

Evolució humana a Euràsia. Els fòssils que Darwin no coneixia

María Martín-Torres^{1,2}

¹ CENIEH (National Research Center on Human Evolution) Paseo Sierra de Atapuerca 3, 09002 Burgos (Espanya)

² Anthropology Department, UCL, Londres (Regne Unit)

Correspondència: maria.martinon@cenieh.es

DOI: 10.2436/20.1501.02.201

ISSN (ed. impresa): 0212-3037

ISSN (ed. digital): 2013-9802

<http://revistes.iec.cat/index.php/TSCB>

Rebut: 15/03/2021

Acceptat: 08/04/2021

Resum

Durant l'última dècada, hem estat testimonis d'un augment significatiu de fòssils humans l'anàlisi dels quals ha obligat a redissenyar el paisatge evolutiu del gènere *Homo*. Aquestes troballes han complicat i enriquit la nostra interpretació de «l'arbust humà» destacant: (i) la gran variabilitat morfològica del registre fòssil durant el plistocè i (ii) un protagonisme més gran del continent asiàtic en la reconstrucció del nostre origen. Aquest article presenta una revisió general dels fòssils humans trobats o reanalitzats en l'última dècada que han provocat un canvi en el paradigma actual en evolució humana. La nostra anàlisi obliga a reconsiderar moltes de les premisses bàsiques de models com «Out of Africa 1» i «Out of Africa 2», sobretot les que veuen l'evolució humana i les dispersions dels homínids com processos unidireccionals, lineals i demogràficament senzills. La nostra revisió incideix en el protagonisme que té Àsia en la reconstrucció del nostre origen durant el plistocè, incloent-hi etapes fonamentals per a l'aparició de la nostra pròpia espècie.

Paraules clau: neandertal, denissovà, paleogenòmica, paleoproteòmica, «Out of Africa».

Abstract

During the last decade, we have witnessed a significant increase in the number of human fossils whose analysis has forced us to redesign the evolutionary landscape of the genus *Homo*. The findings have complicated and enriched our interpretation of the "human bush" by highlighting i) the great morphological variability of the fossil record during the Pleistocene and ii) a greater prominence of the Asian continent in the reconstruction of our origin. This article presents a general review of the human fossils found or reanalyzed in the last decade and whose analysis has caused a change in the current paradigm in human evolution. Our analysis forces us to reconsider many of the basic assumptions of models such as *Out of Africa 1* and *Out of Africa 2*, especially those that explain human evolution and hominid dispersal as unidirectional, linear and demographically simple processes. Our review emphasizes the role that Asia plays in the reconstruction of our origin during the Pleistocene, including fundamental stages for the emergence of our own species.

Keywords: Neanderthal, Denisovan, paleogenomics, paleoproteomics, Out of Africa.

Introducció

Durant l'última dècada, hem estat testimonis d'un augment significatiu de fòssils humans l'anàlisi dels quals ha obligat a redissenyar el paisatge evolutiu del gènere *Homo*. Tot i la importància i l'impacte que l'adveniment de les tècniques moleculars té en l'estudi dels nostres orígens, els fòssils són i seguiran sent la prova primera i fonamental amb la qual avançar en l'estudi sobre els nostres ancestres. L'evidència dura segueix sent la font principal d'informació —fins i tot de dades moleculars— sobre el temps, el lloc i la manera en què els homínids van evolucionar. Sorpren la sagacitat de Charles Darwin en haver estat capaç de donar a llum la teoria de l'evolució per selecció natural sense comptar amb el que avui en dia constitueix una peça fonamental en la paleoantropologia: els fòssils. En l'obra *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex* (Darwin, 1871), l'autor destacava l'absència de fòssils, un tipus de prova que, amb el temps, li donaria la raó:

«Quant a l'absència de restes fòssils que permetin connectar l'home amb els avantpassats simiescs, ningú no hi donaria gaire importància si llegeix la discussió de

Sir C. Lyell, on mostra que la descoberta de restes fòssils ha estat un procés d'allò més lent i casual. No s'ha d'oblidar tampoc que els indrets on sembla més probable que es trobin restes fòssils intermèdies entre l'home i els seus avantpassats simiescs encara no han estat investigats pels geòlegs».

Les troballes dels últims deu anys han complicat i enriquit la nostra interpretació de «l'arbust humà» destacant: (i) la gran variabilitat morfològica del registre fòssil durant el plistocè i (ii) un protagonisme més gran del continent asiàtic en la reconstrucció del nostre origen.

Aquest article presenta una revisió general dels fòssils humans trobats o reanalitzats en l'última dècada, una recerca que ha provocat un canvi en el paradigma actual en evolució humana. No pretenem fer una revisió exhaustiva de tots els fòssils trobats darrerament, però sí incidir en aquells que més impacte han tingut en la reformulació dels models que expliquen l'origen i les primeres dispersions tant del nostre gènere com de la nostra pròpia espècie, col·loquialment

coneguts com «Out of Africa 1» i «Out of Africa 2». Aquesta revisió posarà un accent particular en les dades dentals, per ser les més abundants i millor conservades en tots els períodes i localitzacions geogràfiques, cosa que permet una valoració més àmplia i profunda de la variabilitat dels homínids durant el plistocè. A més, la morfologia dental és altament hereditària, per la qual cosa representa una font valuosa per investigar relacions filogenètiques entre grups humans actuals i extints.

Revisitant «Out of Africa 1»

Fins ara, la idea preponderant en la comunitat científica és que pràcticament la totalitat de les espècies d'homínids trobades a Euràsia responen a un nombre variable de dispersions fora d'Àfrica promogudes per canvis climàtics, ambientals, ecològics o demogràfics (Agustí *et al.*, 2009; Bar-Yosef i Belfer-Cohen, 2001). La prova fòssil de la primera d'aquestes dispersions la tenim al jaciment de Dmanisi (Geòrgia) (Figura 1), on s'han trobat restes de fins a cinc individus datats al voltant d'1,77 Ma (milions d'anys) (Lordkipanidze *et al.*, 2013). La taxonomia d'aquests fòssils segueix sent

objecte de debat, i els fòssils han rebut denominacions com ara *H. erectus* (Gabunia and Vekua, 1995), *H. sp. indet (aff. ergaster)* (Rosas i Bermúdez de Castro, 1998) i *H. georgicus* (Gabunia *et al.*, 2002). L'anàlisi de la dentició apunta que els hominins georgians presenten un mosaic de caràcters primitius, presents en *Australopithecus* i *H. habilis*, i altres caràcters derivats que els aproximen a les poblacions d'*H. erectus* clàssic asiàtic (Martinón-Torres *et al.*, 2008). Així, els hominins de Dmanisi es trobarien prop del node des d'on divergiren les poblacions asiàtiques i africanes del plistocè inferior (Martinón-Torres *et al.*, 2008); el plistocè inferior se situa entre fa 2,588 Ma i 781 ka (milers d'anys). Atenent a les proves dentognàtiques i cranials, i considerant-ne el marc biogeogràfic, no podem descartar fins i tot que els antecessors d'*H. erectus* asiàtic i *H. ergaster* haurien evolucionat a Euràsia, no a l'Àfrica (Dennell i Roebroeks, 2005; Rightmire *et al.*, 2006). Seguint aquesta línia d'evidència, la presència fora de l'Àfrica d'un hominí de característiques similars a l'*H. habilis* o, fins i tot, més primitives que aquest, seria compatible amb la hipòtesi que la primera sortida del continent africà pogué passar fins i tot abans, fa 2,4-2,6 Ma, coincidint amb l'evidència més antiga d'indústria lítica (Sahnouni *et al.*, 2018) o, inclús, fa 3,0-3,5 Ma, quan la barrera del desert aràbic encara no existia i, per tant, no representava la muralla que va suposar per al moviment faunístic entre continents —incloent-hi els hominins— des de fa 1 Ma. En aquesta situació, el primer hominí emigrant pogué ser qualsevol de les espècies reconegudes en el registre africà a la fi del pliocè o començaments del plistocè inferior (fa uns 2,588 Ma): *H. rudolfensis*, *H. habilis*, *H. erectus* o, fins i tot, algun representant del gènere *Australopithecus*. El descobriment recent de l'espècie *H. luzonensis*, que van viure a l'illa de Luzon fa entre 50 i 67 ka, deixa oberta la possibilitat que el protagonista de la primera excursió eurasiàtica fos una espècie anterior a *H. erectus*. *H. luzonensis*, trobat a la cova del Callao (Filipines), i amb signes de nanisme insular, presenta una sèrie de trets anatòmics que estan absents o són poc freqüents en el gènere *Homo* i que són més comuns en el gènere *Australopithecus*. Així, *H. luzonensis* podria representar el relict d'una població que va abandonar l'Àfrica abans de l'aparició d'*H. erectus*.



† Figura 1. Els primers hominins fora d'Àfrica. Imatge del crani D2700 i la mandíbula D2735 del jaciment de Dmanisi (Geòrgia).

«Out of Asia» i poblament d'Europa

El desequilibri entre la intensitat de la feina paleontològica a l'Àfrica i Euràsia ha tingut, sens dubte, un impacte en la reconstrucció del paradigma actual. El descobriment de nous fòssils eurasiàtics ha portat a reconsiderar el pes que l'Àfrica ha tingut en l'assentament humà d'Europa (Dennell and Roebroeks, 2005; Martinón-Torres *et al.*, 2007). Les similituds entre els hominins europeus i asiàtics suggereixen que poden haver compartit un ancestre comú més proper entre ells que amb les poblacions africanes (Martinón-Torres *et al.*, 2007). A més, s'ha descobert que trets típics de neandertals i humans moderns són presents en poblacions humanes de fa prop d'1 Ma (Bermúdez de Castro *et al.*, 1997; Bermúdez de Castro *et al.*, 2012). En particular, l'*Homo antecessor* de la Gran Dolina-TD6 (Atapuerca, Espanya) s'ha presentat com l'últim ancestre comú (LCA de les seves sigles en anglès, *last common*

ancestor) d'*H. sapiens* i *H. neanderthalensis*, basant-se en l'expressió d'una combinació única de caràcters, una dentició primitiva i l'expressió més primerenca que es coneix d'una cara de tipus modern (Bermúdez de Castro *et al.*, 1997) (Figura 2). La recent anàlisi del proteoma dental d'*H. antecessor* (Welker *et al.*, 2020) confirma la seva posició filogenètica a la base del clade que conté *H. sapiens*, *H. neanderthalensis* i els denissovans. Així, la biologia molecular apunta que l'*H. antecessor* se situa en el node o prop del node de divergència entre neandertals i humans moderns, confirmant les hipòtesis proposades a partir del registre fòssil (Bermúdez de Castro *et al.*, 1997; Bermúdez de Castro *et al.*, 2017; Martinón-Torres, 2019). En aquest context, els hominins de la Gran Dolina podrien representar una branca lateral que va precedir l'origen de neandertals i humans moderns. No obstant això, diversos investigadors han apuntat que l'anatomia mediofacial de fòssils



† Figura 2. Els primers hominins d'Europa. Reconstrucció digital a partir de microtomografia axial computeritzada del maxil·lar ATD6-69 de l'espècie *Homo antecessor*, destacant l'aspecte modern de la seua topografia facial. Crèdit: Laura Martín-Francés.

xinesos com Yunxian (Quyuan) i Tangshan (Nanjing) és similar a la de l'*H. antecessor* (Violet *et al.*, 2010). Aquesta evidència és compatible amb una connexió entre Àsia i Europa durant el plistocè inferior o començaments del plistocè mitjà i la possibilitat d'un origen eurasiàtic per a l'LCA (Bermúdez de Castro i Martín-Torres, 2013). Durant molt de temps, aquesta proposta ha estat criticada per la seva aparent incompatibilitat amb les dades genètiques, que suggerien una divergència més primerenca per a *H. sapiens* i *H. neanderthalensis* (Mounier i Mirazón Lahr, 2016). No obstant això, l'anàlisi del DNA nuclear obtingut de la població de la Sima de los Huesos d'Atapuerca, datada en 430 ka, apunta que la separació entre les dues línies va ocórrer fa entre 550 i 765 ka (Meyer *et al.*, 2016), una dada que seria compatible amb la recerca de l'LCA a la fi del plistocè inferior (fa uns 780 ka).

Si considerem la possibilitat que l'*H. antecessor* és l'LCA, emergeixen dues hipòtesis principals respecte al seu origen. En la primera, l'*H. antecessor* podria haver-se originat a l'Àfrica. Una branca d'aquesta població ancestral hauria evolucionat cap a *H. sapiens* fa uns 300 ka com apunten els fòssils del jaciment de Jebel Irhoud (Hublin *et al.*, 2017). Si aquesta idea fos correcta, hauríem de trobar en el registre fòssil africà trets que després seran característics dels hominins del plistocè mitjà, com els de la Sima de los Huesos i l'*H. neanderthalensis*. Una alternativa és la proposta que la zona del sud-oest asiàtic, incloent-hi especialment el corredor llevanti, hagi estat el lloc d'assentament i evolució d'una població mare que hauria ocupat aquesta regió de manera més o menys contínua donada l'estabilitat de condicions ambientals favorables (Almogi-Labin, 2011). A més, aquesta regió es considera un punt

calent de biodiversitat i, per tant, de diversitat filogenètica. Aquesta hipòtesi implica el moviment de poblacions cap a Europa, Àsia i l'Àfrica de manera discontinua i quan les condicions ambientals i les barreres biogeogràfiques ho permetessin. La població mare seguiria evolucionant en una zona al sud-oest asiàtic que hem denominat *Central Area of Dispersals of Eurasia* (CADE, àrea central de dispersions d'Euràsia) (Bermúdez de Castro i Martín-Torres, 2013), de manera que les poblacions filles, en cadascuna d'aquestes migracions, portarien les novetats fenotípiques de la mare explicant així: (i) la diversitat morfològica de les poblacions humanes d'Europa durant el plistocè mitjà (Dennell *et al.*, 2011; MacDonald *et al.*, 2012), (ii) l'origen probable dels neandertals en aquesta regió i (iii) la presència de caràcters derivats compartits entre l'*H. antecessor* i les poblacions meso-pleistocenes de l'Àfrica, Àsia i Europa, com ara la topografia mediofacial (Freidline *et al.*, 2013; Lacruz *et al.*, 2013; Violet *et al.*, 2010), alguns trets dentals i mandibulars (Martín-Torres *et al.*, 2007) i postcranials (Bermúdez de Castro *et al.*, 2012). Tot i que aquestes poblacions comparteixen trets a través del seu origen comú, cadascuna d'elles desenvoluparà els seus propis trets distintius, de manera que l'*H. antecessor* presenta diferències òbvies amb l'*H. erectus* clàssic malgrat la seva herència comuna (vegeu Xing *et al.*, 2018). Cada vegada més, el sud-oest asiàtic es presenta com una zona essencial en tots els models que es desenvolupen per explicar la colonització d'Euràsia per les diferents espècies d'hominins, incloent-hi la nostra (Bergström *et al.*, 2021; Bretzke i Conard, 2017).

Els primers europeus, representats en l'actualitat pels fòssils d'Orce (Toro-Moyano *et al.*, 2013) i del jaciment de la Sima del Elefante d'Atapuerca (Carbonell *et al.*, 2008), datats al voltant d'1,2-1,4 Ma, podrien estar relacionats amb la primera dispersió fora de l'Àfrica, actualment representada pels hominins de Dmanisi i no respondre necessàriament a una nova dispersió al voltant de la inversió magnètica de Jaramillo, fa entre 1,07 Ma i 990 ka.

Revisitant «Out of Africa 2»

Les dades genètiques han estat una peça clau per abandonar les narratives lineals i anagenètiques de l'explicació de l'evolució humana fora de l'Àfrica. A més de l'*H. erectus* clàssic (Xing *et al.*, 2018), Àsia ha estat

testimoni de l'arribada i/o evolució de l'*H. sapiens* (Liu *et al.*, 2015; Shang *et al.*, 2007), els denissovans (Krause *et al.*, 2010; Sawyer *et al.*, 2015) i algunes poblacions humanes sense assignació taxonòmica clara (Liu *et al.*, 2013; Wu i Bruner, 2016; Xing *et al.*, 2019). Els denissovans han estat descrits fonamentalment pel seu genoma i s'identifiquen com una mena d'humà extint que comparteix un ancestre comú amb humans moderns i neandertals (Krause *et al.*, 2010; Sawyer *et al.*, 2015), encara que són més propers als neandertals dels quals haurien divergit fa uns 640 ka; s'han trobat rastres del seu DNA en algunes poblacions actuals de la Melanèsia i Austràlia. Paradoxalment, davant l'abundància de dades moleculars destaca l'escassetat de fòssils que es puguin atribuir als denissovans: tres dents, una falange (Krause *et al.*, 2010; Sawyer *et al.*, 2015) i el fragment d'una hemimandíbula del jaciment tibetà de Xiahe (Chen *et al.*, 2019) identificada com a «denissovana» mitjançant l'anàlisi de paleoproteïnes. Així, no queda clar si els denissovans mereixen una distinció en tant que espècie o potser estan ja representats en molts dels fòssils asiàtics que ja coneixem, sobretot aquells d'assignació taxonòmica menys clara, com ara els de Xuchang, Maba, Xujiayao, Panxian Dadong o Hualong (Liu *et al.*, 2013; Wu *et al.*, 2019; Wu i Bruner, 2016; Xing *et al.*, 2015). La nostra caracterització del registre fòssil dental ha portat a la identificació d'un grup que hem anomenat hominins «no-*H. erectus* del pliocen mitjà» d'Àsia, entre els quals, possiblement, podrien trobar-se els denissovans. Aquests grups es caracteritzen per la manca de trets potencialment autopomòrfics d'*H. erectus*, com ara les crenulacions de la dentina a la cara oclusal dels molars i labial dels incisius (Xing *et al.*, 2018), i la presència de trets derivats més típics de poblacions tardanes d'*Homo*, especialment *H. neanderthalensis* (Wu i Bruner, 2016; Xing *et al.*, 2015).

Les dades moleculars suggereixen que els denissovans hibridaren amb els humans moderns, els neandertals i un tercer llinatge arcaic la identitat del qual segueix sent desconeguda (Sawyer *et al.*, 2015). L'escassetat de dades sobre quina fou l'expressió fenotípica de la hibridació (Ackermann *et al.*, 2016) afegeix un element de dificultat en l'anàlisi de la variabilitat morfològica trobada en el registre fòssil. Aquest problema incideix també en la identificació de les primeres poblacions d'humans moderns que es troben fora de l'Àfrica.

L'«Out of Africa 2» és un model que dibuixa la primera sortida de l'Àfrica de la nostra espècie al voltant de fa 50 ka, i postula que l'*H. sapiens* va reemplaçar en aquest gran viatge totes les formes humanes existents sense hibridar-hi. El fet que s'hagi identificat introgressió en els genomes de poblacions actuals obliga a replantejar-se la formulació original de l'«Out of Africa 2». En la constatació de la barreja de la nostra espècie amb altres hominins, se suma l'evidència que qüestiona la data de 50 ka per a la primera sortida d'humans moderns.

La identificació d'un dels cranis d'Apidima (Grècia) com *H. sapiens* suposaria la presència de la nostra espècie a Euràsia fa 210 ka (Harvati *et al.*, 2019) i, per tant, molt més aviat del que era admès fins ara. No obstant això, tant la identificació com la datació són controvertides, ja que aquest crani fou trobat literalment al costat d'un altre que s'assigna a l'*H. neanderthalensis* datat en 170 ka (Harvati *et al.*, 2019). A més, la diagnòsi d'aquest

espècimen com *H. sapiens* no està basada en la identificació d'apomorfies *sapiens* sinó en l'absència d'alguns trets característicament neandertals, una circumstància que pot ser deguda simplement a la variabilitat intrapoblacional, com succeeix amb els cranis de la Sima de los Huesos, on no tots els cranis presenten el ventall complet de caràcters neandertals. Un altre dels espècimens moderns més primerencs és el maxil·lar de Misliya (Israel) (Herhkovitz *et al.*, 2018), que juntament amb Qafzeh i Skhul establirien la presència d'*H. sapiens* a l'Orient proper fa més de 100 ka. No obstant això, es considera que aquests jaciments a les portes de l'Àfrica proporcionen una informació limitada a l'hora de valorar la capacitat de dispersió i adaptació de la nostra espècie a altres territoris o, en definitiva, a una veritable sortida de l'Àfrica.

En l'actualitat existeixen més de quaranta localitats a la Xina pertanyents al pliocen



↑ Figura 3. Els primers *Homo sapiens* d'Àsia. Imatge de les quaranta-set dents trobades a la Cova de Fuyan (Daoxian), al sud de la Xina, datades entre 80 i 120 ka.

tardà, algunes de les quals han proporcionat fòssils que es poden assignar amb confiança a *H. sapiens* (Boivin *et al.*, 2013; Dennell *et al.*, 2020). Fins fa poc, la prova més primerenca i a l'est d'Àrabia en què s'havia documentat la presència d'*H. sapiens* venia dels jaciments de Tianyuan (Xina), Niah Cave (Borneo), Tam Pa Ling (Laos) i Lake Mungo (Austràlia), tots ells datats entre 40 i 50 ka (Demeter *et al.*, 2012; Shang *et al.*, 2007). Les quaranta-set dents de la cova de Fuyan a Daoxian (sud de la Xina) (Liu *et al.*, 2015) (Figura 3) i la mandíbula i dents de la localitat de Zhirendong (sud de la Xina), datada en 110 ka (Cai *et al.*, 2017), han revifat la hipòtesi que l'*H. sapiens* era fora de l'Àfrica entre 30 i 60 ka abans del que predeia la hipòtesi d'un «Out of Africa» recent. S'hi sumen altres fòssils, com la falange humana de 85 ka d'Al-Wusta (Àrabia) i les mostres dentals recuperades a Lida Ajer a Sumatra (Westaway *et al.*, 2017), Lluna Cave, Gaqian (Tub) i Huanglong a la Xina (Shen *et al.*, 2001).

Augmenta també la quantitat de dades en altres àmbits (arqueològic, ambiental, cronològic i genètic) compatibles amb aquest model (Boivin *et al.*, 2013; Reis-Centeno *et al.*, 2014). No obstant això, tampoc falten els crítics amb aquesta proposta. Alguns autors han manifestat el seu escepticisme a l'hora d'acceptar l'evidència que apunta a una presència primerenca d'*H. sapiens* a Euràsia. Les principals crítiques se centren en les anàlisis cronològiques, reclamant més dades, com ara datacions directes dels fòssils que ratifiquin les dates obtingudes (Hublin, 2021; Michel *et al.*, 2016). No obstant això, la importància d'una data precisa i un context cronoestratigràfic sòlid és universal en totes les troballes arqueològiques i paleontològiques, no només a les del continent asiàtic, i els mateixos estàndards han d'emprar-se a l'hora d'acceptar o no les noves peces del trencaclosques. Destaca precisament un estudi recent en què Sun i els seus col·legues qüestionen la cronologia de cinc jaciments del sud de la Xina en els quals es defensa la presència d'*H. sapiens* abans del límit de 45-50 ka (Sun *et al.*, 2021). Per a això, realitzen l'anàlisi genètica i datacions directes d'AMS ¹⁴C (carboni 14 analitzat amb espectrometria de masses amb acceleradors) en diverses mostres de fauna i «humanes» recuperades en aquestes localitats. Entre aquestes mostres hi ha diverses restes de fauna i dues dents «humanes» recollides per Sun i el seu equip en el jaciment de Fuyan, sense la supervisió de

l'equip que va excavar el jaciment, i que atribueixen a la mateixa mostra publicada per Liu *et al.*, 2015. Sun *et al.*, (2021) conclouen que totes aquestes mostres són holocenes, obtenint dates al voltant dels 9 ka per les dues dents «humanes» de Fuyan. Sorprenentment, una de les dues dents datades i de la qual s'ha extret DNA humà pertany a un herbívor, posant en qüestió tots els estàndards de qualitat admissibles per a un estudi científic (Martín-Torres *et al.*, 2021). L'anàlisi de ¹⁴C tampoc és l'adequat per a mostres de potencial antiguitat i els paràmetres obtinguts; entre ells la proporció de C/N de les mostres apunta a una probable contaminació i/o alteració postdeposicional (Martín-Torres *et al.*, 2021). En aquest sentit, el treball de Sun *et al.*, (2021) no proporciona dades suficients per qüestionar la hipòtesi de la presència primerenca d'*H. sapiens* a la Xina. Encara que estem d'acord en la importància de seguir millorant la qualitat de les dades que manegem, la mateixa qualitat és necessària per poder rebatre'n les hipòtesis.

En particular, la mostra de Fuyan ha estat datada entre 80 i 120 ka mitjançant una aproximació multidisciplinària que inclou sèries d'urani d'espeleotemes i estalagmites que segellen el dipòsit dels fòssils, paleomagnetisme i anàlisi de la fauna associada (Liu *et al.*, 2015). En concret es va intentar l'anàlisi mitjançant ¹⁴C de tres fòssils: una dent humana i dues restes de fauna. A causa de la falta de col·lagen, només es van obtenir resultats en un d'ells, el fragment d'un os llarg d'animal, el qual va donar una data superior a 43 ka cal BP (datació en anys calibrats), que és el límit de les datacions per carboni al laboratori de la universitat de Pequín.

L'estudi de les proves dentals i cranials de la Xina (*v. gr.*, Liu *et al.*, 2015; Wu *et al.*, 2014; Xing *et al.*, 2015) revela diferències en la distribució geogràfica de jaciments amb restes d'*H. sapiens*. Aquelles localitats de principis del plistocè tardà amb dents fòssils que es poden atribuir amb una confiança raonable a la nostra espècie (*v. gr.*, Lluna Cave, Fuyan Cave, Zhiren Cave) tendeixen a restringir-se al sud de la Xina (Liu *et al.*, 2015). No obstant això, els fòssils d'*H. sapiens* que trobem al nord no solen ser més antics dels 40 o 45 ka. Aquesta dada apunta que, durant el mateix període, l'Àsia continental estava habitada per almenys dues poblacions diferents, més derivades en latituds inferiors i més primitives al nord. Aquest patró podria retrotraure's fins al plistocè mitjà. Els fòssils de Panxian Dadong,

al sud (Liu *et al.*, 2013), són més derivats que altres grups del plistocè mitjà trobats en latituds superiors, com ara Zhoukoudian, Hexian, Yiyuan or Xujiayao (Xing *et al.*, 2018; Xing *et al.*, 2015). Aquestes dades donarien suport a la possibilitat d'una ruta pel sud, més favorable per a la primera —o primeres— dispersió de la nostra espècie. Aquesta dispersió primerenca hauria tingut un impacte genètic menor en poblacions actuals, però els fòssils són un testimoni cada vegada més sòlid d'aquesta possibilitat. Aquesta variabilitat és rellevant per estudiar les rutes d'aquestes migracions i l'aïllament o les interaccions entre aquests grups humans. La inestabilitat climàtica i l'extensió variable dels deserts (Boivin *et al.*, 2013; Dennell *et al.*, 2020) podrien haver afavorit un patró de fragmentació, els contactes intermitents en algunes regions i l'aïllament predominant entre el nord i el sud de la Xina, però també patrons complexos dins de cada àrea. Contrasta, per exemple, el caràcter marcadament derivat dels fòssils de Fuyan (Daoxian), amb una edat major de 80 ka, mentre que mostres com les del jaciment de Dushan al sud de la Xina, amb 15 ka d'antiguitat, mostren trets marcadament arcaics malgrat la seva assignació a *H. sapiens* (Liao *et al.*, 2019). L'estudi combinat dels fòssils i les dades moleculars podria ajudar a dilucidar si la presència d'aquests caràcters primitius s'interpreta com: (i) la supervivència en aïllament d'un dels primers grups d'*H. sapiens* endinsats a la Xina, (ii) l'evidència d'introgressió d'un altre grup primitiu a la regió o (iii) la variació regional. Qualsevol de les tres opcions apunta a una història demogràfica complexa en aquesta regió.

Conclusió final

Aquesta revisió destaca la importància dels fòssils per poder abordar la història dels nostres orígens, fins i tot, la història «recent» de la nostra pròpia espècie. L'anàlisi del registre fòssil ofereix dades fonamentals sobre la variabilitat observada en els diferents períodes, i és el catalitzador fonamental per plantejar noves preguntes a les quals la biologia molecular pot aportar informacions crucials. Fins i tot en aquesta nova era metodològica molecular, és obligat i fonamental seguir realitzant treballs de camp i excavacions, una labor exigent i sacrificada, que requereix dedicació i temps, no sempre reeixida, i no sempre reconeguda, però sense la qual la paleontologia no podria avançar.

Noves troballes fòssils en zones menys explorades o menys integrades en el «discurs oficial», especialment d'Àsia, han portat canvis en el paradigma evolutiu, proporcionant al continent asiàtic un protagonisme decisivament més notable en l'origen i evolució de les espècies homínines, incloent-hi la nostra. Els veritables avenços en el nostre camp vindran, sens dubte, d'una col·laboració i integració efectiva entre les dades fòssils i les moleculars. Aquesta col·laboració és indispensable per aprofundir en els nous reptes que es plantegen en la paleoantropologia, com la identificació d'híbrids en el registre fòssil i la

caracterització taxonòmica de nous espècimens que no encaixen en les espècies homínines definides fins ara.

En el 150è aniversari de la publicació de *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex* no ens podem deixar de preguntar fins on hauria arribat Darwin si hagués conegut els extraordinaris fòssils que avui estudiem.

Agraïments

Agraïco a Jaume Bertranpetit i Juli Peretó la seva invitació a participar en aquest volum. Les investigacions recollides en aquest treball han rebut el suport de la Direcció General de

Recerca del Ministeri de Ciència, Innovació i Universitats (PGC2018-093925-B-C31), la Conselleria de Cultura i Turisme de la Junta de Castella i Lleó, la Fundació Atapuerca, British Academy (International Partnership and Mobility Scheme PM160019) i The Leakey Foundation a través del suport personal de Gordon Getty (2013) i Dub Crook (2014-2021). La imatge de microtomografia d'ATD6-69 s'ha obtingut en el laboratori de microscòpia de l'ICTS-CENIEH en col·laboració amb el personal del CENIEH.

Bibliografia

- ACKERMANN, R. R., *et al.* (2016). «The hybrid origin of "modern" humans». *Evol. Biol.* 43:1-11.
- AGUSTÍ, J., *et al.* (2009). «Climate forcing of first hominid dispersal in Western Europe». *J. Human Evol.* 57:815-821.
- ALMOGI-LABIN, A. (2011). «The paleoclimate of the Eastern Mediterranean during the transition from early to mid Pleistocene (900 to 700 ka) based on marine and non-marine records: An integrated overview». *J. Human Evol.* 60:428-436.
- BAR-YOSEF, O.; BELFER-COHEN, A. (2001). «From Africa to Eurasia—early dispersals». *Quat. Int.* 75:19-28.
- BERGSTRÖM, A., *et al.* (2021). «Origins of modern human ancestry». *Nature* 590:229-237.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M., *et al.* (1997). «A Hominid from the Lower Pleistocene of Atapuerca, Spain: Possible ancestor to Neandertals and Modern Humans». *Science* 276:1392-1395.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M., *et al.* (2012). «Early pleistocene human humeri from the Gran Dolina-TD6 site (Sierra de Atapuerca, Spain)». *Am. J. Phys. Anthropol.* 147:604-617.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M.; MARTÍNÓN-TORRES, M. (2013). «A new model for the evolution of the human Pleistocene populations of Europe». *Quat. Int.* 295:102-112.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M., *et al.* (2017). «Twentieth anniversary of *Homo antecessor* (1997-2017): a review». *Evol. Anthropol.* 26:151-171.
- BOIVIN, N. [et al.] (2013). «Human dispersal across diverse environments of Asia during the Upper Pleistocene». *Quat. Int.* 300:32-47.
- BRETZKE, K.; CONARD, N. J. (2017). «Not just a crossroad: population dynamics and changing material culture in southwestern Asia during the Late Pleistocene». *Curr. Anthropol.* 58:S449-S462.
- CAI, Y., *et al.* (2017). «The age of human remains and associated fauna from Zhiren Cave in Guangxi, southern China». *Quat. Int.* 434:84-91.
- CARBONELL, E., *et al.* (2008). «The first hominin of Europe». *Nature* 452: 465-469.
- CHEN, F., *et al.* (2019). «A late Middle Pleistocene Denisovan mandible from the Tibetan Plateau». *Nature* 569: 409-412.
- DARWIN, C. R. (1871). *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. Londres: John Murray, 2 vol., 1a edició [versió catalana: DARWIN, C. R. (1984). *L'origen de l'home i sobre la selecció en relació al sexe*. Trad. J. Egozcue. Barcelona: Edicions Científiques Catalanes].
- DEMETER, F., *et al.* (2012). «Anatomically modern human in Southeast Asia (Laos) by 46 ka». *Proc. Natl. Acad. Sci.* 109: 14375-14380.
- DENNEL, R., *et al.* (2011). «Hominin variability, climatic instability and population demography in Middle Pleistocene Europe». *Quat. Sci. Rev.* 30: 1511-1524.
- DENNEL, R., *et al.* (2020). «A demographic history of Late Pleistocene China». *Quat. Int.* 559: 4-13.
- DENNEL, R.; ROEBROEKS, W. (2005). «An Asian perspective on early human dispersal from Africa». *Nature* 438: 1099-1104.
- FREIDLINE, S. E., *et al.* (2013). «Evaluating developmental shape changes in *Homo antecessor* subadult facial morphology». *J. Human Evol.* 65: 404-423.
- GABUNIA, L., *et al.* (2002). «Découverte d'un nouvel hominidé à Dmanisi (Transcaucasie, Géorgie)». *C. R. Palevol.* 1: 243-253.
- GABUNIA, L.; VEKUA, A. (1995). «A Plio-Pleistocene hominid from Dmanisi, East Georgia, Caucasus». *Nature* 373: 509-512.
- HARVATI, K., *et al.* (2019). «Apidima Cave fossils provide earliest evidence of *Homo sapiens* in Eurasia». *Nature* 571: 500-504.
- HERHKOVITZ, I., *et al.* (2018). «The earliest modern humans outside Africa». *Science* 359: 456-459.
- HUBLIN, J. J. (2021). «How old are the oldest *Homo sapiens* in Far East Asia?» *Proc. Natl. Acad. Sci.* 118: e2101173118.
- HUBLIN, J. J., *et al.* (2017). «New fossils from Jebel Irhoud, Morocco and the pan-African origin of *Homo sapiens*». *Nature* 546: 289-292.
- KRAUSE, J., *et al.* (2010). «The complete mitochondrial DNA genome of an unknown hominin from southern Siberia». *Nature* 464: 894-897.
- LACRUZ, R. S., *et al.* (2013). «Facial morphogenesis of the earliest Europeans». *PLoS One* 8: 1-7.
- LIAO, W., *et al.* (2019). «Mosaic dental morphology in a terminal Pleistocene hominin from Dushan Cave in southern China». *Sci. Rep.* 9: 1-14.
- LIU, W., *et al.* (2015). «The earliest unequivocally modern humans in southern China». *Nature* 526: 696-699.
- LIU, W., *et al.* (2013). «Late Middle Pleistocene hominin teeth from Panxian Dadong, South China». *J. Human Evol.* 64: 337-355.
- LORDKIPANIDZE, D., *et al.* (2013). «A complete skull from Dmanisi, Georgia, and the evolutionary biology of Early *Homo*». *Science* 342: 326-331.
- MACDONALD, K., *et al.* (2012). «Discontinuity in the record for hominin occupation in south-western Europe: Implications for occupation of the middle latitudes of Europe». *Quat. Int.* 271: 84-97.
- MARTÍNÓN-TORRES, M., *et al.* (2007). «Dental evidence on the hominin dispersals during the Pleistocene». *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104: 13279-13282.
- MARTÍNÓN-TORRES, M., *et al.* (2008). «Dental remains from Dmanisi (Republic of Georgia): Morphological analysis and comparative study». *J. Human Evol.* 55: 249-273.
- MARTÍNÓN-TORRES, M., *et al.* (2019). «New permanent teeth from Gran Dolina-TD6 (Sierra de Atapuerca). The bearing of *Homo antecessor* on the evolutionary scenario of Early and Middle Pleistocene Europe». *J. Human Evol.* 127: 93-117.
- MARTÍNÓN-TORRES, M., *et al.* (2021). «On the misidentification and unreliable context of the new "human teeth" from Fuyan Cave (China)». *Proc. Natl. Acad. Sci.* 118:e2102961118.
- MEYER, M., *et al.* (2016). «Nuclear DNA sequences from the Middle Pleistocene Sima de los Huesos hominins». *Nature* 531: 504-507.
- MICHEL, V., *et al.* (2016). «The earliest modern *Homo sapiens* in China?» *J. Human Evol.* 101: 101-104.
- MOUNIER, A.; MIRAZÓN LAHR, M. (2016). «Virtual ancestor reconstruction: Revealing the ancestor of modern humans and Neandertals». *J. Human Evol.* 91: 57-72.
- REYES-CENTENO, H., *et al.* (2014). «Genomic and cranial phenotype data support multiple modern human dispersals from Africa and a southern route into Asia». *Proc. Natl. Acad. Sci.* 111: 7248-7253.
- RIGHTMIRE, G. P., *et al.* (2006). «Anatomical descriptions, comparative studies and evolutionary significance of the hominin skulls from Dmanisi, Republic of Georgia». *J. Human Evol.* 50: 115-141.
- ROSAS, A.; BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M. (1998). «On the taxonomic affinities of the Dmanisi mandible (Georgia)». *Am. J. Phys. Anthropol.* 107: 145-162.
- SAHNOUNI, M., *et al.* (2018). «1.9-million- and 2.4-million year-old artifacts and stone tool-cutmarked bones from Ain Boucherit, Algeria». *Science* 362: 1297-1301.
- SAWYER, S., *et al.* (2015). «Nuclear and mitochondrial DNA sequences from two Denisovan individuals». *Proc. Natl. Acad. Sci.* 112: 15696-15700.
- SHANG, H., *et al.* (2007). «An early modern human from Tianyuan Cave, Zhoukoudian, China». *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104: 6573-6578.
- SHEN, G. J., *et al.* (2001). «U-series dating of hominid site Ganqian Cave at Tubo, Liujiang, Guangxi in South China». *Acta Anthropol. Sinica* 20: 238-244.
- SUN, S.-f., *et al.* (2021). «Ancient DNA multimethod dating confirm the late arrival of anatomically modern humans in southern China». *Proc. Natl. Acad. Sci.* 23: e2019158118.
- TORO-MOYANO, I., *et al.* (2013). «The oldest human fossil in Europe, from Orce (Spain)». *J. Human Evol.* 65: 1-9.
- VIALET, A., *et al.* (2010). «*Homo erectus* from the Yunxian and Nankin Chinese sites: Anthropological insights using 3D virtual imaging techniques». *C. R. Palevol.* 9: 331-339.
- WELKER, F., *et al.* (2020). «The dental proteome of *Homo antecessor*». *Nature* 580: 235-238.
- WESTAWAY, K., *et al.* (2017). «An early modern human presence in Sumatra 73,000–63,000 years ago». *Nature* 548: 322-325.
- WU, X.-J., *et al.* (2019). «Archaic human remains from Hualongdong, China, and Middle Pleistocene human continuity and variation». *Proc. Natl. Acad. Sci.* 116: 9820-9824.
- WU, X.; BRUNER, E. (2016). «The endocranial anatomy of Maba 1». *Am. J. Phys. Anthropol.* 160: 633-643.
- WU, X.-J., *et al.* (2014). «The temporal labyrinths of Eastern Eurasian Pleistocene humans». *Proc. Natl. Acad. Sci.* 111: 10509-10513.
- XING, S., *et al.* (2018). «The fossil teeth of the Peking Man». *Sci. Rep.* 8: 1-11.
- XING, S., *et al.* (2019). «Late Middle Pleistocene hominin teeth from Tongzi, southern China». *J. Human Evol.* 130: 96-108.
- XING, S., *et al.* (2015). «Hominin teeth from the early Late Pleistocene site of Xujiayao, Northern China». *Am. J. Phys. Anthropol.* 156: 224-240.