

textos

Evolução humana: o que há de novo no *front*?

Walter Neves
Gabriel Rocha

O

estudo das origens humanas sempre encantou na mesma medida em que surpreendeu ao revelar um universo inteiro perdido no tempo. Como uma das áreas mais disputadas da ciência, novos trabalhos minam constantemente os conhecimentos estabelecidos, construindo um campo de trabalho extremamente dinâmico, às vezes demasiadamente dinâmico.

A comunidade acadêmica brasileira tem especial dificuldade para acompanhar o dinamismo do debate internacional na área

WALTER NEVES é professor titular do Departamento de Genética e Biologia Evolutiva da Universidade de São Paulo e do Instituto de Estudos Avançados (IEA) da USP.

GABRIEL ROCHA é pesquisador do IEA/USP e bolsista Fapesp (processo nº 2022/13878-3).

da paleoantropologia. A última grande obra que compilou o melhor do conhecimento arqueológico, paleontológico e genético na intenção de sintetizar o conhecimento vigente sobre a evolução da nossa linhagem foi o livro *Assim caminhou a humanidade* (Neves et al., 2015). Desde então, novas descobertas sobre a nossa evolução continuaram a emergir e a modificar nossa compreensão desse processo.

Aqui apresentamos o estado da arte do debate paleoantropológico, sintetizando as grandes descobertas dos últimos anos e as principais mudanças na maneira como entendemos as nossas origens.

SAHELANTHROPUS: ANCESTRAL HUMANO?

Nos últimos 20 anos se consolidou a visão de que a tribo Hominini, o grupo taxonômico que inclui o *Homo sapiens* e as espécies evolutivamente mais próximas a ele, teria surgido entre 8 e 6 milhões de anos atrás. Um dos elementos mais importantes para a consolidação dessa estimativa foi a descoberta do *Sahelanthropus tchadensis*, o membro mais antigo conhecido dessa tribo, com cerca de 7 milhões de anos (Brunet et al., 2002).

Um crânio completo, mas altamente distorcido, fragmentos de mandíbula e dentes isolados foram publicados, sobre os quais diversas características derivadas e comuns a hominínios tardios foram assinaladas. As principais características morfológicas que sustentam a inclusão da espécie no clado são: (i) molares e pré-molares com esmalte espesso; (ii) caninos reduzidos; (iii) desgaste apical dos caninos; (iv) *foramen magnum*

anteriormente posicionado na base do crânio (Guy et al., 2005; Zollikofer et al., 2005).

De maneira geral, essas são algumas das sinapomorfias que definem a tribo Hominini. Portanto, a presença delas na espécie apoiava a inclusão do *S. tchadensis* no clado. No entanto, diferentes autores vêm questionando essa posição taxonômica, em especial apontando o papel prejudicial das homoplasias na construção de filogenias. Por definição, homoplasia é a situação em que *taxa* relacionados apresentam caracteres morfológicos semelhantes, mas que não estão presentes no ancestral comum, sugerindo uma falsa relação de parentesco.

Um caso emblemático dos problemas que as homoplasias podem produzir marcou a paleoantropologia do século XX. Até o início dos anos 1980, a espécie asiática *Ramapithecus punjabicus* (hoje classificada como *Sivapithecus*) era considerada um dos mais antigos ancestrais humanos. A hipótese de parentesco se baseava também na presença de sinapomorfias humanas, algumas aparentemente presentes no *S. tchadensis*, nomeadamente: (i) caninos reduzidos; (ii) molares com esmalte espesso; (iii) face baixa; (iv) mandíbula robusta (Wood & Harrison, 2011). Contudo, ainda que existissem paralelos entre os espécimes de *Ramapithecus* e hominínios tardios, novos fósseis escavados nos anos seguintes demonstraram que esses pertenciam a uma linhagem mais proximamente relacionada à dos orangotangos (Andrews & Cronin, 1982). Nesse aspecto, algumas características morfológicas dentárias que dão base para a inclusão do *S. tchadensis* em Hominini já se mostraram homoplásticas em outras ocasiões e devem ser analisadas com precaução.

Ainda que a morfologia dental da espécie possa ser lida por alguns autores como um evento homoplásico, não é a única linha de evidência que permite posicioná-la na linhagem humana. Outro caráter anatômico relevante é o *foramen magnum* anteriormente posicionado na base do crânio, frequentemente interpretado como um *proxy* para a postura ereta e consequentemente o caminhar bípede, a característica definidora mais importante da nossa linhagem. Por outro lado, alguns trabalhos vêm questionando essa relação e pontuando a dificuldade de inferir postura baseada apenas no crânio (Landi et al., 2020).

Imediatamente após a descrição da espécie, Wolpoff e colaboradores (2002) questionaram a taxonomia proposta, sugerindo que os caracteres destacados não seriam verdadeiramente diagnósticos ou estariam meramente refletindo adaptações biomecânicas, impedindo a inclusão do *Sahelanthropus* na nossa linhagem. Os autores salientaram o fato de os caninos possuírem a mesma largura observada em chimpanzés e gorilas fêmeas, contrapondo a ideia de que o espécime encontrado possuiria caninos reduzidos. Apontaram também problemas no método de inferência da postura a partir do *foramen magnum*, sugerindo que a abordagem utilizada não dá conta de explicar a variação morfológica presente em *Hominidae*¹, não funcionando como um indicador confiável. Algumas características como a espessura do esmalte dentário foram interpretadas como adaptações biomecânicas a uma dieta de mastigação intensa, o que

concorda com outros traços observados no crânio, como o tórus supraorbital espesso.

Mesmo com todas essas indagações, o principal trabalho questionando a posição filogenética do *Sahelanthropus* foi publicado muito recentemente. Macchiarelli e colaboradores (2020) descreveram um fêmur parcial esquerdo encontrado em 2001 na mesma formação onde o crânio da espécie foi descoberto. Segundo os autores, o fêmur seguramente pertence a um homínido e provavelmente está associado ao *Sahelanthropus*. Sendo esse osso um elemento altamente informativo sobre o modo de locomoção de um animal, a descoberta desse material associado à espécie poderia confirmar a locomoção bípede e argumentar em favor da sua inclusão na linhagem humana. Entretanto, os resultados da análise funcional do espécime indicam que esse indivíduo não seria um bípede habitual, como o *S. tchadensis* costuma ser descrito. Assim, se de fato o fêmur pertence à espécie, a inclusão do táxon em Hominini se torna absolutamente questionável.

Contrapondo os resultados da análise preliminar do fêmur (Macchiarelli et al., 2020), um segundo estudo resolveu se debriçar mais intensamente sobre a anatomia e a morfologia interna do espécime (Daver et al., 2022). O trabalho em questão encontrou maior afinidade do fêmur com homínios do que com os monos², em especial com relação à sua espessura cortical e seu contorno em corte transversal. Segundo os autores, a maior semelhança observada entre o indivíduo e os demais homínios é um indicativo da sua postura bípede.

1 Família taxonômica dos grandes primatas, isto é, o grupo formado por humanos, chimpanzés, bonobos, gorilas e orangotangos e seus ancestrais.

2 Chimpanzé, bonobo, gorila e orangotango.

A posição taxonômica do *Sahelanthropus tchadensis* e sua classificação como hominínio permanecem em disputa. No caso de novas evidências apontarem para a retirada do *Sahelanthropus* da nossa tribo, o *Orrorin tugenensis*, encontrado no Quênia em 2001 (Senut et al., 2001) e datado em 6 milhões de anos, passaria a ser o primeiro representante de nossa linhagem, a dos hominínios.

AS PRIMEIRAS FERRAMENTAS DE PEDRA

Desde os anos 1960 costumava ser consenso que as ferramentas de pedra mais antigas seriam aquelas pertencentes à indústria lítica olduvaiense, constituída de núcleos e lascas e com os registros mais antigos em torno de 2,6 milhões de anos (Semaw et al., 1997; Braun et al., 2019).

Usualmente, as ferramentas olduvaienses mais antigas são atribuídas às primeiras espécies do gênero *Homo*: *Homo habilis* e *Homo rudolfensis*. Não é nova a associação do surgimento da tecnologia lítica com a emergência do gênero. Ainda que os limites dos gêneros *Australopithecus* e *Homo* não estejam completamente delimitados (Wood & Collard, 1999; González-José et al., 2008), os primeiros registros desse grupo e dos artefatos de pedra pareciam se sobrepor no tempo. Há também grande número de fósseis *Homo sp.* diretamente associados a ferramentas olduvaienses, além de se observar um significativo aumento na capacidade craniana das primeiras espécies do clado em relação aos australopitecíneos, pontos que corroboram a hipótese de que o gênero *Homo* foi o inventor da tecnologia lítica.

A hipótese se mostrava bastante plausível perante diferentes linhas de evidência. No entanto, a situação mudou completamente quando, em 2015, foi publicado um novo conjunto de artefatos líticos encontrados no sítio de Lomekwi 3, no Quênia (Harmand et al., 2015). As ferramentas de Lomekwi 3 foram recuperadas em superfície e *in situ*. Segundo os autores, os artefatos diferem substancialmente dos padrões observados em rochas que se fraturam naturalmente, e apresentam características diferentes das ferramentas olduvaienses, em especial com relação ao modo de lascamento. Mas a grande relevância desse material vem da sua antiguidade de 3,3 milhões de anos. Com essa datação, as ferramentas de Lomekwi são mais de meio milhão de anos mais antigas que as primeiras ferramentas olduvaienses e os primeiros fósseis atribuídos ao gênero *Homo*.

Nesse sentido, as ferramentas lomekwienses questionam fortemente a hipótese de que a tecnologia lítica surgiu com nosso gênero, através da indústria olduvaiense. Se sólida, a evidência também poderia indicar que o surgimento do lascamento controlado não esteve inteiramente associado a uma maior encefalização dos hominínios, como se supunha.

Um segundo elemento, publicado cinco anos antes, parece alimentar a hipótese dos líticos de Lomekwi. Dois ossos encontrados em Dikika, na Etiópia, apresentam marcas semelhantes a marcas de corte produzidas por ferramentas de pedra. Os ossos estão datados em aproximadamente 3,4 milhões de anos e, segundo os autores, as marcas foram produzidas anteriormente à fossilização (McPherron et al., 2010). A interpretação não foi unanimemente aceita: Domínguez-

-Rodrigo e colaboradores (2010) apontam problemas com a associação estratigráfica e a possibilidade de as marcas indicarem apenas danos tafonômicos. Ainda assim, o registro é interpretado como uma evidência indireta do uso de líticos por hominínios durante o Plioceno e fortalece o caso dos artefatos de Lomekwi.

Nem todos estão convencidos da confiabilidade das ferramentas, em especial com relação à sua datação. O ponto fraco que alguns autores exploram é a falta de um contexto arqueológico seguro e a possibilidade de ter ocorrido movimentação vertical desses artefatos, produzindo falsas datações (Domínguez-Rodrigo & Alcalá, 2016). Mesmo assim, a maior parte dos autores se mostra simpática ao trabalho.

Por mais que Lomekwi quebre alguns dogmas antigos, ainda assim pode ser alojado nas teorias atuais. Harmand e colaboradores (2015) sugerem que os artefatos poderiam representar um estágio entre o uso de pedras naturais para triturar e moer e seu uso para lascas. Dessa forma, Lomekwi poderia registrar uma primeira experimentação tecnológica no âmbito do lascamento lítico, anterior à sua sistematização na forma das ferramentas olduvaienses. Sem dúvidas, novas evidências dessa forma de lascamento seriam essenciais para confirmar as datações, mas Lomekwi já indica uma importante mudança na nossa compreensão do desenvolvimento da tecnologia lítica.

ORIGEM DO GÊNERO *HOMO*

O clado *Homo* é um gênero taxonômico do qual nós, *Homo sapiens*, e um grande número de outras espécies filogeneti-

camente próximas a nós fazemos parte. O momento e os detalhes do surgimento desse grupo ainda se mantêm controversos. As espécies mais antigas assignadas ao grupo são o *Homo habilis* e o *Homo rudolfensis*, com os registros mais antigos datados por volta de 2,4 e 2,3 milhões de anos (Antón et al., 2014).

Cabe ressaltar que a solidez do grupo tem sido questionada por alguns autores nos últimos anos. No final dos anos 1990, Wood e Collard abriram a discussão, resumizando os principais problemas com a taxonomia vigente. Segundo os autores, os membros de um gênero deveriam ser filogeneticamente mais relacionados entre si do que com espécies de outros gêneros; somado a isso, deveriam apresentar estratégias adaptativas semelhantes. Assim, para eles, tanto o *Homo habilis* quanto o *Homo rudolfensis* não deveriam pertencer ao gênero *Homo* porque, nos limites do que se pode inferir a partir do registro fóssil, apresentam estratégias adaptativas mais próximas às dos australopitecíneos (i.e., bipedia facultativa, tamanho corporal reduzido, aparelho mastigatório robusto). Além disso, as análises cladísticas apresentadas não apoiam de maneira consistente a inclusão dessas espécies ao gênero *Homo* (Wood & Collard, 1999).

Novas perspectivas surgiram desde então. Em 2008 uma análise cladística considerando caracteres modularizados contínuos voltou a apoiar a inclusão das duas espécies no táxon (González-José et al., 2008). Apesar desse cenário complexo, por mais que as relações dentro do grupo ainda precisem ser mais bem desvendadas, a configuração atual mais aceita admite a inclusão das duas espécies em *Homo*,

de modo que, segundo o cenário vigente, o gênero *Homo* teve seu surgimento na África por volta de 2,4 milhões de anos, sendo o *Homo habilis* e o *Homo rudolfensis* seus primeiros representantes.

Em 2015 uma nova peça foi adicionada a esse quebra-cabeça: um fragmento de mandíbula recuperado em Ledi-Geraru, na Etiópia, datado de aproximadamente 2,8 milhões de anos. Segundo os descobridores, mesmo com a mandíbula apresentando clara mistura de características primitivas e derivadas, compartilhando inúmeros traços com os australopitécneos, alguns pontos a aproximam mais da morfologia observada em *Homo*, o que os levou a classificá-la como tal. Dada a antiguidade do fragmento e a complexidade fenotípica envolvida, não é proposta uma classificação no nível de espécie para a mandíbula, sendo frequentemente referida como *Homo sp.* ou até mesmo “early *Homo*”. Ainda assim, segundo a pesquisa (Villmoare et al., 2015), a mandíbula é o registro mais antigo do gênero, antecedendo os demais em cerca de 400 mil anos.

Hawks e colaboradores (2015) contrapõem-se ao artigo original e questionam a classificação proposta para a mandíbula, apontando erros em algumas medidas utilizadas e uma interpretação inadequada da morfologia observada nos espécimes de *Australopithecus sediba*, o que estaria enfraquecendo as análises.

Atualmente o *status* da mandíbula de Ledi-Geraru permanece disputado e o debate sobre as relações filogenéticas entre os hominínios desse período está longe do fim. No entanto, se a publicação original estiver correta, a mandíbula estaria na base do gênero *Homo*. Assim, teria não

somente a capacidade de elucidar um pouco o cenário da origem do clado, bem como representaria seu registro mais antigo, mostrando que o grupo surgiu meio milhão de anos antes do que imaginávamos.

A PRIMEIRA SAÍDA DA ÁFRICA

Com a descoberta de espécies como *Ororin tugenensis* e *Ardipithecus kadabba* cada vez mais antigas na África (6 e 5 milhões de anos, respectivamente), ficou claro que a linhagem hominínia se originou naquele continente. No entanto, sabemos que diversas espécies mais tardias habitaram e se desenvolveram em outras regiões do planeta. Consequentemente, uma das perguntas a serem respondidas é: quando e qual hominínio saiu da África pela primeira vez? Na virada do século XXI, um pequeno país na região do Cáucaso, a República da Geórgia, ganhou repercussão mundial quando diversos fósseis hominínios altamente preservados foram encontrados no sítio arqueológico de Dmanisi. Hoje, ao todo são conhecidos cinco crânios, quatro mandíbulas e alguns poucos materiais pós-cranianos (Lordkipanidze et al., 2013). Os fósseis são assignados ao *Homo erectus*, ainda que a alta variabilidade presente entre os indivíduos levante dúvidas sobre a classificação. O material encontrado em Dmanisi tem cerca de 1,8 milhão de anos e ganhou atenção mundial por representar até recentemente a evidência mais antiga da nossa linhagem fora da África.

As descobertas feitas em Dmanisi foram o alicerce da visão dos últimos 20 anos sobre a primeira saída da África. Na

medida em que nada mais antigo havia sido encontrado, os indivíduos ali escavados representariam o primeiro grupo hominínio a deixar a África. Assentada sobre esses dados, a hipótese vigente afirmava que o *Homo erectus* havia sido a primeira espécie a deixar o continente africano, e que o teria feito por volta de 1,8 milhão de anos.

Por duas décadas, Dmanisi se manteve como o registro hominínio mais antigo da Eurásia, até que, em 2018 e 2019, dois grupos independentes apresentaram evidências capazes de derrubar essa visão. Em 2018 foi publicada uma amostra de artefatos líticos encontrados na China e datados em 2,1 milhões de anos (Zhu et al., 2018). No ano seguinte, em 2019, um projeto ítalo-brasileiro coordenado por Walter Neves publicou outro conjunto de artefatos líticos, agora encontrados no Vale do Rio Zarqa, na Jordânia, datados em 2,5 milhões de anos (Scardia et al., 2019). Contrariando a visão prevalente das últimas décadas, os dois trabalhos apresentam evidências da presença hominínia fora da África ao menos 700 mil anos mais antigas do que os registros de Dmanisi. Os novos dados não somente mostram que nossa linhagem saiu do continente africano muito antes do que se pensava, como também derrubam a hipótese de que o *Homo erectus* foi a primeira espécie a fazê-lo.

Os registros mais antigos do *Homo erectus* têm em torno de 1,8-2 milhões de anos (Herries et al., 2020); consequentemente, os artefatos encontrados na China e na Jordânia são, respectivamente, 100 e 500 mil anos mais antigos que os primeiros fósseis classificados nessa espécie. Nenhum dos sítios com instrumentos

líticos anteriores ao material encontrado em Dmanisi preservam fósseis hominínios, impossibilitando a identificação de seus autores. No entanto, a ausência completa de fósseis de *Homo erectus*, anteriores a 2 milhões de anos indica que essa não foi a primeira espécie a deixar o continente.

Um dos fortes candidatos ao feito é o *Homo habilis*, uma espécie com registros de até 2,5 milhões de anos e que poderia explicar dois tópicos altamente debatidos na paleoantropologia: a variação morfológica em Dmanisi e a origem do *Homo floresiensis* (Scardia et al., 2020).

Desde sua descoberta, os espécimes encontrados na Geórgia se destacam pela alta variabilidade morfológica observada, com os cinco crânios sendo substancialmente diferentes entre si. Os fósseis ainda carecem de traços típicos do *Homo erectus*, apresentando um mosaico de características primitivas e derivadas, o que leva alguns autores a apontar o caráter transitório do paleodeme. Outra discussão importante se dá no âmbito da origem do *Homo floresiensis*, uma espécie intrigante do Sudeste Asiático caracterizada pela baixa estatura, provavelmente provocada pelo nanismo insular. Naturalmente, o primeiro candidato a ancestral direto da espécie foi o *Homo erectus*, por, até então, representar a primeira espécie a se espalhar pelo Velho Mundo. Contraditoriamente, algumas análises (Argue et al., 2009; 2017) apontam o *Homo habilis* como a espécie mais próxima filogeneticamente ao *Homo floresiensis*. De acordo com a discussão, o *Homo habilis*, tendo deixado a África para colonizar esses territórios 2,5 milhões de anos atrás, poderia tanto explicar a complexidade fenotípica observada em Dmanisi, quanto se

encaixar melhor nos modelos filogenéticos da origem do *Homo floresiensis*. A hipótese permanece ainda bastante especulativa em vista da absoluta ausência de fósseis de *Homo habilis* fora da África, mas encontra algum suporte nos achados recentes da China e da Jordânia. A descoberta de ferramentas de pedra com até 2,5 milhões de anos no continente asiático derrubou a visão vigente de que o *Homo erectus* foi a primeira espécie a deixar a África, 1,8 milhão de anos atrás. Essas ferramentas antecipam a primeira saída do continente africano em mais de meio milhão de anos e iniciam a busca por novos candidatos ao feito, impactando profundamente a nossa compreensão das dinâmicas populacionais no início do Pleistoceno.

HOMO ERECTUS E CAÇA

Por meio do registro fóssil, sabemos hoje que o *Homo erectus* foi a espécie responsável por inaugurar diversas características marcantes do gênero *Homo*. Tendo surgido na África por volta de 2 milhões de anos, foi a primeira espécie de hominínio a apresentar uma expansão cerebral significativa, um comportamento de bípede estritamente terrestre (perdendo adaptações para a vida arborícola presente nos *Australopithecus* e nos primeiros *Homo*) e até inaugurar as grandes expansões pelo planeta, tendo sido a primeira espécie conhecida da nossa linhagem a se dispersar para fora da África³.

Segundo alguns autores, muitas dessas novidades só foram possíveis pela entrada de um novo elemento na história hominínia: o fogo. De acordo com Richard Wrangham e sua famosa hipótese do cozimento, o aumento no tamanho do cérebro só foi possível através do cozimento dos alimentos (Wrangham et al., 1999). Segundo o pesquisador, o ato de cozinhar o alimento, em especial a carne, torna mais simples sua digestão e aumenta a quantidade de energia que se pode retirar da comida. Se a hipótese estiver correta e o fogo foi o que possibilitou as adaptações vistas em *Homo erectus*, a dominação desse elemento deve ter ocorrido pelo menos um pouco antes do surgimento da espécie. No entanto, as evidências mais antigas de uso do fogo por hominínios não ultrapassam 1 milhão de anos (Berna et al., 2012) e são absolutamente escassas até 400 mil anos (Shahack-Gross et al., 2014). Dessa forma, o registro arqueológico produz pouco ou nenhum suporte à hipótese do cozimento, que permanece puramente especulativa.

Outra grande inovação que é frequentemente atribuída à espécie é a caça ativa e sistemática de grandes animais. O consumo de carne de forma geral está presente na nossa linhagem há pelo menos 2,5 milhões de anos. Entretanto, nesse período a obtenção de proteína animal se resumia ao consumo de carniça, na medida em que a tecnologia disponível na época, a indústria olduvaiense, não permitia a caça ativa, mas sim apenas o reaproveitamento de carcaças.

Com relação ao hábito de caça ativa, a hipótese vigente sugere que o *Homo erectus* foi o responsável por começar a caçar de fato no início do Pleistoceno. Essa narra-

3 Ver Scardia et al. (2020) para uma discussão sobre evidências mais antigas.

tiva está ligada ao aparecimento de sítios arqueológicos com registros de grande consumo de carne e ao surgimento de uma nova indústria lítica, a indústria acheulense, intimamente relacionada ao *Homo erectus*. Com essa nova tecnologia, a linhagem hominínia teria acesso à proteína animal com maior frequência, o que, por sua vez, teria permitido o aumento no cérebro, mas não necessariamente o provocado. A narrativa faz ainda mais sentido se considerarmos que a espécie foi a primeira a colonizar outros continentes logo após seu surgimento, podendo tê-lo feito por perseguir rebanhos de grandes herbívoros. Alguns autores sugerem que esse novo comportamento de caça ativa tem relação direta com a extinção da megafauna observada durante o Pleistoceno, visto que a extinção de diversas taxa coincide com o surgimento do *Homo erectus* e da indústria acheulense. Dembitzer e colaboradores (2022) sugerem a existência de uma diminuição contínua no tamanho da fauna pleistocênica a partir de 1,5 milhão de anos. Segundo o trabalho, os *erectus* teriam como alvo animais de grande porte, que seriam caçados intensamente até sua extinção e então substituídos por espécies cada vez menores.

De fato, muitos autores apoiam essa interpretação do *Homo erectus* como um caçador ativo (Hora et al., 2020; Bramble & Lieberman, 2004; Roach et al., 2013), o que dá base para se inferir uma influência hominínia na extinção da megafauna, já nessa temporalidade de milhões de anos. Nesse sentido, o estudo de Dembitzer e colaboradores (2022) traz algum apoio a modelos que consideram o nosso papel nesses eventos de extinção desde muito cedo na história humana.

Contrariando esse cenário, Andrew Barr e colaboradores (2022) resolveram retomar a questão da caça pelo *Homo erectus* analisando os sítios arqueológicos com vestígios de fauna entre 2,6 e 1,2 milhões de anos. Com isso, os autores tentaram observar se houve de fato um aumento nas evidências de consumo de carne a partir do surgimento do *Homo erectus*. Segundo a análise focada no registro do leste africano, não ocorreu um aumento no consumo de carne a partir do surgimento da espécie. De acordo com esses autores, o baixo número de sítios com evidências de consumo de carne anteriores a 2 milhões de anos, isto é, anteriores ao *Homo erectus*, está mais relacionado aos métodos de amostragem do que a uma real mudança comportamental em relação a espécies anteriores.

Os novos dados, ainda que iniciais, sugerem uma possível mudança de paradigma nas interpretações mais tradicionais que encaram o consumo de carne como o ponto central das grandes mudanças ocorridas na linhagem hominínia a partir de 2 milhões de anos. Esse novo cenário impõe a necessidade de novas interpretações que considerem a possibilidade de o consumo de carne não ter tido um papel central nas mudanças anatômicas do gênero *Homo* e nos processos de extinção ocorridos durante o Pleistoceno inicial e médio. Os novos dados levantados por Andrew Barr e seus coautores minam a confiança nas ideias vigentes sobre o tema e nos forçam a pensar novas hipóteses para explicar as grandes modificações anatômicas e comportamentais inauguradas pelo *erectus*, sinalizando que a narrativa da caça pode vir a ter o mesmo fim que a hipótese do cozimento.

DIVERSIDADE MORFOLÓGICA EM DMANISI

Até o final dos anos 1990, a ideia da primeira saída da linhagem hominínia para fora da África, onde ela surgiu, pensava-se à época, por volta de 3,5 milhões de anos, assentava-se sobre duas bases: que essa saída teria ocorrido há não mais do que 1,5 milhão de anos e de que o primeiro hominínio a fazê-lo teria sido o *Homo erectus*. Além disso, assumia-se que essa saída não teria ocorrido antes do surgimento das ferramentas formais de pedra lascada acheulenses, surgimento esse que teria também ocorrido na África por volta de 1,4 milhão de anos (hoje, sabe-se que elas surgiram há 1,7 milhão de anos).

As descobertas ocorridas em Dmanisi, República da Geórgia, no Cáucaso, a partir de meados dos anos 1990 e mais intensa e qualificadamente a partir do início dos anos 2000, mudaram radicalmente esse cenário (Gabunia et al., 2000; Vekua et al., 2002; Lordkipanidze et al., 2006; 2013). Hoje sabemos, a partir do material ali exumado, sobretudo cinco crânios muito bem preservados (D2700, D2280, D2282, D3444 e D4500), que nossos ancestrais já estavam no Cáucaso por volta de 1,8 milhão de anos e que, portanto, a primeira saída da África teria ocorrido muito antes do que se imaginava e anteriormente ao desenvolvimento da indústria acheulense. Cabe assinalar que as milhares de ferramentas de pedra encontradas em Dmanisi e contemporâneas aos crânios são tipicamente olduvaienses, quando os hominínios ainda não tinham em seu cérebro arquétipos de ferramentas formais (Mgeladze et al.,

2011). Por isso, essa indústria é conhecida, também, como indústria de núcleos e lascas (*core and flake technology*). Na paleoantropologia, é muito raro que vários crânios sejam encontrados num mesmo sítio arqueológico de antiguidade Plio-pleistocênica e muito mais em estratigrafia e em deposição primária. Normalmente, um ou dois exemplares são encontrados em alguns sítios de uma mesma região, precariamente datados, porque no geral estão na superfície de formações geológicas e dificilmente podem ser considerados membros de uma mesma população, no sentido genético-evolutivo. Às vezes suas idades estão separadas por centenas de milhares de anos. Assim, na maioria das vezes, é muito difícil estimar o grau de variabilidade de uma população hominínia real. Dmanisi é, portanto, uma feliz exceção a essa regra. São cinco crânios, em bom estado de preservação (coisa também rara na paleontologia humana), firmemente datados entre 1,8 e 1,75 milhão de anos e que foram encontrados em distâncias não superiores a 30 metros um do outro. Ou seja, sabemos que esses crânios devem ter pertencido a uma população que viveu ali, em simpatria, durante um pequeno intervalo de tempo de 50 mil anos, quase nada em termos geológicos.

Tendo em vista todas essas condições favoráveis, duas questões vêm se impondo desde as primeiras descobertas dos cinco crânios em Dmanisi: primeira, a que espécie estariam relacionados esses fósseis; e, segunda, se pertencerem a uma mesma espécie, qual era o grau de variabilidade de nossas populações ancestrais? Desde o início, a designação taxonômica desses cinco crânios tem sido intensamente deba-

tida. Várias assignações já foram sugeridas ao longo das últimas duas décadas: *Homo ergaster*, *Homo georgicus*, *Homo erectus* e, mais recentemente, para a surpresa total da comunidade paleoantropológica, já que não há quadrinome em taxonomia animal, *Homo erectus ergaster georgicus* (Lordkipanidze et al., 2013).

Mas por que é tão difícil classificar o material de Dmanisi? Simplesmente porque esses crânios apresentam enorme diversidade e, segundo, porque algumas características os remetem ao *Homo habilis*, ao passo que outras já os remetem ao *Homo erectus*. Por exemplo, a capacidade craniana dos cinco indivíduos de Dmanisi é extremamente pequena e altamente variável (entre 540 e 730 cm³). Cabe lembrar que os *Homo erectus* apresentam uma capacidade craniana média de 850 cm³. Nesse sentido, a capacidade craniana média em Dmanisi está muito mais próxima à do *Homo habilis*, estritamente africano, de cerca de 650 cm³. A diminuta capacidade craniana do espécime D4500, de cerca de 540 cm³, é menor do que a maior capacidade craniana encontrada entre os *Au. afarensis*, datados entre quase 4 milhões e 2 milhões de anos atrás na África. Isso talvez possa explicar por que os fósseis georgianos estejam ainda associados a uma indústria muito primitiva, tipicamente olduvaiense.

Achados recentes efetuados na China e na Jordânia, já discutidos anteriormente, podem jogar luz expressiva sobre essa questão. Esses achados retroagem a saída da África para 2,5 milhões de anos, portanto, 700 mil anos antes que Dmanisi. Ora, há 2,5 milhões de anos ainda não existiam *Homo erectus* na África para que

pudessem migrar para outras regiões do planeta. Duas outras espécies do gênero humano estavam presentes na África mais ou menos nessa época, *Homo habilis* e *Homo rudolfensis*. Tendo em vista as características do próprio material georgiano, nossa proposta é que a primeira espécie de hominínio a ter saído da África foi o *Homo habilis*. Essa espécie teria chegado à região do Cáucaso por volta de 2 milhões de anos, onde deu origem ao *Homo erectus*. Do Cáucaso o *erectus* teria se expandido para o resto do planeta, tendo voltado inclusive para a África. Nesse sentido, acreditamos que a melhor solução seria chamar os fósseis de Dmanisi de *Homo georgicus*, uma espécie transicional entre *habilis* e *erectus*.

Se a questão da assignação taxonômica dos fósseis de Dmanisi tem sido amplamente debatida, a discussão sobre sua variabilidade tem chegado às raias do paroxismo. Para o grupo liderado pelos georgianos, os cinco crânios ali encontrados podem ser perfeitamente acomodados sob uma mesma espécie, independentemente de qual seja a mais adequada (vide discussão acima). Para outros, no entanto, sobretudo Ian Tattersall e Walter Neves, o crânio 5 (D4500), com sua respectiva mandíbula, representa claramente uma segunda espécie, se não um segundo gênero, no registro fóssil de Dmanisi (Schwartz et al., 2014; Scardia et al., 2019). Um trabalho publicado pelo grupo georgiano sobre o assunto (Lordkipanidze et al., 2013) apresenta, no entanto, fortes evidências a favor da ideia de que ali está representada apenas uma e tão somente uma espécie. Através de estatísticas multivariadas de ponta aplicadas a um desenho quase perfeito de experimento, o

trabalho demonstra, pelo menos até que algo melhor seja produzido, que a variabilidade encontrada no registro fóssil de Dmanisi não é expressivamente maior do que aquela apresentada pelo *Homo sapiens* ou pelas duas espécies de chimpanzés, *Pan troglodytes* e *Pan paniscus*.

O sítio de Dmanisi continua sendo intensivamente escavado pelos georgianos e é possível que, nos próximos anos, novos fósseis da faixa temporal entre 1,8 e 1,75 milhão de anos venham a ser ali encontrados. Até que isso ocorra, dificilmente as duas discussões aqui apresentadas avançarão.

PARANTHROPUS

Desde a descoberta do gênero *Paranthropus* em 1938 (Broom, 1938), uma de suas várias características mais notáveis é o tamanho espantoso dos molares e pré-molares, duas vezes o tamanho daqueles de qualquer humano atual. Além dos grandes dentes posteriores, as três espécies que formam o gênero (*P. aethiopicus*, *P. boisei* e *P. robustus*) apresentam de uma forma ou de outra uma mandíbula robusta, crista sagital proeminente e arcos zigomáticos muito desenvolvidos e lateralizados. Não é muito difícil concluir que se trata de indivíduos com intenso poder de mastigação. Além do tamanho da mandíbula e dos dentes, as dimensões da crista sagital e dos arcos zigomáticos indicam que essas espécies apresentavam músculos relacionados à mastigação igualmente exagerados.

A partir de tais características, a próxima pergunta a se responder é sobre a alimentação desses indivíduos. Com uma estrutura mastigatória tão massiva, se con-

solidou a visão mais intuitiva de que essas espécies teriam uma alimentação baseada em itens muito duros, de difícil processamento, que só um triturador potente conseguiria quebrar, como nozes, sementes e raízes. Com base nessa visão, alguns indivíduos do grupo chegaram a receber a alcunha de “quebra-nozes”.

Somente em 2021 essa hipótese, que perdurou pelos últimos 60 anos, foi questionada de forma mais incisiva. Investigando a frequência de pequenas quebras nos dentes (*dental chipping*), Paul Constantino e Kathryn Konow (2021) contraintuitivamente contestaram a visão vigente. Segundo esses autores, essa técnica permite inferir o consumo de alimentos rígidos, na medida em que esses alimentos seriam os causadores das quebras encontradas nos dentes. Assim, quanto maior o número de quebras, mais frequente o consumo de alimentos duros. Com base na visão dos *Paranthropus* como potentes trituradores de alimentos duros, o esperado seria encontrar mais marcas de quebras nos seus dentes do que naqueles de outros grupos com um aparato mastigatório mais humilde, como os *Australopithecus*. Constantino e Konow (2021), no entanto, demonstraram não haver uma maior frequência dessas pequenas quebras dentais entre os *P. aethiopicus* e *P. boisei* (0% e 1,5% dos dentes apresentavam quebras, respectivamente). Na verdade, a frequência observada nessas espécies foi inclusive menor do que aquela observada nos *Australopithecus afarensis* (4,7%). Valores ligeiramente mais altos foram obtidos para o *P. robustus* (6,1%), entretanto uma porcentagem parecida foi encontrada entre os *Australopithecus africanus* (5,6%), indicando que os valores podem estar mais

relacionados com o ambiente sul-africano que as duas espécies compartilharam do que propriamente com diferenças nos hábitos alimentares.

Poucos meses depois, um segundo grupo de pesquisadores alimentou a discussão com seus resultados, utilizando a mesma técnica. Com foco na situação do *P. robustus*, que costuma apresentar uma frequência de dentes fraturados mais alta, os autores compilaram a mesma categoria de dados para outras espécies hominíneas e para primatas atuais, incluindo espécies que consomem frequentemente alimentos duros (Towle et al., 2021). Nessa análise, foram descartados dentes com pouco desgaste ou aqueles provenientes de juvenis, resultando em um aumento significativo das porcentagens quando comparado com o trabalho antecedente. No entanto, os resultados obtidos concordam com a análise anterior. Primatas atuais especializados em alimentos duros, como aqueles dos gêneros *Pithecia* e *Mandrillus*, apresentam valores altos, como esperado a partir de seus hábitos alimentares (28% e 37%, respectivamente). Por outro lado, a frequência observada para o *P. robustus* foi expressivamente menor (11%), em uma configuração similar àquela encontrada em gorilas (9%).

Evidentemente, esses não foram os únicos trabalhos a abordarem a questão da alimentação nesse gênero. Pelo contrário, eles se somam a um conjunto maior de diferentes abordagens que já vinha apontando na direção da desconstrução dos *Paranthropus* como especialistas em alimentos duros. Análises de isótopos estáveis e de microdesgaste dentário retratam um padrão semelhante àquele discutido aci-

ma (Constantino & Konow, 2021; Towle, 2021), especialmente com relação aos *P. boisei* e *P. aethiopicus* (Cerling et al., 2011; Ungar et al., 2008). Já o cenário para o *P. robustus* é um pouco mais complexo e permanece bastante debatido, podendo envolver o consumo sazonal de alimentos duros (Sponheimer et al., 2006; Scott et al., 2005).

Independente dos pormenores, a substituição de sementes e castanhas por folhagens e gramíneas impacta integralmente nossa percepção do gênero *Paranthropus*. Ao que tudo indica, esses membros robustos da linhagem hominínea usavam sua poderosa mordida para passar o dia macerando vegetação macia e não para quebrar alimentos super-resistentes como costumávamos imaginar. Agora é mais seguro dizer que chega de nozes para o quebra-nozes.

ORIGEM DOS SAPIENS

Na medida em que o cenário do surgimento da nossa espécie se consolidava como a África do final do Pleistoceno, a maneira como se deu esse processo ganhava complexidade. Os fósseis mais antigos classificados como *Homo sapiens* vêm do leste africano, e os candidatos mais confiáveis são Herto e Omo Kibish 1, ambos encontrados na Etiópia. Herto está datado em 160 mil anos (White et al., 2003), enquanto Omo Kibish 1 é ainda mais antigo. Originalmente datado em 197 mil anos, foi recentemente redatado para 233 mil anos (Vidal et al., 2022).

Há materiais em outras regiões do continente possivelmente com idades seme-

lhantes – como é o caso do crânio de Florisbad, encontrado na África do Sul –, mas que contam com problemas sérios de datação e permanecem incertos (Berger & Hawks, 2020). Assim, os registros seguros mais antigos do *Homo sapiens* permanecem no leste africano.

Em 2017 foram publicados os resultados de uma nova escavação no sítio de Jebel Irhoud, no Marrocos, produzindo uma cronologia confiável que data os remanescentes ósseos humanos ali recuperados nos anos 1960 em 315 mil anos (Hublin et al., 2017). O trabalho ainda descreve novos fósseis encontrados recentemente no mesmo sítio. A análise revelou a alta afinidade dos fósseis de Jebel Irhoud com o *Homo sapiens*, principalmente com relação à morfologia da face e dos dentes, levando os autores a posicioná-los na base da linhagem evolutiva da nossa espécie. É questionável a classificação desses fósseis como *Homo sapiens stricto sensu*, isso porque outras características diferem significativamente de humanos anatomicamente modernos. É o caso do neurocrânio baixo e alongado, diferente do típico neurocrânio alto e globular dos humanos modernos. Mesmo com as incertezas quanto à classificação, seguramente os fósseis de Jebel Irhoud representam uma população proximamente relacionada à origem do *Homo sapiens*. A inclusão desses materiais na linhagem do sapiens coloca um novo problema nesse cenário: o local de surgimento da nossa espécie.

Na medida em que todos os fósseis seguramente datados dos primeiros humanos modernos foram encontrados no leste africano, se consolidou a visão de que nossa espécie teria se desenvolvido naquela região. Contudo, os fósseis de Jebel

Irhoud, representantes dos estágios iniciais do clado, foram encontrados no extremo oposto do continente. Com base nisso, os autores questionam a ideia de um único ponto de origem para nossa espécie e relacionam os espécimes do Marrocos com o modelo pan-africano para a origem do sapiens. O cenário proposto inicialmente nos moldes da hipótese multirregional desafia a ideia de que o *Homo sapiens* se desenvolveu em uma região específica do continente e propõe que a origem da espécie envolveu o continente inteiro. O “multirregionalismo africano” sugere a existência de subpopulações espalhadas pelo continente que, conectadas por fluxo gênico, teriam dado origem à nossa espécie (Stringer, 2016). O modelo ganhou apoio com trabalhos de outras disciplinas e tem conquistado espaço no debate atual (Scerri et al., 2018). No entanto, é reconhecível que a evidência fóssil ainda é muito precária e não necessariamente corrobora o modelo proposto. Novos fósseis ou novas análises de espécimes como Florisbad são absolutamente necessários para que o modelo pan-africano para a origem do *Homo sapiens* possa ser devidamente testado. Na falta de novos dados, o leste africano continua sendo um local-chave na nossa história evolutiva.

DIVERSIDADE EM *HOMO*

Desde 2010 a diversidade de espécies hominínias, com destaque para o gênero *Homo*, vem crescendo aceleradamente, principalmente com o aumento dos grupos de pesquisa atuando no continente asiático. Em 2010, o DNA extraído de uma falange

encontrada na caverna de Denisova, no sul da Sibéria, se mostrou diferente do material genético das outras populações conhecidas por habitarem a região durante o Pleistoceno médio e tardio, os neandertais e os sapiens. Foi por causa desse único osso da mão que descobrimos que uma terceira espécie estaria habitando a Sibéria nesse período, os denisovanos (Reich et al., 2010). Ainda sabemos pouquíssimo sobre sua morfologia, visto que somente dentes e pequenos ossos isolados foram encontrados, motivo pelo qual até hoje a espécie carece de um nome oficial. Mesmo tão misteriosa, essa espécie foi sem dúvida uma das grandes descobertas das últimas décadas, em especial quando se detectou sinais de intercruzamento tanto com os neandertais quanto com os sapiens, com populações atuais portanto até 6% de ancestralidade denisovana (Prufer et al., 2014; Slon et al., 2018; Larena et al., 2021).

Cinco anos depois, em 2015, outra grande descoberta foi anunciada, o *Homo naledi* (Berger et al., 2015). Mais de 1.500 ossos foram recuperados no sistema de cavernas Rising Star, na África do Sul, representando pelo menos 15 indivíduos, o maior conjunto de fósseis de uma mesma espécie em todo o continente africano. O grande mistério desses fósseis se dá com a incompatibilidade entre as datações obtidas e a morfologia observada (Dirks et al., 2017). De forma geral, o *Homo naledi* apresenta uma morfologia em mosaico, chamando atenção para semelhanças com o que é encontrado em australopitecíneos e em espécies basais do gênero *Homo*. Destacam-se as características primitivas presentes na população, em que os indivíduos apresentam tamanho corporal reduzi-

do, cérebro em torno de 500 centímetros cúbicos, pélvis e caixa torácica amplas e falanges curvas. Tal composição fenotípica indicava que a espécie deveria ter vivido em torno de 2 e 1 milhão de anos atrás, até mesmo podendo estar relacionada às origens do gênero *Homo*. A surpresa foi grande quando as datações mostraram que, a despeito da sua morfologia, os fósseis eram muito mais recentes do que se poderia imaginar, variando entre 335 e 236 mil anos. Com datas tão recentes para uma morfologia tão primitiva, nossa compreensão das tendências evolutivas durante o Pleistoceno foi bastante modificada. Ficou claro que a variabilidade morfológica dentro do gênero *Homo* é muito maior do que previamente se supunha, além de descobrirmos a existência desse fenótipo primitivo durante essa fase tardia da evolução humana.

Outra descoberta importante veio à tona mais recentemente quando, em 2019, um grupo de pesquisadores reportou a presença de uma nova espécie hominínia na Ilha de Luzon, nas Filipinas (Détroit et al., 2019). Ao todo 13 fósseis foram recuperados da caverna de Callao, com idades mínimas entre 67 e 50 mil anos. A combinação única de caracteres derivados e primitivos levou os autores a proporem uma nova espécie para os fósseis, *Homo luzonensis*. Segundo o trabalho, foram encontrados ossos das mãos, pés, dentes e um fragmento femoral. Em especial chamam a atenção as falanges altamente curvas, condição muito próxima à morfologia vista em algumas espécies do gênero *Australopithecus* e que levanta a possibilidade de que a espécie tivesse capacidade significativa de escalar árvores. As análises

morfológicas apontam para semelhanças com australopithecíneos e outras espécies do gênero *Homo*, inclusive com o *Homo floresiensis*, com quem teria compartilhado o Sudeste Asiático. Paralelamente ao *Homo floresiensis*, a retenção de traços primitivos nos fósseis de Luzon pode ser um subproduto de evolução insular, bem como pode indicar relações filogenéticas do grupo (Zanolli et al., 2022). Essa ainda é uma espécie pouquíssimo conhecida dada a escassez de materiais recuperados, mas o mosaico fenotípico que apresenta adiciona mais um personagem intrigante à história do Pleistoceno tardio asiático. Já a espécie descrita mais recentemente foi apresentada somente em 2021, o *Homo longi*. Uma nova análise do crânio de Harbin, encontrado na China nos anos 1930, concluiu que o espécime apresentaria diferenças anatômicas suficientes para se propor um novo táxon (Ji et al., 2021). Datado em 148 mil anos, o crânio é marcadamente robusto, com um neurocrânio alongado, arcada supraciliar massiva e face larga, bem acoplada sob a caixa craniana. A análise filogenética apresentada indica que o *Homo longi* seria mais próximo filogeneticamente ao *Homo sapiens* do que o *Homo neanderthalensis*, substituindo este último como nossa linhagem irmã (Ni et al., 2021). O mais controverso da espécie é a grande possibilidade de que o material seja na verdade o primeiro crânio já encontrado de um denisovano. O único molar presente no espécime se encaixa no perfil observado nos denisovanos. Além disso, segundo a análise filogenética do crânio de Harbin, outros espécimes chineses se somariam a esse na formação de um clado monofilético. É o caso da mandíbula

de Xiahe. Curiosamente, a mandíbula de Xiahe tem sido classificada como a de um denisovano, já que, além da identificação de uma proteína denisovana na mandíbula (Chen et al., 2019), a análise de material genético do solo da caverna onde foi encontrada foi também capaz de identificar DNA mitocondrial denisovano (Zhang et al., 2020). Se a ligação entre a mandíbula de Xiahe e o crânio de Harbin estiver correta, é muito provável que agora estejamos, finalmente, cara a cara com um denisovano.

O SURGIMENTO DO COMPORTAMENTO SIMBÓLICO

Durante todo o século passado, as escavações arqueológicas na Europa foram responsáveis por desvendar o mundo abstrato no qual os humanos do Paleolítico Superior habitaram. Os painéis monumentais de pinturas rupestres, as inúmeras figuras femininas apelidadas de Vênus e uma gama de ornamentos corporais foram alguns dos elementos recuperados dessa cultura material, artística e abstrata que nos ajudaram a entender mais dessa parte da vida das populações daquele período no continente.

Durante a década de 1980, a comparação entre o registro arqueológico desses elementos simbólicos na Europa e em outros continentes como a África e a Ásia era óbvia: o registro simbólico do continente europeu pulsava, ao passo que muito pouco se podia falar sobre os outros dois territórios do Velho Mundo. Não demorou a surgirem modelos para explicar essa marcada diferença, com o principal deles

conhecido como a Revolução Criativa do Paleolítico Superior.

O modelo da Revolução Criativa, proposto inicialmente por Richard Klein, da Universidade de Stanford (Klein, 1989), tentava explicar a exuberância do que era encontrado na Europa. Segundo o modelo, o *Homo sapiens* deixou a África e chegou à Europa por volta de 45 mil anos. Enquanto habitava o território africano, a espécie carecia da capacidade de operar com pensamentos e comportamentos simbólicos, e por isso não foram encontrados registros como pinturas e esculturas na África antes dos 45 mil anos. Somente após este limiar, quando a espécie chegou à Europa, o *sapiens* teria desenvolvido um “módulo mental” capaz de criar e manipular símbolos, colonizando todo o território europeu com as mais diversas formas de simbolismo. Essa mudança cognitiva há 45 mil anos passou então a ser chamada de Revolução Criativa do Paleolítico Superior.

Esse cenário só começou a mudar no início dos anos 2000, com o trabalho imponente de Sally McBrearty e Alison Brooks (2000), no qual as autoras foram capazes de revisar os sítios arqueológicos do final do Pleistoceno explorados na época em todo o Velho Mundo. O resultado não poderia ser mais claro: o cenário falava muito mais sobre o eurocentrismo que pautava o debate arqueológico do que de fato sobre qualquer mudança comportamental humana durante o período. Ao compilar os dados disponíveis sobre esses sítios, o trabalho mostrou o número gigantesco de sítios arqueológicos explorados no continente europeu em detrimento do profundo desconhecimento do passado humano na África, aliado a um menosprezo das evi-

dências que já vinham indicando a existência de um passado simbólico africano.

É evidente que observaríamos uma explosão de registros na Europa com relação à África e à Ásia quando se conhecia tão pouco do Paleolítico Superior dessas regiões. McBrearty e Brooks (2000) mostraram, ainda que, mesmo que escasso, o que se conhecia para esse período na África já indicava a existência de um passado igualmente simbólico. A partir disso, nas duas últimas décadas passamos a observar um aumento no interesse pela busca desse passado, resultando em um aumento no número de sítios africanos explorados, possibilitando a verificação do que McBrearty e Brooks propuseram.

Inicialmente, diversos trabalhos relatando a presença de indústrias de processamento de ocre em sítios arqueológicos na África já sugeriam a presença do hábito de pintar o corpo bem antes de 45 mil anos (Knight et al., 1995). No entanto, a dificuldade de refutar uma interpretação puramente funcional para esses registros minou sua importância. A mudança de perspectiva começou a ganhar forma de maneira mais incisiva com algumas descobertas na África do Sul.

Ainda no nascer do século XXI, a caverna de Blombos começou a produzir registros espetaculares de comportamento simbólico. Em 2001 foi reportado um fragmento de osso com gravuras datado em 70 mil anos (D’Errico et al., 2001). Em 2002, mais padrões geométricos gravados foram reportados, agora em placas de ocre datadas em 77 mil anos (Henshilwood et al., 2002). Em 2005, 41 conchas perfuradas encontradas no sítio, também na faixa temporal de 75 mil anos, foram interpre-

tadas como contas de colar e indicavam a presença de ornamentações corporais já nesse período (D’Errico et al., 2005). A caverna de Blombos, com isso, se tornou uma referência no desmonte das ideias de que o simbolismo só teria surgido na Europa há 45 mil anos, na medida em que mostrava que esses comportamentos apareceram muito antes no continente africano.

O registro sul-africano continuou mostrando toda sua exuberância em outras localidades. Em 2010 e 2013, a caverna de Diepkloof ganhou destaque ao produzir mais de 400 fragmentos de ovos de avestruz com claras gravuras geométricas altamente padronizadas com mais de 100 mil anos (Texier et al., 2010; 2013). As cavernas sul-africanas foram os dois pilares na reformulação das teorias sobre o desenvolvimento da capacidade simbólica, mas obviamente não foram os únicos trabalhos. Não cessam os estudos que vêm relatando novos registros simbólicos, consolidando a visão atual sobre o desenvolvimento dessa capacidade cognitiva exclusivamente humana (Vanhaeren et al., 2019; Miller & Wang, 2021; Sehassseh, 2021; Prévost et al., 2022). Em 2021 a figura de um porco encontrada em Sulawesi foi datada em 45 mil anos, tornando-se a pintura rupestre figurativa mais antiga já encontrada (Brumm et al., 2021). O registro é importante pois desconstrói a visão anterior de que as pinturas rupestres começaram com desenhos abstratos enquanto as figuras representativas de seres e objetos do mundo real só iriam aparecer milênios depois no registro arqueológico. O caso de Sulawesi contraria essa ideia, mostrando que a pintura mais antiga conhecida feita pela nossa espécie já era figurativa. Surpreendentemente, nos

últimos anos, o registro de itens simbólicos passou a ser estendido também ao *Homo neanderthalensis*. Diversos trabalhos vêm relatando o crescente aumento de evidências de simbolismo em sítios arqueológicos associados a essa espécie, ou em períodos em que somente os neandertais habitavam a Europa. Estruturas circulares feitas com estalagmites e datadas em 176 mil anos foram encontradas a 336 metros da entrada da caverna de Bruniquel, na França, região privada de qualquer fonte de luz. Seu propósito é desconhecido, mas os pesquisadores argumentam sobre a possibilidade de se tratar de um comportamento ritualístico (Jaubert et al., 2016). Em 2018, um novo estudo datou, com urânio-tório, pinturas rupestres de três cavernas na Espanha em cerca de 65 mil anos (Hoffmann et al., 2018a). A datação dessas pinturas é crucial, pois representaria os exemplos mais antigos de pinturas rupestres no mundo e, principalmente, por se tratar de um período em que o *Homo sapiens* ainda não havia chegado à Europa. Não tardou para surgirem as primeiras críticas ao trabalho, em especial com relação aos métodos de datação das pinturas. Slimak e colaboradores (2018) criticam as datações, levantando problemas como a contaminação detritica, a fonte do tório utilizado na datação e outros fatores. Em 2020, outro artigo pontuou novas críticas às datações (White et al., 2020). Os autores argumentam que a técnica pode apresentar problemas pois o urânio é sensível a processos de lixiviação, o que levaria a uma superestimação das datas obtidas. Os mesmos autores ainda questionam o espaço de 20 mil anos entre essas possíveis pinturas datadas em 65 mil anos e as demais pinturas conhecidas, que

não ultrapassam os 45 mil anos. Segundo o grupo, esse vazio no registro arqueológico deveria ser encarado com cautela por contrariar as evidências disponíveis.

Hoffmann e colaboradores (2018b; 2020) responderam às críticas argumentando em favor da metodologia utilizada para essa datação e questionando a fundamentação teórica dos pontos levantados.

A situação das possíveis pinturas neandertais ainda não está consolidada e novos trabalhos são esperados para o esclarecimento desse debate. Nesse sentido, se as datações estiverem corretas, o trabalho indicaria que os neandertais não só produziram arte parietal, como também foram eles que inventaram essa prática.

A admissão de que os neandertais também criaram e manipularam símbolos não é trivial. Atualmente o simbolismo é a característica que define humanidade e é o que separa o *Homo sapiens* dos demais animais. Se, de fato, o *Homo neanderthalensis* foi uma espécie simbólica, teremos que incluí-lo naquilo que conhecemos hoje como humanidade, ou reconstruir nosso conceito de ser humano.

Se os neandertais realmente apresentavam comportamento simbólico ainda é um debate em aberto, fato é que o avanço de pesquisas focadas no Paleolítico africano nos ajudou a reformular os modelos para o surgimento desses comportamentos. O crescente corpo de trabalhos relatando a presença de ornamentos corporais, gravuras rupestres e outras formas de simbolismo durante os últimos 150 mil anos na África ajudou na confirmação desse passado simbólico africano. Assim, a explosão criativa presente na Europa representa apenas uma parte de um gigantesco universo simbóli-

co humano, que teve seu *big bang* muito antes, no continente africano.

SAPIENS, NEANDERTAIS E DENISOVANOS

Desde o final dos anos 1990, quando as primeiras sequências de DNA mitocondrial neandertal foram recuperadas, a paleoantropologia definitivamente entrou em uma nova era. A adição da informação genética ao estudo do passado humano tem remodelado a maneira como entendemos nossa história.

Em 1997, quando o primeiro mtDNA de um *Homo neanderthalensis* foi recuperado (Krings et al., 1997), as evidências indicavam não ter havido cruzamento entre ele e o *Homo sapiens*; afinal, tratando-se de espécies distintas, essa conclusão já era esperada. Nos anos seguintes, no entanto, a ideia de que as duas espécies não trocaram genes no passado foi fortemente refutada com uma onda crescente de trabalhos identificando DNA neandertal no nosso próprio genoma (Green et al., 2010; Sankararaman et al., 2014; Villanea et al., 2018). Essa mudança de paradigma teve repercussões importantes na maneira como entendemos as espécies hominínias extintas. Ficou demonstrada a possibilidade de duas espécies diferentes se relacionarem sexualmente e produzirem descendentes plenamente viáveis.

Os impactos da pesquisa com DNA antigo continuaram a moldar a forma como enxergamos nossa história evolutiva na medida em que essa massa crescente de trabalhos começou a ilustrar a importância desses eventos de introgressão na construção da nossa identidade genética. Atualmente sabemos que todas as populações humanas vivas

fora da África contam com 2-4% de DNA neandertal constituindo seu código genético (Green et al., 2010). A manutenção dessas porcentagens 40 mil anos após a extinção do *Homo neanderthalensis*, aliada às evidências do registro arqueológico, retratam um pouco desse período de integração e miscigenação entre as duas espécies na Eurásia.

Tendo em vista que o contato entre as duas espécies ocorreu após a saída do *Homo sapiens* da África e que não há nenhuma evidência de que o *Homo neanderthalensis* tenha entrado no continente africano, solidificou-se a ideia de que as populações atuais africanas estariam isentas dessa contribuição gênica neandertal. Contraintuitivamente, entretanto, trabalhos atuais encontraram quantidades inesperadas dessa ancestralidade em território africano (Chen et al., 2020).

Nos últimos anos, a paleogenética continuou a revelar alguns segredos sobre nossa linhagem. Em 2010, o sequenciamento do genoma de uma falange encontrada na Sibéria foi responsável por identificar uma nova espécie hominínia, os denisovanos, já apresentados anteriormente. Não conhecidos de uma perspectiva morfológica, visto que há pouquíssimos fósseis da espécie, os denisovanos foram descobertos ao se comparar o DNA extraído da falange com o DNA de *sapiens* e neandertais. Para a surpresa dos autores, o novo genoma não pertencia a nenhuma das duas espécies, indicando se tratar de algo ainda desconhecido pela ciência. Após a consolidação desse genoma como uma nova espécie hominínia, os denisovanos mostraram um trajeto muito semelhante ao do *Homo neanderthalensis*. Isso se deu pois, na medida em que avançavam os trabalhos envolvendo o seu código genético, processos de miscigenação tanto com o *Homo sapiens*

quanto com o *Homo neanderthalensis* foram detectados (Reich et al., 2011; Jacobs et al., 2019; Slon et al., 2018). As propostas atuais sugerem que, assim como ocorreu com o genoma neandertal, diversas populações humanas atuais carregam sinais consideravelmente altos de ancestralidade denisovana. Mais significativa em populações do Sudeste Asiático, a porcentagem de DNA denisovano em grupos atuais chega aos 6% (Larena et al., 2021). Outra contribuição inesperada da obtenção do genoma desse grupo foi a identificação de fluxo gênico entre denisovanos e neandertais. Além desses eventos de miscigenação, foram encontrados também traços de uma possível quarta população, até então desconhecida, que teria contribuído com o material genético dos denisovanos (Prufer et al., 2014).

Além da descoberta e da caracterização desses momentos de intercâmbio gênico, a próxima fronteira nesse conhecimento tem sido mapear as dinâmicas do encontro entre as diferentes populações.

Com a ampliação da biblioteca genética desses hominínios, a partir do sequenciamento de genomas de novos fósseis e da sua posterior investigação detalhada, fica claro que essa troca genética interespecífica não foi um evento raro. Pelo contrário, cada vez mais eventos de miscigenação estão sendo identificados no registro arqueológico. Eventos de introgressão genética parecem ter ocorrido em diferentes períodos e em diferentes regiões geográficas (Villanea et al., 2019; Jacobs et al., 2019; Taskent et al., 2020). Nesse sentido, a intensa hibridização ocorrida no final do Pleistoceno não foi um processo homogêneo.

De forma geral, nos últimos anos, os neandertais e os denisovanos ganharam

maior notoriedade, uma vez que sua identidade genética passou a ser cada vez mais bem conhecida. Nesse cenário, as duas espécies se aproximam progressivamente da história evolutiva do *Homo sapiens*, tendo contribuído ativamente para a constituição do nosso próprio genoma. Em vista da sua contribuição ao nosso material genético, e da nossa contribuição ao material genético dessas populações, as relações entre essas três espécies se mostram cada vez mais complexas e intimamente ligadas. Nunca fez tanto sentido quanto agora falar em uma família evolutiva.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Esta revisão apresentou de forma sintética as grandes novidades da paleoan-

tropologia, da arqueologia e da genética no âmbito da evolução humana durante a última década. Nos concentramos nas grandes mudanças de paradigma, que implicaram a destruição de teorias soberanas e forçaram a construção de novos olhares.

Nosso objetivo aqui foi diminuir a distância entre o debate que ocorre no Brasil e o que ocorre na cena internacional sobre a descoberta do passado humano. Nesse sentido, buscamos apresentar o debate atual, com todas as suas incertezas e questionamentos, visto que a maioria dos tópicos discutidos ainda está longe de ser completamente compreendida.

Ainda que estejamos distantes das respostas para todas essas perguntas, o debate científico tem avançado rápido e iluminado cada vez mais o caminho para descobrirmos de onde viemos.

REFERÊNCIAS

- ANDREW BARR, W. et al. "No sustained increase in zooarchaeological evidence for carnivory after the appearance of *Homo erectus*". *PNAS*, vol. 119, 2022.
- ANDREWS, P.; CRONIN, J. E. "The relationships of *Sivapithecus* and *Ramapithecus* and the evolution of the orang-utan". *Nature*, vol. 297, 1982.
- ANTÓN, S. C.; POTTS, R.; AIELLO, L. C. "Human evolution. Evolution of early *Homo*: an integrated biological perspective". *Science*, vol. 345, 2014.
- ARGUE, D. et al. "*Homo floresiensis*: a cladistic analysis". *Journal of Human Evolution*, vol. 57, 2009.
- ARGUE, D. et al. "The affinities of *Homo floresiensis* based on phylogenetic analyses of cranial, dental, and postcranial characters". *Journal of Human Evolution*, vol. 107, 2017.
- BERGER, L. R. et al. "*Homo naledi*, a new species of the genus *Homo* from the Dinaledi Chamber, South Africa". *eLife*, vol. 4 (e09560), 2015.
- BERGER, L. R.; HAWKS, J. "Revisiting the age of the Florisbad hominin material". *AfricArXiv Preprints*, 2020.
- BERNA, F. et al. "Microstratigraphic evidence of in situ fire in the Acheulean strata of Wonderwerk Cave, Northern Cape province, South Africa". *PNAS*, vol. 109, 2012.
- BRAMBLE, D. M.; LIEBERMAN, D. E. "Endurance running and the evolution of *Homo*". *Nature*, vol. 432, 2004.
- BRAUN, D. R. et al. "Earliest known Oldowan artifacts at >2.58 Ma from Ledi-Geraru, Ethiopia, highlight early technological diversity". *PNAS*, vol. 116, 2019.
- BROOM, R. "The Pleistocene anthropoid apes of South Africa". *Nature*, vol. 142, 1938.
- BRUMM, A. et al. "Oldest cave art found in Sulawesi". *Science Advances*, vol. 7, 2021.
- BRUNET, M. et al. "A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa". *Nature*, vol. 418, 2002.
- CERLING, T. E. et al. "Diet of *Paranthropus boisei* in the early Pleistocene of East Africa". *PNAS*, vol. 108, 2011.
- CHEN, F. et al. "A late Middle Pleistocene Denisovan mandible from the Tibetan Plateau". *Nature*, vol. 569, 2019.
- CHEN, L. et al. "Identifying and interpreting apparent neanderthal ancestry in african individuals". *Cell*, vol. 180, 2020.
- CONSTANTINO, P. J.; KONOW, K. A. "Dental chipping supports lack of hard-object feeding in *Paranthropus boisei*". *Journal of Human Evolution*, vol. 156, 2021.
- D'ERRICO, F.; HENSHILWOOD, C.; NILSSEN, P. "An engraved bone fragment from c. 70,000-year-old Middle Stone Age levels at Blombos Cave, South Africa: implications for the origin of symbolism and language". *Antiquity*, vol. 75, 2001.
- D'ERRICO, F. et al. "*Nassarius kraussianus* shell beads from Blombos Cave: evidence for symbolic behaviour in the Middle Stone Age". *Journal of Human Evolution*, vol. 48, 2005.
- DAVER, G. et al. "Postcranial evidence of late Miocene hominin bipedalism in Chad". *Nature*, vol. 609, 2022.
- DEMBITZER, J. et al. "Levantine overkill: 1.5 million years of hunting down the body size distribution". *Quaternary Science Reviews*, vol. 276, 2022.
- DÉTROIT, F. et al. "A new species of *Homo* from the Late Pleistocene of the Philippines". *Nature*, vol. 568, 2019.

- DIRKS, P. H. G. M. et al. "The age of *Homo naledi* and associated sediments in the Rising Star Cave, South Africa". *eLife*, vol. 6 (e24231), 2017.
- DOMÍNGUEZ-RODRIGO, M.; ALCALÁ, L. "3.3-million-year-old stone tools and Butchery Traces? More evidence needed". *PaleoAnthropology*, 2016.
- DOMÍNGUEZ-RODRIGO, M.; PICKERING, T., R.; BUNN, H. T. "Configurational approach to identifying the earliest hominin butchers". *PNAS*, vol. 107, 2010.
- GABUNIA, L. et al. "Earliest Pleistocene hominid cranial remains from Dmanisi, Republic of Georgia: taxonomy, geological setting and age". *Science*, vol. 288, 2000.
- GONZÁLEZ-JOSÉ, R. et al. "Cladistic analysis of continuous modularized traits provides phylogenetic signals in *Homo* evolution". *Nature*, vol. 453, 2008.
- GREEN, R. E. et al. "A draft sequence of the Neandertal genome". *Science*, vol. 328, 2010.
- GUY, F. et al. "Morphological affinities of the *Sahelanthropus tchadensis* (Late Miocene hominid from Chad) cranium". *PNAS*, vol. 102, 2005.
- HARMAND, S. et al. "3.3-million-year-old stone tools from Lomekwi 3, West Turkana, Kenya". *Nature*, vol. 521, 2015.
- HAWKS, J.; DE RUITER, D. J.; BERGER, L. R. "Comment on 'Early *Homo* at 2.8 Ma from Ledi-Geraru, Afar, Ethiopia'". *Science*, vol. 348, 2015.
- HENSILWOOD, C. S. et al. "Emergence of modern human behavior: Middle Stone Age engravings from South Africa". *Science*, vol. 295, 2002.
- HERRIES, A. I. R. et al. "Contemporaneity of *Australopithecus*, *Paranthropus*, and early *Homo erectus* in South Africa". *Science*, vol. 368, 2020.
- HOFFMANN, D. L. et al. "Response to Comment on 'U-Th dating of carbonate crusts reveals Neandertal origin of Iberian cave art'". *Science*, vol. 362, 2018b.
- HOFFMANN, D. L. et al. "Response to White et al.'s reply: 'Still no archaeological evidence that Neanderthals created Iberian cave art' [J. Hum. Evol. (2020) 102640]". *Journal of Human Evolution*, vol. 144, 2020.
- HOFFMANN, D. L. et al. "U-Th dating of carbonate crusts reveals Neandertal origin of Iberian cave art". *Science*, vol. 359, 2018a.
- HORA, M. et al. "Dehydration and persistence hunting in *Homo erectus*". *Journal of Human Evolution*, vol. 138, 2020.
- HUBLIN, J. J. et al. "New fossils from Jebel Irhoud, Morocco and the pan-African origin of *Homo sapiens*". *Nature*, vol. 546, 2017.
- JACOBS, G. S. et al. "Multiple deeply divergent Denisovan ancestries in Papuans". *Cell*, vol. 177, 2019.
- JAUBERT, J. et al. "Early Neanderthal constructions deep in Bruniquel Cave in southwestern France". *Nature*, vol. 534, 2016.
- JI, Q. et al. "Late Middle Pleistocene Harbin cranium represents a new *Homo* species". *The Innovation*, vol. 2, 2021.
- KLEIN, R. *The human career: Human biological and cultural origins*. Chicago, University of Chicago Press, 1989.
- KNIGHT, C.; POWER, C.; WATTS, I. "The human symbolic revolution: a darwinian account". *Cambridge Archaeological Journal*, vol. 5, 1995.
- KRINGS, M. et al. "Neandertal DNA sequences and the origin of modern humans". *Cell*, vol. 90, 1997.
- LANDI, F. et al. "Locomotion, posture, and the foramen magnum in primates: Reliability of indices and insights into hominin bipedalism". *American Journal of Primatology*, 2020.

- LARENA, M. et al. "Philippine Ayta possess the highest level of Denisovan ancestry in the world". *Current Biology*, vol. 31, 2021.
- LORDKIPANIDZE, D. et al. "A complete skull from Dmanisi, Georgia, and the evolutionary biology of early *Homo*". *Science*, vol. 342, 2013.
- LORDKIPANIDZE, D. et al. "A fourth hominin skull from Dmanisi, Georgia". *Anat. Rec.*, vol. 288 (A), 2006.
- MACCHIARELLI, R. et al. "Nature and relationships of *Sahelanthropus tchadensis*". *Journal of Human Evolution*, vol. 149, 2020.
- MCBREARTY, S.; BROOKS, A. S. "The revolution that wasn't: a new interpretation of the origin of modern human behavior". *Journal of Human Evolution*, vol. 39, 2000.
- MCPHERRON, S. P. et al. "Evidence for stone-tool-assisted consumption of animal tissues before 3.39 million years ago at Dikika, Ethiopia". *Nature*, vol. 466, 2010.
- MGELADZE, A. et al. "Hominin occupations at the Dmanisi site, Georgia, Southern Caucasus: Raw materials and technical behaviours of Europe's first hominins". *Journal of Human Evolution*, vol. 60, 2011.
- MILLER, J. M.; WANG, Y. V. "Ostrich eggshell beads reveal 50,000-year-old social network in Africa". *Nature*, vol. 601, 2022.
- NEVES, W.; JUNIOR, M. J. R.; MURRIETA, R. S. S. *Assim caminhou a humanidade*. São Paulo, Palas Athena, 2015.
- NI, X. et al. "Massive cranium from Harbin in northeastern China establishes a new Middle Pleistocene human lineage". *The Innovation*, vol. 2, 2021.
- PRÉVOST, M. et al. "Early evidence for symbolic behavior in the Levantine Middle Paleolithic: A 120 ka old engraved aurochs bone shaft from the open-air site of Neshar Ramla, Israel". *Quaternary International*, vol. 624, 2022.
- PRUFER, K. et al. "The complete genome sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains". *Nature*, vol. 505, 2014.
- REICH, D. et al. "Denisova admixture and the first modern human dispersals into Southeast Asia and Oceania". *The American Journal of Human Genetics*, vol. 89, 2011.
- REICH, D. et al. "Genetic history of an archaic hominin group from Denisova Cave in Siberia". *Nature*, vol. 468, 2010.
- ROACH, N. T. et al. "Elastic energy storage in the shoulder and the evolution of high-speed throwing in *Homo*". *Nature*, vol. 498, 2013.
- SANKARARAMAN, S. et al. "The genomic landscape of Neanderthal ancestry in present-day humans". *Nature*, vol. 507, 2014.
- SCARDIA, G. et al. "Chronologic constraints on hominin dispersal outside Africa since 2.48 Ma from the Zarqa Valley, Jordan". *Quaternary Science Reviews*, vol. 219, 2019.
- SCARDIA, G. et al. "What kind of hominin first left Africa?". *Evolutionary Anthropology*, 2020.
- SCERRI, E. M. L. et al. "Did our species evolve in subdivided populations across Africa, and why does it matter?". *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 33, 2018.
- SCHWARTZ, J. H.; TATTERSALL, I.; CHI, Z. "Comment on 'A complete skull from Dmanisi, Georgia, and the evolutionary biology of early *Homo*'". *Science*, vol. 344, 2014.
- SCOTT, R. S. et al. "Dental microwear texture analysis shows within-species diet variability in fossil hominins". *Nature*, vol. 436, 2005.
- SEHASSEH, E. M. "Early Middle Stone Age personal ornaments from Bizmoune Cave, Essaouira, Morocco". *Science Advances*, vol. 7, 2021.

- SEMAW, S. et al. "2.5-million-year-old stone tools from Gona, Ethiopia". *Nature*, vol. 385, 1997.
- SENUJ, B. et al. "First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya)". *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, vol. 332, n. 2, 2001.
- SHAHACK-GROSS, R. et al. "Evidence for the repeated use of a central hearth at Middle Pleistocene (300 ky ago), Qesem Cave, Israel". *Journal of Archaeological Science*, vol. 44, 2014.
- SLIMAK, L. et al. "Comment on 'U-Th dating of carbonate crusts reveals Neandertal origin of Iberian cave art'". *Science*, vol. 361, 2018.
- SLON, V. et al. "The genome of the offspring of a Neanderthal mother and a Denisovan father". *Nature*, vol. 561, 2018.
- SPONHEIMER, M. et al. "Isotopic evidence for dietary variability in the early hominin *Paranthropus robustus*". *Science*, vol. 314, 2006.
- STRINGER, C. "The origin and evolution of *Homo sapiens*". *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. 371, 2016.
- TASKENT, O. et al. "Analysis of haplotypic variation and deletion polymorphisms point to multiple archaic introgression events, including from Altai Neanderthal lineage". *Genetics*, vol. 215, 2020.
- TEXIER, P.-J. et al. "A Howiesons Poort tradition of engraving ostrich eggshell containers dated to 60,000 years ago at Diepkloof Rock Shelter, South Africa". *PNAS*, vol. 107, 2010.
- TEXIER, P.-J. et al. "The context, form and significance of the MSA engraved ostrich eggshell collection from Diepkloof Rock Shelter, Western Cape, South Africa". *Journal of Archaeological Science*, vol. 40, 2013.
- TOWLE, I.; IRISH, J. D.; LOCH, C. "*Paranthropus robustus* tooth chipping patterns do not support regular hard food mastication". *Journal of Human Evolution*, vol. 158, 2021.
- UNGAR, P. S.; GRINE, F. E.; TEAFORD, M. F. "Dental microwear and diet of the Pliocene Hominin *Paranthropus boisei*". *PLOS ONE*, vol. 3, 2008.
- VANHAEREN, M.; WADLEY, L.; D'ERRICO, F. "Variability in Middle Stone Age symbolic traditions: The marine shell beads from Sibudu Cave, South Africa". *Journal of Archaeological Science: Reports*, vol. 27, 2019.
- VEKUA, A. et al. "A new skull of Early *Homo* from Dmanisi, Georgia". *Science*, vol. 297, 2002.
- VIDAL, C. M. et al. "Age of the oldest known *Homo sapiens* from eastern Africa". *Nature*, vol. 601, 2022.
- VILLANEVA, F. A.; SCHRAIBER, J. G. "Multiple episodes of interbreeding between Neanderthal and modern humans". *Nature Ecology Evolution*, vol. 3, 2019.
- VILLMOARE, B. et al. "Early *Homo* at 2.8 Ma from Ledi-Geraru, Afar, Ethiopia". *Science*, vol. 347, 2015.
- WHITE, R. et al. "Still no archaeological evidence that Neanderthals created Iberian cave art". *Journal of Human Evolution*, vol. 144, 2020.
- WHITE, T. D. et al. "Pleistocene *Homo sapiens* from Middle Awash, Ethiopia". *Nature*, vol. 423, 2003.
- WOLPOFF, M. H. et al. "*Sahelanthropus* or '*Sahelpithecus*'?". *Nature*, vol. 419, 2002.
- WOOD, B.; COLLARD, M. "The human genus". *Science*, vol. 284, 1999.
- WOOD, B.; HARRISON, T. "The evolutionary context of the first hominins". *Nature*, vol. 470, 2011.

- WRANGHAM, R. W. et al. "The raw and the stolen: Cooking and the ecology of human origins". *Current Anthropology*, vol. 40, 1999.
- ZANOLLI, C. et al. "Further analyses of the structural organization of *Homo luzonensis* teeth: Evolutionary implications". *Journal of Human Evolution*, vol. 163, 2022.
- ZHANG, D. et al. "Denisovan DNA in Late Pleistocene sediments from Baishiya Karst Cave on the Tibetan Plateau". *Science*, vol. 370, 2020.
- ZHU, Z. et al. "Hominin occupation of the Chinese Loess Plateau since about 2.1 million years ago". *Nature*, vol. 559, 2018.
- ZOLLIKOFER, C. et al. "Virtual cranial reconstruction of *Sahelanthropus tchadensis*". *Nature*, vol. 434, 2005.