenza del "primo *Homo*"

Diversi recenti contributi, basati su scoperte avvenute da poco, ricostruzioni e sulle conoscenze complessive esistenti, hanno riesaminato la questione del "primo *Homo*" da una molteplicità di prospettive. Purtroppo, nonostante questo, l'opinione comune più diffusa è che tutte ignorano i saggi consigli di Wood & Collard, e prendono invece per certo il concetto privo di senso di un genere "esteso" che, in aggiunta alle specie validate da Collard & Wood, comprende anche i diversi dubbi aspiranti, gli ominidi di Dmanisi e i disomogenei insiemi di materiali attribuiti a *Homo habilis* e *H. rudolfensis*. Per raggiungere questo risultato non sorprende che tutti i ricercatori abbiano dovuto riconoscere l'esistenza di diverse stirpi di *Homo* nel Pleistocene inferiore (così come temporalmente definito utilizzando la corrente, per quanto opinabile, cronologia lunga).

In una descrizione complessiva del "primo *Homo*", ANTÓN et al. (2014) analizzano il massimalista ipodigma (l'insieme dei fossili assegnati a un taxon) del genere *Homo*. Stranamente, il solo reperto fossile escluso dalle loro analisi era la mascella di *Homo habilis* (olotipo OH7) che, a dispetto dell'eccellente stato di conservazione della dentatura, consideravano di forma eccessivamente distorta. Questa omissione causò naturalmente alcune incertezze nella nomenclatura che gli autori elusero dividendo il resto dei reperti fossili di "primo *Homo non-erectus*" in due gruppi informali, nominati rispettivamente sulla base dei reperti craniali provenienti da East Turkana KNM-ER1470 (Fig. 4) e 1813 (Fig. 6). Mentre caratterizzavano morfologicamente questi gruppi utilizzando

solo i termini più eclatanti, Antón e colleghi enfatizzavano il fatto che nessuno coincideva esattamente con quanto altri autori in precedenza avevano ritenuto appartenesse all'ipodigma di *rudolfensis* e *habilis*. Per esempio, escludevano *dadolfensis* la mandibola di KNM-ER 1802 (l'esemplare che aveva suggerito a SCHRENK et al. (1993) di assegnare a tale specie la mandibola di Uraha), e facevano rilevare che tale risistemazione poneva dubbi sulla precedente dicotomia "grande vs piccolo" (i.e. *rudolphensis* vs *habilis*). In seguito opposero la teoria adattativa di Collard & Wood contro gli stessi autori citando alcune ricerche con gli isotopi stabili (CERLING et al. 2013; SPONHEIMER et al. 2013) che suggerivano che i "primi ominidi non-*erectus*" fossero generalisti dal punto di vista dietetico.

Questi studi alternativi dimostravano - secondo il punto di vista di Antón et al. - che tutti questi ultimi reperti doversero essere reinseriti in *Homo*. Includevano nella loro teoria anche gli ominidi da Dmanisi, che ritenevano mostrassero caratteristiche sia del "primo *Homo erectus* africano" che di altri "*Homo*" africani. Considerata la solerzia con cui Antón e colleghi intendevano cacciare questo variegato assortimento di ominidi nel genere, difficilmente sorprenderà che essi in seguito ritenessero che molti dei tratti caratteristici ritenuti tipici di *Homo* fossero presenti nelle evidenze fossili di periodi diversi, e che alcuni fossero condivisi con gli australopithecini. Sulla base della raccolta fossile da loro esaminata, Antón et al. concludevano che il genere *Homo* aveva avuto origine circa 2.4 Ma fa, e che nel periodo tra i 2 e gli 1.5 Ma fa tre diverse discendenze potevano già essere identificate, qualcosa di non inatteso in un periodo che vedeva una estrema instabilità e frammentazioni ambientali che si verificavano in tempi molto ristretti.

Qualunque altra cosa si pensi, ogni genere è fondamentalmente un raggruppamento di specie monofiletiche (ottimisticamente, olofetiche) che discendono tutte dallo stesso comune progenitore.

Siccome né il tempo né la localizzazione geografica necessariamente comportano una relazione genealogica che determini definitivamente l'appartenenza a un genere (ELDREDGE & TATTERSALL 1975) rimaniamo con la morfologia come nostro solo valido arbitro per valutare le varie correlazioni esistenti. È quindi significativo che la discussione di Antón et al. fosse basata quasi esclusivamente su termini quali dimensione del cervello e del corpo, diete, ecologia, e diversi presunti comportamenti. Da nessuna parte quegli autori arrivavano al punto di quella che è la questione vitale della morfologia, oltre che in occasionali vaghe citazioni alla "forma". Come risultato, le basi sulla quale Antón e colleghi rigettano i lodevoli tentativi di Wood & Collard di fare del genere *Homo* una entità morfologicamente più coerente, sono dubbie a voler essere generosi. Ma quando la loro stessa azione poneva sulle spalle di Antón et al. la responsabilità di proporre una propria alternativa coerente fallirono miseramente. Naturalmente ciò era inevitabile dato che il loro omettere la morfologia li privava di ogni metodo soddisfacente per definire il genere a cui apparteniamo, o di proporre qualsivoglia sistema pratico di riconoscerne i membri nella documentazione fossile. Naturalmente nessuno dubita che ecologia, funzioni, comportamento e così via siano componenti basilari della storia evolutiva degli ominidi che i paleoantropologi stanno tentando di decifrare, ma senza un quadro di riferimento forte che sostenga le storie che raccontiamo, tutto quello con cui rimaniamo sono generalizzazioni prive di consistenza.

In risposta al rifiuto di Antón et al. di accettare l'utilità dal punto di vista sistematico della mandibola del tipo OH7 *Homo habilis*, SPOOR et al. (2015) si attivarono per correggerne la distorsione della forma. Utilizzando le tecniche della ricostruzione virtuale, questi autori determinarono che la forma originale della mandibola era "molto primitiva, con una arcata dentale lunga e sottile più simile a quella di *Australopithecus afarensis* che a quelle arrotondate ("paraboliche") di *Homo sapiens* o *H. erectus*" (p. 83). E lo stesso, dissero, era vero anche per la forma che avevano estrapolato della mascella. Nonostante il suggestivo paragone con *A. afarensis*, e l'esplicito rifiuto di similitudini con reperti quali quelli delle mascelle di OH65 proveniente da Olduvai e AL666-1 da Hadar, Spoor et al. non contestarono la presunzione che il curiosamente primitivo reperto OH7 (Fig. 1) appartenesse al genere *Homo*. Conclusero semplicemente che, così come il reperto virtualmente ricostruito di OH7, il detentore del nome *habilis* era diverso dalla maggior parte dei fossili degli altri primi *Homo* (per quanto quella irritante mandibola di KNM-ER 1802 avrebbe potuto essere un'eccezione). E nella loro opinione quegli altri reperti avrebbero potuto essere assegnati a *H. rudolfensis* o a *H. erectus*. Di conseguenza, il gruppo di Spoor trovò prove per dimostrare la presenza di molteplici linee di *Homo* nel periodo tra 2.4 e 1.5 Ma fa, esattamente come Antón et al., ma per ragioni completamente diverse.

La conclusione di Spoor et al. che la mandibola di OH7 potesse essere genericamente posta nel genere *Homo*, assieme a tutti gli altri reperti, era in qualche modo influenzata dal fatto che la ricostruzione virtuale dei frammenti di cranio di OH7 (che non furono mai associati in modo definitivo alla mascella inferiore) avevano prodotto un modesto incremento nella capacità cranica da 729 a 824 ml, come quello di *Homo rudolfensis*. Desta interesse, tuttavia, il fatto che Spoor et al. mancassero di commentare il fatto che KNM-ER 992 (Fig. 3), la mandibola tipo di *H. ergaster*, aveva anche lei le lunghe parallele file di denti che loro ritenevano rendessero la mascella di OH7 così particolare. Forse questo era dovuto al fatto che avevano già archiviato ER 992 (e *H. ergaster*) nella categoria "prendi tutto" di *H. erectus*, così ogni confronto di questo tipo era considerato irrilevante.

Più o meno nello stesso periodo in cui SPOOR et al. (2015) pubblicarono il loro articolo su OH7, VILLMOARE et al. (2015) annunciarono la scoperta di una mandibola parziale di ominide a Ledi-Geraru, nella regione di Afar, in Etiopia. Datata tra i 2.8 e i 2.75 Ma fa, questo reperto di mandibola (NME LD350-1) ha le radici e le corone di C-M₃; e si situa cronologicamente tra *Australopithecus afarensis* e il supposto "primo *Homo*" AL666-1 proveniente dalla vicina Hadar.

La mandibola di Ledi-Geraru corrispondeva, per dimensione, ai più piccoli reperti di *A. afarensis*, e sembrava condividere con quella specie aspetti quali una "sezione trasversale della sinfisi inclinata, una faccia anteriore della sinfisi bulbosa, e un toro trasverso inferiore sporgente che è solo leggermente in rilievo sopra la base del corpus" (VILLMOARE et al. 2015: 1353). D'altro canto, Villmoare et al. hanno elencato una serie di caratteristiche, prevalentemente relative ai denti, che non sono tipiche di *A. afarensis*. Inoltre la maggior parte di essere non sono di per se stesse evidenti indicazioni di appartenenza a un compatto e monofiletico *Homo*; tuttavia i pochi caratteri della mandibola riportati come "allineanti il reperto con i primi *Homo*" includono: file di denti all'apparenza un po' divergenti, margini superiore ed inferiore del

corpus subparalleli, apertura del forame mentale situata su di un breve solco del corpus, origine posteriore della radice anteriore del ramo e M3 che è mesiodistalmente più corto dell' M2. Seguendo la mirabile definizione di Mayr (SUWA et al. 1996) dell'intervallo tra i 2.9 e i 2.7 Ma quale "periodo di transizione quando avvenne l'evoluzione da una specie simile ad *A. afarensis* ad una più avanzata... vicina nella complessiva morfologia dentale alla condizioni di quella di *A. africanus* ma per la maggior parte ancora inseribile in quelle variazioni tra *A. africanus* e/o primo *Homo*" Villmoare et al. concludevano che la mandibola di LD350-1 "rappresentava una popolazione derivante da questa transizione e ... portava a una relazione filetica con *Homo* tra i 2.4 e i 2.3 Ma" (p. 1354). Di conseguenza assegnarono al loro reperto il rango di parente ancestrale del supposto ben consolidato *Homo* dell'intervallo 2.4-2.3 Ma. Nel titolo del loro articolo, se non altro, assegnarono il loro reperto al genere *Homo*, estendendo all'indietro nel tempo le origini a 2.8 Ma. Louis Leakey ne sarebbe stato enormemente gratificato.

È incoraggiante che Villmoare et al. reintroducessero finalmente un po' di sostanziale morfologia nella diatriba sul "primo *Homo*"; ma, ancora una volta, i loro confronti erano condizionati da una assegnazione a priori di fossili dalla diversa morfologia e di epoche diverse al "primo *Homo*". Il problema è evidente: come abbiamo visto la morfologia riscontrabile nell'insieme dei "primi *Homo*" è sorprendentemente difforme, non consentendo agli studiosi di riorganizzare l'inclusione di una grande varietà di ominidi fossili all'interno del genere. Naturalmente, fino a quando i paleoantropologi persevereranno nel distanziarsi dal modello elaborato da SUWA et al. (1996), in cui una graduale e impercettibile transizione diacronica avvenne dal gracile *Australopithecus* ad *Homo*, possono continuare a giustificare un tale assemblamento di diverse morfologie in una singola linea evolutiva degli ominidi appellandosi alla teoria di una "variabilità intra-specifica". E naturalmente, enfatizzare la "variabilità" dei loro reperti sembra aver fornito molti paleoantropologi di una forma di compiaciuta soddisfazione quando di riflesso rifiutavano la "tipologia" contro cui il loro padre intellettuale Mayr aveva imperversato nel 1950.

Tutto è bene quel che finisce bene, probabilmente. Ma il fatto è che ogni buona idea può essere portata a un estremo irrealistico; e il principale percorso evuzionistico che è emerso dalle scoperte paleontologiche nell'ultimo mezzo secolo non ha ancora ceduto il passo alla trasformazione graduale teorizzata da Mayr. Invece, quello che si è materializzato è l'immagine vivida di un taxa molto variegato (Fig. 7) - cosa che è, in realtà, tipica di ogni gruppo di mammiferi che sia riuscito a diffondersi con successo. Persino i paleoantropologi più tradizionalisti sono attualmente disposti a riconoscere almeno due dozzine di specie ominidi nella documentazione fossile risalente agli ultimi sette milioni di anni, e questo allo stato attuale delle conoscenze, il che sottostima notevolmente la varietà di specie che c'è là fuori. In più, la struttura dell'albero genealogico degli ominidi dimostra chiaramente che diverse discendenze hanno convissuto in parallelo (cfr. Fig. 7). La solitaria condizione di *Homo sapiens* quale solo ominide esistente al mondo (che è allo stato attuale l'unica cosa che possa far sembrare logico il far derivare l'evoluzione umana da una singola linea evolutiva) è, di fatto, uno stato estremamente inusuale. Ci dice molto di più riguardo alle nostre peculiari caratteristiche come specie, di quanto dica sui percorsi più ampi dell'evoluzione umana (TATTERSALL 2012, 2015b).

Conclusioni

La maggior parte degli studi di cui si discute sopra è estremamente contraddittoria nell'approccio utilizzato. COLLAR & WOOD (2015) provano a circoscrivere *Homo* con metodologie adattative, tuttavia è precisamente per ragioni adattative che ANTÓN et al. (2014) vogliono espanderlo. SPOOR et al. (2015) enfatizzano la primitività della mandibola OH7 di *Homo habilis*, mentre VILMOARE et al. (2015) cercano, in opposizione, di includere il reperto LD 350-1 nell'*Homo* per degli aspetti che ritengono simili.

È inusuale, in ambiente scientifico, che esperti che lavorano nello stesso settore abbiano delle teorie così diverse nei loro presupposti; questo problema in paleoantropologia sembra originare dalla generale incapacità di comprendere la rilevanza di una conoscenza di base della sistematica. Tutto ciò che ora sappiamo sull'evoluzione degli ominidi porta alla conclusione che non fu un processo di raffinazione costante come quello proposto da Mayr come ci era stata insegnato a credere (e che ancora aleggia nella testa di molti).

Al contrario, la storia dell'evoluzione umana di fatto coinvolge una vigorosa sperimentazione evoluzionistica. Di tanto in tanto, sullo sfondo di un ambiente in mutazione, una nuova specie di ominide veniva creata e gettata sul palcoscenico ecologico a vivere o morire. E in uno scenario simile, come Niles Eldredge e io abbiamo dichiarato molti decenni fa (TATTERSALL & ELDRIDGE 1977), l'età di ogni specifico ominide fossile non dirà quale fosse il suo status evoluzionistico. Se l'evoluzione degli ominidi fosse di fatto consistita in nulla di più che un cambiamento graduale all'interno di una linea evolutiva, allora ogni fossile avrebbe dovuto essere come un anello di una catena che corre lungo il tempo. I singoli ritrovamenti sarebbero di primaria importanza, e la posizione di ogni specifico fossile nella sua catena (così come determinato dalla sua età) direbbe dove si trova nello schema evoluzionistico delle cose. Ma dato che chiaramente non è questo il caso, i fossili non solo devono essere collocati propriamente - mediante la loro morfologia - nella specie a cui appartengono, ma deve essere riconosciuto che quella stessa specie fanno parte di genealogie le cui topografie devono essere analizzate e non solo scoperte.

Questa è una lezione che deve essere ancora accettata da molti paleoantropologi. Ho già notato che, ai loro minimi termini, i generi non sono più che gruppi monofiletici di specie. Ma solo una volta che le specie fossili sono state adeguatamente caratterizzate, e le relazioni tra di loro ipotizzate, queste possono essere propriamente riunite in generi. Generi che, naturalmente, non possono essere infinitamente inclusivi. Dove debbano essere fissati i loro limiti è sfortunatamente una questione individuale, per quanto sia una di quelle decisioni rese più facili nella pratica da gap morfologici quali quelli che separano il concetto limitativo di *Homo* descritto da WOOD & COLLARD (1999) e da quelle *borderline* dagli stessi escluse.

Ma l'ostinata ossessione paleoantropologica con le astratte "zone ecologiche" assieme al perdurare della teoria dell'evoluzione lineare di Mayr e al desiderio di scoprire il "primitivo *Homo*" sono serviti a gettare fumo sulla questione relativa a quali fossili fossero stato adeguatamente assegnati al nostro genere. Chiaramente, non possiamo semplicemente continuare ad ampliare il genere *Homo* spostando sempre più indietro nel passato i suoi inizi man mano che sono scoperti fossili sempre più antichi che hanno qualcosa che li differenzia dall'essere tipicamente australopithecini, in una costante regressione temporale. Persino tornando indietro ai 2.8 Ma che

abbiamo ora raggiunto, ci troviamo davanti a un agglomerato di fossili di presunti *Homo* che sfidano ogni razionale caratterizzazione in termini di morfologia condivisa (SCHWARTZ & TATTERSALL 2015).

I paleoantropologi sono abituati a lamentarsi rumorosamente dell'incompletezza della documentazione fossile, concludendo di solito la discussione su ogni problema che si presenti sul campo con la dichiarazione che servono più prove fossili per chiarire le questioni più rilevanti. Nessuno, naturalmente, vuole negare che un maggior numero di fossili sarebbe straordinariamente utile, ma questo non dovrebbe sviare l'attenzione dal fatto altrettanto ovvio che la documentazione fossile esistente è già piuttosto buona. Certamente è ampia e abbastanza rappresentativa, a questo punto, da fornire una descrizione affidabile del percorso evolutivo che ha prevalso nel caso dell'evoluzione degli ominidi, specificatamente quello da me già discusso, che emerge molto chiaramente dalla Fig. 7. Una più incombente carenza sta nel generale rifiuto per la sistematica che continua a pervadere la paleoantropologia. La tendenza tra gli studiosi dell'evoluzione umana è di considerare la sistematica come una operazione strettamente amministrativa che deve essere rapidamente evasa - o anche ignorata, se necessario - per permettere di arrivare alle cose davvero interessanti con il minimo fastidio possibile. Ma in realtà, è la basilare sistematica a fornisce i limiti entro i quali ogni altra questione in paleoantropologia deve essere discussa. Per dirla chiaramente, se non capiamo chi sono gli attori, non capiremo mai il film.

Nel caso del genere *Homo*, quello che più drammaticamente manca al momento attuale è una caratterizzazione morfologica delle singole specie che possa essere potenzialmente assemblata per creare un insieme monofiletico coerente. Come SCHWARTZ & TATTERSALL (2015) hanno recentemente ribadito, in questo contesto "se si vuole essere oggettivi si deve quasi certamente fare a pezzi la lista di iconici nomi nella quale i reperti fossili ominini sono stati storicamente incasellati, e ripartire dall'inizio ipotizzando trasformazioni, costruendo teorie sulle connessioni tra specie che siano scientificamente provabili, e ripensando generi e specie". Questa non sarebbe certo una impresa semplice, e dovrebbe iniziare dalla specie tipo, *Homo sapiens*, piuttosto che con elucubrazioni su remoti e primitivi candidati ad appartenere al genere *Homo*. Non sarà certamente avvantaggiata dal tentativo di infilare fossili ancora più antichi nel nostro genere, nel tentativo che non vede fine di trovare il "primitivo" *Homo*.

(traduzione di Cristina Picili)

Author's address - Indirizzo dell'Autore:

- Ian TATTERSALL

Division of Anthropology, American Museum of Natural History
Central park & 79th Street, New York NY 10024 - USA

e-mail: iant@amnh.org